

aves vida y conducta

ROBERTO ARES

2^{da} EDICIÓN AMPLIADA Y ACTUALIZADA

“la cultura de las aves”

50
VIDEOS
DOCUMENTALES
DISPONIBLES EN
INTERNET

VAZQUEZ MAZZINI  EDITORES


FUNDACIÓN
DE HISTORIA NATURAL
FÉLIX DE AZARA

AVES

vida y conducta

Videos disponibles en:
www.laculturadelasaves.com.ar
www.fundacionazara.org.ar



ROBERTO ARES

ares.roberto@gmail.com

AVES
vida y conducta
LA CULTURA DE LAS AVES

VAZQUEZ MAZZINI  EDITORES

Primera Edición en Español, 2007.
Segunda Edición en Español, 2013

VÁZQUEZ MAZZINI EDITORES

Hidalgo 775, 7º piso - Ciudad de Buenos Aires - Argentina
Tel./Fax: (54-11) 4905-1232
vmeditores@fibertel.com.ar / info@vmeditores.com.ar
www.vmeditores.com.ar

Distribuidor en Brasil: USEB

Rua Tancredo Neves 156 - Obelisco - Cep.: 96085-520 - Pelotas - RS
Fone: (53) 9983-6824 Fax: (53) 228-3682 E-mail: useb@useb.com.br
Home Page: www.useb.com.br

Distribuidor en Paraguay: Librería Books s.r.l.

Mcal. Lopez 3791 c/Dr. Morra - Asunción - Paraguay
Tel./Fax: (595-21) 603-722 / 605-128 E-mail: bookssrl@telesurf.com.py

Distribuidor en Uruguay: Distribuidora Pablo Ameneiros

Uruguayana 3223 (11800) Montevideo - Uruguay
Tel./Fax: 598-2-204-2756 E-mail: pamenei@adinet.com.uy

Distribuidor en USA: Buteo Books

Tel: 434-263-8671 - Fax: 434-26304842 - Home Page: www.buteobooks.com

Distribuidores en Europa:

England:

Subbuteo Natural History Books

(A división of CJ WildBird Foods Ltd)

Tel: 00 44 (0)870 010 9700 - Home Page: www.wildlifebook.com

Barcelona:

Oryx: (La botiga de l'amant de la natura)

Tel: 934185511 - Fax: 934188117 - E-mail: oryx@weboryx.com

Reservados los derechos para todos los países. Ninguna parte de esta publicación, incluido el diseño de la cubierta, puede ser reproducida, almacenada, o transmitida de ninguna forma, ni por ningún medio, sea éste electrónico, químico, mecánico, electro-óptico, grabación, fotocopia, CD ROM, Internet, o cualquier otra, sin la previa autorización escrita por parte de la Editorial. Este trabajo refleja exclusivamente las opiniones profesionales y científicas de los autores. No es responsabilidad de la Editorial el contenido de la presente obra.

Impreso en Argentina. Se terminó de imprimir en el mes de 2013, en Galt S.A. - Ciudad de Buenos Aires

© **VÁZQUEZ MAZZINI EDITORES, República Argentina - 2013**

Catalogación

Índice

El porqué de este libro	8
Algunas instrucciones para el uso	9
Reconocimientos	10
La denominación de las aves en este libro	11
Capítulo 1. El origen y la distribución	
Parte 1. ¿Cuál es el origen de las aves?	13
1.1.1. ¿Qué son las aves?	13
1.1.2. Las aves entre los organismos vivos	13
Los períodos geológicos	14
La evolución de las aves	15
1.1.3. Reptiles, dinosaurios y aves	16
Parte 2. Distribución y migración de las aves	21
1.2.1. El ambiente y las especies	21
1.2.2. Los movimientos de las aves	24
El seguimiento de las aves	26
1.2.3. La orientación durante la migración	29
Orientación por estrellas y magnetismo	32
Capítulo 2. El soporte del cuerpo	
Parte 1: La columna vertebral y el cráneo	35
2.1.1. El esqueleto troncal	35
2.1.2. El cráneo de las aves	38
2.2.1. Las alas	43
2.2.2. Las patas y la cola	43
Parte 2. Las extremidades	43
Evolución del esqueleto hasta las aves modernas	44
Capítulo 3. La protección y el color	
Parte 1. Construcción y tipo de plumas	53
3.1.1. La piel y las plumas	53
3.1.2. La tecnología de las plumas	54
3.1.3. Tipos de plumas	57
3.2.1. Los tipos de plumajes	65
Parte 2. La vestimenta de las aves	65
3.2.2. El color del plumaje	68
Capítulo 4. La propulsión y el vuelo	
Parte 1. La fuerza necesaria para volar	73
4.1.1. El sistema muscular	73
4.1.2. Comparativa de los animales alados	76
4.2.1. La teoría del vuelo	81
Parte 2. Sobre cómo volar	81
4.2.2. El vuelo de las aves	83
La energética del vuelo	85
Argentavis magnificent	87
Conductas de las aves: (1) Como volar	88

Capítulo 5. El canto y la alimentación	
Parte 1. La respiración y el canto	115
5.1.1. El sistema respiratorio	115
5.1.2. La conducta ligada al canto	118
5.2.1. El sistema digestivo y excretor	123
Parte 2. Sistema digestivo y conducta alimentaria	123
La glándula de sal	127
5.2.2. La conducta alimenticia	128
¿Por qué las plantas necesitan a las aves?	138
Conductas de las aves: (2) Como alimentarse	140
Capítulo 6. El corazón y el cerebro	
Parte 1. El sistema circulatorio	161
6.1.1. La regulación de la temperatura	161
6.1.2. El sistema circulatorio	164
6.2.1. La inteligencia de las aves	167
Parte 2. El sistema nervioso y los sentidos	167
6.2.2. De los sentidos, la visión	170
6.2.3. Los otros sentidos	175
Capítulo 7. La conducta reproductiva	
Parte 1. Lo necesario para procrear en las aves	183
7.1.1. El sistema reproductor	183
7.1.2. El huevo de las aves	184
El aislamiento sexual en las especies	186
Ley biogenética	188
7.2.1. Los grupos reproductores	189
Parte 2. Cortejo, apareamiento y crianza	189
7.2.2. El ciclo de reproducción	190
Roles sexuales invertidos	194
El parasitismo	196
7.2.3. Agresividad y copulación forzada en las aves	198
Conductas de las aves: (3) Como reproducirse	200
Capítulo 8. La conducta social	
Parte 1. Comprendiendo la conducta	229
8.1.1. La clasificación de la conducta	229
8.1.2. La conducta compleja	229
8.1.3. Conducta y hormonas	233
8.2.1. La solución de conflictos	237
Parte 2. Agresividad y ritualización	237
8.2.2. Ritualización en las aves	238
Conductas de las aves: (4) Como resolver conflictos	242
8.2.3. Matemática y Conducta	258
Parte 3. El placer y el afecto	265
Conductas de las aves: (5) Como pasar el tiempo	267

Capítulo 9. La Cultura de las Aves	
Parte 1. Conducta y cultura; instintos y emociones	277
9.1 De la conducta a la Cultura	278
9.2. El aporte de genes, neuronas y cerebro	280
9.2.1. Desde los genes a la conducta	280
9.2.2. Desde las neuronas a la conducta	282
9.2.3. Desde el cerebro a la conducta	283
9.3. Desde los instintos a las emociones	286
9.4. Todas las emociones	287
9.4.1. La agresividad afectiva y predatora.	289
9.4.2. El miedo, ansiedad y estrés	290
9.4.3. Las emociones sociales	292
9.4.4. Las emociones positivas	294
9.4.5. Las emociones morales	296
Parte 2. Comunicación, aprendizaje, inteligencia y conciencia	299
9.5. Conducta y comunicación	299
9.5.1. La conexión visual	300
9.5.2. El canto y el lenguaje	303
9.6. El aprendizaje y la inteligencia	306
9.7. La conciencia y los demás	308
9.7.1. La conciencia de uno mismo	308
9.7.2. La conciencia del otro	309
9.7.3. La estética y lo sobrenatural	311
Parte 3. Sociedad, sexualidad y familia	313
9.8. Conductas en sociedad	314
9.8.1 Los grupos sociales	314
9.8.2 Ventajas del agrupamiento	315
9.8.3 ¿Aprenden las aves a pelear?	317
9.9. De la sociedad a la reproducción	319
9.9.1. La reserva de espacio	319
9.9.2. Hora de sincronizar relojes	322
9.10. La conducta sexual	323
9.10.1. Cortejo y Selección	323
9.10.2. La técnica de apareamiento	326
9.10.3. ¿Qué tipo de monogamia?	328
9.10.4. Desarme sexual y cópula forzada	332
9.11. La conducta familiar	334
9.11.1. Constructores de nidos	334
9.11.2. Empolle de los huevos	337
9.11.3. El cuidado de las crías	338
9.11.4. La alimentación	343
Sinopsis de documentales	347

El porqué de este libro

En secuencia evolutiva las aves son animales, reptiles y dinosaurios; pero finalmente son lo que hoy vemos: aves. Los mamíferos son difíciles de ver (muchos son nocturnos) y los reptiles y anfibios tienen una movilidad limitada (debido a que son de sangre fría). Las aves resultan absolutamente desinhibidas, se las ve fácil y siempre. Además tienen un ropaje hecho de una tecnología inigualable que les otorga importantes ventajas. Aunque, para nuestra percepción estética, les agrega una dimensión única: la belleza. Las plumas no fueron “inventadas” por las aves sino por los dinosaurios, pero recién nosotros podemos valorar la estética fuera de cada especie en particular. Las mariposas y las flores comparten esta dimensión estética; pero las aves (competitivas como son) adicionan otra dimensión más: la conducta. Así que son exhibicionistas, despreciadas y además, hermosas y con una conducta compleja. Con esto nos basta (por ahora) para decidirnos por ellas.

Este libro trata a las aves desde un punto de vista ornitológico. Pero, no es una guía de campo, que generalmente se convierte en el primer libro que adquiere todo buen observador de aves. Tampoco es un tradicional libro de biología de las aves. Tres particularidades lo diferencian desde un principio. El primer aspecto es una **visión evolucionista** que intenta interpretar a cada aspecto de la biología desde la Selección Natural. Esta línea de argumentación dio lugar, más tarde, a un libro elaborado en conjunto con Sebastián Apesteguía (*Vida en Evolución*, de esta misma editorial), quien ha sido desde ese momento mi guía (invisible) en estos temas. Un segundo aspecto es una **visión etológica**, obtenida mediante el estudio de la conducta en campo en aves silvestres. La clave es la siguiente: en tanto un observador de aves se pregunta ¿Qué es eso? (y anotará el resultado en su checklist), yo me pregunto ¿Qué está haciendo? (el autor confiesa -a escondidas- que con fatiga llega a reconocer y recordar el nombre de las aves más fáciles, pero es “bueno” haciendo preguntas que abren el apetito del conocimiento). Finalmente, el tercer aspecto es una **visión gráfica** documentada primero en fotografía secuencial (3 fotogramas por segundo) para la primera edición del libro (capítulos 1 a 8) y luego mediante filmaciones en video de alta definición HD (1920x1080 pixels). Esto último ha dado lugar a la revisión y ampliación en esta segunda edición y los documentales que se pueden obtener en nuestro sitio web.

La base fotográfica utilizada se ha captado en numerosas salidas de campo entre 2004-2007. Cerca de 200 días en campo dieron lugar a mucho más de 200 mil fotografías de aves en libertad en la vida silvestre. Este libro ha utilizado más de mil fotografías que en promedio es una de cada doscientas y solo 5 por cada día de trabajo de campo. Se han usado varios modelos de cámaras Canon digitales con un lente fijo de 300 mm y un multiplicador de 1x4. En condiciones de terreno abierto se utilizó un monopie (el trípode fue abandonado por entorpecer demasiado la movilidad). Entre 2009-2012 se trabajó con cámaras de video Sony Handycam de Alta Definición para los documentales, siempre con trípode (imposible trabajar sin él). Cuando se filma nos interesan las “historias” y nos los instantes; mientras para una fotografía todo se encierra en un milisegundo en el video tenemos que adquirir muchos minutos de acción). Adopté el nombre “La Cultura de las Aves” con sólidos argumentos (al menos para mí) porque representa el espíritu de lo que se busca (me ocupé de aclarar esto en el capítulo 9). El resultado del trabajo de campo y de la edición posterior se encuentra encerrado en más de 40 videos de 8 minutos cada uno y que están disponibles en el sitio web de este libro.

Algunas instrucciones para el uso

Los Capítulos 1 a 8 son los originales de la Edición 1. Para esta Edición 2 se cambiaron algunas fotos y se corrigieron errores o interpretaciones. Pero el Capítulo 9 es totalmente nuevo y agrega un 20% adicional de páginas. La secuencia de temas es autocontenida de forma que cada capítulo es independiente del resto. La correlación de temas es la típica en zoología, donde se estudia primero la fisiología y se dejan los temas de conducta para el final.

Más de la mitad del libro se refiere a la conducta de las aves. Para ello se han generado dos tipos de agrupamientos. Junto con los capítulos se tienen 5 anexos fotográficos distribuidos cuyo nombre genérico es "Conductas de las aves" (se aportan imágenes y secuencias de vuelo, alimentación, reproducción, lucha y ocio). Además, el Capítulo 9 se refiere exclusivamente a conductas y se complementa con los videos disponibles en Internet.

Una advertencia; es muy difícil generalizar diciendo "las aves...". Ellas forman un grupo muy amplio y salvo en fisiología (por ejemplo alas, plumas, sistemas digestivo, etc.) no tienen características que involucren a todas las especies de aves. Por esto es que cuando decimos "las aves..." normalmente debemos entender "muchas/algunas especies de aves...". Otra aclaración necesaria se refiere a la búsqueda de conductas culturales. Sin duda que son extraordinarias y para nosotros basta con encontrar algo sobresaliente en una especie para retribuir la búsqueda. No esperamos encontrar el mismo grado de inteligencia o conciencia en "las aves" en general, en realidad buscamos aquellas especies de aves que lo tengan. Más aun, los individuos son distintos y por eso es posible que un individuo de una especie logre algo excepcional y que no sea común al resto. Resumiendo, toda generalización en conducta es peligrosa.

El **Capítulo 1** es una introducción. Nos cuenta sobre el origen de las aves, la distribución y migración. El origen nos introduce en el punto de vista evolutivo que nos acompañará en todo el libro (importantísimo y básico para la comprensión de las aves). Las migraciones son una de las conductas más increíbles debido a la capacidad de orientación (genética y aprendida). El **Capítulo 2** se ocupa del sistema de soporte del animal: el esqueleto. Se tratan las particularidades que distinguen a las aves: extremidades anteriores convertidas en alas; cráneo ligero con pico, costillas interconectadas y vértebras fusionadas, etc.

En el **Capítulo 3** se analiza el plumaje. Se estudia la tecnología de las plumas y las distintas aplicaciones. Se trata la regulación de temperatura, el vuelo, dar color, etc. El **Capítulo 4** se ocupa del vuelo y se complementa con el primer anexo fotográfico (despegue, vuelo y descenso). Se estudia el sistema muscular, las teorías sobre aerodinámica y las profundas diferencias entre el vuelo de las máquinas humanas y las aves.

En el **Capítulo 5** se analiza el sistema respiratorio (el canto) y el sistema digestivo (la alimentación). El canto es uno de los medios de comunicación en las aves y se volverá a trabajar en las conductas del Capítulo 9. La alimentación da lugar al segundo anexo fotográfico. El **Capítulo 6** trabaja sobre el sistema circulatorio y los sentidos. Referido a los sentidos el más interesante es la vista. Analizamos también la organización del cerebro. Ambos temas tienen implicancias importantes en la conducta que tratamos en el último capítulo.

En el **Capítulo 7** se tratan todos los temas relacionados con la reproducción. Se inicia con el particular sistema reproductivo y luego las conductas asociadas. Un tercer anexo se refiere a las conductas reproductivas desde el punto de vista fotográfico. En el capítulo final se vuelve sobre este tema tan importante y envolvente. El **Capítulo 8** involucra a las conductas sociales. Se han preparado dos secciones fotográficas. Una dedicada a los conflictos y otra al ocio. Estos aspectos son tratados desde el punto de vista teórico con muchas más herramientas en el capítulo siguiente.

Así llegamos al **Capítulo 9** que es nuevo para esta segunda edición y tiene 3 partes. En la **Parte 1** se tratan generalidades sobre las conductas, instintos y emociones. Las emociones son la base en la toma de decisiones en las aves. En **Parte 2** se analizan aspectos más complejos de la conducta aviar. Son los medios de comunicación, el aprendizaje, el grado de inteligencia y la conciencia. La **Parte 3** nos presenta los grupos de conductas más importantes: la vida en sociedad, la sexualidad y la familia. La línea que conecta a todos estos aspectos y la cual queda planteada a cada paso es ¿Cuánto de aprendizaje y cultura existe en las aves? La base de fotografías es más escasa pero se hace referencia a los anexos fotográficos de los capítulos anteriores y además está soportado por una profusa cantidad de videos.

Reconocimientos

La primera edición de "Aves, Vida y Conducta" fue realizada mientras trabajaba como ingeniero (mi profesión oficial) en la empresa Iplan Telecomunicaciones. Agradecí el apoyo de dicha empresa antes y lo reitero ahora, no hubiera sido posible en otras condiciones. Mis amigos de Iplan me ayudaron más de lo que ellos creen y fui recompensado más de lo que merecía (recuerdo haber pensado: "Dios es injusto, me da más de lo que merezco").

Esta segunda edición ha sido realizada con posterioridad a mi retiro profesional para dedicarme a otros temas (tan variados, como gratificantes). Desde aquella primera edición (una década atrás) trabajamos en libros propios y de otros autores junto a la Editorial Vazquez Mazzini, a quienes debo agradecer especialmente la colaboración y amistad de todos ellos. También entablé acciones de mutuo provecho con la Fundación de Historia Natural Félix de Azara en la cual ahora soy Investigador Adscripto. Pero, más allá de esta función, tenemos un proyecto en común en Esteros de Cambá Trapo. Es allí, en Iberá (Corrientes), donde tenemos con mi esposa y amigos el proyecto más interesante para mis próximos años.

He obviado mencionar nombres (quizás lo lamente en algún momento) pero es un mecanismo de defensa. La única mención con nombre es a Cora Rimoldi y es debido a los innumerables aportes a esta obra. Siempre con la metodología de hacer las preguntas más insólitas y recibir respuestas de todo tipo. Luego, convenientemente tratadas dan lugar a muchas de las interpretaciones expuestas aquí. Fueron horas y horas de caminar dialogando sobre conceptos que normalmente son "jabonosos". Vaya entonces este libro dedicado quien debería ser la coautora, a mi esposa y amiga.

La denominación de las aves en este libro

En este libro utilizamos siempre la denominación científica y luego, entre paréntesis, el nombre común. Las cerca de 300.000 millones de aves que habitan la Tierra han sido clasificadas en 30 órdenes, 193 familias, 2.099 géneros y unas 9.700 especies. Este libro contiene una base fotográfica muy amplia que representa a 21 órdenes, 50 familias y casi 200 especies.

Para la denominación y ordenamiento de los órdenes, familias, géneros y especies de aves, se utiliza la obtenida de la AOU (American Ornithologist's Union). AOU es la organización más grande y antigua para las aves del nuevo mundo. Mantienen una actualización en cuanto hace a nombres científicos y ordenamiento de las aves. El ordenamiento es importante porque se supone que representa la evolución temporal de los órdenes y especies. El nombre en español respeta los indicados en el libro "*Aves de Argentina y Uruguay*" de Narosky e Yzurieta, por ser la guía más popular en nuestro idioma.

Orden	Familia	Representante en este libro
Struthioniformes	Rheidae	(ñandú)
Tinamiformes	Tinamidae	(inambú)
Anseriformes	Anhimidae	(chajá)
	Anatidae	(sirirí, cisne, cauquén, caranca, pato, quetro)
Podicipediformes	Podicipedidae	(macá)
Sphenisciformes	Spheniscidae	(pingüino)
Procellariiformes	Procellariidae	(petrel)
Pelecaniformes	Phalacrocoracidae	(cormorán, biguá)
	Anhingidae	(aninga)
Ciconiiformes	Ardeidae	(hocó, garzas, chiflón)
	Threskiornithidae	(cuervillo, bandurria, espátula)
	Ciconidae	(cigüeña, tuyuyú, yavirú)
	Cathartidae	(jote, cóndor)
Phoenicopteriformes	Phoenicopteridae	(flamenco)
Falconiformes	Accipitridae	(milano, caracolero, águila, aguilucho, gavilán, taguató)
	Falconidae	(halcón, carancho, chimango)
Gruiformes	Aramidae	(caraú)
	Rallidae	(ipacaá, burrito, gallineta, pollona, gallareta)
Charadriiformes	Charadriidae	(tero, chorlo, chorlito)
	Haematopodidae	(ostrero)
	Recurvirostridae	(tero real)
	Chionidae	(paloma antártica)
	Scolopacidae	(becasina, becasa, batitú, pitotoy, vuelvepedras, playero, playerito, falaropo)
	Jacanidae	(jacana)
	Stercorariidae	(escúa)
	Laridae	(gaviota, gaviotín)
	Rynchopidae	(rayador)

Columbiformes	Columbidae	(torcaza, paloma, yerutí)
Psittaciformes	Psittacidae	(cotorra, ñanday, loro)
Cuculiformes	Cuculidae	(cuclillo, anó, pirincho)
Strigiformes	Strigidae	(lechuza, búho)
Caprimulgiformes	Caprimulgidae	(atajacaminos, ñacundá)
Apodiformes	Trochilidae	(picaflor, colibrí)
Coraciiformes	Alcedinidae	(martín pescador)
Piciformes	Picidae	(carpintero)
Passeriformes	Furnaridae	(caminera, bandurrita, remolinera, hornero, pajonalera, junquero, rayadito, coludito, espartillero, chotoy, pijuí, curutié, canastero, esportillero, espinero, leñatero, chinchero)
	Tyrannidae	(mosqueta, fiofío, piojito, cachudito, mosqueta, doradito, tachurí, burlisto, viudita, churrinche, suirirí, pico de plata, sobrepuesto, dormilona, monjita, picabuey, lavandera, yetapá, benteveo, tijereta)
	Cotingidae	(cortarramas, rara)
	Vireonidae	(juanchiviro, chiví)
	Corvidae	(urraca)
	Hirundinidae	(golondrina)
	Troglodytidae	(ratona)
	Sylviidae	(tacuarita)
	Turdidae	(zorzal)
	Mimidae	(calandria)
	Sturnidae	(estornino)
	Motacillidae	(cachirla)
	Thraupidae	(frutero, fueguero, celestino, naranjero, saíra)
	Emberizidae	(chingolo, yal, diuca, cachilo, monterita, misto, siete-vestidos, corbatita, jilguero, verdón, pepitero, cardenal, cardenilla)
	Parulidae	(pitiayumí, arañero)
	Icteridae	(boyero, tordo, varillero, federal, pecho amarillo, loica)
	Fringilidae	(cabecitanegra)
	Passeridae	(gorrión)



Capítulo 1

El origen y la distribución

Parte 1. ¿Cuál es el origen de las aves?

1.1.1. ¿Qué son las aves?

Desde el punto de vista de la clasificación de los organismos vivos, las aves son una **clase** dentro del **reino Animal**, al igual que los mamíferos y los reptiles. Las siguientes son algunas características típicas de las aves.

- Son **cordadas, vertebradas, tetrápodos y ovíparas**. Es decir, que poseen un cordón nervioso en el esqueleto; el cráneo y la columna vertebral están desarrollados; tienen 4 extremidades y se reproducen mediante huevos que aíslan al feto del exterior.
- Son **bípedas** y poseen **alas** en las extremidades superiores. Tienen el cuerpo cubierto de plumas. Las aves se apoyan en las puntas de los dedos, son **digitígradas** (los humanos en la planta de los pies, son plantígrados).
- Tienen una importante reducción en la cantidad de huesos. El esqueleto es robusto, con un tórax compacto. Muestran un pico córneo como modificación de la mandíbula y han perdido los dientes.
- Son **homeotérmicas** (temperatura corporal

constante) y **endotérmicas** (producen calor mediante el metabolismo). El corazón tiene 4 cavidades, con separación entre la sangre arterial y la venosa. No tienen vejiga y la orina es semisólida basada en el ácido úrico.

- El sistema respiratorio tiene sacos aéreos internos conectados a los pulmones. La circulación de aire es unidireccional. En la tráquea se ubica la siringe, que es el órgano del canto.
- Casi la mitad de las especies hacen migraciones para aprovechar los mejores lugares para anidar en verano y alimentarse en invierno.

En la primera parte de este capítulo se ubica a las aves en el contexto de los seres vivos y se muestra como fueron evolucionando hasta convertirse en las aves que hoy podemos ver y estudiar.

1.1.2. Las aves entre los organismos vivos

La vida en el origen

Se estima la edad del universo en 13.770 ma (millones de años) y del Sistema Solar en 4.500 ma. El origen de la vida no pudo ocurrir hasta los

4.000 ma debido a que la Tierra estuvo sometida al bombardeo de asteroides. Estudiando las rocas de mayor antigüedad de la Tierra (los estromatolitos son restos de las primeras algas o bacterias) se ha estimado que la vida apareció hace 3.500 ma.

Las moléculas orgánicas existentes en aquel entonces, que quedaron encerradas dentro de membranas, formaron las primeras células. Fue un evento único, ya que nunca se repitieron las condiciones fisicoquímicas de aquel momento.

Los seres vivos tienen en común:

- Que responden a los mismos componentes químicos y utilizan el mismo tipo de moléculas. La vida está basada en la química del carbono.
- Requieren energía externa y responden a cambios en el ambiente. Las plantas se diferencian de los animales por la forma de capturar energía.
- Crecen, se desarrollan y se reproducen. Tienen las propiedades de multiplicación, variación y herencia, es decir, evolucionan por selección natural.

Es común utilizar el fuego como un ejemplo para poner a prueba la definición de vida. El fuego se mueve, se reproduce y necesita el aporte de energía externa. Sin embargo, no evoluciona por selección natural. ¿Qué ocurre con un virus? No puede reproducirse si no es dentro de una célula huésped en la que sintetiza copias de sí mismo. Lo hace porque dispone de genes hechos de ADN o ARN, característicos de los seres vivos. ¿Qué ocurre con una mula? Tampoco ella puede reproducirse, pero sus padres sí pudieron.

Los primeros organismos vivos eran unicelulares y con respiración anaeróbica (vivían en ausencia de oxígeno). No fue hasta 1.500 ma atrás que aparecieron el núcleo en las células, la vida pluricelular y la reproducción sexual en forma simultánea.

Durante los 2.000 ma anteriores (3.500 a 1.500 ma) en la atmósfera se acumuló oxígeno liberado por los organismos con clorofila que producen sus moléculas mediante la fotosíntesis. Esto permitió la protección contra la radiación solar (la capa de ozono), y que el cielo adquiriera una tonalidad azul.

La era Paleozoica (543-245 ma)

Las plantas (reino **Plantae**) poseen clorofila, que absorbe la luz y mediante la fotosíntesis produce moléculas orgánicas. Los animales (reino **Animalia**)

Los períodos geológicos			
Era	Período	Epoca	Años
Paleozoica	Cámbrico		543 500 ma
	Ordovícico		500 440 ma
	Silúrico		440 409 ma
	Devónico		409 354 ma
	Carbonífero		354 290 ma
Mesozoica	Pérmico		290 245 ma
	Triásico		245 206 ma
	Jurásico		206 144 ma
Cenozoica	Terciario	Cretácico	144 65 ma
		Paleoceno	65 55 ma
		Eoceno	55 33 ma
		Oligoceno	33 23 ma
		Mioceno	23 5,3 ma
	Plioceno	5,3 1,8 ma	
Cuaternario	Pleistoceno	1,8 0 ma	

en cambio, no la poseen y están obligados a obtener su alimento ingiriéndolo. Los hongos (reino **Fungi**) tampoco poseen clorofila y se nutren por absorción. Los demás organismos vivientes (reinos **Monera** y **Protista**) son unicelulares.

Los animales son organismos multicelulares que se nutren por ingestión y que para obtener la comida han desarrollado diferentes formas con movimiento y sentidos. Su origen es incierto debido a la ausencia de fósiles, pero se estima que ocurrió entre 1.000 y 600 ma. Durante el período Cámbrico ocurre la "explosión del Cámbrico", caracterizada por una diversificación de la vida, mucha de la cual se extingue al final del período.

Los reinos se dividen en *phyla*. El reino animal, con 2 millones de especies, se organiza en 35 grupos. El *phylum* Cordados data del período cámbrico y el representante cordado más antiguo recibió el nombre de **Pikaia**.

Los Cordados tienen simetría bilateral (los lados son simétricos) y notocordio, que es una estructura de sostén primitiva que evolucionó hacia el endoesqueleto (esqueleto interno). El exoesqueleto (esqueleto externo) es la estructura típica de los invertebrados.

La evolución de las aves

El punto de partida se inicia en el *phylum* Cordados. Los Cordados (500-600 ma) tienen notocordia (cordón nervioso dorsal hueco). Poseen hendiduras faríngeas y cola postnatal.

1 El primer cordado conocido es *Pikaia* (500 ma).

De **2 a 5** se muestra la evolución desde los peces hasta los dinosaurios (400-250 ma).

2 *Gnatostomados*, representa a los peces con mandíbulas. Poseen 3 apéndices pares y branquias a los lados.

3 Los anfibios son ectotermos; con respiración pulmonar, branquial o cutánea. Tienen un desarrollo por estadios larvarios. Su piel es húmeda con glándulas mucosas y sin escamas. Se reproducen por huevos en el agua.

4 Los reptiles antiguos habitaban ambientes secos y son los primeros herbívoros. Tenían las patas ubicadas a los costados o hacia abajo.

5 Los dinosaurios terópodos tienen una cintura que les permite colocar las patas en forma vertical bajo el cuerpo y ser bípedos. El cuello es largo con forma de "S". Tienen las manos con el pulgar opuesto y el segundo dedo más largo, lo que les permite usarlas para la caza y la manipulación de alimento. Existe evidencia paleontológica a favor de colocar las aves como descendientes de dinosaurios terópodos.

6 *Archaeopteryx* (150 ma) es el ave más antigua conocida. No tiene quilla; tiene garras en los dedos de las alas y una cola larga. Posee dientes en las mandíbulas. Las aves del Cretácico ya muestran el desarrollo hacia las aves modernas.

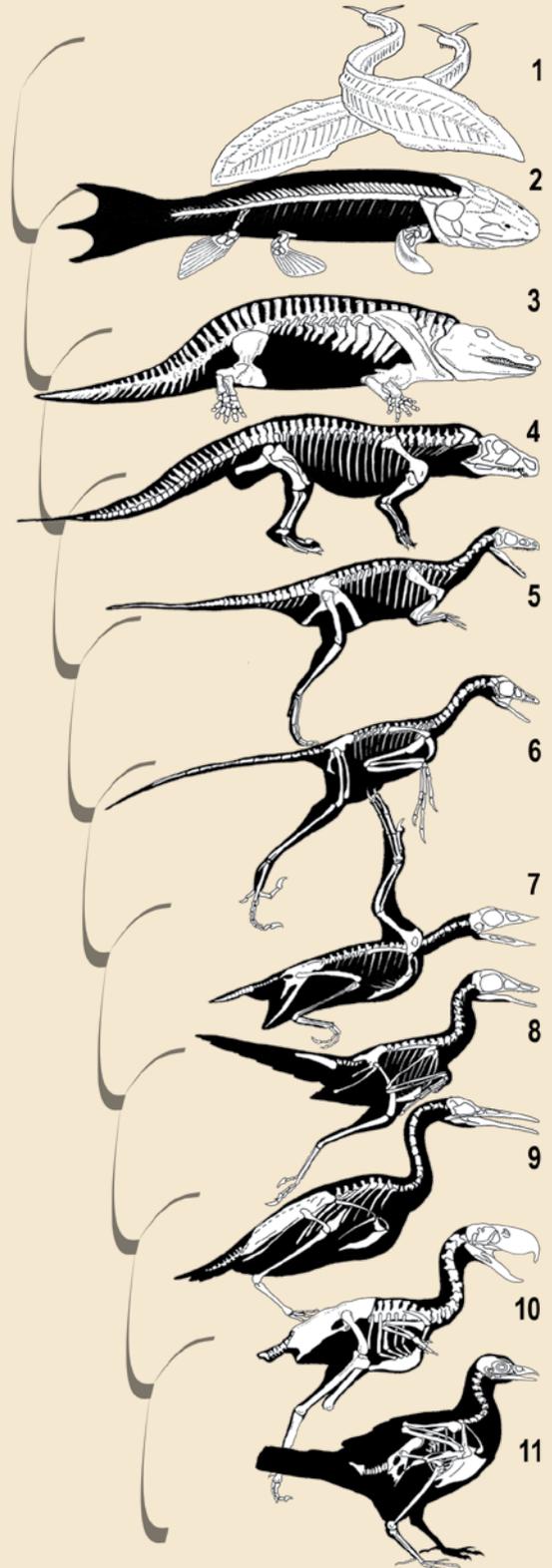
7 *Confuciusornis*, muestra la cola reducida, con un pigostilo de 5 vértebras. El pico no tiene dientes y el macho posee dos plumas largas en la cola.

8 *Enantiornithes* presenta una mayor fusión esquelética y el pigostilo moderno. Aparece el álula en el ala.

9 *Hesperornis*, la cola se acorta y la espalda se reduce. El esternón termina en quilla. El dorso y la pelvis son compactos.

10 *Neornithes*, aves modernas. Tienen vértebras en el cuello con articulación en forma de montura. No tienen dientes. La cabeza del húmero es redondeada. Un ejemplo es el forracoideo, ya extinto.

11 Ave actual.



El notocordio evolucionó hasta convertirse en la columna vertebral, que puede ser ósea o cartilaginosa según la composición mineral de la estructura celular.

Los vertebrados cuentan con unas 50.000 especies (de ellos, 10.000 son aves).

Los *phyla* se dividen en clases. Los vertebrados se agrupan en siete clases, de las cuales cuatro son peces.

Los peces con mandíbulas, **Gnatostomados** que aparecen en el silúrico, son los antecesores de los **Tetrápodos** (vertebrados con cuatro patas). Las patas son una evolución de las aletas de los peces. Para sostener el peso fuera del agua y desplazarse las patas se desplazaron en posición lateral o vertical.

Para controlar la deshidratación del cuerpo en el aire, desarrollaron una superficie cutánea más elaborada que los peces y para mejorar el intercambio de gases con el ambiente, modificaron su sistema respiratorio.

Los primeros Tetrápodos formaron la clase **Anfibios**, que necesitaban volver al agua para la reproducción, pues sus huevos eran una mucosidad gelatinosa sin cáscara. Fuera del agua aprovecharon la mayor temperatura, ganando en rapidez digestiva, tasa de crecimiento y reproducción acelerada. Dominantes en el Devónico, los miembros más reconocidos son *Acanstostega* e *Ichthyostega*.

Los primeros miembros de la clase **Reptiles** que hoy incluyen a grupos diversos –tortugas, lagartos y cocodrilos– se registraron en el Carbonífero. El hábitat era el bosque tropical en zonas pantanosas. Los restos de estos bosques formaron los depósitos de carbón actuales.

Los reptiles son **amniotas**, se reproducen mediante huevos que están rodeados de una membrana extraembrionaria y no requieren estar en el agua, lo que les permitió desplazarse por el entorno antes colonizado por las plantas y los insectos.

Los reptiles ponen menos huevos que los anfibios, las crías permanecen más tiempo en el huevo y nacen más desarrolladas.

En el Carbonífero, las plantas desarrollaron su propio “huevo”, las semillas. Las coníferas, por ejemplo, mediante la desecación de las semillas pueden detener el desarrollo del embrión hasta que las condiciones ambientales les sean favorables. Se ha logrado germinar semillas encontradas en yacimientos neolíticos de hace 10 mil años.

El mundo vegetal no puede desplazarse buscando las mejores condiciones, pero puede esperar el momento adecuado para reproducirse.

En la diversificación producida hace 300 ma se generaron dos líneas evolutivas claras. Los reptiles tienen una fuerte restricción en cuanto al control de su temperatura interna. Pero dos grupos descendientes (dinosaurios y aves) mejoraron esta restricción. También los mamíferos. Éstos generan calor mediante el metabolismo interno y necesitan mantenerlo evitando su pérdida a través de la piel. Para ello, los mamíferos desarrollaron pelos y las aves, plumas, que derivan de las escamas de los reptiles. Funcionan formando una capa de aire inmóvil sobre la superficie de la piel.

La capacidad de regular la temperatura se favoreció por cambios en el sistema circulatorio (elevada presión y rápido flujo sanguíneo) y en la hemoglobina de la sangre (con menor afinidad al oxígeno, lo que aumenta la concentración de este gas en el cuerpo).

1.1.3. Reptiles, dinosaurios y aves

Reptiles y aves

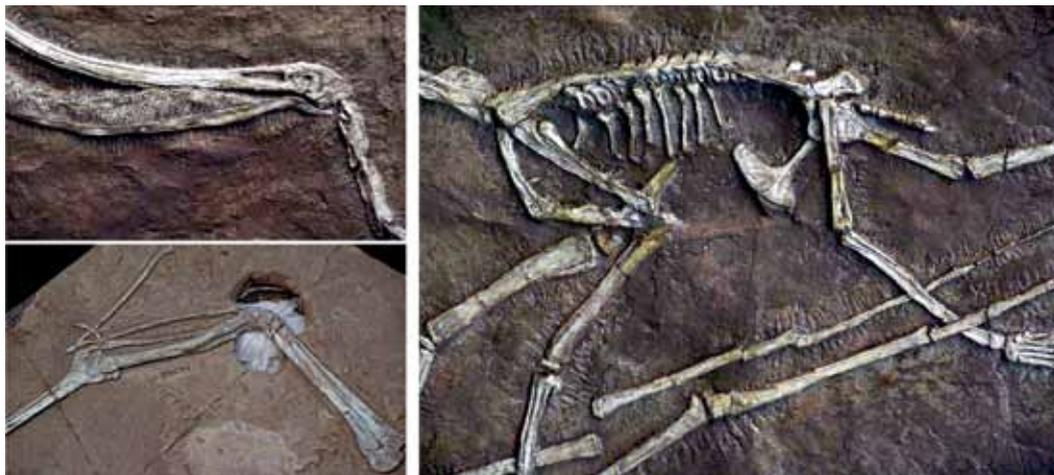
Las aves evolucionaron desde los reptiles a través de una línea de dinosaurios bípedos que poseían plumas.

Las patas y los dedos de las aves tienen escamas córneas y uñas similares a las de los reptiles. En algunos grupos de reptiles, como en todas las aves, existen sacos aéreos. Las aves y los reptiles ponen huevos. Los pichones eclosionan por medio de una carúncula especial que tienen en el pico y que luego pierden. Los ojos tienen similar estructura de peine (pecten) y de membrana nictificante. Existen además semejanzas en los glóbulos rojos y en la hemoglobina de la sangre.

Entre las muchas diferencias, los reptiles crecen toda la vida, aunque el ritmo disminuye con la edad. Las aves, en cambio, crecen muy rápido cuando son jóvenes. El hueso de las aves se desarrolla en las terminaciones cartilagosas (epífisis). En la etapa final del crecimiento, el cartílago se transforma en hueso.

Pterosaurios

Clase Reptilia, orden Pterosauria, formaban un grupo de reptiles voladores que no eran dinosaurios aunque convivieron en la misma época (225-65 ma).



1.1. *Pterodaustro guinazui*. El calco del fósil y el ala original fueron expuestos en el Museo Argentino de Ciencias Naturales.

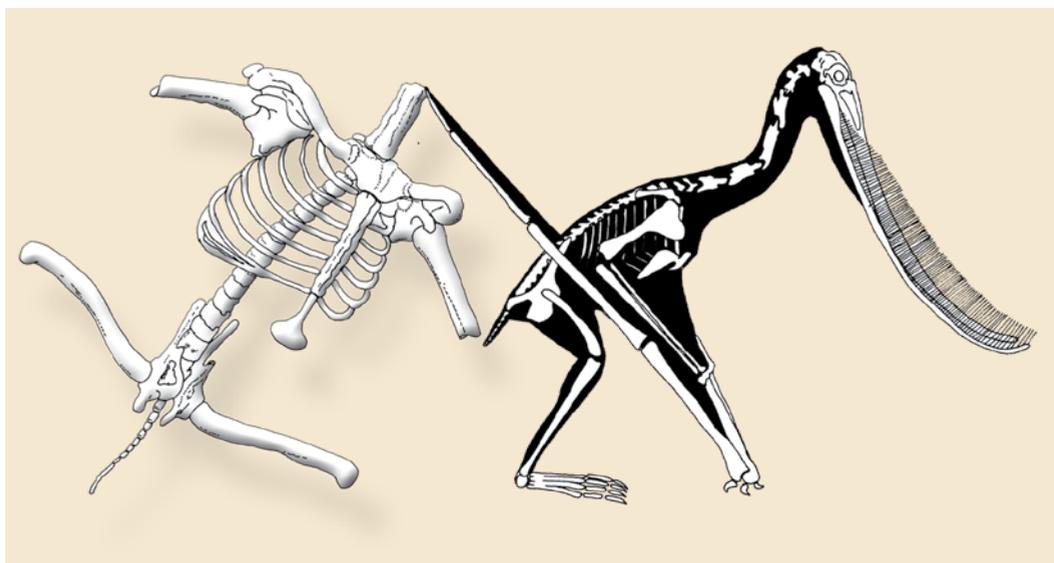
No tenían plumas y las alas estaban formadas por una lámina de piel delgada que unía el único dedo alargado.

Quetzalcoatlus northopi era un pterosaurio que tiene el récord de envergadura (10 m), lo que lo hace el animal volador más grande conocido.

La gran mayoría de los pterosaurios fue encontrada en depósitos marinos, lo que sugiere una vida cercana al mar. Han tenido una sorprendente variedad de formas, a pesar de que se conocen sólo algo más de un centenar de especies fósiles.

Brasil ha sido una fuente reciente de fósiles de pterosaurios. Un caso particular es el *Pterodaustro guinazui* (fig. 1.1) (125 ma) encontrado en Argentina. Poseía mandíbulas con barbas, constituidas por unos 500 dientes, que utilizaba para el filtrado en aguas bajas. Se trata de un caso único en la evolución dental. Los dientes de la mandíbula superior eran pequeños y servían para peinar y limpiar a los inferiores, lo que indica un tipo de alimentación similar a la de los flamencos, que poseen un pico con barbas parecidas.

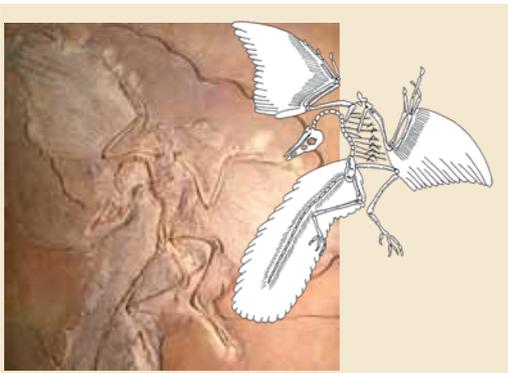
1.2. *Pterodaustro guinazui*. Esquema del esqueleto (derecha) y una reconstrucción posible 3D del esqueleto.



Dinosaurios y aves

El grupo de reptiles que evolucionó hacia los dinosaurios tenía las patas verticales respecto del cuerpo. Más tarde, las patas anteriores fueron relevadas de la locomoción y pudieron adaptarse a otras funciones, como manipular alimentos o trepar árboles. Se trata de un avance capital en la evolución de la vida para permitir una mayor capacidad de inteligencia del animal.

Al principio existían dos hipótesis sobre el origen de las aves desde los reptiles. Una hipótesis sugiere una línea directa desde los arcosaurios (reptiles arcaicos como los tecodontes) y la otra señala la evolución desde los dinosaurios terópodos. Hoy día no hay dudas que las aves son dinosaurios terópodos y las pruebas son abrumadoras.



1.3. *Archaeopteryx litographica*. Calco del fósil.

El antecesor de las aves más antiguo es *Archaeopteryx litographica* (150 ma). Su nombre significa "ala antigua" y fue encontrado en capas de pizarra litográfica en Alemania. La dureza y finura de la caliza ha permitido conservar detalles microscópicos de las plumas. Las plumas de *Archaeopteryx* son iguales a las actuales. Tenía un tamaño algo mayor que una paloma grande y sus rasgos eran los de un ave actual. Sin embargo, sus características son intermedias entre los dinosaurios y las aves modernas.

El cráneo de *Archaeopteryx* tenía mandíbulas con dientes, las aves actuales tienen pico. Ambos muestran un cuello largo formado por las vértebras cervicales. *Archaeopteryx* tenía costillas delgadas, pero las aves actuales las tienen aplanadas con extensiones que las unen entre sí y les dan rigidez. *Archaeopteryx* no tenía la quilla en el esternón, los músculos de vuelo debían ser rudimentarios y resulta

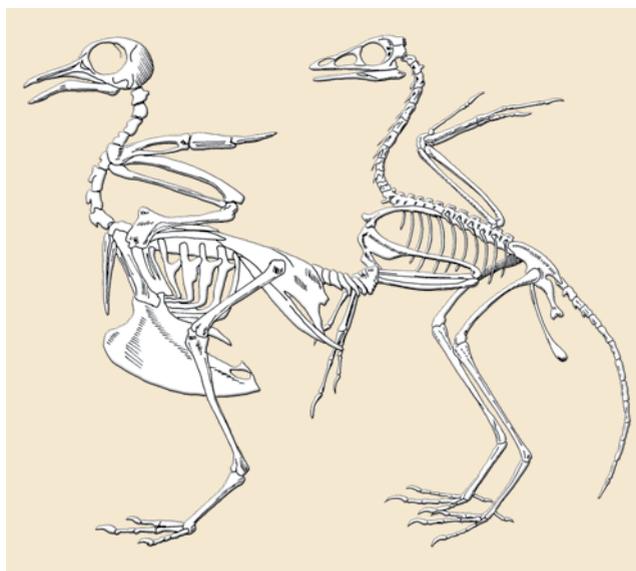
probable que no pudiera volar, aunque tendría facilidad para planeos de corto alcance.

Archaeopteryx tenía 3 dedos con garras, lo que le permitiría ajustarse a los árboles. Las aves actuales han reducido los dedos y han perdido las uñas en las alas. Sólo *Opisthocomus hoatzin*, un ave del norte de Sudamérica, presenta también uñas en los dedos vestigiales de las alas que usa para trepar por las ramas. *Archaeopteryx* no poseía huesos huecos, lo que pone en duda la existencia de sacos aéreos y el tipo de sistema respiratorio.

Archaeopteryx tenía una pelvis similar a los dinosaurios lo que supone que pudo ser un buen corredor. La cola estaba formada por una espina caudal larga en lugar de la cola minimalista de las aves. Por las impresiones en la pizarra, se sabe que las plumas de la cola se encontraban por pares en cada vértebra (una de cada lado).

Se han avanzado dos teorías para explicar cómo evolucionó el vuelo en las aves. La primera sugiere que un grupo de dinosaurios bípedos desarrolló el hábito de aletear los miembros anteriores cuando corrían para cazar insectos. La segunda teoría, dice que el ave ancestral era arborícola y que los miembros anteriores ayudaban para saltar de rama en rama. Sin embargo, puede ser una dicotomía falsa, ya que podrían haber tenido un comportamiento que incluía ambas actividades.

1.4. Comparación de *Archaeopteryx* (a la derecha) y de un ave moderna (izquierda).



La evolución en el Cretácico (144-65 ma)

China ha sido la fuente reciente más importante de especies primitivas de dinosaurios con plumas. Se incluye *Sinosauropteryx*, *Protarchaeopteryx*, *Caudipteryx* y *Confuciusornis*, todos cercanos o posteriores a *Archaeopteryx*. Probablemente no serían buenos voladores, lo que apoya la hipótesis de que las plumas son anteriores al vuelo. Las aves con dientes se diversificaron y fueron desplazadas por las aves modernas (hace unos 115 ma). Para aquel momento, estaban presentes casi todas las adaptaciones que muestran las aves actuales.

Se mencionan las siguientes aves del Cretácico: *Confuciusornis* posee una cola corta de 5 vértebras fusionadas que presagia el pigostilo. Tiene un pico sin dientes. El macho muestra 2 plumas largas en la cola, mientras que la hembra no las tendría. Con *Iberomesornis* aparece el pigostilo moderno y los pies prensiles para la vida arborícola. Con *Enantiornithes* se llega a una mayor fusión esquelética y aparece el álula para mejorar la maniobrabilidad de vuelo. Con *Hesperornis* se acorta la cola y la espalda. El esternón termina en quilla y el dorso y la pelvis se vuelven compactos.

Muchos linajes de aves se extinguieron con los dinosaurios hace 65 ma, en lo que se acepta que fue una catástrofe planetaria, producida por el choque de un gran cuerpo desde el espacio en el borde de la península de Yucatán.

Hasta hace unos años había pocas pruebas de las aves actuales antes de 65 ma (se sabía de las aves costeras transicionales). Pero usando los "relojes moleculares", se puede concluir que varios linajes debieron cruzar la barrera de 65 ma. Las diferencias entre los órdenes de las aves actuales son muy grandes como para provenir de un linaje único de 65 ma. Por ejemplo, existen pruebas moleculares que los *Struthioniformes* iniciaron su expansión desde Sudamérica al resto de Gondwana hace unos 100 ma. Los estudios de ADN remontan la edad de las aves actuales a 125 ma. Una hipótesis lleva a 20 el número de órdenes que habrían superado la barrera de los 65 ma.

La evolución en el Terciario (65-5 ma)

Sin duda, desde varios linajes que sortearon la extinción, la radiación de los diferentes órdenes de aves ocurrió durante el Paleoceno y el Eoceno (entre 65-33 ma). En este lapso se formaron los 30 órdenes de aves actuales.

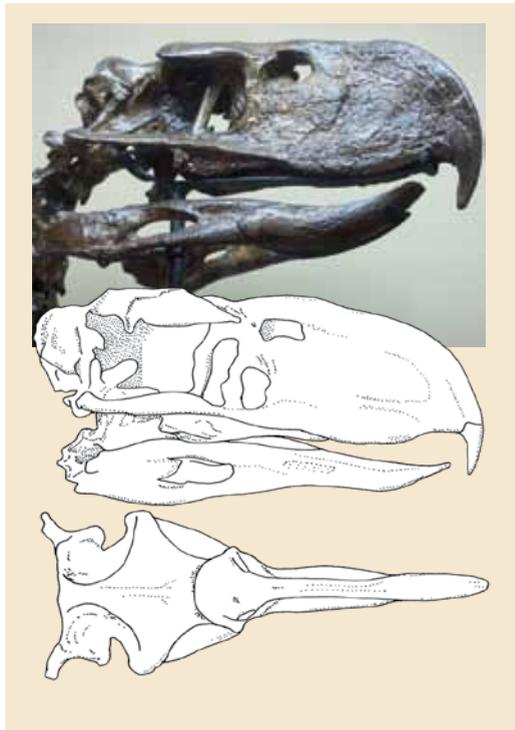
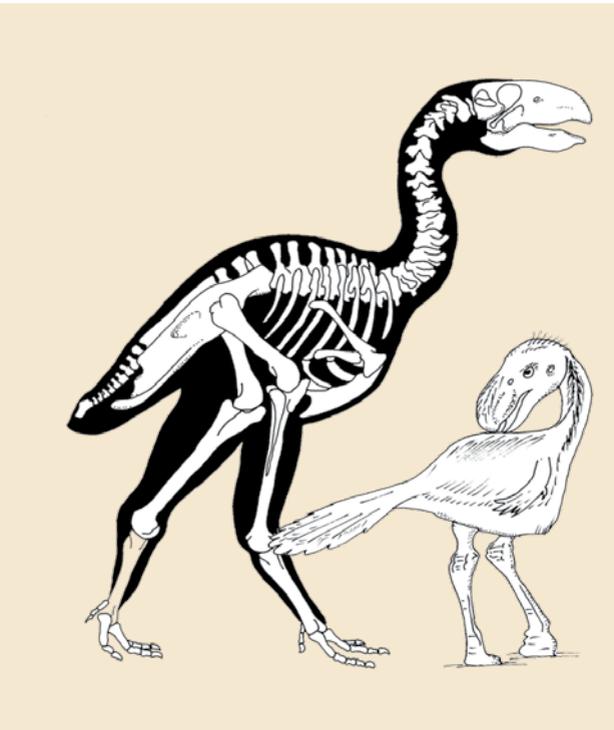


1.5. Dos hipótesis del origen del vuelo. La arborea, planeando desde los árboles y la cursorial, saltando a la carrera.

Más de la mitad de las especies de aves (5.700 de 9.700 en total) se agrupan en el orden *Passeriformes*. Se caracteriza por las patas prensiles adaptadas para sostenerse en ramas y la estructura de la glándula uropigial. Este orden se cree que surgió en Australia hace 45 ma y de allí se propaga al resto del planeta. Se los subdivide en *Oscines* (con 4.500 especies) y *Suboscines*, siendo estos últimos los que tienen la siringe menos desarrollada y por ello un canto más simple. Los Suboscines se han diversificado con enorme éxito en el neotrópico donde existen 1.100 de las 1.150 especies del planeta.

En el hemisferio norte el orden de los *Diatrymiformes* ocupó el nicho de los mamíferos carnívoros (en ausencia de ellos). Eran carroñeras o cazadoras de gran tamaño. En el hemisferio sur, los grupos equivalentes fueron los *Fororacoides* (fig. 1.6) (hoy extintos) y los *Ratites* (que aún subsisten, pero no son cazadores). Como ambos hemisferios continentales estaban aislados, se trata de una evolución convergente de grupos diferentes.

Los Fororacoides eran aves de escasa o nula capacidad de vuelo y de gran tamaño (0,50 a 2 m de altura y entre 30 y 400 kg de peso). En Argentina se conoce una veintena de especies, muchas descritas en base a materiales muy fragmentados. Su des-



1.6. *Andalgalmis steulleti* pertenece al orden Gruiformes, familia Fororracoide. Es un grupo de aves extintas hace 2 ma.

aparición coincide con el ingreso de los mamíferos carnívoros desde el hemisferio norte.

Los Fororracoideos fueron estudiados especialmente en el Museo de La Plata, en cuya revista *Museo*, se hace un interesante recuento (junio 1998). Informa sobre dos tipos de estructuras craneales. En un grupo, el cráneo es angosto y alto, diseñado para soportar tensiones verticales, apto para la fuerte mordedura típica de los cazadores carnívoros. Los huesos de las patas estaban bien adaptados para la carrera y los giros abruptos, un comportamiento de predador activo. Los más pequeños podrían haber llegado a tener un vuelo de corta distancia. El otro tipo de cráneo es más ancho que alto y las mediciones biomecánicas subrayan una resistencia igual en todas direcciones. Es una característica de los carroñeros que rompen la presa por fuertes golpes laterales.

Tienen patas robustas no adaptadas para la carrera. Las alas casi inexistentes indican que no podían volar.

El conocimiento de la historia de las aves es limitado debido a que los fósiles son de difícil conservación (son livianos y frágiles).

La documentación paleontológica posee registros de escasas especies de aves y muchos se refieren a fragmentos que dejan sólo intuir. Con todo, la clase Aves logró radiarse por todos los hábitat de la Tierra y adaptarse a climas extremos o sortearlos mediante el vuelo.

Nota del editor: para una descripción mas detallada de lo expuesto en este capítulo sugerimos leer *Vida en Evolución*, que enfoca la evolución de la vida en el planeta vista desde Sudamérica, del mismo autor de este libro.



1.2.1. El ambiente y las especies

Biogeografía y especiación de la vida

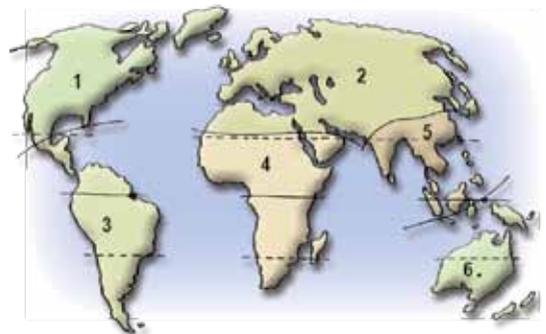
Ya en el siglo XVIII se sabía que “en lugares diferentes existen faunas diferentes”. Pero no fue hasta que Darwin ensayara el **principio de ancestro-descendencia**, que se modificaron las ideas sobre la distribución de los organismos. Él observó que la distribución de los seres vivos era por regiones delimitadas mediante barreras geográficas y que los eventos geológicos antiguos influyen en la distribución actual de las especies.

Fue A. Wallace (quien concibiera la idea de la evolución en forma independiente a Darwin en la misma época) el que propuso en 1876 la división del mundo en 6 zonas sobre la base de la distribución de los animales. Las llamó regiones biogeográficas. Por ejemplo, la región **neotropical** comprende América Central y del Sur (fig. 1.7).

La idea de separación y aislamiento continental se pudo explicar mediante el concepto de Deriva Continental (la actual teoría de Tectónica de Placas) y el conocimiento sobre las glaciaciones. Estas teorías explican la conformación actual de los continentes partiendo de un supercontinente llamado Pangea (con Laurasia al norte y Gondwana al sur).

Las aves han conquistado todo el planeta. Por ello nos interesa saber cómo se llegaron a generar las nuevas especies.

La especiación es el proceso por el cual una especie se divide en dos, evolucionando como linajes distintos (fig. 1.8). A la especiación se llega cuando existe algún tipo de aislamiento reproductivo, que consiste en una característica heredable o conducta que impide el apareamiento entre poblaciones que divergen genéticamente.



1.7. Las grandes regiones biogeográficas son: (1) Neoártica, (2) Paleoártica, (3) Neotropical, (4) Etiópica, (5) Oriental y (6) Australiana. Cada una de estas regiones se subdivide en diferentes ambientes.

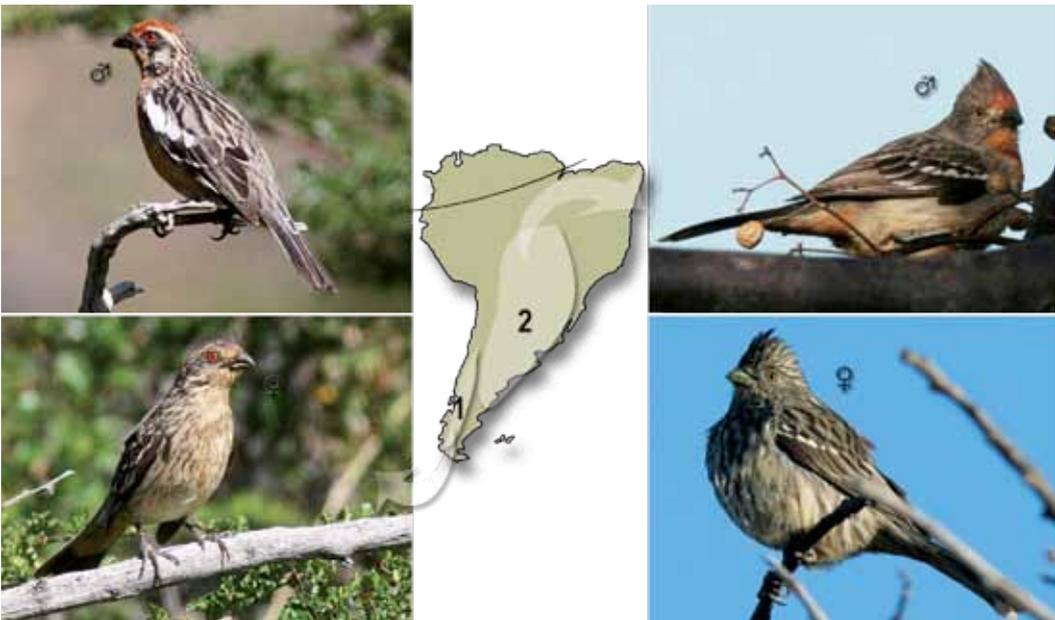
Se pueden indicar los siguientes tipos de aislamientos:

- El aislamiento espacial se produce por barreras geográficas. Una variante es el aislamiento ecológico, que ocurre dentro de diferentes ambientes en el mismo espacio. Tal es el caso de aves que tienen una relación muy íntima con algún tipo de árbol.
- El aislamiento temporal ocurre con especies que tienen diferentes períodos de reproducción.
- El aislamiento por diferencias de conducta (rituales, canto o colores) que impide formar parejas.
- El aislamiento mecánico se produce cuando los genitales son incompatibles para el cruce entre especies (patos).
- El aislamiento gamético se debe a que el espermatozoide y el huevo tienen cierta incompatibilidad química que impide la fertilización. Se incluye el aislamiento por mortalidad del híbrido como embrión o al nacer, sin poder dejar herencia genética.

La teoría de los **Refugios Pleistocénicos** dice que las glaciaciones en los últimos 1,8 ma afectaron la distribución de las biotas, las que quedaron aisladas en regiones. Mediante evidencias obtenidas

del estudio del polen fósil, se encontró que durante las glaciaciones, la selva tropical amazónica se vio reducida a parches inmersos en un territorio similar a la pampa actual. Los animales tuvieron oportunidad de evolucionar y diferenciarse en cada "refugio". Al terminar la glaciación, la selva se volvió a extender pero las especies se encontraban ya diferenciadas. Este proceso ha sido demostrado también en la diferenciación de aves en los desiertos de Norteamérica (especialmente en los gorriones).

Se señala la hipótesis de que el número de especies estaría ligado al régimen de lluvias. Mayor cantidad de lluvia implicaría mayor cantidad de especies. Esta hipótesis es una variante de lo que se conoce como **Ecología del Lenguaje**. Al estudiarse la cantidad de idiomas por región en el mundo, se observó que la zona al sur del Sahara en África Occidental tiene la mayor densidad, con cerca de 700 lenguajes. Pero la densidad aumenta en la medida que se pasa del Sahara hacia el ecuador, es decir con el régimen de lluvias en aumento. La abundancia de lluvias y alimentos mantiene a los habitantes en pequeñas zonas y no se ven forzados a realizar migraciones o comerciar con las regiones vecinas. En las zonas donde hay temporadas de lluvia y de sequía



1.8. La especiación de las aves: Las especies divergen cuando existe algún tipo de aislamiento reproductivo. Como ejemplo mostramos en la familia Cotingidae el género *Phytotoma* con aislamiento geográfico para dos especies. A la izquierda (1) *Phytotoma rara* (*Rara*) y a la derecha (2) *Phytotoma rutila* (*Cortarramas*).

se requiere el contacto con otros pueblos. La abundancia es también un mecanismo de aislamiento y de especiación de la vida.

El estudio de la ecología de las selvas y sus bordes ha permitido conocer que una fuente de especiación muy importante es el borde de las áreas selváticas. Si bien las zonas selváticas tienen la densidad más alta de especies por unidad de superficie, las zonas de transición selva-sabana serían la clave del surgimiento de nuevas especies. La evidencia obtenida en las selvas andinas de Bolivia, Perú y Ecuador ha permitido aportar pruebas sobre la influencia abrumadora que tiene la orografía y el clima en la generación y el mantenimiento de las especies.

Cómo se modelan los continentes

La conformación general del ambiente está determinada por diferentes causas que son dinámicas en el tiempo. A gran escala, se explica por las teorías de la Deriva Continental y Tectónica de Placas.

Hacia 1620, el filósofo inglés Francis Bacon discutió la posibilidad de que América estuviese unida hace mucho tiempo a África y a Europa debido a lo complementario de sus costas. Pero el concepto de Pangea fue propuesto por el alemán A. Wegener recién en 1910. Para hacer el ajuste de los continentes eligió la isobata (línea con igual profundidad) de 2.000 metros. Así surgió la teoría de la **Deriva Continental** (fig. 1.9). Las glaciaciones ocurridas en el Pérmico y Carbonífero en el hemisferio sur que abarcan a casi todos los continentes, no dejan lugar a dudas de que ocurrió en una única masa de tierra. Además, existen bloques continentales llamados **cratones** que coinciden entre Sudamérica y África.

Pangea existió como una sola masa territorial (con un único gran océano) hasta cerca de 180-140 ma, cuando inició la separación en dos grandes masas (Laurasia al norte y Gondwana al sur). La fragmentación continuó (y aún lo hace) en diversas secciones para formar los continentes e islas actuales. Con la Tectónica de Placas como soporte se pueden explicar muchos de los agrupamientos de especies y su distribución por áreas. Por ejemplo, el endemismo del orden Paleognatos en el hemisferio Sur.

Lo que hoy es India estaba unida al África, luego se separó para "viajar" atravesando el océano Índico y chocar contra Asia. Este choque en curso está formando la cadena montañosa del Himalaya. El norte y sur de América no estuvieron unidos hasta

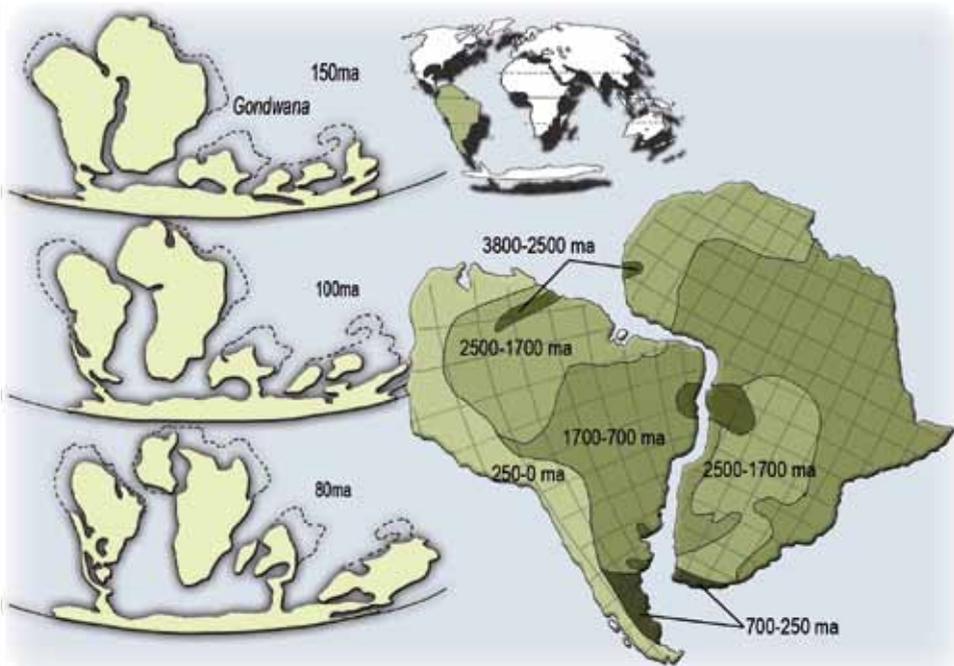
que la proximidad permitió formar Centroamérica, una franja de tierra transitoria en esta dinámica. Sudamérica se mueve alejándose de África gracias a la apertura del centro del océano Atlántico. Este movimiento hacia el oeste produce el choque con la base del océano Pacífico que eleva la Cordillera de los Andes. El rozamiento entre el continente y la placa del Pacífico (que se sumerge lentamente por debajo) acumula tensiones que se liberan en forma de terremotos en los países andinos.

Más atrás en el tiempo también existieron movimientos. Por ejemplo, la Patagonia era independiente de Sudamérica hasta que hace unos 300 ma colisionó formando las actuales sierras del sur de la provincia de Buenos Aires, muy desgastadas por el tiempo.

La deriva de los continentes se explica por la teoría de **Tectónica de Placas** (fig. 1.10). Esta teoría dice que la capa superficial de la Tierra está formada por placas independientes que se mueven en forma relativa, una respecto de la otra. No hay placas inmóviles y el ritmo promedio es de 2 cm al año. Existen tres tipos de interfaces entre placas:

- La **convergencia** son placas que chocan entre sí, lo que genera cadenas montañosas.
- La **divergencia** son placas que se separan, como en el centro del océano Atlántico.
- El **deslizamiento** se produce cuando dos placas se corren lateralmente.

Las glaciaciones más importantes ocurrieron en los dos últimos millones de años. El Pleistoceno se inició hace 1,8 ma y coincide con una inversión del campo magnético y con el avance de los hielos en el hemisferio Norte. Es una sucesión de períodos de baja y alta temperatura que acumularon hielo en los polos y las cadenas montañosas. El avance y retroceso de los glaciares modeló el terreno, cambió el clima y aisló especies. El descenso de la temperatura se produce por varias causas. Una de ellas es la modificación de las corrientes oceánicas cálidas que hacen templado al norte de Europa. Para conocer la temperatura en la historia se estudia la vida en cada período. Analizando los foraminíferos fosilizados (protozoos marinos microscópicos con caparazón), se conoce la acumulación en el caparazón de isótopos O_{16} y O_{18} . El O_{16} (isótopo 16 del oxígeno) es más ligero y se evapora más fácil que el O_{18} que requiere más calor. La relación entre ambos entrega una idea de la temperatura en el sedimento marino estudiado



1.9. La Deriva Continental señala que la distribución de tierras ha variado a lo largo del tiempo. La referencia es un conglomerado único de hace 150 ma llamado Gondwana. La existencia de Gondwana en el hemisferio Sur permitió la dispersión de los Paleognatos en Sudamérica, África y Australia, antes de separarse. El encaje de las costas de África y América del Sur y la coincidencia de edad de los basamentos de roca continental (a la derecha), son una prueba de la existencia de Gondwana. La edad de la superficie continental se basa en B. Burchfiel del Massachusetts Institute of Technology, *Scientific American*, noviembre 1983.

(mayor proporción de O_{18} implica una mayor temperatura ambiente).

Es posible observar una secuencia de períodos de baja y alta temperatura. En particular en la bioregión del Río de la Plata, se hacen notar los dos tiempos extremos más cercanos. Hace 20.000 años el océano se había retirado cerca de 300 km de la costa actual a 180 m por debajo del nivel presente. Un importante avance del mar hace 6.000 años (producto de la alta temperatura en el período interglaciar) cubría las costas de la bahía de Samborombón y el actual delta del río Paraná. A la vez cambió el clima convirtiendo lo que hoy es Amazonia en un terreno similar a la pampa actual y a ésta en un clima patagónico.

1.2.2. Los movimientos de las aves

¿Por qué migran las aves?

Los movimientos de las aves son conocidos desde hace mucho tiempo. En las Sagradas Escrituras

hay referencias sobre las migraciones de cigüeñas, golondrinas y grullas. El hombre usó la orientación de las palomas mensajeras desde 3.000 aC. *Columba livia* (Paloma Doméstica) fue la primera ave domesticada y existen monedas de referencia procedentes de Mesopotamia de 4.500 aC.

Aristóteles explicaba los movimientos de las aves como incentivadas por el invierno. Reaccionaban al frío desplazándose a regiones más cálidas, descendiendo de montañas o entrando en letargo para hibernar. Al no encontrar una explicación para aquellas aves que no se ven por unos meses, admitía la transmutación de los petirrojos (*Erithacus rubecula*) en colirrojos (*Phoenicurus sp.*) durante el verano.

Recién en el siglo XVI se entendió que las aves que desaparecían de Francia en invierno, eran las mismas que aparecían en el norte de África. Pero Linneo sostenía aun la teoría respecto a la hibernación de la golondrina (*Hirundo rustica*). Para 1770, Buffon rebatió la teoría de la hibernación diciendo que un ave sometida al frío, en lugar de hibernar, moría.

Pero, ¿cuándo comenzaron las aves a migrar? Desde el momento en que podían volar estaban en condiciones de sortear obstáculos y recorrer grandes distancias. Pero las grandes migraciones periódicas anuales tienen otro nivel de complejidad. Una hipótesis insinúa que durante el período Terciario (65-1,8 ma) las aves ya realizaban migraciones, debido a que existían alternancias entre zonas favorables y desfavorables según la época del año. La hipótesis opuesta lleva el inicio de las migraciones a las glaciaciones de la período Cuaternario (luego de 1,8 ma). La cobertura de hielo habría provocado una gran mortandad. Algunos individuos llegaron a regiones más favorables y con el retroceso de los hielos regresaron al norte, desde donde se ven forzadas a marcharse cada invierno. Se ejerció entonces una selección natural en favor de los impulsos migratorios.

Las glaciaciones no sólo afectaron a los animales, sino también a las plantas. Mientras en América

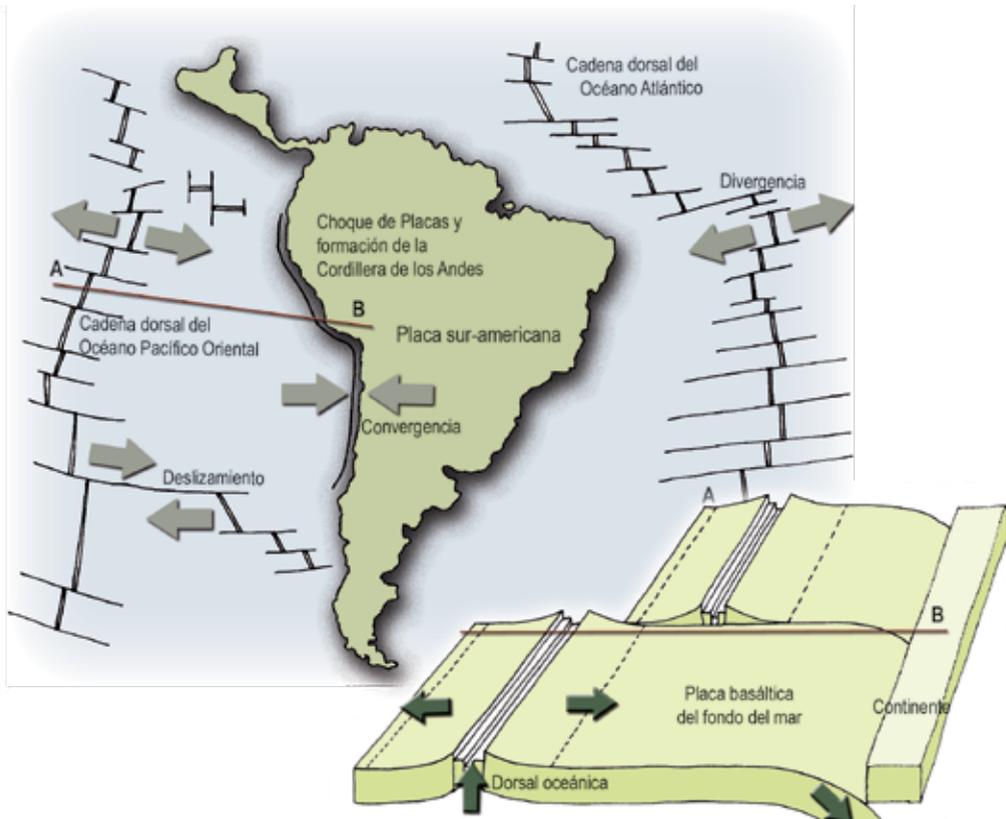
del Norte las plantas pudieron refugiarse hacia América Central, en Europa el límite horizontal que impone el mar Mediterráneo produjo la reducción de variedad de plantas autóctonas en la Europa actual.

¿Qué son las migraciones?

El movimiento más simple es el no periódico y por ello no se lo considera una migración propiamente dicha. Puede ser causado por la dispersión de los jóvenes que abandonan el área de cría; fugas repentinas por condiciones desfavorables del clima (frío, lluvias, sequías) o por nomadismo debido a la ausencia de alimento (estacional o cíclico).

Los movimientos migratorios propiamente dichos son mucho más complejos. Si bien ocurre también en otros grupos de animales (insectos, peces, ballenas y murciélagos), las migraciones de las aves son espectaculares. Son migratorias cerca de 4.000 de las 9.800 especies de aves.

1.10. La Tectónica de Placas explica el movimiento de los continentes. Predice cómo las grandes masas de tierra se separan, mueven y colisionan, deslizando sobre el basalto que forma el fondo de los océanos.



El seguimiento de las aves

Para estudiar los movimientos de las aves, los métodos de marcación deben asegurar la perdurabilidad de las marcas sin alterar la supervivencia y la conducta. Algunas técnicas de seguimiento utilizadas son:

-El anillado. Es el más antiguo, junto con las marcas o bandas alares. Consisten en anillos (metálicos o plásticos) aplicados en las patas o rodeando el húmero en el ala y uniendo sus extremos con remaches entre las plumas secundarias (las que están junto al cuerpo) y las escapulares.

-Colorantes de plumas. Es un método sencillo de aplicación, de escasas posibilidades de variación y poca perdurabilidad. Puede usarse la decoloración de plumas en aves rapaces, pero presenta el inconveniente de desaparecer con la muda de las plumas.

-Los imperdibles alares colocados en el propatagio del ala se aplican cuando los pollos son demasiado pequeños para ponerles anillos.

-El radio-tracking es el seguimiento mediante equipos de radio para telemetría. El radiotransmisor se coloca en la espalda (a veces en los tarsos). Se utiliza la banda de 140-220 MHz. Dependiendo del equipo, se puede localizar el ave entre 500-1.000 m cuando están en tierra, entre 3-5 km si están sobre un árbol y entre 10-15 km si están volando.

-El radar trabaja en forma similar al seguimiento de los aviones. Es útil para movimientos a cientos de kilómetros de distancia (mar Caribe).

-El seguimiento satelital se realiza con emisores especiales que permiten obtener datos anuales. También se puede colocar un receptor de GPS en el ave para registrar sus movimientos en forma permanente.



1.11. Rutas de inmigración. Entre América del Norte y América del Sur hay 3 rutas de migración: sobre el continente, sobre el arco de islas y sobre el océano. *Pluvialis dominica* (Chorlo Pampa) cría en el extremo norte del continente (tundra ártica) y migra al sur de Brasil, Uruguay y la pampa de Argentina. Sigue una ruta elíptica de 13.000 km en cada sentido, bajando por el océano y subiendo por Centroamérica.

Mucho de lo que se conoce de las migraciones se debe al anillado de casi 100 millones de aves en

Las migraciones verdaderas se caracterizan por ser:

- Desplazamientos con cierta envergadura (cientos o miles de kilómetros) y duración (varios meses).
- Ocupan toda o la mayoría de la población, no se consideran a individuos aislados.
- Es voluntaria, no obligada por trastornos atmosféricos violentos.
- Es periódica, se repite todos los años y es un viaje de ida y vuelta.

- Aparece una complementación entre las áreas de cría y las de reposo o invernada.

Las migraciones aportan interesantes ventajas:

- Permiten acceder a recursos de alimentos esporádicos por períodos cortos.
- Impide que se desarrollen depredadores naturales por ausencia de un alimento permanente.
- Aprovecha las mejores condiciones climáticas en cada extremo y evita climas adversos en animales de alta actividad metabólica.



1.12. Ejemplos de aves anilladas captadas en la vida natural. (1) *Calidris fuscicollis* (Playerito Rabadilla Blanca), (2) *Coscoroba coscoroba* (Coscoroba) y (3) *Sterna hirundo* (Gaviotín Golondrina).

Europa durante el siglo XX, con una tasa de recuperación de casi el 2 %. En EE.UU., una campaña en la segunda mitad del siglo pasado permitió verificar una profunda caída en el número de aves migratorias que se dirigen al hemisferio Sur. La migración entre las Américas sigue tres posibles rutas (Centroamérica, el arco de islas y el océano). Entre Europa y África, las rutas migratorias son por Gibraltar (300 millones de aves al año); Sicilia (250 millones) y oriente medio (1.500 millones).

Un método no convencional para identificar el origen de las aves se basa en contar la proporción de isótopos en las plumas. Por ejemplo, el deuterio

es el isótopo pesado de hidrógeno. Las gotas de lluvia que se precipitan primero son las que contienen mayor proporción de deuterio (agua pesada). La distancia desde el mar, la elevación y la temperatura afecta la tasa de agua pesada en la lluvia. El agua pesada ingresa en la cadena alimenticia (plantas, insectos y aves) y el deuterio se acumula en las plumas. Existe entonces una correlación entre el lugar de procedencia y la cantidad de deuterio en las plumas. Si se conoce el mapa de precipitaciones de deuterio y se mide la proporción en las plumas, se puede conocer el origen del ave.

La época de migración está claramente establecida y acoplada a los ritmos fisiológicos internos anuales. Las aves sufren cambios con la duración del día, las variaciones del clima (lluvias estacionales) y el ciclo reproductivo. Esto ocasiona un estado de hiperactividad (la inquietud migratoria), donde se encuentran intranquilas y duermen poco. Comen en exceso y acumulan grasas en los músculos pectorales, el dorso y el abdomen, las que serán usadas como combustible para el viaje.

Durante la migración no se detienen a comer lo suficiente y pierden hasta la mitad de su peso.

Tipos de migraciones

Las migraciones de largo recorrido son las latitudinales (orientación norte sur) realizadas por especies que crían en el hemisferio Norte. Cerca del polo norte, el clima sufre cambios profundos, los veranos son cálidos con abundancia de alimento y los inviernos son fríos y nevados.

En el hemisferio Sur, las masas de tierra están alejadas del polo y las variaciones climáticas son menores, pero la superficie disponible es menor. En Sudamérica, muchas especies que crían en el sur del continente migran más al norte durante el invierno, en lo que es una **migración latitudinal** de corta distancia.

Las **migraciones longitudinales** son realizadas en dirección este oeste en las regiones centrales del hemisferio Norte, desde los continentes hacia las costas. Las **migraciones altitudinales** corresponden a desplazamientos desde las altas montañas a los valles.

La migración es un fenómeno instintivo, producido por mecanismos hereditarios. Al estudiarse aves en aislamiento se observó que responden a ciclos **circanuales** (cerca de un año) para la muda y el deseo de volar en una dirección. Los ritmos biológicos **circadianos** (cerca del día) están controlados por la glándula pineal que produce la hormona **melatonina**, pero son estimulados por factores externos (la duración del día). La glándula hipófisis (pituitaria) segrega hormonas (gonadotropinas) que actúan sobre el metabolismo de las grasas y el proceso de muda. Esto provoca el exceso de alimentación que es asimilado como grasa.

Se sabe que existe una relación entre la acumulación de grasas y la envergadura de la migración. Las aves sedentarias acumulan entre 10 y 20 % de su peso, las migratorias de corto alcance 20-40 %, las de largo alcance 50-60 % y algunas hasta el 100 %. Midiendo el peso de los órganos internos de *Limosa lapponica* que realiza migraciones de 11.000 km entre Alaska y Oceanía, se encontró que antes de iniciar la migración el 55 % de su peso son grasas. Para compensarlo reducen las dimensiones del intestino, el hígado y los riñones al 25 %. Conservan lo necesario para volver a reconstruirlos en el lugar de destino.

La historia de los relojes internos circadianos se remonta a K. von Frisch en 1911. Este zoólogo estudió los peces *Poxinus phoxinus* que se oscurecen con luz y se iluminan con la oscuridad. Descubrió que no respondían a la luz ambiental. Paso a paso (inhabilitando los sentidos y algunas partes del cuerpo) fue llegando al centro del cerebro, hasta la glándula pineal. Hoy sabemos que esta glándula produce la melatonina. El control tiene su centro en un grupo de células nerviosas llamadas núcleo supraquiasmático, que están justo detrás de los ojos. Con algunas variantes, el funcionamiento es el mismo en diferen-

tes grupos de animales (insectos, aves o humanos). La luz externa colabora para ajustar el reloj interno, pero es autosuficiente.

Condiciones de la migración

La altura de vuelo depende de las condiciones atmosféricas, la orografía del terreno, la hora del día y la especie. Las migratorias nocturnas vuelan a mayor altitud que las diurnas. Las aves planeadoras dependen de la formación de corrientes térmicas. Los días con cielo cubierto, lluvia, vientos muy fuertes o niebla espesa, suelen inhibir la migración. En los días nublados también vuelan y se encuentran rapaces que planean dentro o por encima de las nubes, siendo invisibles al observador de aves.

Mediante el uso del radar se ha podido verificar que el 50 % de las aves migran debajo de los 1.000 m, el 30 % en el rango 1.000-2.000 m, el 15 % en 2.000-3.000 m y el 5 % en 3.000-4.000 m. Pueden llegar a alturas sorprendentes. Por ejemplo, los ánsares (*Anser sp.*), a su paso por el Everest, llegan a más de 9.000 m de altura y un buitre africano chocó con la turbina de un avión a 12.000 m.

Muchas especies vuelan en pequeñas bandadas de forma desordenada. Las aves sociales generan grupos para desplazarse y las de mayor tamaño presentan una formación ordenada; colocándose cada ave al mismo nivel que las otras, detrás y un poco al costado forman una figura de "V".

La velocidad de vuelo crucero depende de la especie y la dirección del viento. Se encuentra en el rango de 50-60 km/h. La velocidad no es constante. El recorrido diario está entre 50-200 km. Las aves que migran de noche recorren distancias mayores (400-500 km). Para sobrevolar el mar Caribe vuelan entre 2.000 y 4.000 km sin detenerse.

Se sabe que miembros de la familia Charadriidae (Chorlitos) realizan trayectos de 3.000 km sin escala a una velocidad media de 90 km/h. Algunas especies de la familia Laridae (Gaviotín) viajan desde el Ártico hasta el Antártico, unos 13.000 km, dos veces al año durante 12 años (su promedio de vida). Se ha calculado que algunas especies pequeñas recorren 4.000 km en 6 días. *Arenaria interpres* (Vuelvepedras) es capaz de recorrer más de 1.000 km al día.

Quizás por ello es que las pérdidas de individuos son cuantiosas. Se calcula que decenas de millones los que mueren cada año en los desplazamientos migratorios desde el norte hasta el sur de América.

1.2.3. La orientación durante la migración

Dendroica striata (Arañero Estriado) es un Passeriforme de la Familia Parulidae. Vive el verano boreal en los bosques de coníferas de Alaska y Canadá. En el otoño se dirige al Atlántico, se alimenta y acumula grasas. Con vientos del norte y noreste, se introduce en el mar para un viaje de 3 a 5 días. Vuela sobre las islas Bermudas, las Antillas y Puerto Rico. Cuando llega a Venezuela se detiene y quizás continúe el viaje hasta el norte de Argentina. Son unos 4.000 km volados sobre el Mar Caribe por un ave que pesa menos de 20 gramos. Es un ejemplo de capacidad de orientación y resistencia.

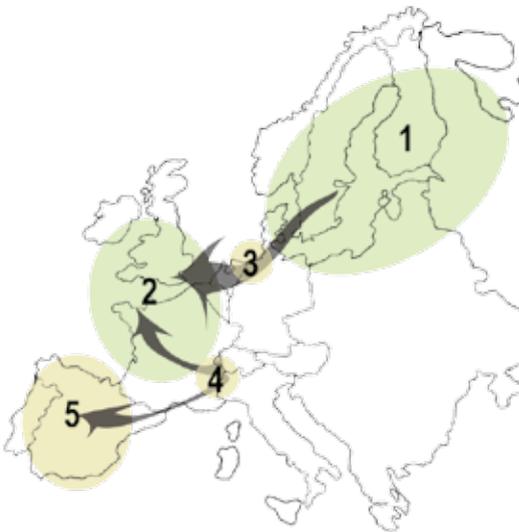
¿Cómo se orientan las aves?

Se propusieron muchas hipótesis sobre cómo se guía las aves. Actualmente, casi todas las incógnitas se han resuelto, pero aún no son suficientemente conocidas. En hechos, se conoce que los siguientes factores, o una combinación de ellos, influyen en la migración:

- Razones innatas, genéticas. La necesidad de migrar surge en una época específica del año, hacia una determinada dirección y durante un determinado tiempo. Una reveladora investigación fue realizada por A. Perdeck del Instituto Holandés de Investigaciones Ecológicas. Capturó

11.000 estorninos en Holanda (3) en los años '50 durante la migración desde Escandinavia (1) hasta el oeste de Francia (2). Fueron marcados y soltados más al sur, en Suiza (4) (fig. 1.13). Se recuperaron unos 350 individuos. Las aves con experiencia de migraciones anteriores llegaron al oeste de Francia. Las inexpertas que migraban por primera vez volaron en la misma dirección que llevaban tal como si no hubieran sido cambiadas de lugar. Terminaron en España (5). Las aves experimentadas corrigieron la dirección y el tiempo para llegar al lugar de destino del año anterior.

- Las aves aprenden siguiendo a otras aves. Los adultos inician el viaje en primer lugar, también suele ser común que los machos empiecen el viaje migratorio prenupcial antes que las hembras. Esto se debe a la ocupación de los mejores territorios de cría por parte del sexo dominante.
- Emplean ríos, montañas y costas como guías. La visión es una herramienta básica de navegación, exceptuando la primera vez. Se sabe por diferentes experimentos que las aves llegan a reaccionar ante la luz ultravioleta y polarizada. Quizás alguno de estos indicadores sensoriales tenga que ver en la orientación.
- Utilizan el sol o las estrellas como guías, dependiendo que migren de día o de noche. Durante el viaje, las aves siguen bien orientadas aun en días nublados, por lo que sin duda utilizan otras fuentes de orientación adicionales, como el campo magnético terrestre. La orientación por las estrellas y el magnetismo merece un tratamiento especial por separado (ver pág. 32).
- Una hipótesis sugiere que las palomas mensajeras utilizan su sensibilidad para oír infrasonidos. Los sonidos de muy baja frecuencia son producidos por corrientes de agua o el viento sobre montañas. Las tormentas y terremotos también producen infrasonidos y esto alerta a las aves con anticipación.
- Investigaciones llevadas a cabo en Italia, comprobaron que las palomas pueden levantar mapas olfativos. Aunque no tienen el gusto desarrollado (poseen 37 papilas gustativas mientras que los humanos tienen 9.000), el sentido del olfato está mejor provisto. El mapa olfativo lo levantarían en sus primeras semanas de vida, si son criadas en lugares con olores característicos.



1.13. Experimento que probó que las aves tienen una dirección de migración innata que es corregida con el aprendizaje.



1.14. ¿Cuándo podemos ver a las aves migratorias? Como ejemplo se muestran 3 grupos de aves migratorias en la región del Río de la Plata. El primero agrupa a aquellas especies que crían en el hemisferio norte y migran en el invierno boreal al hemisferio sur. Un segundo grupo cría durante el verano austral en esta región y en el invierno vuelan más al norte. El último grupo, cría al extremo sur de la región patagónica y llegan hasta el Río de la Plata en el invierno.

El primer grupo está representado por (1) *Tringa solitaria* (Pitotoy Solitario); (2) *Tryngites subruficollis* (Playerito Canela); (3) *Bartramia longicauda* (Batitú); (4) *Pluvialis dominica* (Chorlo Pampa); (5) *Limosa haemastica* (Becasa de Mar); (6) *Calidris alba* (Playerito Blanco) y (7) *Calidris melanotos* (Playerito Pectoral). Son del orden Charadriiformes, que tiene el mayor grupo de aves migratorias de largo alcance. El origen de la Familia Charadriidae se cree que es Gondwana (ya que existen muchos géneros en el hemisferio sur) y los miembros holárticos (se reproducen en el hemisferio norte) son una innovación evolutiva reciente, con unos 20.000 años. Las especies que se reproducen en el sur son casi sedentarias, con cortas migraciones desde el extremo sur hasta el sur de Brasil.

Los otros dos grupos son de corta distancia. El segundo grupo cría en la región del Río de la Plata en el verano. Está representado por (8) *Tyrannus melancholicus* (Suirirí Real); (9) *Myiodynastes maculatus* (Benteveo Rayado); (10) *Vireo olivaceus* (Chiví Común); (11) *Fluviocola pica* (Viudita Blanca); (12) *Phaeoprogne tapera* (Golondrina Parda) y (13) *Myiophobus fasciatus* (Mosqueta Estriada). El tercer grupo cría en el extremo austral y migra más al norte en invierno. Son (14) *Cinclodes fuscus* (Remolinera Común); (15) *Charadrius falklandicus* (Chorlito Doble Collar); (16) *Charadrius collaris* (Chorlito de Collar); (17) *Zonibyx modestus* (Chorlito Pecho Canela); (18) *Sterna eurygnatha* (Gaviotín Pico Amarillo) y (19) *Muscisaxicola macloviana* (Dormilona Cara Negra).



Orientación por estrellas y magnetismo

Amanece en la Reserva Natural Punta Rasa en el abril otoñal del 2007. Un grupo numeroso de *Rynchops niger* (Rayador) se encuentra posado en la playa, llegaron el día anterior y antes del amanecer. En lo alto comienzan a observarse bandadas de un centenar de ejemplares cada una, que se aproxima una tras otra durante la media hora siguiente. Son decenas de bandadas. Vienen desde el sur, volando a cerca de 500 m de altura en formaciones en "V" o "W". Cuando están sobre la isla dejan de avanzar hacia el norte y se caen a tierra casi verticalmente. Se unen a un grupo que puede tener millares de ejemplares. Estas aves se movieron en una noche nublada y con lluvia en algunos sectores del camino. Sin embargo, ahora estaban todas juntas. Durante las primeras horas de la mañana intentarán alimentarse formando pequeños grupos rayando la superficie del agua en la bahía.

Diferentes especies de aves aprovechan distintas técnicas de orientación. Quienes migran de día usan el sol y la vista, quienes lo hacen de noche, las estrellas. Muchas utilizan el magnetismo terrestre, algunas el olfato y quizás otras formas de orientación como la luz polarizada solar.



La orientación estelar está claramente comprobada. Cuando llega la época de migrar, diferentes especies de aves en cautiverio intentan volar durante la noche en una dirección particular. En las noches nubladas la orientación se deteriora. Varias décadas atrás se experimentó en planetarios con aves a las que se les presentó grupos de estrellas en posición atrasada o adelantada. Sin embargo, las aves mantuvieron la orientación. Se pudo determinar que utilizan varios grupos de estrellas a 35° de latitud. El hecho de reconocer distintos patrones de estrellas les permite cambiar de uno

a otro, en caso de que el clima impida visualizar a alguno.

Pero, ¿cómo determinan el sentido de vuelo norte o sur? Se tomaron dos grupos de aves. Un grupo (llamado de control) recibió condiciones de luz normales y mudaron 2 veces en el año. El otro grupo (experimental) soportó un fotoperíodo acelerado y mudaron 3 veces en el año. En la migración, el grupo de control partió al norte, mientras que el otro, al sur. Esto prueba que hay condiciones fisiológicas que afectan a la orientación migratoria y estaría controlada por hormonas (la prolactina y la corticosterona).

La orientación magnética es más enigmática. Algunos investigadores sugieren que las aves disponen de partículas de magnetita (un compuesto mineral de hierro y oxígeno) que sirven como brújula. Se ha descubierto una bacteria que sintetiza la magnetita, sustancia que fue hallada en la cabeza de las palomas y en el estómago de las abejas. Pero otros prefieren la explicación basada en la sensibilidad magnética de los sensores del ojo. En este caso, un pigmento de la retina, sería capaz de traducir tanto la luz como el campo magnético en impulsos eléctricos, lo cual le permitiría "ver" las líneas del campo magnético terrestre.

Diferentes estudios indican que las aves responden, tanto a fuertes impulsos magnéticos diseñados para ser detectados por partículas de magnetita, como a campos magnéticos del orden de MHz que indican un proceso de detección en pigmentos de la retina del ojo. El primero entrega información de intensidad magnética y el segundo de dirección.

Los experimentos son reveladores. Cuando se colocaron a *Erithacus rubecula* (Petirrojos Europeos) en una caja circular y con el cielo bloqueado, se orientaron en la dirección correcta a pesar de no recibir pistas del sol o las estrellas. Cuando se generó un campo magnético artificial en la jaula, las aves cambiaron su orientación. Es decir, utilizan el campo magnético.

Aunque no migran, las palomas son usadas en las experiencias por su habilidades de orientación y porque pueden ser seguidas y recuperadas. En las palomas fueron encontradas partículas de



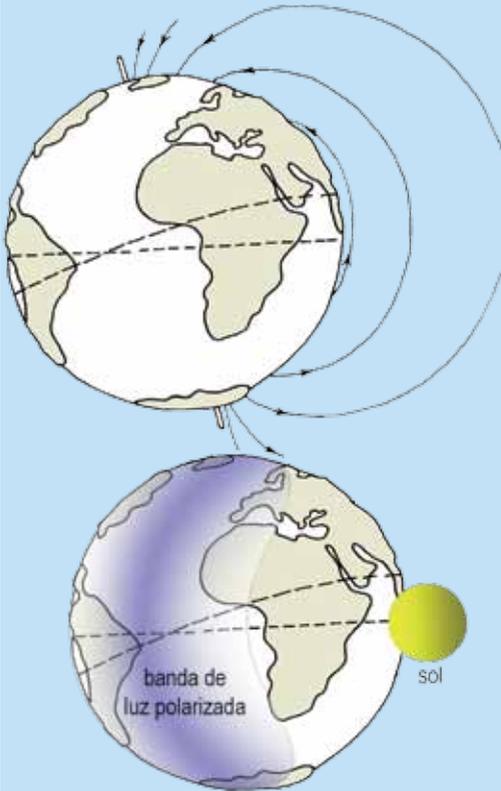
1.15. Parte del grupo de *Rynchops niger* (Rayador) en un descanso en el movimiento migratorio.

magnetita en las dendritas sensoriales de la piel en el pico superior. Estas dendritas están colocadas en un patrón tridimensional complejo con diversa orientación espacial diseñada para analizar los tres componentes del vector del campo magnético. Reaccionan al campo magnético externo de la tierra de una manera muy sensible y específica como un magnetómetro de 3 ejes. Esta podría ser una característica universal en las aves. Este sentido magnético está situado en la región nasal. Los cristales de la magnetita se han encontrado en las narices de la trucha y se han ligado a la capacidad de estos peces de detectar campos magnéticos. También las tortugas del mar podrían tener este mecanismo de orientación.

A un grupo de aves se les colocó una bobina en la cabeza y cuello que permitía cambiar la dirección del campo magnético. A otro grupo se las colocó en zonas con anomalías magnéticas, donde los depósitos minerales alteran el campo magnético normal. En ambos casos las aves mostraron confusión. En otra experiencia se colocaron aves en un campo magnético artificial. Cuando se dejaron

libres para migrar, lo hicieron en la dirección errónea. Sin embargo, recuperaron la orientación cuando pudieron reorientarse con el auxilio del amanecer.

La orientación mediante el compás magnético requiere de la visión; ya que las aves a las que se les privó de la visión no pudieron orientarse mediante el magnetismo. Pero además mantienen la orientación con la glándula pineal removida. La evidencia prueba que la magneto-detección ocurre en los ojos y es procesada en una parte del cerebro dedicada a la visión nocturna. La información que proviene de la retina es procesada en el hiperpallium del cerebro, donde se procesaría la información de navegación estelar y del campo magnético de la Tierra. La evidencia indica que el campo magnético se detecta por moléculas especializadas en varias partes de la retina. Las células del ganglio de la retina muestran elevada actividad durante la orientación magnética y elevada concentración de criptocromos, la molécula sugerida para la magneto-detección. El criptocromo también está presente en las plantas.



1.16. Arriba el campo magnético terrestre y debajo la banda de luz polarizada que produce el sol. Obsérvese que en cada punto de la Tierra el ángulo de acceso del campo magnético es diferente (forma un ángulo distinto con el campo gravitatorio). La banda de luz polarizada se mueve con la posición del sol y es visible en el cenit en el amanecer y anochecer. Los gaviotines realizan migraciones continentales utilizando todas las herramientas de navegación disponibles.

Las aves calibran su compás magnético basado en patrones de la luz polarizada en la puesta y la salida del sol. La luz polarizada es la luz que oscila en un plano concerniente a la dirección de la propagación. En la salida del sol y la puesta del sol hay una banda de la luz polarizada intensa a 90 grados del sol que pasa directamente por encima en el cenit e interseca el horizonte 90 grados a la derecha e izquierda del sol. La luz polarizada parece proporcionar el sistema primario de la referencia usado para calibrar los otros sistemas del compás.

El poder de orientación no es privativo de las

aves. Si bien las aves realizan migraciones de larga distancia varias veces en su vida, en el caso de las mariposas es un viaje de una sola vez en la vida. Algunas especies migran hasta 5000 km entre México y Canadá. Se ha verificado que las mariposas utilizan la luz UV como mecanismo de orientación. Mediante radiotransmisores de 0,3 gramos se han podido seguir a las libélulas durante sus migraciones y se ha comprobado que las reglas de migración son muy similares a las que utilizan las aves. Esto puede modificar la idea del origen de las migraciones y llevarlas a tiempos muy anteriores a los que se suponía.



Capítulo 2 El soporte del cuerpo

Parte 1: La columna vertebral y el cráneo

2.1.1. El esqueleto troncal

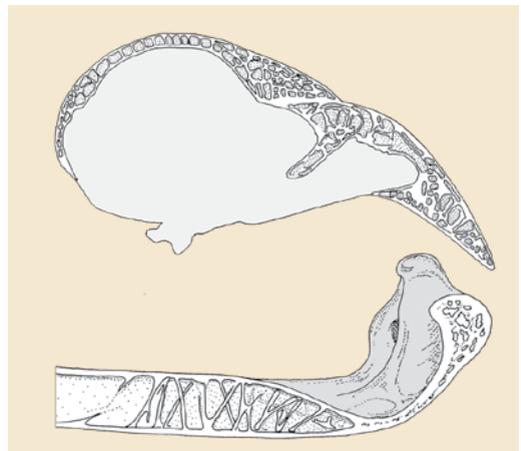
Los huesos

La evolución generó dos estructuras básicas de soporte para las partes blandas del cuerpo. En el esqueleto interno (endoesqueleto) de los vertebrados se insertan los músculos. Tiene la ventaja de crecer sin necesidad de una muda periódica, pero ofrece una protección inferior al exoesqueleto de los invertebrados.

Hay dos tipos posibles de células del tejido conectivo: el cartílago y el hueso. El cartílago es una mezcla gomosa de proteínas (la principal es el colágeno) y polisacáridos. Su textura elástica lo convierte en necesario en la superficie de las articulaciones. Es preponderante durante el desarrollo embrionario, pero la mayoría se reemplazará por hueso. De cartílago están hechos el oído externo, la nariz y la tráquea en los seres humanos, pero en las aves el esqueleto es totalmente óseo.

El hueso, además de colágeno, contiene cristales de fosfato de calcio insoluble que le otorga rigidez y dureza. Tiene la misma dureza del hierro, pero pesa un tercio por unidad de volumen.

Los huesos entregan protección a los órganos del cuerpo (como las costillas). Ofrecen sostén a los órganos blandos y permiten la inserción de los músculos lisos. Facilitan el movimiento al interactuar con el



2.1. Los huesos grandes de las aves tienen una fuerte pneumatización. En el caso de la cabeza sirve para aligerar el peso, pero en el húmero se utiliza también como extensión del sistema respiratorio.



envergadura de 2 m, lo que a su vez, es inferior al peso del conjunto de las plumas. El cráneo de una paloma pesa el 0,2 % del esqueleto total y equivale a la sexta parte del cráneo de una rata de igual tamaño.

El tórax

El esqueleto de las aves modernas está totalmente osificado (no posee cartílagos) y se distingue por adaptaciones a la particular vida aérea.

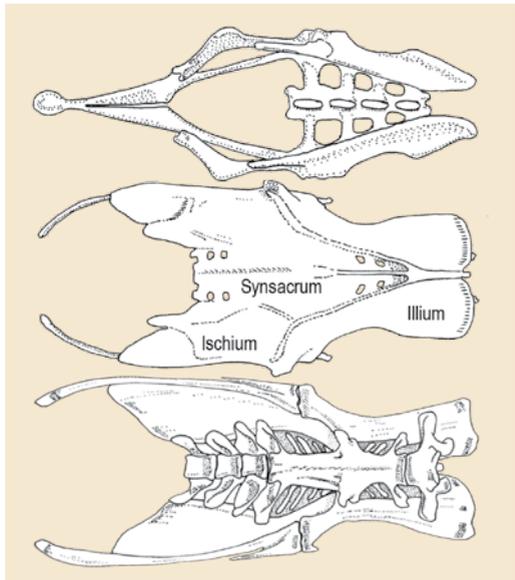
Existe una importante fusión de huesos en el tórax, fundamentalmente en la pelvis, las costillas y la cola (fig. 2.2). La relativa violencia del aleteo requiere de un tronco rígido que no transfiera las tensiones a los órganos internos, aunque una parte de estas tensiones son aprovechadas por los sacos aéreos para impulsar el aire en el sistema respiratorio.

El tronco es rígido debido a que las costillas están unidas mediante una apófisis uncinada. Es una saliente ósea que se ubica en el centro de la costilla y está dirigida hacia atrás para superponerse a la costilla siguiente (fig. 2.3). Esta adaptación estaba presente en los anfibios y reptiles primitivos sobre costillas muy pesadas. Se pierde en los dinosaurios y *Archaeopteryx*, para aligerar el esqueleto y se ha evolucionado nuevamente en las aves modernas.

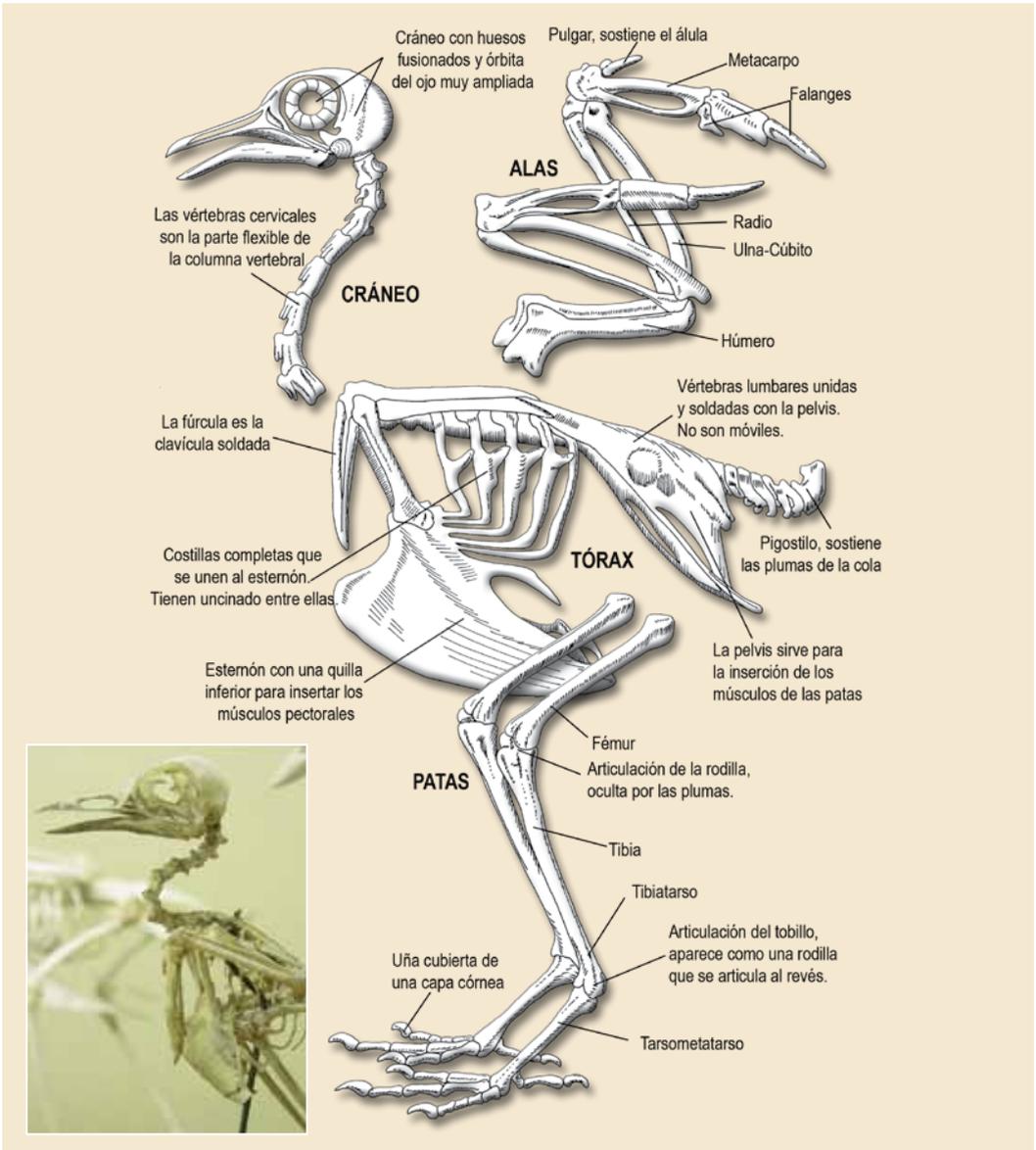
sistema muscular. Sirven para el almacenamiento de minerales (son una reserva de calcio y fósforo usadas para mantener el equilibrio en los fluidos del cuerpo). También son el centro de la formación de células sanguíneas, como la médula roja en el esternón.

El esqueleto tiene cierta neumatización. Los huesos grandes tienen cámaras de aire en su interior que funcionan como extensión de los sacos aéreos que se comunican con los pulmones (fig. 2.1). Para evitar que se fracturen durante los esfuerzos, en el interior del hueso existen trabéculas, que son proyecciones diagonales de tejido óseo. Un tubo es más fuerte que una varilla del mismo material y peso, por ello las cavidades en los huesos son un medio exitoso para reducir el peso y mejorar la resistencia. Sin embargo, las aves muy pequeñas no tienen huesos neumáticos, pues ahorrarían muy poco peso, y las aves que se zambullen tampoco, ya que necesitan mayor peso corporal.

Un esqueleto liviano es requisito para facilitar el vuelo. El esqueleto de *Fregata minor* (Fragata), por ejemplo, sólo tiene un peso de 110 g en un ave con



2.2. Las vértebras en las aves modernas se fusionan para formar una estructura rígida sin movilidad. Arriba: cintura pélvica de *Archaeopteryx*. Abajo: vista superior e inferior de un ave moderna.

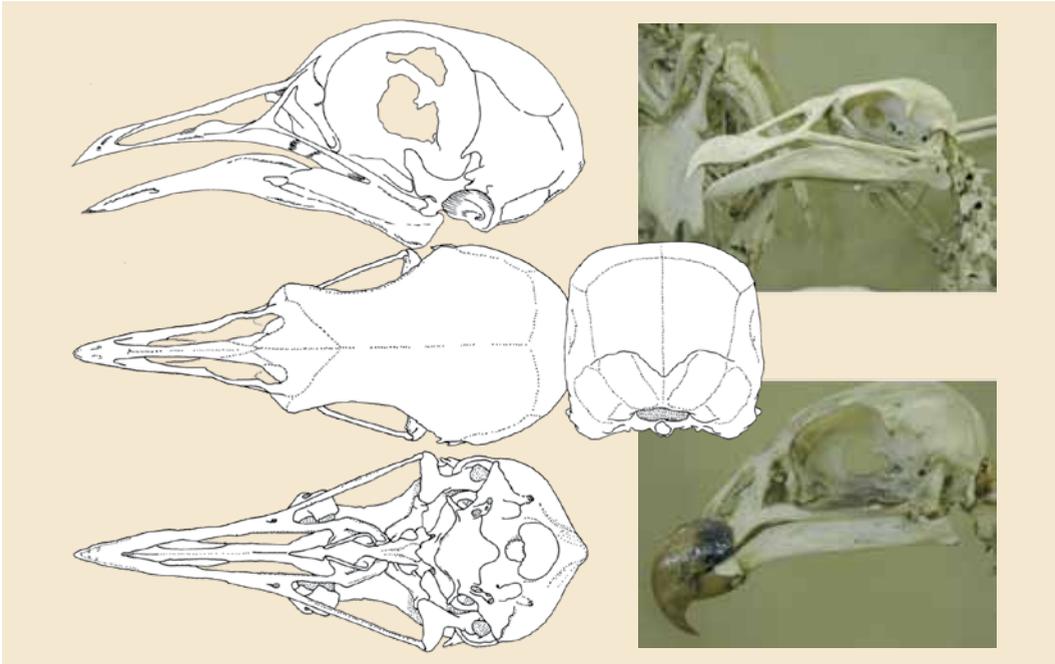


2.3. El esqueleto de las aves es liviano lo que permite reducir el peso durante el vuelo y muy fusionado, lo que dificulta la separación de huesos.

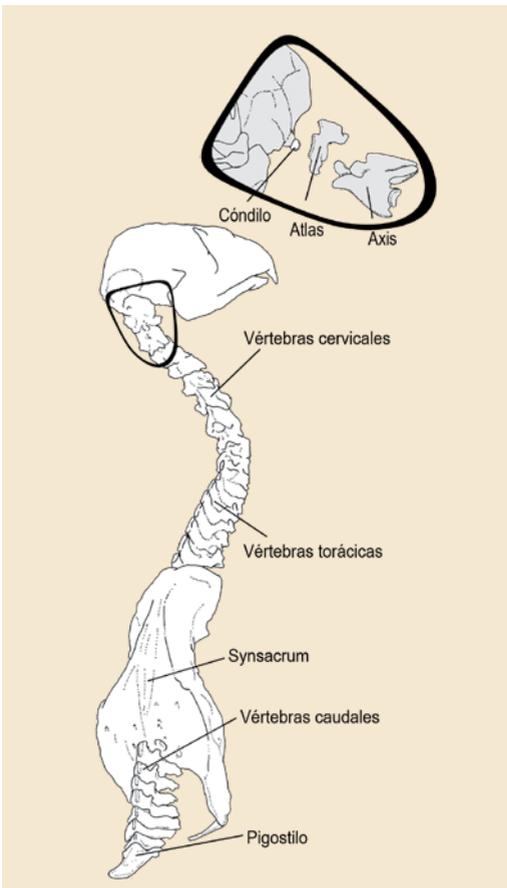
Las vértebras de la columna se fusionan para formar una estructura rígida. Existen entre 3 y 10 vértebras en el tórax. Algunas vértebras torácicas móviles se articulan con el *synsacrum*, el cual está construido por las vértebras lumbares, sacras y las primeras caudales. El *synsacrum* se fusiona con la cintura pélvica para formar una sola estructura rígida. Las vértebras caudales restantes son más pequeñas y se fusionan en el *pigostilo*, que sostiene las plumas de

la cola. La cola está reducida a una estructura corta que permite que el centro de gravedad se encuentre debajo de las alas.

El esternón está muy aumentado de tamaño. Presenta una quilla grande (cresta ósea que surge del esternón como en la base de los barcos), especialmente en las aves que son buenas voladoras. En la quilla se insertan los músculos pectorales necesarios para el vuelo. El Ñandú, que no tiene quilla,



2.4. Arriba. El cráneo de las aves modernas no tiene dientes, es liviano y con grandes huecos oculares. Se muestra el esquema en diferentes vistas de *Columba livia* (Paloma Doméstica). A la izquierda, la columna vertebral está muy fusionada, formando zonas donde las vértebras no son distinguibles. La cola es corta, terminada en el pigostilo. Las vértebras cervicales son móviles y tienen articulación heterocélica. El cráneo se articula con la columna vertebral en un cóndilo occipital.



no puede volar (tiene un esternón plano como en los humanos). Los pingüinos mantienen la quilla para "volar" en el agua.

2.1.2. El cráneo de las aves

El cuello y el cráneo

Los mamíferos tienen 7 vértebras cervicales (el cuello), mientras que las aves tienen entre 11 (loros) y 25 (cisnes). Se ha adaptado para ofrecer un cuello ligero, fuerte y móvil. Las vértebras del cuello forman articulaciones heterocélicas (con extremos en forma de silla de montar) (fig. 2.4). Las garzas disponen de una articulación especial que les permite formar un retorcimiento en forma de "S" en la parte media del cuello (8ª y 9ª vértebras) (fig. 2.5). Cuando cazan, mantienen el cuello recogido a la espera del momento oportuno y lo estiran violentamente para la captura de la presa.

La cabeza tiene movimientos libres y está colocada de manera tal que permite el equilibrio tanto durante el vuelo, como en tierra. La unión entre el cráneo y las vértebras (cabeza-cuello) es mediante una sola articulación (cóndilo occipital) ubicada debajo del cráneo (la cabeza está perpendicular al cuello). Los mamíferos poseen dos cóndilos, por ello las aves pueden girar la cabeza (casi 360°) mucho mejor que los mamíferos.

El cráneo de las aves es el resultado de la evolución del cráneo diápsido de los dinosaurios (significa que tiene dos aberturas detrás de las

órbitas oculares). Los peces primitivos tenían hasta 180 huesos en el cráneo, lo que representa todo un problema de reconstrucción paleontológica. Pero en las aves modernas está muy modificado para reducir el peso, con una importante fusión de huesos, el alargamiento del pico y una mandíbula superior móvil. La soldadura de los huesos se produce muy temprano durante el crecimiento, eliminando las suturas que son sólo visibles en los individuos jóvenes.

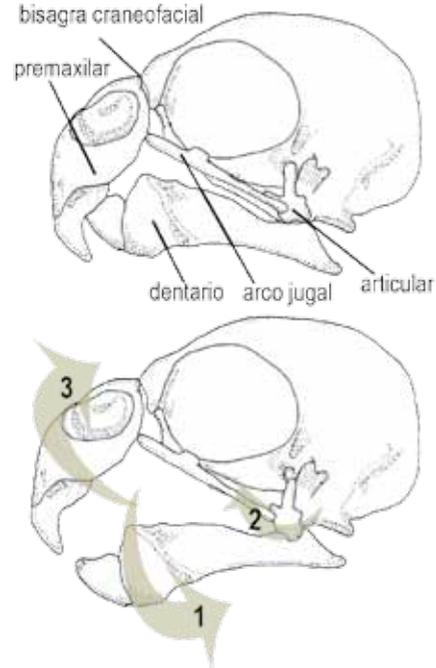
La cavidad del cráneo tiene mucho más volumen que en los reptiles, y sólo los pterosaurios alcanzan un cráneo relativamente comparable. El olfato está reducido y los ojos aumentados de tamaño. Los globos oculares se juntan delante del cráneo y desplazan al cerebro hacia atrás. En general están en una posición lateral, lo que genera una visión binocular limitada. Los orificios nasales se encuentran retrasados en el cráneo.

El pico

La mandíbula fue reemplazada por un pico córneo (formado de queratina), sin dientes y muy liviano. La mandíbula superior es móvil, lo que permite abrir mucho la boca. Se logra cuando la mandíbula inferior acciona sobre el hueso articular cuadrado sobre el arco yugal, el que presiona la mandíbula

2.5. Las garzas poseen una articulación especial que les permite formar un retorcimiento en forma de "S" en la parte media (vértebras 8ª y 9ª). Cuando cazan mantienen el cuello recogido a la espera del momento oportuno y lo estiran violentamente. Se observan *Ardea alba* (Garza Blanca) y *Butorides striata* (Garcita Azulada).





superior hacia arriba. Ésta se mueve pues forma una bisagra con el cráneo (fig. 2.6). Esta movilidad es necesaria ya que tragan los alimentos enteros debido a la ausencia de miembros anteriores que pudieran usarse como manos para la captura y su manejo, y de dientes para el corte. Algunas pocas aves utilizan sus patas como “manos” para manipular el alimento (Cotorra). La mandíbula inferior está abierta en la

2.6. A falta de manos... Como las aves carecen de miembros anteriores para manejar alimentos y dientes para el corte y masticación, deben tragar el alimento entero o rebanarlo con cortes de un pico filoso. Utilizan el libre movimiento de las mandíbulas y la extensión de la garganta. El alimento que se traga entero debe ser acomodado de forma tal que ingrese libremente por la garganta hasta el buche. Por ejemplo, los peces deben ser tragados con la cabeza hacia adelante, de forma que las aletas avancen en el sentido de entrada y no se enganchen. Los ofidios también se tragan enteros empezando por la cabeza para reducir los riesgos de picaduras. A la izquierda se muestra *Ardea cocoi* (Garza Mora) y *Larus atlanticus* (Gaviota Cangrejera). A la derecha un detalle fotográfico y el esquema del pico de *Nandayus nenday* (Ñanday), con la secuencia de apertura (1-2-3).



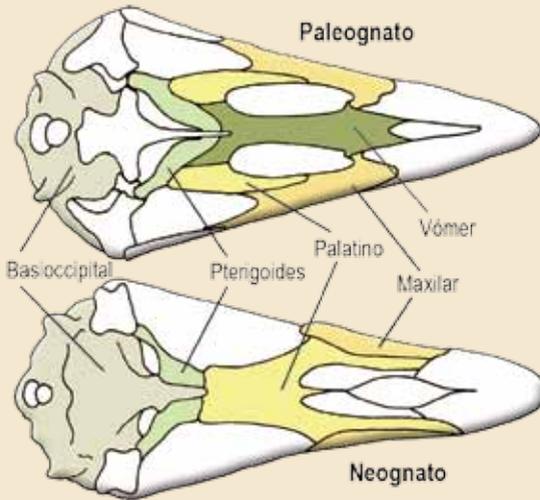
2.7. El pico de la Cigüeña Americana (*Ciconia maguari*) es robusto con una abertura debajo para ampliar el ancho de la garganta (normal en las aves que tragan alimentos grandes enteros). La parte inferior del pico está curvada levemente hacia arriba, lo que permite revolver el fango y limo. Se alimenta de peces, anfibios y reptiles en ambientes acuáticos o sabanas. Forma grupos para desplazarse, pero se alimenta en forma solitaria.

base, lo que permite que se expanda la garganta para tragar el alimento entero (fig. 2.7).

En los reptiles los dientes nuevos aparecen tan pronto como los anteriores se gastan o se rompen. Los mamíferos evolucionaron dientes para corte y masticación y una sucesión temporal que incluye los caducos (“de leche”) y los permanentes. Los dinosaurios mantuvieron la secuencia dentaria reptiliana y

perdieron los dientes del paladar. Las aves perdieron todos los dientes y cambiaron la estructura de la boca de manera que el pico equivale a los labios de los mamíferos.

El pico está constituido por una cubierta protectora de sustancia córnea que se ubica sobre los huesos superiores y la mandíbula inferior. La cubierta córnea se denomina ramphoteca. De los largos de estas estructuras dependen los siguientes tipos de picos: paragnato (ambos con el mismo largo); epignato (el superior más largo) y hipognato (el inferior más largo).



2.8. Los Paleognatos. La estructura del paladar permite identificar la clase Aves en dos subclases. Archeornithes, que se extinguió en el Cretácico, son las aves primitivas como el *Archaeopteryx*. La subclase Neornithes agrupa a las aves extintas y actuales con un esternón desarrollado, cola reducida y carpos fusionados. Neornithes a su vez se agrupa en dos superórdenes. Paleognatos son aves modernas con paladar tipo arcosaurio. En el paladar tienen un hueso vómer grande, unido a los pterigoides y palatinos que están soldados entre sí. Además, el esternón está reducido y la pelvis no está fusionada (los huesos *ilium* e *ischium* no están unidos como en los neognatos). El superorden Neognato tiene un paladar flexible con un vómer reducido o inexistente. Los huesos pterigoides quedan en posición retrasada. En el dibujo se muestra una pareja de ñandúes proveniente de una cerámica precolombina de la cultura Santa María, en Catamarca y Salta, Argentina.

El pico, como las uñas, escamas y plumas, provienen de la piel. Las capas externas de la epidermis son desplazadas al exterior y se acumulan con queratina (una proteína fibrosa muy resistente). La célula muerta es tratada como una escama. Por acumulación se forma un estrato córneo en el pico y las uñas. Esta cubierta córnea crece continuamente para compensar su desgaste por el uso, lo que permite que algunas aves puedan cambiar el color del pico según la época del año. La queratina está presente en las plumas de las aves y en los pelos y los cuernos de los mamíferos.

La estructura del pico depende del tipo de alimento que consume el ave y las adaptaciones modifican el tamaño y la forma. Obtener alimento

es una tarea que requiere de adaptaciones en todos los órganos y del desarrollo de refinados patrones de conductas activas.

Se ha definido una nomenclatura compleja para las distintas formas del pico, que tiene en cuenta el tamaño, curvatura de su eje (recto, curvado hacia arriba o recurvado, curvado hacia abajo o decurvado), su ancho y alto (delgado, robusto, comprimido o deprimido), su forma general (cónico, espatulado), y las estructuras accesorias que presenten en los bordes (con muesca, dentado, aserrado, etc.)

El pico tiene funciones adicionales a la alimentación. Los colores pueden servir para el reconocimiento entre sexos, y, además, es un instrumento de defensa y de limpieza.



Capítulo 2

El soporte del cuerpo

Parte 2. Las extremidades

2.2.1. Las alas

Cuando se habla de las extremidades de los vertebrados se piensa en la mano pentadáctila, sólo porque es el número de dedos de nuestras manos y pies. Sin embargo, los caballos tienen un solo dedo (la pezuña) y las ballenas los han perdido por completo. El desarrollo cerebral del ser humano es posterior al desarrollo de una mano con el pulgar opuesto (el hálux), lo cual le permitió aferrar herramientas. Muchas aves tienen esta disposición para aferrarse a las ramas de los árboles. Pero los 5 dedos no es un número establecido en la evolución.

El punto de partida es las aletas de los peces del Devónico. Un pez de aletas pares lobuladas, tenía elementos óseos que anticipan los huesos de las extremidades. Están compuestas por una veintena de rayos. Los anfibios redujeron esta cantidad, de forma que hace unos 350 ma los tetrápodos poseían 7 dedos en *Ichthyostega* y 8 dedos en *Acanthostega*. Todos los anfibios son de agua dulce (no se conoce ninguno marino), por ello se cree que la vida pasó del agua a la tierra en los ríos que se desecaban en forma temporal. Las patas (más fuertes y robustas) y la cantidad de dedos, se adaptaron para facilitar la locomoción en el fondo de los ríos.

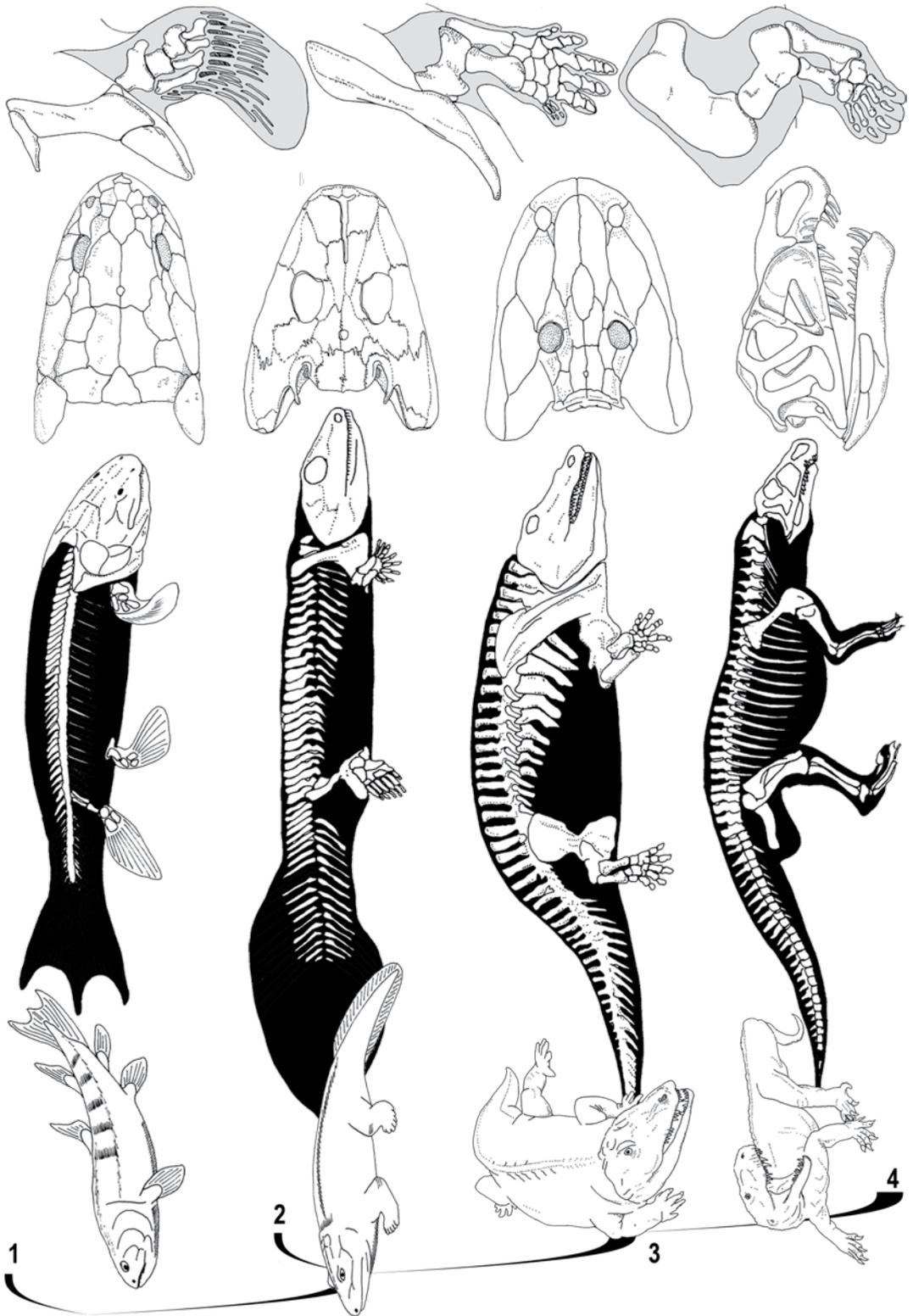
Los reptiles desarrollaron una secuencia general de 5 dedos que se propagó a los mamíferos y a los dinosaurios. La línea de dinosaurios que llevó a las aves poseía 3 dedos en los miembros anteriores, con los otros dos vestigiales. *Herrerasaurus*, uno de los primeros dinosaurios conocidos (se han identificado casi 1000 especies de dinosaurios), ya tenía manos con dígitos reducidos.

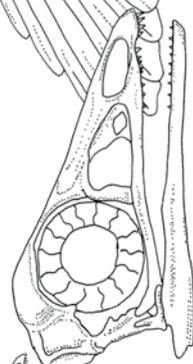
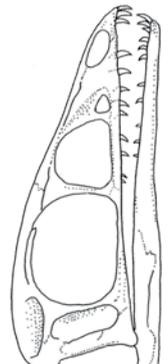
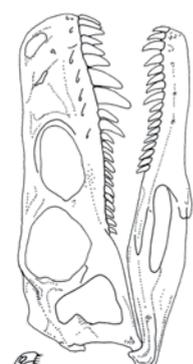
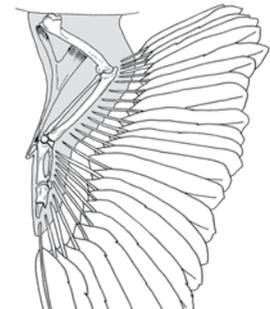
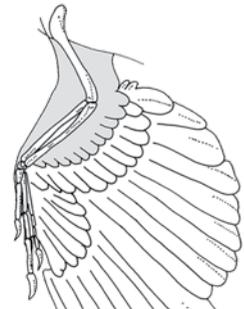
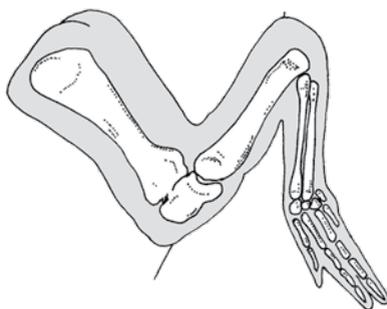
Las aves terminaron de modificar esta secuencia, al extender un dedo por sobre los otros dos y formando las alas. *Archaeopteryx* poseía dedos vestigiales con uñas en sus alas. Las aves modernas redujeron estos dedos y perdieron las uñas. Existe una discusión en relación a qué dedos son los que permanecen en las aves. Siguiendo la evolución del feto se ha concluido que son el II-III-IV. Hasta entonces se suponía que eran el I-II-III, como en los dinosaurios.

2.2.2. Las patas y la cola

En las extremidades superiores se han fusionado algunos huesos (estructura carpo-metacarpo), lo mismo ha sucedido en las extremidades inferiores. Las aves caminan "en la punta de los dedos". La articulación de la rodilla queda oculta por las plumas

Evolución del esqueleto hasta las aves modernas





5

6

7

8



2.10. Acrobacia en las ramas y el aire. *Poliophtila dumicola* (Tacuarita Azul) y *Sporophila caerulescens* (Corbatita Común) muestran la agilidad de estas aves de escasos 10 cm. Ambos son activos y acrobáticos, a veces vuelan en forma similar al picaflor, manteniéndose estables en un punto. El Corbatita Común muestra en la compaginación fotográfica la acrobacia para atrapar una rama en la búsqueda de semillas. Tiene una alimentación poco variada de semillas y pequeños frutos, que en época de cría la complementa con insectos y gusanos.



60 cm de largo, boca grande y largos dientes. Los dientes laberintodontes doblados hacia adentro permitían retener y tragar las presas enteras. Los ojos grandes y hacia arriba indican que cazaba desde la superficie del agua. Las patas son cortas y colocadas a los costados lo que permitía un movimiento lento.

(4) *Riojasuchus tenuisiceps* (230 ma). Este reptil archosaurio tiene el cuerpo sostenido por patas colocadas debajo. Las dimensiones son 1,5 m de largo y 40 cm de altura. Los pies tienen 5 dedos sin mostrar reducción de alguno de ellos. Posee en el lomo una doble fila de placas óseas, una a cada lado de las vértebras.

(5) *Herrerasaurus ischigualastensis* (225 ma). Dinosaurio bípedo de 3 m de largo. Era buen cazador con sus manos de 3 dedos largos y garras para cazar y desgarrar.

(6) *Compsognathus longipes* (160 ma). Medía 1 m de largo y pesaba 3 kg. Con manos de 3 dedos, dos ellos con garras, era un buen cazador. El cráneo sigue la tendencia a ser más liviano. Vivía en bosques húmedos y se cree que está en la línea evolutiva de las aves.

(7) *Archaeopteryx* (150 ma). Es un estadio intermedio hacia las aves. Las alas presentan garras y uñas. Las mandíbulas poseen dientes. La cola es ósea y larga. La pelvis es del tipo dinosaurio (eran buenos corredores). Al no poseer esternón no podían volar bien. No tienen extensiones aéreas en los huesos, por lo que resulta dudoso si tenían sacos aéreos. Las plumas son iguales a las aves modernas.

(8) **Aves actuales clasificadas** en 30 órdenes, 200 familias y 10.000 especies.

De página anterior:

2.9. Evolución del esqueleto hasta las aves modernas

(1) *Eusthenopteron* (400 ma). Cercano a los tetrápodos, se piensa que era pelágico (no abandonaba el agua). Tiene un patrón de huesos común a los anfibios. Los dientes son cónicos (laberintodontes), una característica de los tetrápodos primitivos. El cráneo está muy fragmentado. El patrón de las aletas muestra la tendencia a formar dedos. La pelvis es diminuta.

(2) *Ichthyostega* (350 ma). Procede del período Devónico en Groenlandia. Con 1 m de longitud y 20 kg de peso, es un anfibio que vivía en pantanos pobremente oxigenados. Se alimentaba de peces, crustáceos e insectos. Tenía 7 dedos en los miembros posteriores y 5 en los anteriores, tronco robusto con costillas superpuestas, patas laterales, cráneo pesado, grandes ojos corridos hacia atrás y arriba.

(3) *Eryops megacephalus* (295 ma). Es un anfibio de

junto al cuerpo y la del tobillo está estirada, de forma tal que parece que se arrodillan al revés de los humanos.

La gran mayoría de las aves tiene que soportar poco peso en tierra. Algunas tienen patas tan reducidas que difícilmente pueden caminar (Picaflor y Biguá) o tienen que moverse a los saltos (*Passeriformes*). En cambio, otras aves tienen patas largas y estilizadas (garzas). La ulna (cúbito) se encuentra reducida a una pequeña "astilla" unida a la tibia. La tibia y los huesos tarsianos están fusionados formando el hueso tibiotarso, y los huesos metatarsianos y tarsianos forman el tarsometatarso.

El número de dedos en las patas varía entre 2 y 4 (no hay aves que tengan 5 dedos) y la orientación está de acuerdo con las diferentes adaptaciones. El primer dedo se encuentra dirigido hacia adelante (*Passeriformes*), o hacia atrás (*Piciformes* y *Psittaciformes*). El avestruz africano presenta sólo dos dedos (III-IV), ambos dirigidos hacia adelante, mientras el Ñandú sudamericano tiene 3 dedos. En estas aves las patas se encuentran adaptadas a su forma de vida, que es la carrera en terreno abierto.

El dedo posterior puede encontrarse al mismo nivel que los delanteros (con el hálux incumbente) o más elevado (hálux elevado). El hálux incumbente es una característica de los *Passeriformes*.

2.11. Normalmente la estructura del ala permanece oculta tras las plumas. Sin embargo, en ocasiones llega a interpretarse gracias a la falta de ellas. Es el caso de la parte interna del ala de *Rhea americana* (Ñandú) que expone el macho cuando las abre en abanico para exhibiciones de cortejo o enfrentamientos.

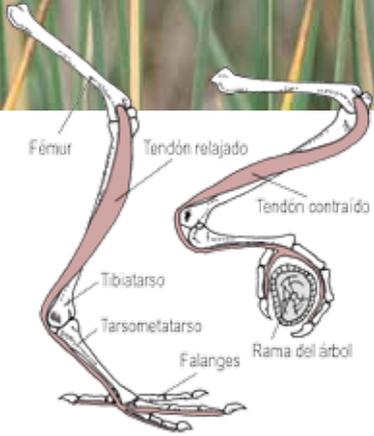


2.12. En *Spheniscus magellanicus* (Pingüino Patagónico) las alas son vestigiales y sirven para nadar bajo el agua, ya que no vuelan. La cubierta de plumas del cuerpo es densa y continua en toda la superficie para mantener la temperatura corporal.

Según la disposición de los dedos se encuentran ciertos tipos básicos de patas. La forma más frecuente es la anisodactyla con 3 dedos hacia adelante y uno hacia atrás. Pueden tener el hálux bien desarrollado cuando es útil para aferrarse a una rama o para la captura de presas. En otros casos, los dedos se han estirado mucho para permitir a estas especies caminar sobre la vegetación flotante (Jacana). En las aves caminadoras es conveniente que el hálux se encuentre reducido para no entorpecer el andar, puede estar elevado a cierta altura o totalmente ausente. Otros tipos de aves presentan patas zygodactylas con los dedos II-III hacia adelante y I-IV hacia atrás; o heterodactylas con los dedos III-IV hacia adelante y I-II hacia atrás. Se llama pamprodactylas a las patas que tienen los cuatro dedos hacia adelante. Los vencejos



2.13. Muchas especies de Passeriformes son muy pequeñas con patas cortas, lo que obliga a desplazarse a saltos en lugar de caminar. *Fluvicola pica* (Viudita Blanca), arriba a la izquierda, se mueve saltando entre finas ramas a las cuales se aferra con los dedos. A la derecha, *Troglodytes aedon* (Ratona Común) y debajo *Myiophobus fasciatus* (Mosqueta Estriada) tienen dedos aun pequeños, de forma que se posan y saltan sobre las ramas.



2.14. Funcionamiento de los tendones de las patas para apretar la rama. Con la pata estirada, el tendón está relajado y permite estirar los dedos. Cuando el ave se posa, la articulación de la rodilla y el tobillo se pliegan y el tendón se estira cerrando las falanges. No se muestran los músculos que mantienen la estructura conectada. Como ejemplo, *Phleocryptes melanops* (Junquero) se sostiene en una posición típica desde dos pequeñas ramitas. Gracias a sus patas prensiles, recorre la base de los juncos en busca de insectos.

pueden llevar el pulgar hacia adelante y se cuelgan con la uña de este dedo cuando reposan. Otras aves son syndactylas y tienen el dedo externo unido al dedo medio (Coraciformes).

Ciertas aves que realizan desplazamientos en tierra tienen las patas largas y los dedos y cola cortos, tratando de reducir la superficie en contacto con el suelo. Las aves que viven en los árboles, cuyas patas están adaptadas para trepar, tienden a desplazarse con pequeños saltos de rama en rama (Chincherero). Ocasionalmente utilizan este sistema para desplazarse en tierra (Gorrión y Carpinteros).

La pata perchera de las aves arborícolas (*Passeriformes*), está preparada para posarse en la rama y sostenerla sin gastos de energía. La disposición de los tendones permite que el propio peso del ave cierre los dedos (fig. 2.14). Los tendones de los dedos sirven como un seguro, pues al extenderse se traban entre sí llegando a quedar aves colgadas aun después de la muerte.

Las patas de algunas aves sirven como un medio de conseguir alimentos o manipularlos como si fue-

ran manos (fig. 2.16). Las aves rapaces tienen uñas muy largas y curvadas para atrapar presas. El Gavilán Pescador tiene una serie de espinas en la planta de las patas, para sujetar los resbaladizos peces. Algunas urracas sostienen las bellotas con las patas para poderlas romper con fuertes picotazos.

Las aves acuáticas o las que se mueven en ambientes poco firmes (nieve y lodo) necesitan estructuras auxiliares para su desplazamiento. Los patos, gaviotas y flamencos, tienen una membrana que une los tres dedos frontales (membrana interdigital). Esto facilita el uso de las patas a manera de remos (patas palmeadas). Los *Pelicaniformes* presentan una membrana que abarca los cuatro dedos. Algunas aves que caminan en el lodo o en la vegetación acuática, tienen una membrana que ocupa sólo parte de los dedos (patas semipalmeada de las garzas, cuervillos y chorlitos).

Pero la membrana interdigital no es la única estructura en aves que nadan o bucean. Los falaropos y gallaretas tienen proyecciones córneas en forma de paleta a los lados de cada dedo (pata



2.15. Las patas son un instrumento especializado. Son útiles para nadar, cazar o aferrarse a la corteza de los árboles. La mayoría de las aves tienen 4 dedos, de los cuales uno de ellos se dirige hacia atrás y está a la misma altura que del resto (se dice que el hálux es incumbente). Los ejemplos son de *Mimus saturninus* (Calandria Grande); *Colaptes melanolaemus* (Carpintero Real); *Embernagra platensis* (Verdón) y *Pseudoleistes guirahuro* (Pecho Amarillo Grande).

lobulada). Los lóbulos desempeñan una función importante en el desplazamiento acuático. Algunas aves que viven en la nieve en el hemisferio Norte han desarrollado escamas alargadas a los lados de los dedos, que sirven como raquetas para caminar en la nieve.

La cola

La cola de los reptiles se mantuvo en los dinosaurios, pero no la arrastraban por el piso como aquéllos. Algunos grupos de dinosaurios evolucionaron hacia una postura bípeda liberando los miembros anteriores para otros usos en lugar de la locomoción, como la caza y la alimentación. Para mantener el centro de gravedad sobre las patas posteriores, los dinosaurios tenían una cola larga y pesada como contrapeso del cuerpo. Los grandes músculos de los dinosaurios estaban ubicados en una pelvis estructuralmente fuerte y con grandes cavidades para alojar huesos y músculos.

En las aves el centro de gravedad se corre debajo de las alas. Por ello la cola se acortó sustancialmente, quedando sólo un vestigio. Sin cola vertebral, las aves han evolucionado una cola formada de plumas, más liviana y maniobrable. El principal uso de la cola es el control de vuelo, pero además sirve para trepar, hacer ruidos o como distintivo sexual y de las especies (fig. 2.17).

La cola de las aves se nombra de acuerdo con su formato general, el cual depende de la longitud relativa de las plumas. Se encuentra la cola redondeada (*Passeriformes*), cuadrada (*Falconiforme*) o rectangular (Pirincho), y puede ser ahorquillada con las plumas externas más largas (Tijereta) o terminadas en punta, y puede tener plumas con una superficie áspera de apoyo (Carpinteros).

Otros apéndices

Las uñas (formaciones córneas que cubren la última falange del dedo) tienen también un papel impor-



2.16. *Nandayus nenday* (Ñanday) se lo observa comer los frutos del árbol paraíso (*Melia azedarach*). Usa las patas como manos gracias a que tiene 2 dedos hacia adelante (centrales) y 2 hacia atrás.

tante en la locomoción y la obtención del alimento. Son largas y curvas en aves de presa y en las que se posan en las ramas o trepan. Son cortas y romas en las aves que caminan en el suelo y planas en los zambullidores. En algunos grupos (garzas y lechuzas), la uña del dedo medio tiene una estructura similar a un peine (uña pectinada), lo que sirve en el arreglo y mantenimiento de las plumas.

Otras herramientas accesorias de las aves en las extremidades son los espolones. Son estructuras rígidas en forma de espina que se utilizan en la lucha. En los gallos y faisanes están en las patas; mientras que en el Tero, Jacana y Chajá están en las alas (fig. 2.18).

Las aves muestran algunos apéndices diagnósticos de la especie, junto con el pico, espolones y uñas. Por ejemplo, la cresta carnosa, es una estructura formada por un pliegue de piel desnuda que sobresale por encima de la cabeza (Cóndor). Similar a ésta es la carúncula, un apéndice carnoso que se encuentran en la cabeza, sobre el pico (Cisne Cuello Negro). En los loros y las palomas rodea los orificios nasales.

El escudete se encuentra sobre la frente de algunas especies y presenta colores llamativos (gallare-



2.17. El principal uso de la cola es el control del vuelo, pero además sirve para trepar, hacer ruidos o como distintivo sexual. *Veniliornis passerinus* (Carpintero Oliva Chico) utiliza la cola de apoyo para trepar a los árboles. *Megasceryle torquata* (Martín Pescador Grande) hace equilibrio con la cola aunque no representa un contrapeso efectivo.

tas y Jacana). El pliegue gular es un área desnuda entre las ramas de la mandíbula, garganta o parte anterior del cuello (Cóndor).

Algunas aves tienen otras áreas de piel desnuda sin plumas, a veces de colores vistosos. También pueden presentar estructuras especiales alrededor del ojo (anillo periocular), en la cabeza y en parte del cuello.



2.18. El espolón del ala es ejemplificado mediante *Vanellus chilensis* (Tero Común), *Chauna torquata* (Chajá) y *Jacana jacana* (Jacana). El espolón en una articulación cardiana del ala visible con el ala desplegada. El Tero la muestra en vuelo hacia un rival. El Chajá tiene dos espolones en cada ala. Jacana se la observa caminar sobre vegetación flotante gracias a que tiene dedos y uñas muy largos. Las alas son redondeadas y cortas, por lo que son malas voladoras. Al posarse pliegan las plumas primarias y secundarias y son tapadas por las cobertoras, lo que hace desaparecer los extremos amarillos distintivos.



Capítulo 3

La protección y el color

Parte 1. Construcción y tipo de plumas

3.1.1. La piel y las plumas

La piel de las aves

Las aves presentan una piel laxa y delgada que se desgarra con facilidad. Tienen poca cantidad de vasos sanguíneos y nervios, comparadas con los mamíferos. Por ello sangran poco por las heridas y aparentan insensibilidad a la manipulación de la piel. En general, el color de la piel es amarillo pero pueden existir zonas con menos u otra pigmentación. Las crestas, barbillas y lóbulos son engrosamientos de la piel blanda de carácter ornamental.

La piel se divide en **epidermis** (dermis superficial) y **endodermis** (dermis interna). Las estructuras ornamentales poseen una endodermis más gruesa y más vascularizada, pero la epidermis es delgada, lo que facilita las heridas. La endodermis es la base de las escamas, uñas y plumas y de algunas glándulas. El desgaste de las escamas y uñas se recupera por un crecimiento continuo desde la base. En cambio, las plumas crecen en forma rápida hasta alcanzar el tamaño definitivo y permanecen por meses estancas.

Las aves no presentan glándulas en la piel. La única es la glándula uropigial, ubicada en la parte superior de la cola. Produce cera y aceite que son esparcidos sobre el resto de las plumas mediante el pico o el pescuezo. Se encuentra bien desarrollada en las aves acuáticas para impermeabilizar el plumaje, pero varias especies no la tienen.

Debajo de la piel los músculos lisos facilitan el movimiento de las plumas para erizar el plumaje en las peleas, facilitar la circulación de aire cuando hace mucho calor y la penetración del sol hasta la piel cuando hace mucho frío. Las aves no tienen plumas en toda la superficie de la piel. Las patas se encuentran casi siempre sin plumas y están recubiertas por escamas. En las aves carroñeras la cabeza y el cuello se encuentran al descubierto, sin plumas ni escamas como un mecanismo de higiene.

La utilidad de las plumas

El conocimiento de la evolución de las plumas está aún incompleto debido a la falta de fósiles que muestren etapas intermedias. Las plumas más antiguas son similares a las actuales. Datos paleon-

tológicos recientes indican que algunos dinosaurios bípedos tenían plumas, lo que cambiaría la visión sobre la exclusividad del uso de plumas en las aves y sobre la biología en general de algunos dinosaurios.

Se han propuesto hipótesis diferentes para explicar cómo surgió una estructura tan compleja. La más plausible es el control de la temperatura. Quizás mediante un plumón sin bábulas que luego se adaptó para el vuelo y la exhibición mediante colores y formas diversas. Quienes no apoyan esta hipótesis se preguntan ¿por qué se desarrollaría una estructura tan compleja para una utilidad tan simple? Esto nos deja en la pregunta... ¿qué utilidad tienen las plumas?

Las aplicaciones son diversas y es maravillosa la estructura mecánica. Con idénticos materiales que las escamas se construyó una superficie flexible y resistente de gran éxito. Se pueden mencionar las siguientes aplicaciones:

- De acuerdo con la posición que adopten pueden favorecer la conservación del calor o la ventilación de la piel. La relación entre la superficie y el volumen de las aves es grande ya que son pequeñas y delgadas. Es decir, tienen una elevada superficie para disipar el calor del metabolismo interno. Al mismo tiempo, la temperatura corporal debe ser alta, tienen el metabolismo más alto entre los animales. Las plumas intervienen como un medio de aislamiento térmico generando una capa de aire estanco entre la piel y la superficie. Los resultados obtenidos superan al equivalente de la capa de pelo en los mamíferos.
- Las plumas dan forma a la superficie de sustentación del ala y facilitan la generación de la fuerza de elevación. La capacidad de vuelo depende de la economía de peso, la robustez y la fuerza de la estructura. Las plumas entregan una superficie ligera, flexible y resistente.
- Mantienen impermeable la superficie corporal. Las plumas limpias y saludables generan una capa aislante que repele el agua. Las gotas se deslizan por el plumaje sin penetrarlo. Las plumas permiten la flotación para que el ave repose en el agua ya que incrementa el volumen sin aumentar el peso. Por ejemplo, la gravedad específica de un pato es 0,6 con plumas y 0,9 sin ellas (tiene menor peso por unidad de volumen), cuando en el resto de los animales es 1,0. Puede observarse cómo flota un cisne con casi todo el

cuerpo fuera del agua, cuando un humano apenas puede mantener sólo la cabeza afuera.

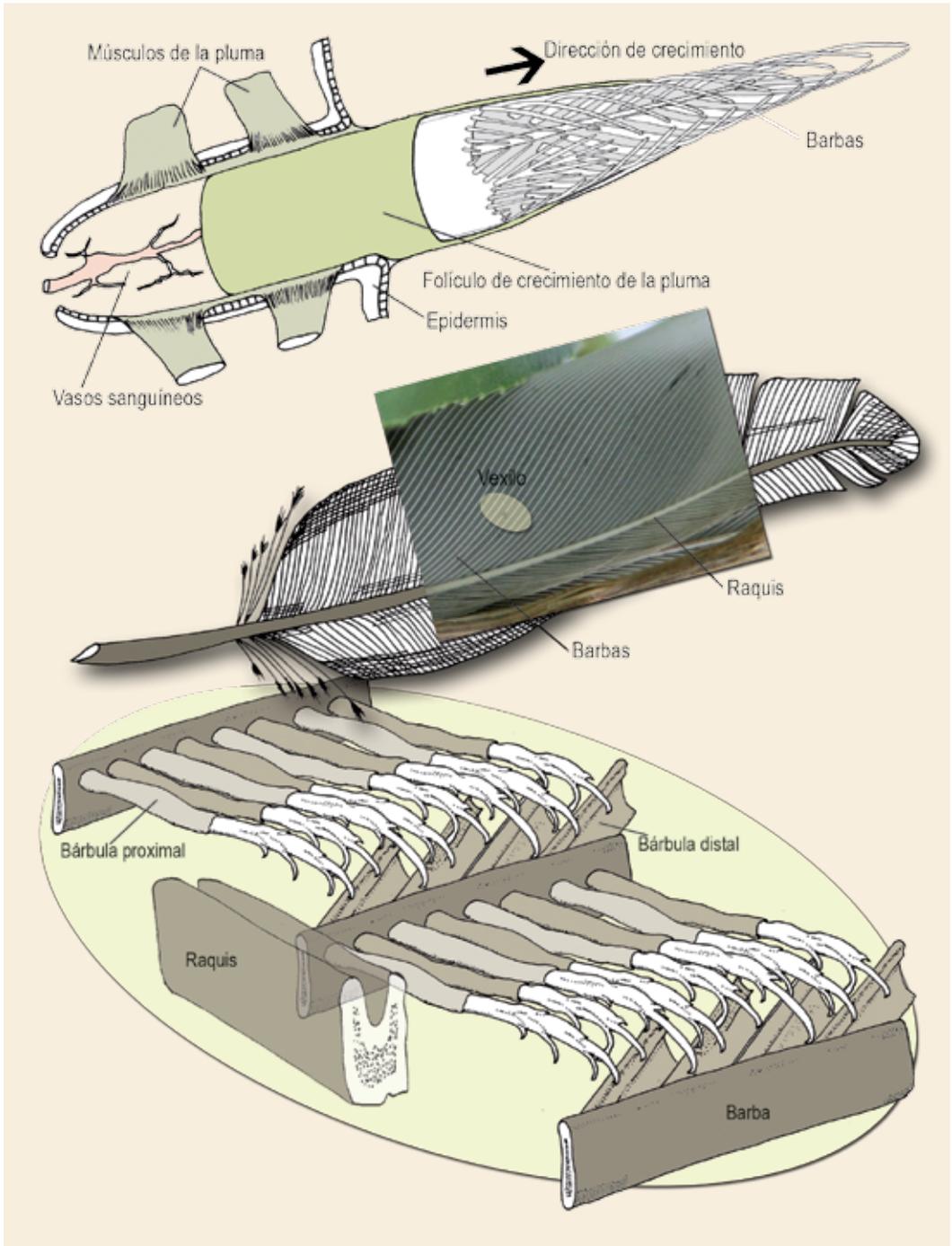
- El plumaje provee una coloración que se usa como medio de comunicación en el cortejo o para “perdersé” en el medioambiente. Las plumas deben ser cambiadas mediante la muda una o dos veces al año. Están quienes desarrollan plumas especiales para la etapa de apareamiento. Tal el caso de las plumas egretas en las garzas, que se encuentran en la espalda del animal y sirven como elemento de decoración. *Ardea alba* (Garza Blanca) fue perseguida durante años por estas plumas para usarlas en los sombreros de las damas de época.
- En algunos casos, las plumas de las alas o de la cola producen sonidos como parte del cortejo ritual. Las lechuzas por el contrario, tienen flecos en los bordes que cubren el dorso del ala en su parte inferior y sirven para el silenciamiento del vuelo durante el ataque.
- Cierta tipo de plumas son usadas para obtener información táctil. Tal el caso de las plumas cercanas al pico, que como vibrissas, se usan para detectar insectos (fig. 3.1).

3.1.2. La tecnología de las plumas

Introducir la palabra tecnología (en relación a los seres vivos) no es una novedad. Lo había hecho Karl Marx en referencia a cómo la obra de C. Darwin



3.1. Las plumas cercanas al pico (vibrissas) tienen una función sensorial en la detección de insectos. *Mimus saturninus* (Calandria Grande).



3.2. La estructura de las plumas. La pluma nace desde la epidermis (arriba). Cuando está desarrollada se interrumpe la circulación sanguínea y se convierte en un elemento muerto. Las plumas de vuelo tienen una estructura plana sostenida por el cálamo y raquis (en el medio). Consiste en barbas paralelas unidas por bárbulas transversales diferentes de cada lado. De un lado están las bárbulas proximales con ganchos que se unen a las bárbulas distales que tienen canales complementarios. Se genera una estructura que puede volver a armarse durante el acicalamiento.



3.3. *Platalea ajaja* (Espátula Rosada) debe su color inconfundible a los pigmentos que adquiere con la alimentación. Se concentran en el raquis y barbas. Se observa además la formación de gotas esféricas en la superficie, lo que es un indicador de la impermeabilidad de las plumas.

ayudó a entender la “tecnología que utiliza la naturaleza” en la evolución. Si bien no se conoce el origen por el momento, se puede decir cómo funcionan las plumas.

Las plumas nacen de una papila que se desarrolla en un engrosamiento de la dermis en la piel (fig. 3.2.a). Se alarga e inclina durante el crecimiento. Ocurre de la misma forma que las escamas en los reptiles y se cree que derivan de éstas. Ambas estructuras utilizan la misma proteína, la queratina (del griego *keros*, cuerno). Es una sustancia proteica rica en azufre, formada por cadenas que se retuercen sucesivamente entre sí para dar rigidez al conjunto (como las gruesas sogas de los barcos).

El engrosamiento de la piel que da origen a la pluma forma un **folículo**. Las células internas se diversifican y se favorece el crecimiento de la pluma hacia el exterior. En un momento el crecimiento se detiene y el núcleo del folículo se separa. La estructura queda muerta y vacía. Sin embargo, existen aves con plumas muy largas que pueden crecer durante años hasta su estado final. El “plumón de talco” es otro ejemplo de crecimiento indefinido.

En el folículo que da lugar a la pluma se genera una proteína llamada BMP. Esta proteína funciona como un inhibidor en la piel cercana para la producción de otro folículo de pluma. Si se aplica localmente una sobredosis de BMP se produce una mancha sin plumas, mientras que si se aplica un inhibidor de BMP la cantidad de plumas aumenta. Esto explica por qué existe una distribución de plumas tan uniforme en la piel de las aves.

La pluma tiene un eje central y el **vexilo** (fig. 3.2.b). El eje central más cercano a la piel se llama **cálamo**. No tiene barbas y se inserta en el folículo en la piel. El resto es el **raquis**, que funciona de soporte para el **vexilo**. El cálamo es redondo y el raquis es aplanado y acanalado a lo largo de la superficie inferior.

El **vexilo** o estandarte es el conjunto de **barbas** paralelas que se extienden desde el raquis. Cada barba tiene a su vez **bárbulas** paralelas a ambos lados. Las bárbulas son diferentes de un lado y otro. Un lado lleva diminutos ganchos y del otro bordes redondeados. Los ganchos de una bárbula se ajustan a los bordes redondeados de la siguiente, por lo

que se cruzan en ángulo recto formando una malla. Es una especie de Velcro® natural ya que pueden desarmarse por el uso y volver a unirse. El ave puede reajustar las bárbulas que hayan sido separadas tirando de la pluma con su pico o las uñas. Existen hasta un millón de bárbulas por pluma.

3.1.3. Tipos de plumas

Las plumas según la estructura

De acuerdo con el uso y la posición en el cuerpo se pueden clasificar en:

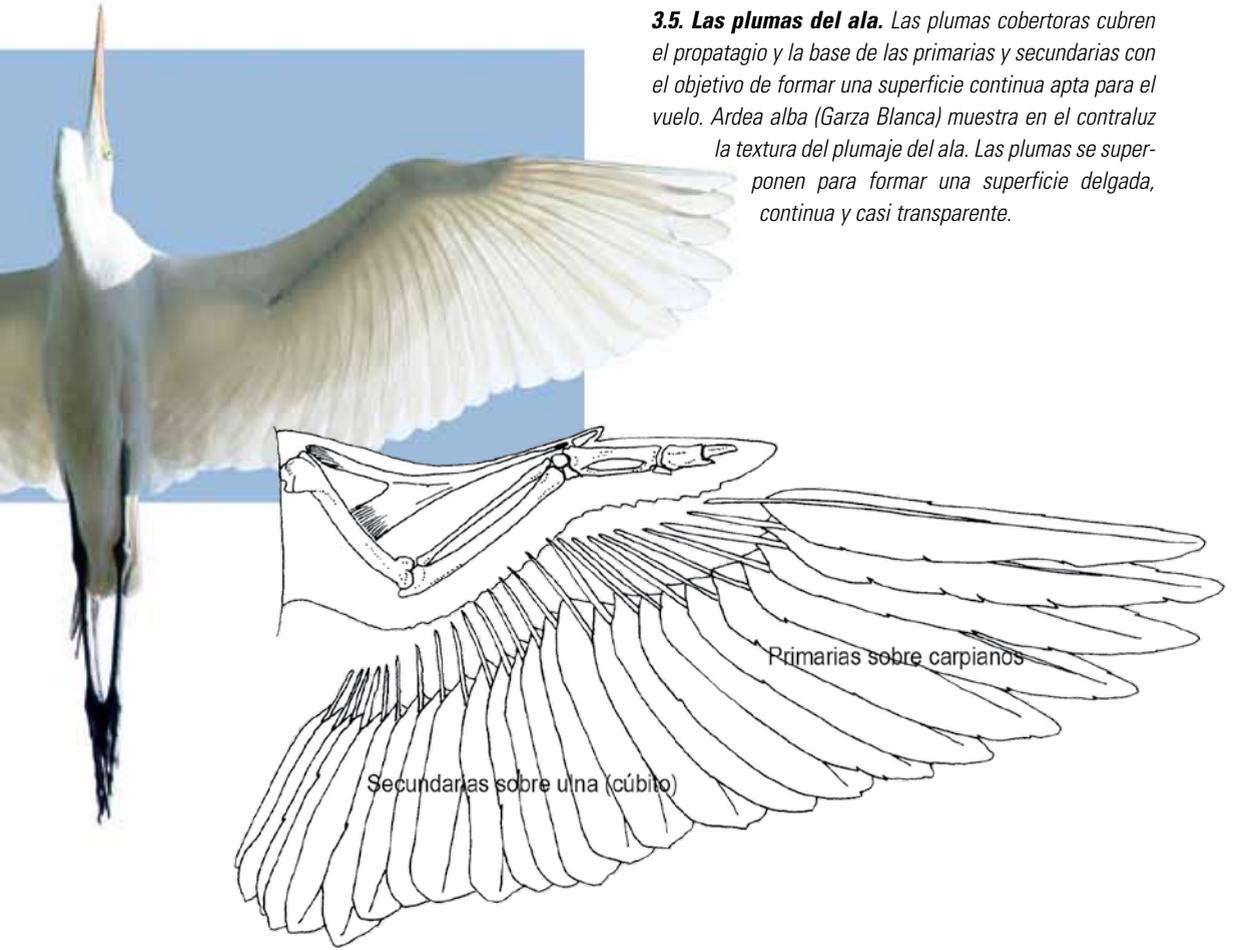
- Las **pennas** (plumas con barbas). Las plumas de vuelo del ala (**remiges** o **remeras**, para “remar” en el aire) son asimétricas, es decir que la longitud de las barbas a cada lado del raquis es distinta. En cambio, las plumas de la cola (**rectrices** o **timoneras**) y las del contorno son simétricas. Sólo se desarrollan estas plumas en determinadas zonas del cuerpo que se llaman **pteros**. El resto de la superficie puede tener plumones, filoplumas o directamente estar desnuda. Las únicas aves que tienen plumas en toda la piel son los pingüinos, ya que necesitan una considerable cubierta aislante contra el frío.
- El **plumón** es una estructura más corta y está escondida debajo de las pennas. No presenta raquis y las barbas carecen de ganchos, por lo que no mantienen una forma estable. Parecen plumeros. Forman el primer plumaje del ave cuando nace y sirven de aislante térmico en el plumaje de los adultos. Las **semiplumas** son intermedias entre las plumas con barba y el plumón. Se encuentran a los lados y en la superficie ventral del cuerpo.
- Las **filoplumas** son semejantes a pelos que se encuentran en círculos alrededor de la base de las plumas con barbas. Las **vibrisas** también simulan pelos largos y duros y se encuentran rodeando la boca. Cumplen una función sensorial en la captura de insectos.
- El **plumón de talco**, se encuentra en las aves que carecen de glándula uropigial. No se muda y tiene un crecimiento continuo desde la base. Se desintegra en el extremo para formar un polvo parecido al talco, usado como impermeabilizante y para darle brillo metálico al plumaje. Se la encuentra en garzas, algunos loros y halcones, quienes esparcen el polvo por el cuerpo ayuda-

dos por el pico y cuello. Se desarrollan en parches en el pecho y dorso y tienen la apariencia de un mechón de plumas revueltas y polvorosas.

Entre los diferentes apéndices formados por plumas se destaca la **cresta**, **copete** o **penacho**, que es un grupo de plumas de distinto largo que sobresalen por encima de la cabeza o hacia atrás en la nuca (fig. 3.4). Pueden erizarse en combate o aparecer con el plumaje de apareamiento. Las **orejas** en cambio, son grupos de plumas que sobresalen a los costados de la cabeza, pero que no mantienen relación alguna con el oído. También el **disco facial** está formado



3.4. Arriba, *Tigrisoma lineatum* (Hocó Colorado) tiene plumas rectangulares que crean un efecto de melena en la cabeza y cuello. Abajo, *Syrigma sibilatrix* (Chiflón), tiene plumas cuadradas en el cuello en capas que forman una estructura ornamental.



3.5. Las plumas del ala. Las plumas cobertoras cubren el propatagio y la base de las primarias y secundarias con el objetivo de formar una superficie continua apta para el vuelo. *Ardea alba* (Garza Blanca) muestra en el contraluz la textura del plumaje del ala. Las plumas se superponen para formar una superficie delgada, continua y casi transparente.

por plumas de la cara rodeando los ojos en disposición radiada. Las orejas y el disco facial son comunes en las lechuzas. La **gola** es un collar de plumas que rodea la base del cuello en el Cóndor. Las **egretas** son plumas largas y finas que se desarrollan en el pecho y en el dorso de las garzas durante la época reproductiva (fig. 3.7).

Las plumas de vuelo

Las más importantes son las **plumas primarias**. Se localizan en el extremo del ala y se inserta en los huesos carpianos (fig. 3.5). Son largas, fuertes y rígidas. En general son entre 9 y 12 plumas en las aves voladoras. El Ñandú tiene más plumas primarias, pero sólo sirven de adorno. La forma de estas plumas determina el tipo de vuelo del ave. Las plumas primarias fuertemente asimétricas identifican a las aves que son buenas voladoras.

Las **plumas secundarias** se encuentran en la parte interna junto a las primarias y están insertadas en el hueso del antebrazo. Su función es retener el aire durante el vuelo facilitando la elevación y sostén en el aire. Forman una superficie continua desde las primarias hasta el cuerpo, donde se superponen con las **plumas escapulares** (que salen del húmero). El número de plumas es variable, y depende de la longitud del antebrazo. El picaflor tiene sólo 6 plumas secundarias, el promedio de las aves es 10 plumas, llegando hasta 32 en las grandes aves marinas planeadoras.

El conjunto **álula** (ala del pulgar) son plumas que se insertan en este dedo reducido. Son pocas y rígidas. La función es disminuir las turbulencias del aire durante el vuelo de baja velocidad (con el ala inclinada). Proporcionan una ranura a mitad del ala.

Las **plumas timoneras** forman la cola y participan en la dirección del vuelo, similar a la cola de los aviones, durante los movimientos de giro y aterrizaje. Algunas aves las usan para trepar sobre los troncos (carpinteros o chincheros). El número y la longitud varían en función de las necesidades. Existen aves sin timoneras; con 4-6 plumas (picaflor); normalmente son 12 plumas y llegan a tener 32 (faisanes). La longitud y rigidez varía de acuerdo con el tipo de vuelo y por su participación en el cortejo o la locomoción.

A las plumas remiges (primarias y secundarias) y las timoneras, se les llama en conjunto "plumas de vuelo" (fig. 3.6). En la base de cada una de ellas, por la parte superior e inferior, se encuentran capas de plumas de contorno, conocidas como **cobertoras**.

Participan del vuelo ofreciendo una superficie aerodinámica y de soporte. Se las clasifica con distintos nombres de acuerdo con su tamaño y localización.

La elasticidad de las plumas de vuelo es una característica fundamental que diferencia el ala de las aves de los demás animales y los aviones de los humanos. La elasticidad está asegurada por la asimetría de las barbas respecto del raquis, la curvatura que adopta el raquis y la flexibilidad de los materiales utilizados. Parece ser que la asimetría es utilizada también en las patas lobuladas para lograr flexibilidad. Por ejemplo, *Podiceps sp.* (Macá) tiene lóbulos asimétricos en los dedos de las patas, los que utiliza para remar debajo del agua. La función de la asimetría es la de autoestabilizar la pluma (o los dedos) en la fase de potencia del vuelo (o natación).

3.6. *Aramus guarauna* (Caráú) deja ver sus plumas de vuelo para una mejor identificación. Obsérvese la punta de las plumas primarias "digitadas", el álula y las cobertoras separadas del ala para reducir la turbulencia del vuelo. La continuidad aerodinámica la dan las plumas cobertoras y escapulares. La nomenclatura de las plumas es:

(1) Rémiges primarias, (2) Rémiges secundarias, (3) Rémiges terciarias, (4) Cobertoras primarias, (5) Cobertoras secundarias, (6) Cobertoras medianas, (7) Cobertoras menores, (8) Álula, (9) Escapulares, (10) Rectrices o Timoneras, (11) Cobertoras rectrices.





3.7. Arriba, este macho de *Campephilus leucopogon* (Carpintero Lomo Blanco) muestra un particular desgaste estriado de las plumas secundarias. Debajo, *Egretta thula* (Garcita Blanca) y *Ardea alba* (Garza Blanca) en la fotografía ambiental, muestran las plumas egretas que son estacionales y tienen carácter ornamental.





Diferencias y similitudes de plumajes en especies cercanas. En la primera fila se muestran las diferencias entre sexos en el Martín Pescador. Son (1) *Megaceryle torquata* (Martín Pescador Grande); (2) *Chloroceryle amazona* (Martín Pescador Mediano) y (3) *Chloroceryle americana* (Martín Pescador Chico). Este orden se caracteriza por la forma del paladar, los dedos y el pico. Existe una leve diferencia de coloración entre sexos. Tiene patas sindáctilas (con 3 dedos hacia adelante, parcialmente unidos en la base, y 1 hacia atrás). Posee excelente vista pero con pobre movimiento de los ojos, lo que obliga a mover toda la cabeza. Tiene dos fóveas en los ojos, una para el campo monocular (la primera detección) y otra para el campo binocular (la detección de precisión). Es monógamo, solitario y territorial. Nidifica en huecos escavados hacia arriba en barrancas usando las uñas. En la segunda línea se muestran las diferencias de plumaje en las garzas. Mientras los jóvenes tienen un plumaje mimético, los adultos son llamativos. Los ejemplares juveniles son muy similares entre sí a pesar de ser diferentes géneros. Se trata de (4) *Tigrisoma lineatum* (Hocó Colorado); (5) *Nycticorax nycticorax* (Garza Bruja), y (6) *Butorides striata* (Garcita Azulada). Los ejemplares jóvenes están en la fila superior.



Diversidad de plumajes dentro de la misma especie. El plumaje puede ser diferente en la misma especie por varias razones: diferencia entre sexos (dimorfismo sexual); diferencias en distintas etapas de la vida (plumaje natal, juvenil y adulto); diferencia estacional (aves que tienen plumaje especial para la etapa de apareamiento) y diferencias entre especies cercanas en la misma familia o género. En las fotografías se muestran ejemplos de aves que tienen plumajes diversos dentro de la misma especie. (1) *Hymenops perspicillatus* (Pico de Plata); (2) *Carduelis magellanica* (Cabecitanegra Común) y (3) *Arundinicola leucocephala* (Lavandera). De izquierda a derecha se muestra el macho, la hembra y el juvenil. En todos los casos se observan diferencias entre el plumaje del macho, la hembra y los jóvenes. Estos últimos mantienen similitudes al plumaje de las hembras. En (4) *Sturnus vulgaris* (Estornino Pinto) se muestra el plumaje de época de apareamiento, de reposo, joven y un ejemplar anómalo albino.



Diferencias de plumaje estacional. Algunas aves tienen plumaje más vistoso en la época de apareamiento. Se observan los casos de (1) *Charadrius falklandicus* (Chorlito Doble Collar); (2) *Zonibyx modestus* (Chorlito Pecho Canela); (3) *Arenaria interpres* (Vuelvepedras); (4) *Limosa haemastica* (Becasa de Mar); (5) *Larus maculipennis* (Gaviota Capucho Café) y (6) *Podilymbus podiceps* (Macá Pico Grueso). En todos los casos arriba se muestra el plumaje de reposo y abajo el de apareamiento. La importancia del patrón facial en la selección sexual de las aves se ha investigado en muchas especies. Por ejemplo, cuando se trabajó con *Vermivora chrysoptera* (Reinita Alidorada) en experiencias de modificación del plumaje, se transformó el parche gular y el antifaz del ojo mediante decoloración con aclarador de pelo. Se crearon así fenotipos artificiales de híbridos de *V. chrysoptera* y *V. pinus* (Reinita Aliazul). Como resultado, los machos decolorados perdieron sus territorios originales y no consiguieron pareja. Se concluye que existe una selección en contra de los híbridos.



Las aves emparentadas tienen plumajes similares. Se observan seis ejemplos de aves que teniendo relación taxonómica cercana muestran plumajes similares. Son (1a) *Phalacrocorax albiventer* (Cormorán Real) y (1b) *Phalacrocorax brasilianus* (Biguá); (2a) *Tachyeres ptereres* (Quetro Austral) y (2b) *Tachyeres patachonicus* (Quetro Volador); (3a) *Gallinula chloropus* (Pollona Negra) y (3b) *Fulica rufifrons* (Gallareta Escudete Rojo); (4a) *Aramides cajanea* (Chiricote) y (4b) *Aramides ypecaha* (Ipacaá); (5a) *Limnornis curvirostris* (Pajonalera Pico Curvo) y (5b) *Phacellodomus striaticollis* (Espinero Pecho manchado); (6a) *Anairetes flavirostris* (Cachudito Pico Amarillo) y (6b) *Cistothorus platensis* (Ratona Aperdizada). La selección sexual es una importante fuerza de cambio sobre la coloración del plumaje. Desde el descubrimiento de la coloración ultravioleta (UV) en el plumaje, se intenta conocer su origen. Se estudiaron pieles de museo y se determinó una evolución repetida a partir de ancestros que carecían de señales UV. La coloración UV ha evolucionado tanto en machos como en hembras, pero han existido más cambios en los machos. Hay evidencia de selección sexual sobre algunos de los caracteres UV de los machos, y de un incremento en la coloración UV en las especies que habitan ambientes abiertos.



3.2.1. Los tipos de plumajes

El plumaje no es continuo en toda la superficie del ave, pero la cubre casi totalmente. Un cisne tiene unas 25.000 plumas, donde el 80% están en la cabeza y el cuello. Las aves pequeñas, como los Passeriformes, tienen entre 2.000 y 4.000 plumas, con el 30 a 40% en la cabeza y el cuello. Las plumas pueden ocupar el 20% del peso total del ave, más que el peso del esqueleto.

Las aves tienen distintos plumajes en forma y color, por edad, sexo y época del año. Cuando una cría nace lleva un plumaje natal de muy baja calidad y por ello económico en energía. Dependiendo de la especie puede llevar meses o años adoptar el plumaje definitivo de adulto, pasando por el plumaje juvenil. Los machos y las hembras pueden tener diferentes plumajes (figs. 3.10 y 3.11). Cuando esto ocurre, el sexo dominante lleva los colores más llamativos y se lo utiliza para el cortejo de la pareja. Una variante es la muda para la época de apareamiento. En lugar de tener un plumaje diferente todo el año, se hacen dos cambios anuales.

El **plumaje natal** es el primero y está compuesto por plumón. Algunas aves nacen con un plumaje más desarrollado, son las aves **precociales** como

los patos y las gaviotas. Otras están desnudas por un tiempo hasta que lo adquieren y se llaman aves **altriciales**. Este plumaje natal no presenta patrones de coloración particulares y es poco llamativo. En algunas especies, como los pingüinos y ciertas aves de presa, existen dos plumajes natales compuestos de plumón, lo que guarda relación con el ambiente extremo y el largo tiempo de cuidado paternal que requieren.

El plumón que traen al nacer es reemplazado por un **plumaje juvenil**. El plumaje juvenil tiene las plumas de contorno típico, pero se diferencia del plumaje adulto en que las plumas de vuelo son más cortas, su textura es más suave y el patrón de color es aún diferente. En muchos casos se parece al que muestran las hembras adultas.

El **plumaje adulto** lleva el patrón de coloración definitivo, aunque las plumas se mudan en forma periódica. En muchas especies se pueden identificar dos tipos de plumaje adulto. El **plumaje básico** (de invierno) es típico de períodos fuera de la época de reproducción. Es de colores poco llamativos y se adquiere antes de migrar o al terminar la reproducción. El otro es el **plumaje de reproducción** (o alterno), y es de colores más llamativos y en algunos casos con plumas ornamentales.

Algunos patos machos desarrollan el **plumaje eclipse** poco después de la nidificación y es muy parecido al de la hembra.

Los patrones de color de muchas aves son pardos, moteados y rayados, lo que permite confundirse con el ambiente y se lo llama **críptico** (fig. 3.9).

En el caso de aves de zonas rocosas sus plumajes presentan bandas anchas y colores contrastantes, son los **patrones disruptivos**. En algunos casos se encuentran parches de vívidos colores (blanco o amarillo) en las alas, cola y rabadilla, que sólo son visibles cuando vuelan, como en *Callonetta leuco-*

3.9. La coloración mimética o críptica. Los ejemplos son de aves de coloración pigmentaria muy poco evidente para pasar desapercibidas en el medioambiente. Son (1) *Gallinago gallinago* (Becasina Común); (2) *Pardorallus sanguinolentus* (*Gallineta Común*); (3) *Podager nacunda* (Ñacundá); (4) *Picoides mixtus* (*Carpintero Bataraz Chico*); (5) *Laterallus melanophaius* (*Burrito Común*); (6) *Cranioleuca pyrrhophia* (*Curutié Blanco*), y (7) *Leptasthenura platenses* (*Coludito Copetón*).



La muda. La mayoría de la aves, como *Larus maculipennis* (Gaviota Capucho Café) y *Rosthramus sociabilis* (Caracolero) mudan las plumas en forma secuencial desde adentro hacia afuera. En el Caracolero se colocan fechas aproximadas de muda. En la Gaviota, seis de las plumas primarias externas están en un estado muy deteriorado previo a la muda. En el centro se tienen tres plumas primarias interiores ya renovadas, una de ellas no ha logrado el tamaño definitivo. Las plumas se reponen por muda periódica o por pérdida accidental. Normalmente, es un proceso gradual que mantiene plumas suficientes para permitir el vuelo. Algunas especies tienen una muda completa que impide el vuelo durante este período. Cuando un ave muda las plumas viejas se caen debido a la presión que ejercen las que están creciendo debajo. Muchas especies mudan las plumas de vuelo (remeras y timoneras) sólo una vez al año, pues se requiere de gran cantidad de energía para reemplazarlas. En cambio, mudan las del cuerpo dos veces al año, en relación con otros acontecimientos de su ciclo de vida. En algunas aves migratorias (playeros y chorlitos), antes de la migración postnupcial, mudan su plumaje por uno críptico de colores grises. Las gaviotas que llegan a la madurez sexual a los 4 años de vida, cada año presentan un plumaje diferente que nunca es igual al del adulto. Se cree que es una estrategia para evitar rivalidades con otros individuos. En algunas aves de presa existe un corrimiento entre la madurez sexual (que ya tienen) y el plumaje definitivo (que aún no llegó), a esto se le llama maduración retardada.





3.10. Diferencias y similitudes en el plumaje del orden Anseriformes. En los ejemplos (1) a (5) se observan especies de patos cuyos sexos presentan coloración diferente. (1) *Amazonetta brasiliensis* (Pato Cutirí); (2a) *Anas cyanoptera* (Pato Colorado); (2b) *Callonetta leucophrys* (Pato de Collar); (3) *Heteronetta atricapilla* (Pato Cabeza Negra); (4a) *Anas platalea* (Pato Cuchara); (4b) *Netta peposaca* (Pato Picazo); (5a) *Chloephaga picta* (Cauquén Común) y (5b) *Chloephaga hybrida* (Caranca). En (6) y (7) son ejemplos de coloración entre jóvenes y adultos. (6) *Oxyura vittata* (Pato Zambullidor Chico) y (7) *Anas sibilatrix* (Pato Overo). En (8) y (9) se muestran especies que presentan plumajes similares por ser del mismo género. (8a) *Dendrocygna autumnalis* (Sirirí Vientre Negro); (8b) *Dendrocygna viduata* (Sirirí Pampa); (9a) *Anas georgica* (Pato Maicero), y (9b) *Anas flavirostris* (Pato Barcino).

phrys (Pato de Collar). Se piensa que funcionan como señales de aviso al emprender vuelo, son **señales de advertencia**.

3.2.2. El color del plumaje

El color es producido por uno o la combinación de dos efectos: la acción de pigmentos biológicos contenidos en las células de las barbas (**color pigmentario**) y el efecto físico estructural de difracción de la luz en las bárbulas de las plumas (**color estructural**). La coloración está bajo el control de los genes, quienes determinan la producción de pigmentos o estructuras difractantes.

Los colores pigmentarios

Son producidos por tres tipos de moléculas:

- Melaninas. Es el más común de los pigmentos y es sintetizado por oxidación del aminoácido tiroxina. La intensidad del color depende de la

concentración. El exceso de melanina produce ejemplares oscuros (melánicos) y su falta individuos claros (albinos). Por razones genéticas los individuos albinos no sintetizan la tiroxina. La melanina proporciona resistencia adicional a las plumas haciéndolas más duraderas al desgaste. Esto explica por qué las aves que requieren el vuelo rápido tienen zonas de coloración negra (gaviotas). Se distinguen dos tipos de melaninas. La eumelanina proporciona matices de grises (del blanco al negro) y la feomelanina tonos entre el pardo oscuro y el castaño amarillento y rojizo.

- Carotenoides. Este tipo de colorante químico, presente también en los vegetales (zanahoria), da lugar a tonos entre amarillo y rojo. Otros tipos de carotenos son producidos por las aves o son ingeridos en los alimentos vegetales.
- Porfirinas. Son un grupo de pigmentos nitrogenados (con estructura parecida a la hemoglobina) que dan colores rojos, marrones y verdes. El color



proviene del cobre que contiene la molécula (en lugar del hierro en la hemoglobina). Por ejemplo, la turacina (color rojo) y la turacoverdina (color verde). La turacina muestra un rojo intenso bajo iluminación ultravioleta. Se la encuentra en las plumas jóvenes ya que la molécula tiene una estructura poco estable y se degrada por la luz del sol.

Los colores estructurales

Se producen por la difracción de la luz en forma

similar a un prisma. Colores como el azul, verde y violeta son colores estructurales porque se producen de acuerdo con la disposición particular de colorantes y la difracción y orientación de la luz solar. La rareza de la coloración verde es debida a que este color requiere una distribución especial de colorantes en las barbas y la difracción de la luz solar.

En algunos pocos casos el verde es el resultado de la combinación de pigmentos amarillo del coratenoide y negro de la melanina. Pero la gran mayoría



3.11. Diferencias y similitudes en el plumaje del orden Falconiformes. En (1) y (2) se muestran diferentes plumajes entre sexos. (1) *Rosthramus sociabilis* (Caracolero); (2) *Falco sparverius* (Halconcito Colorado). En (3) *Circus buffoni* (Gavilán Planeador) posee dos fases de plumaje (claro y oscuro) sin relación con el sexo o época del año. En (4) a (6) se muestran plumajes de jóvenes comparados con los adultos. (4) *Buteo magnirostris* (Taguató Común); (5) *Parabuteo unicinctus* (Gavilán Mixto) y *Caracara Planctus* (Carancho). En (7) a (9) son especies del mismo género con plumajes similares. (7a) *Falco sparverius* (Halconcito Colorado); (7b) *Falco femoralis* (Halcón Plomizo); (8a) *Coragyps atratus* (Jote Cabeza Negra); (8b) *Cathartes aura* (Jote Cabeza Colorada); (9a) *Buteo polyosoma* (Aguilucho Común) y (9b) *Buteo swainsoni* (Aguilucho Langostero).

de las veces se debe a la acción estructural. Para comprender la mecánica de la coloración estructural se requiere analizar el interior de la pluma (fig. 3.12).

Un corte de la barba determina tres partes. Primero un anillo exterior que contiene un colorante difuso (caroteno) en el interior de la estructura de queratina. Luego, la zona de células que produjeron la queratina y contienen vacuolas de aire donde tiene lugar la difracción de la luz solar. Finalmente, el centro está compuesto de gránulos de melanina lo que da la impresión de una masa negra (médula) con bolsas de aire.

La luz se difracta en la zona que contiene burbujas de aire. Estas burbujas tienen una función similar a las gotas de agua que originan el arco iris en la lluvia. Los tonos metálicos (azul y violeta) son originados por la refracción de la luz y varían según el ángulo en que nos encontramos. Algo similar ocurre con los colores metálicos de una mancha de aceite en el agua.

Las longitudes de onda larga (hacia el color rojo) son absorbidas por la melanina y el resto (hacia el azul) son reflejadas. Percibimos estos rayos azules junto con la coloración marrón o amarilla de los pigmentos en la capa exterior de las barbas. La combinación de efectos entrega a ciertas especies un color verde, aunque sus plumas no contienen pigmentos de ese color. Es el color verde estructural. Si el anillo externo no contiene colorante amarillo, se verán sólo los rayos azules.

Existe la hipótesis de que el color en los animales es tan antiguo como el período Cámbrico (500 ma). Los diferentes invertebrados de aquella época ya dispondrían de coloración estructural en el exoesqueleto producidos por la quitina de las púas y escamas. Estos colores servirían como una advertencia para el enemigo.

El color ultravioleta

Como el UV es invisible al ojo humano no ha sido estudiado con suficiente cuidado. No se

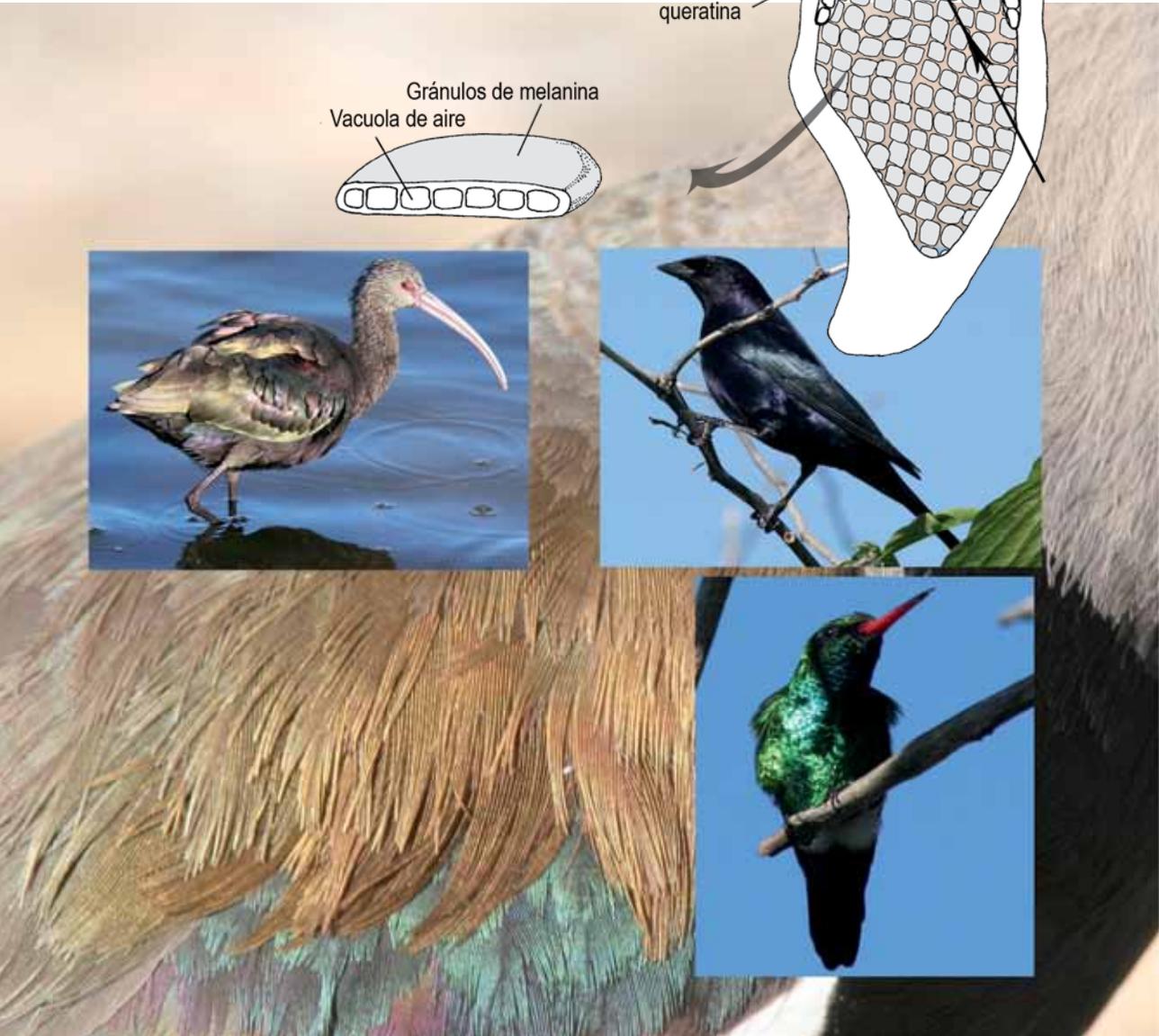
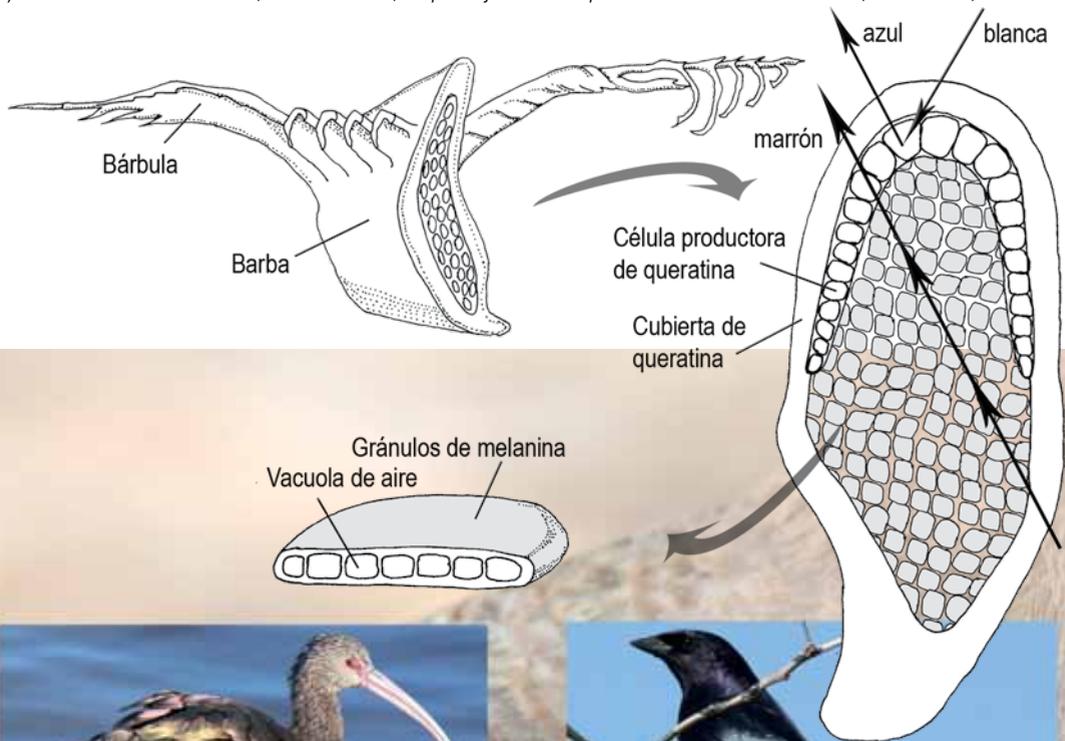


conocen pigmentos azules o UV (ultravioleta) en los vertebrados. En cambio, son producidos por coloración estructural aunque ciertos pigmentos pueden actuar en el UV. Se han reportado muchas aves que llevan una coloración UV. Al menos 142 familias de aves llevan coloración UV en algún lugar del plumaje.

Cuando se estudio a *Myiophonus caeruleus* (de la familia Turdidae de Asia) se encontró que

el tejido de las plumas muestra una distribución periódica para la difracción. La queratina medular se encuentra estructurada a escala de nanómetros y ordenada de forma equivalente en todas las direcciones. La frecuencia en el espectro de reflectancia es de 345 nm, cercano a 362 nm del máximo de visión del ojo del ave. Es la apropiada para producir los tonos de UV observados por difusión coherente.

3.12. El color de las aves. La coloración puede ser pigmentaria o estructural. Los pigmentos se encuentran en el interior de las barbas y el más frecuente es la melanina. La luz blanca que atraviesa la barba se la observa de tonalidad marrón. En cambio, la coloración estructural es producida en las vacuolas de aire contenidas en las células que producen la queratina (la base estructural de la pluma) y en los gránulos de melanina. En este caso, la luz que se refleja es azul debido a la dispersión. En las de aves con colores estructurales la tonalidad cambia de acuerdo con el ángulo de llegada de la luz. Los ejemplos de coloración estructural son *Plegadis Chihi* (Cuervillo de Cañada); *Molothrus bonariensis* (Tordo Renegrido) y *Chlorostilbon aureoventris* (Picaflor Común). El plumaje de fondo pertenece a *Vanellus chilensis* (Tero Común).





Capítulo 4

La propulsión y el vuelo

Parte 1. La fuerza necesaria para volar

4.1.1. El sistema muscular

Tipos de músculos

El esqueleto interno es un andamiaje en los vertebrados que requiere del sistema muscular para el sostén y movimiento. Clasificados por su utilidad, se tienen tres tipos de músculos (liso, estriado y cardíaco) y dos tipos (rojo y blanco), si se los observa desde el punto de vista de la riqueza de oxígeno disponible para consumir durante una actividad.

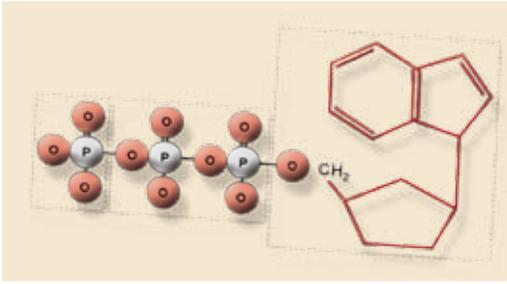
El **músculo liso** asegura la tensión del cuerpo. Los huesos necesitan de tensores que los mantienen articulados aun en reposo. Los órganos internos también requieren de un sostén para permanecer acomodados en su lugar. El músculo liso es activado por el sistema nervioso autónomo, por lo que no está bajo control voluntario. Se encarga, entre otras tareas, de trasladar el alimento en el sistema digestivo y del bombeo de la sangre en los vasos sanguíneos. Este músculo está compuesto por las células más simples.

A diferencia del músculo liso, el **estriado** se ocupa de los movimientos voluntarios. Los lisos no muestran la estructura de estrías transversales que

sí presentan los estriados. El estriado se debe a la regularidad geométrica de los filamentos de actina y miosina. Muestran una gran capacidad para el estiramiento, lo que resulta imprescindible para la locomoción.

La elasticidad se logra gracias a que los filamentos de actina forman un cilindro y los de miosina, un émbolo que se desliza en el interior (similar al amortiguador de los automóviles). La longitud del conjunto se estira con el aporte de energía externa. En condiciones normales, las uniones actina-miosina son firmes y el músculo está contraído. Para liberar las uniones y permitir el estiramiento se requiere energía que proviene de la molécula de ATP. Cuando un animal muere, se interrumpe el aporte de energía y los músculos quedan duros y contraídos (es el *rigor mortis*).

Todas las células requieren de ATP (trifosfato de adenosina) para capturar, transferir y almacenar energía. Esta distribución global del ATP sugiere que es una molécula muy antigua. Está compuesta por la adenosina (adenina más ribosa) y 3 grupos fosfato (PO_3). Entrega energía cuando se separa un grupo



4.1. El ATP es la molécula para transporte de energía celular.

fosfato mediante el aporte de agua. Es decir, mediante hidrólisis ($\text{ATP} + \text{H}_2\text{O}$) se obtiene energía libre ($\text{ADP} + \text{PO}_3 + \text{energía}$) (fig. 4.1).

Para reconstruir el ATP se aporta energía al ADP que proviene, en primera instancia, desde el glucógeno acumulado en los músculos. Cuando se agota el glucógeno se recurre a las grasas (lípidos). La actividad muscular prolongada consume abundante oxígeno y si ésta es muy prolongada, se produce una "deuda de oxígeno". Esta deuda se cubre en parte con la dotación de mioglobina que posee el músculo rojo, lo que nos lleva a la siguiente clasificación de los músculos.

El **músculo rojo** es rico en mioglobina Mb (la hemoglobina muscular que almacena oxígeno), en enzimas oxidantes y grasas. En las aves, este músculo es el apropiado para vuelos de largo alcance. El **músculo blanco** en cambio, es pobre en Mb y rico en glucógeno, por lo que se utiliza para movimientos rápidos y violentos, pero se fatiga fácilmente. La proporción de cada tipo de músculo (rojo o blanco) depende del tipo de vuelo que ensaya el ave. Por ejemplo, las aves migratorias tienen solamente músculo rojo y muchas grasas acumuladas antes de la migración.

Los ejercicios intensos de corta duración intensifican la producción de filamentos de actina-miosina, haciendo los músculos más grandes y fuertes. Los ejercicios de resistencia hacen que las células desarrollen más mitocondrias y acumulen más mioglobina, lo que favorece la actividad prolongada. Son dos tipos de vuelo que requieren adaptaciones diferentes y cada especie mostrará una proporción adecuada de cada músculo.

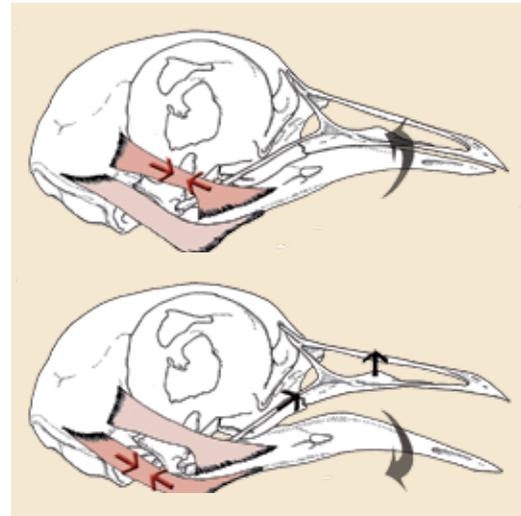
Los músculos usados en el vuelo

Un músculo hace fuerza sólo cuando se contrae, por ello es que los músculos son conjuntos de a

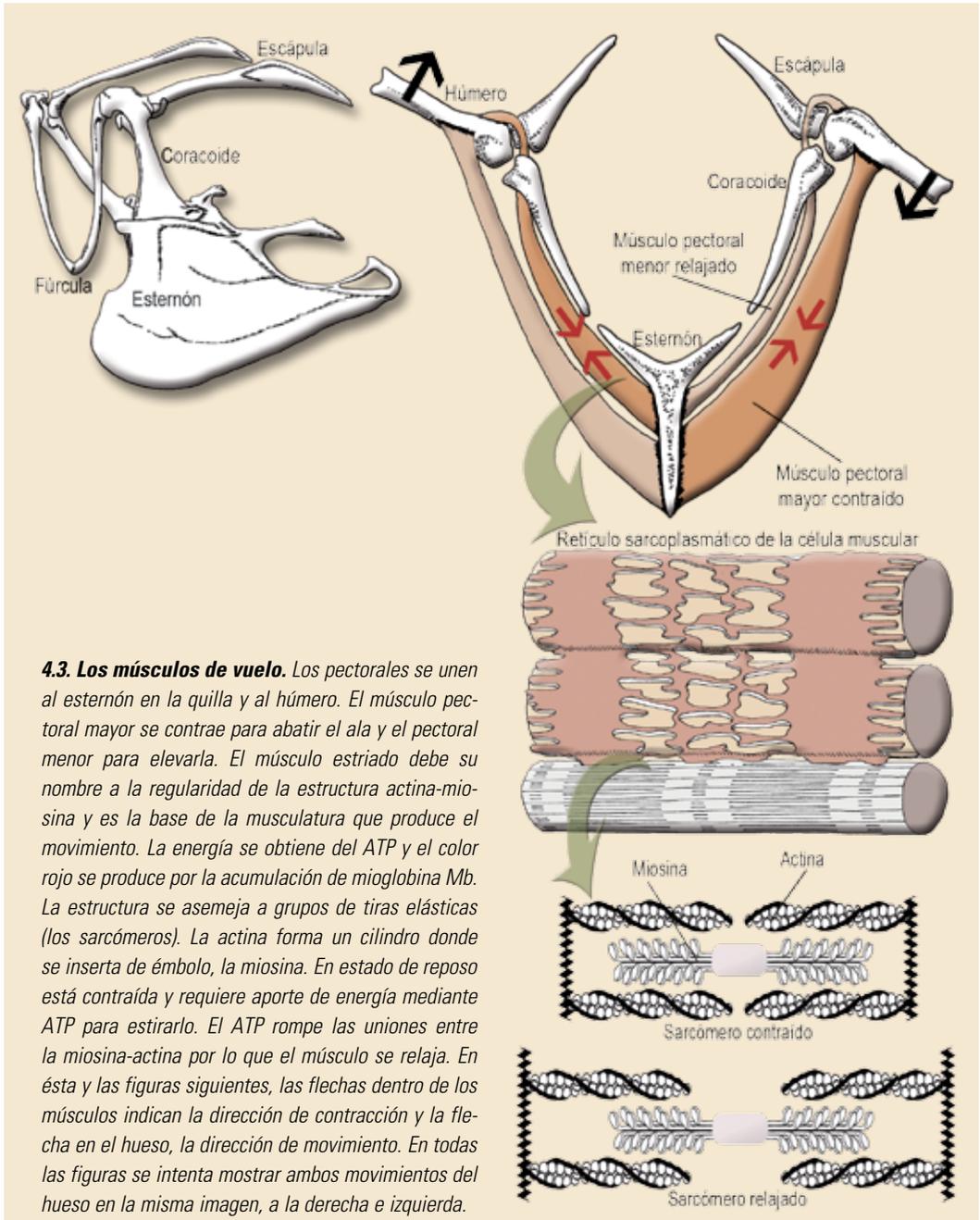
pares: uno flexor y otro extensor (fig. 4.2). Los huesos que se articulan se mantienen unidos mediante los ligamentos (que son bandas flexibles de tejido conectivo). Los músculos se insertan en los huesos mediante los tendones.

Como las aves tienen una fusión de casi todas las vértebras torácicas y lumbares, los **músculos dorsales** resultan poco necesarios y se encuentran reducidos. En cambio, el vuelo requiere de un gran desarrollo de los **músculos pectorales** (ubicados en el pecho). Las aves que no vuelan (como pavos y gallinas), mantienen los músculos del pecho, pero son débiles. Además, ante la falta de uso no requieren de un suministro de sangre abundante, ni del almacenamiento de mioglobina. Por ello la pechuga de las aves de corral es blanca.

Los músculos que se utilizan durante el vuelo son el **pectoral mayor** que abate el ala hacia abajo y **pectoral menor**, que lo eleva. El pectoral menor se llama **supracoracoideo** porque se coloca sobre el hueso coracoides. Ambos músculos se sitúan en el pecho y se unen a la quilla del esternón y al húmero en el ala (fig. 4.3). Para poder elevar el ala se utiliza la combinación del músculo pectoral menor y de un tendón. Actúan en pareja a la manera de una sogá (el músculo) y una polea (el tendón),



4.2. Los músculos que proporcionan movimiento vienen de una única línea evolutiva. Como los músculos hacen fuerza sólo cuando se contraen, tienen que trabajar de a pares: uno flexor y otro extensor. Aquí se muestra como los músculos mandibulares accionan la apertura y el cierre del pico.

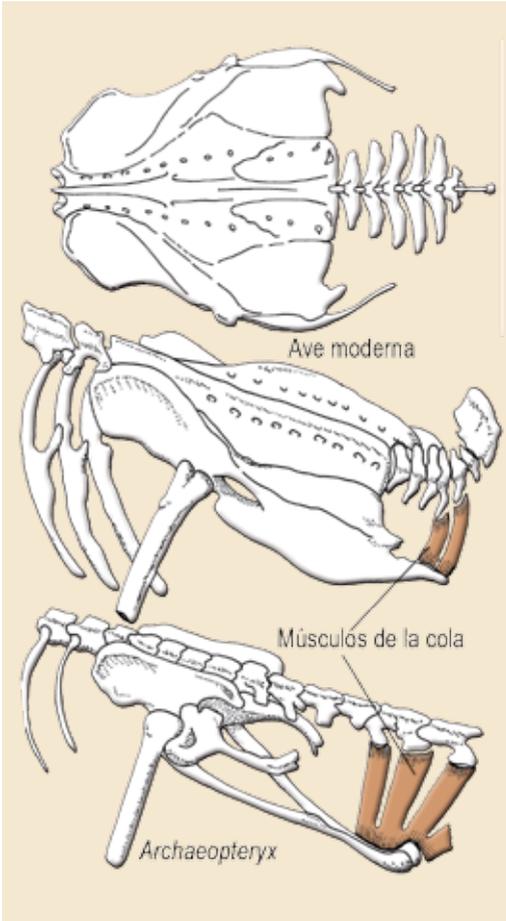


4.3. Los músculos de vuelo. Los pectorales se unen al esternón en la quilla y al húmero. El músculo pectoral mayor se contrae para abatir el ala y el pectoral menor para elevarla. El músculo estriado debe su nombre a la regularidad de la estructura actina-miosina y es la base de la musculatura que produce el movimiento. La energía se obtiene del ATP y el color rojo se produce por la acumulación de mioglobina Mb. La estructura se asemeja a grupos de tiras elásticas (los sarcómeros). La actina forma un cilindro donde se inserta de émbolo, la miosina. En estado de reposo está contraída y requiere aporte de energía mediante ATP para estirarlo. El ATP rompe las uniones entre la miosina-actina por lo que el músculo se relaja. En ésta y las figuras siguientes, las flechas dentro de los músculos indican la dirección de contracción y la flecha en el hueso, la dirección de movimiento. En todas las figuras se intenta mostrar ambos movimientos del hueso en la misma imagen, a la derecha e izquierda.

con lo cual se logra “tirar hacia arriba” desde una posición inferior.

Para unir estos músculos al tronco del cuerpo, las aves han evolucionado una quilla. Es una saliente como en la base de los barcos, ubicada en el esternón (en el frente del pecho). También los murciélagos

(que son mamíferos) y los pterosaurios (reptiles voladores extintos) poseen quilla, lo que es un ejemplo de convergencia evolutiva. Con esta estructura se logra que la masa muscular se encuentre debajo del nivel de las alas, de esa manera colaboran en la estabilidad aerodinámica del animal en vuelo.



Los músculos de la cola. Se utilizan para gobernar las plumas timoneras (extremo caudal) esenciales en el control del vuelo. Las primeras aves (*Archaeopteryx*) disponían de una cola larga ósea para equilibrar el peso del cuerpo. La evolución favoreció la reducción de la masa ósea hasta llegar a un pequeño pigostilo y su reemplazo por las plumas. El centro de gravedad se corrió hacia abajo de las alas.

4.1.2. Comparativa de los animales alados

Las alas de los vertebrados

El vuelo surgió en diferentes épocas a lo largo de la evolución (fig. 4.4). La primera oportunidad se dio en los insectos (único orden de invertebrados con capacidad de vuelo). El insecto más antiguo conocido data de 410 ma (período devónico), pero se conocen insectos voladores recién en el período carbonífero (350-300 ma). Llegaron a tener una envergadura de hasta 70 cm y 40 cm de largo. La estructura alar de los insectos es muy diferente a la de los vertebrados

voladores. Mientras en los vertebrados las alas surgen de modificaciones en los miembros anteriores, en los insectos son apéndices del tórax específicos para el vuelo.

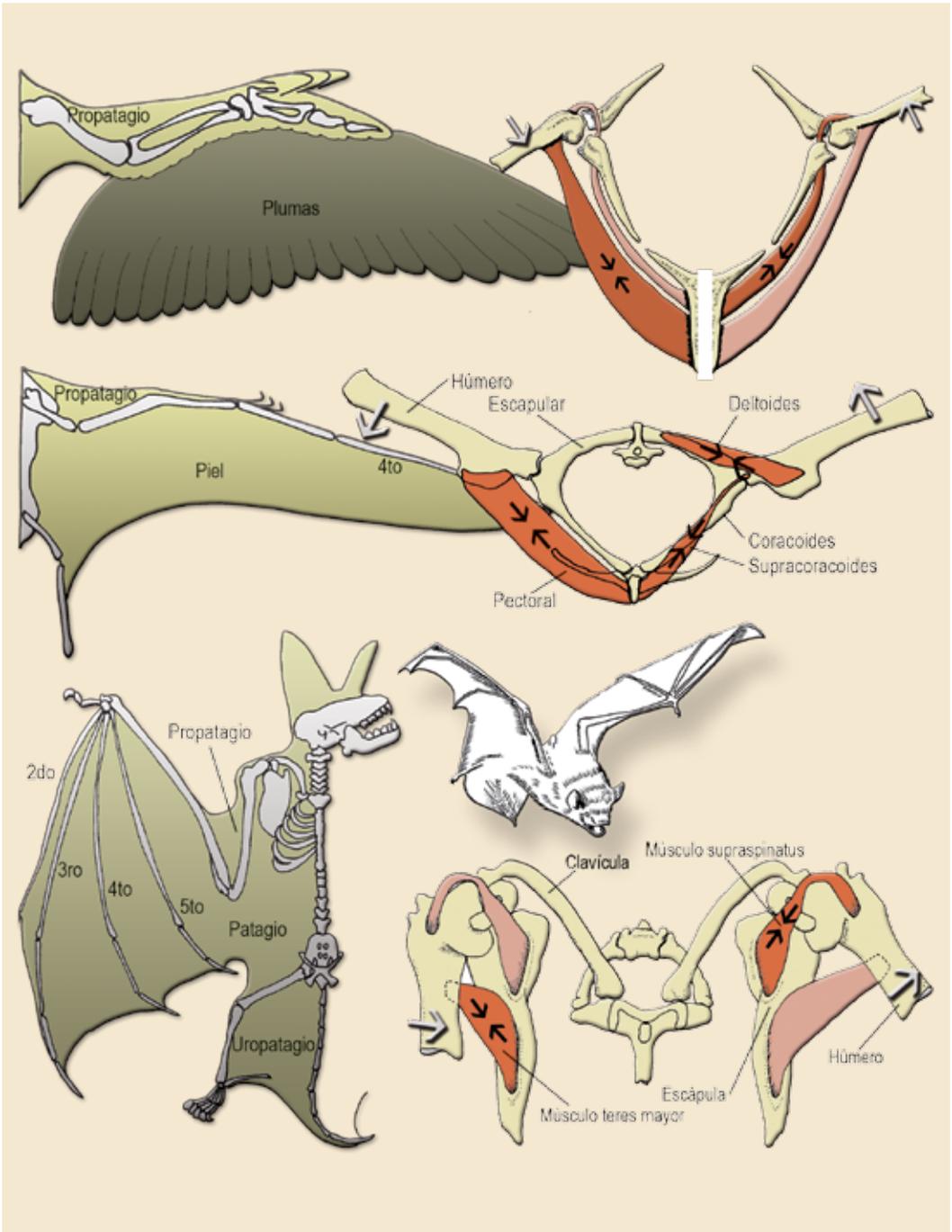
La evolución de las alas y el vuelo en los vertebrados es posterior y se identifican tres líneas. El primer ensayo se dio en los reptiles, quienes evolucionaron hacia los pterosaurios (220 ma). Éstos se extinguieron hace 65 ma junto con casi la totalidad de los dinosaurios (excepto las aves) y mamíferos. A su vez, los dinosaurios dieron origen a las aves hace 150 ma. Los mamíferos hicieron su ensayo de vuelo con los murciélagos, hace 50 ma. No se cuentan entre los animales voladores a muchos vertebrados que han desarrollado membranas entre los miembros que les permiten planear cuando se tiran desde los árboles.

Estos vertebrados voladores poseen estructuras de alas similares, pero, mientras los murciélagos y pterosaurios formaron sus alas con una cubierta de piel que une los huesos de las manos, las piernas y el cuerpo, las aves han cubierto la escasa capa de piel con plumas.

Los pterosaurios extendieron el cuarto dedo y generaron un pliegue de piel que lo une al cuerpo y las patas. Para mover las alas recurrían a 3 pares de músculos. El músculo pectoral unía el húmero con el esternón, con una quilla poco desarrollada. Servía para bajar el ala cuando el músculo se contraía. Para subir el ala se recurría al músculo pectoral menor (supracoracoideo) y el *deltoideo* que unía el hueso escapular en la espalda con el húmero del ala.

Los murciélagos reúnen al 25 % de las especies de mamíferos en el orden Quirópteros y forman el ala prolongando los dedos II-III-IV-V. Entre cada uno hay una capa de piel delgada (el patagio). Algunas especies poseen el *uropatagio*, que es el pliegue entre las patas y la cola.

Cuando el murciélago vuela mueve tanto los miembros anteriores como los posteriores, como si nadara en el aire (también lo hace el biguá al despegar el vuelo). Duerme de día colgado de los pies y envuelto en las membranas de las alas, de forma que inicia el vuelo dejándose caer. Principalmente es nocturno y utiliza ultrasonidos que genera con la boca para la detección de las presas, por ello tiene orejas muy grandes. Su temperatura corporal desciende bruscamente durante el invierno (como en los picaflores), incluso por debajo de los 0 °C



4.4. Comparativa de músculos de vuelo en los vertebrados. Los pterosaurios (en el centro) fueron reptiles voladores del período 225-65 ma, en tanto las aves (arriba) aparecieron hace 150 ma y los murciélagos (debajo) hace 50 ma. Entre los vertebrados, las aves son los únicos donde las alas están formadas por plumas. Pterosaurios y murciélagos tienen piel en las alas. La estructura del ala en todos los casos es la modificación de los dedos de la mano. En las aves es el segundo dedo, en los pterosaurios, el cuarto y en los murciélagos desde el segundo al quinto. Una diferencia en favor de las aves es el sistema respiratorio que permite que asciendan a grandes alturas en muy poco tiempo.

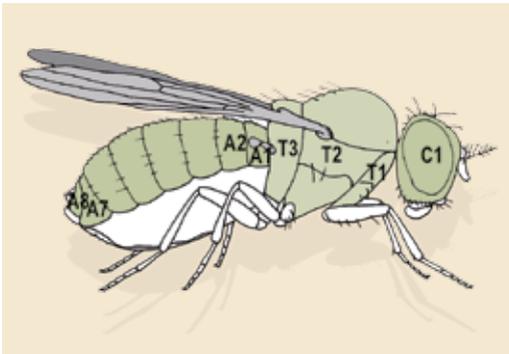
(hibernan). Muchas especies migran para evitar los meses más fríos.

Las alas de los insectos

Los insectos constituyen el grupo de animales más extenso, con más de 800 mil especies. Son más del 50 % de las especies descriptas actualmente de todos los seres vivos. La fórmula de éxito de los insectos se resume en cinco puntos: pequeño tamaño, una eficiente cutícula protectora, un eficiente sistema nervioso, elevada tasa reproductiva y el desarrollo del vuelo.

Se han aventurado varias hipótesis sobre el origen de las alas en los insectos, todas ellas chocan con algún tipo de objeción. Lo cierto es que el insecto alado más antiguo conocido tiene ya la estructura definitiva. Una hipótesis dice que las alas surgieron a partir de apéndices externos e internos. Otra sugiere que es una extensión del **tergo** (la parte superior del exoesqueleto que forma el tórax). Estas agallas habrían aumentando hasta facilitar primero el planeo y luego el vuelo activo. Se sabe que los primeros insectos alados no podían plegar las alas hasta que evolucionaron las estructuras musculares que ahora lo permiten.

Más adelante, estos insectos evolucionaron las fases de larva y ninfa, y actualmente sólo los adultos poseen alas (los estadios intermedios tienen alas vestigiales). A pesar de la variedad todos presentan patrones de diseño similares. Esto abona la idea de una evolución única: todos los insectos voladores provienen de una misma línea evolutiva.



4.5. *Drosophyla melanogaster* (Mosca de la Fruta) muestra los segmentos cefálicos, torácicos (T1 a T3) y abdominales (A1 a A8). Tiene un par de alas anteriores y las posteriores se convirtieron en halterios usados para el equilibrio durante el vuelo.

Las alas están ubicadas en la parte central del cuerpo llamada **tórax**, el que posee 3 segmentos (T1 a T3). La parte posterior se llama abdomen y son 8 segmentos (A1 a A8). Disponen de 2 pares de alas que nacen del 2^{do} y 3^{er} segmento del tórax. Están formadas por venas o nervaduras, que son los radios que dan rigidez a la estructura. En el interior de las venas se ubica una tráquea con un nervio sensorial, inmerso en sangre (como lo está el interior completo del insecto, por otro lado). Cuando el insecto adulto muda en forma definitiva, las alas requieren de la presión sanguínea para desplegarse hasta convertirse en un plano. Las alas se estiran y se secan antes de poder volar.

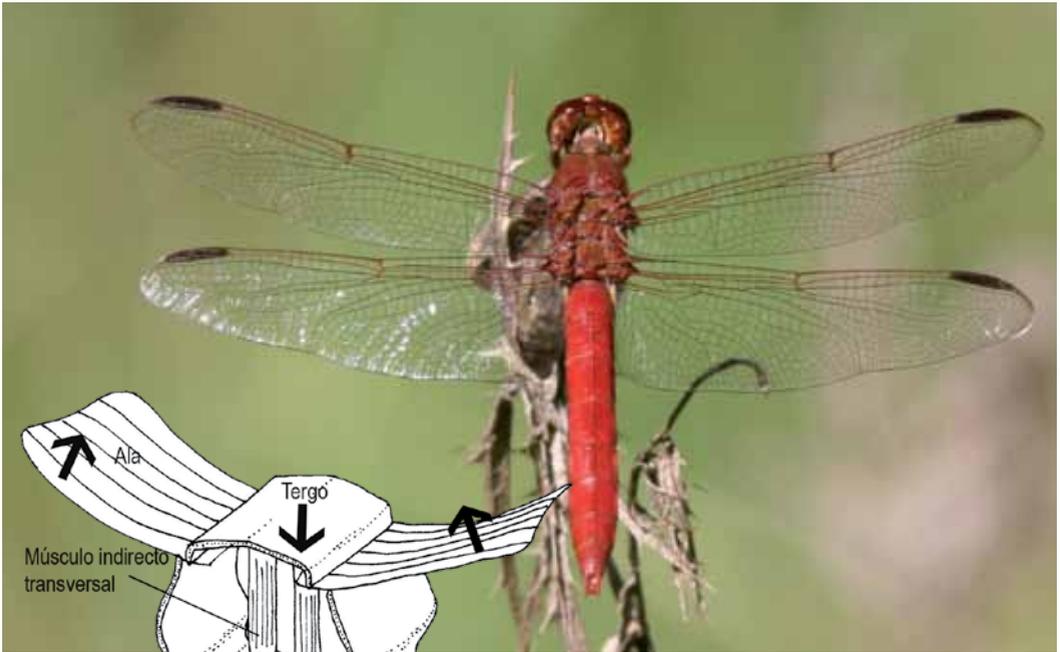
La superficie del ala está compuesta por 2 capas de cutícula (cada una de 0,2 mm de espesor). La cutícula es una superficie que contiene las células de la epidermis y cuya propiedad más interesante es la resistencia que otorga la **quitina**. Las moléculas de quitina se organizan en microfibras incrustadas en proteínas que forman láminas, éstas se acumulan en capas que van cambiando de orientación. Esta estructura produce una gran fuerza tensora. En las zonas donde se requiere elasticidad, como en la articulación del ala, la cutícula es rica en **resilina**, la proteína que aporta la elasticidad necesaria.

La cutícula del ala es la misma que cubre a todo el insecto, es una superficie continua en todo el animal. Incluso la cutícula se continúa en la superficie interior de órganos como el intestino y en el sistema traqueal. Entre ambas capas de cutícula del ala no hay sangre y por ser un tejido muerto, si se pierde el ala no puede renovarse.

Existen diferentes variantes de alas derivadas de la única línea evolutiva. Las alas pueden ser finas (moscas) o gruesas (escarabajos); cubiertas de escamas (mariposas) o de pelos (frigáneas, insectos de agua dulce). Otros, como los piojos y las pulgas, perdieron las alas por haberse convertido en parásitos.

Músculos de vuelo de los insectos

Se pueden identificar 3 conjuntos de músculos. El primero (**músculo indirecto transversal**) une la parte inferior con la superior del segmento de tórax. Cuando el músculo se contrae, deforma el tórax y lo cierra, con lo que mueve el tergo hacia abajo y las alas hacia arriba. Cuando deja de actuar, el tergo y el ala retornan a su posición original.



4.6. Alas de insectos. Los insectos voladores tienen dos pares de alas (algunos pocos sólo un par) y el movimiento depende de varios pares de músculos (dos o cuatro pares). Los músculos indirectos cierran y abren el tórax e impulsan las alas hacia arriba y hacia abajo. El ala hace pivote en un punto de apoyo. Los músculos directos controlan el ángulo de acometida del ala, de esta forma el ala dibuja un movimiento en forma de ocho. El ala de los insectos está construida mediante nervaduras huecas que dan la estructura de soporte y una cubierta de cutícula que forma la superficie aerodinámica. Se muestra un ejemplo simplificado de los diferentes pares de músculos que utilizan los insectos para mover las alas.

En la fotografía se muestra una libélula (orden Odonata). Tiene alas de igual tamaño y las baten fuera de fase, cuando frota las alas producen un zumbido típico. Posee músculos directos e indirectos que manejan por separado, lo que permite un vuelo muy variado en distintas direcciones y acrobacias particulares. Se calientan al sol y requieren un precalentamiento de los músculos antes de emprender el vuelo y en caso de alta temperatura usan el abdomen como radiador. Los odonatos tienen una antigüedad de 300 ma y llegaron a tener poco menos de un metro de envergadura en el carbonífero.

Otro músculo (**músculo indirecto longitudinal**) corre desde adelante hacia atrás del segmento del tórax. Cierra las paredes laterales cuando se contrae y expande al tergo hacia arriba, por lo que las alas bajan. Hacia arriba o hacia abajo, las alas se mueven por deformación de la caja torácica.

En algunas especies existen además dos pares de **músculos directos** a cada lado del tórax que modifican el ángulo de ataque del ala. Unen la pared lateral de la caja torácica con la parte externa del ala: trabajan en forma coordinada uno se contrae y el otro se expande. Mientras uno modifica el ángulo de ataque de la parte delantera del ala, el otro lo hace en la parte trasera. La parte de adelante sube mientras la de atrás baja y viceversa. De esta forma el movimiento del ala es en forma de 8.

El control nervioso del aleteo en los insectos se realiza de dos formas. El **control sincrónico** consiste en la secuencia un impulso-un aleteo. Se aplica a insectos con batido de alas lento, por ejemplo, en las mariposas que tienen 2 a 4 aleteos por segundo. El **control asincrónico** ocurre cuando un impulso nervioso desencadena varios aleteos. Esto permite a las moscas superar los 100 aleteos por segundo y llegar a 1.000 en ciertos mosquitos, evitando el retardo de las sinapsis del sistema nervioso.

El vuelo de los insectos

Los insectos pueden llegar a velocidades máximas de 50 km/h, pero enfrentan la dificultad de batir dos pares de alas. Las alas delanteras generan una turbulencia que afecta a las traseras; esto ha sido tratado de diferente forma y con diferentes resultados. Actualmente se sabe que algunos dinosaurios con plumas, como el *Microraptor gui*, han tenido plumas de vuelo en los 4 miembros, característica que se perdió en las aves más evolucionadas. Con la postura de los pies apropiada, estas aves podrían haber creado un segundo plano de sustentación en las patas a la manera de un avión biplano de inicios del siglo XX. En el caso de *Microraptor* no existía interferencia entre las alas ya que las anteriores

estaban ubicadas arriba (intentaban aletear) y las posteriores estaban abajo y planeaban.

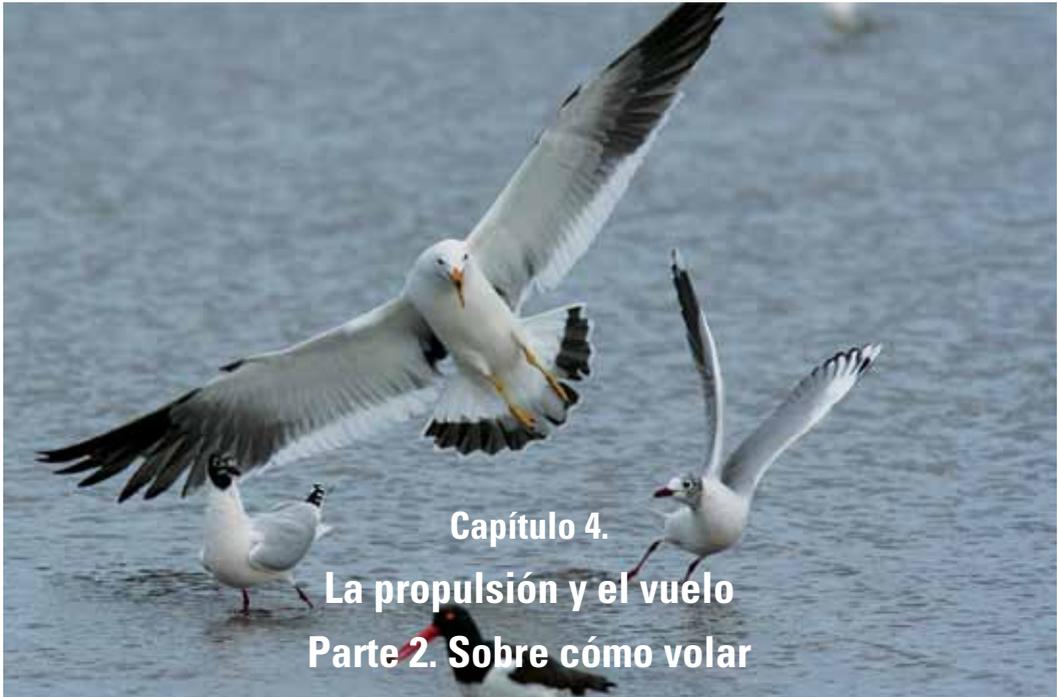
Algunos insectos tienen alas traseras o delanteras diminutas; por ejemplo, la langosta tiene alas delanteras pequeñas y las moscas han perdido las traseras. En el orden Diptera (moscas y mosquitos), el segundo par de alas se ha convertido en balancines que entregan información de cambio de dirección (se llaman **halterios** y funcionan como un giróscopo para mantener el equilibrio durante el vuelo) (fig. 4.5).

Las libélulas baten las alas en forma opuesta (mientras un par sube el otro baja) de forma de no interferirse (fig. 4.6). Están quienes prefieren unir ambas alas así parece que tuvieran una más grande (lo hacen mediante ganchos que poseen en las alas para mantenerse unidas, como las bárbulas de las plumas). Las mariposas no tienen un enganche entre sus alas y, como consecuencia, vuelan lento. Esto es aprovechado para mostrar los colores de ambas caras de las alas e identificar al congénere en la búsqueda del apareamiento.

Muchos grupos de insectos reabsorben los músculos de vuelo o pierden las alas en época de reproducción, una vez que la funcionalidad del vuelo se ha cumplido. Es conocido el caso de las hormigas que disponen de alas sólo en un período de su vida reproductiva.

Los insectos son ectotermos, pero requieren una elevada temperatura interna (más de 40° C) para mantener el batido de las alas. Esto lo logran con un precalentamiento antes de emprender el vuelo (también el picaflor lo hace). Cuando tienen exceso de temperatura pierden calor aumentando el flujo de la hemolinfa (líquido que llena toda la cavidad del cuerpo y que transporta nutrientes y desechos) hacia el abdomen. En reposo, su temperatura interna caerá sustancialmente.

Las libélulas ahorran energía gracias a sus grandes alas que les permite aletear y planear en forma intermitente (muchas aves utilizan esta técnica de ahorro de energía).



Capítulo 4. La propulsión y el vuelo Parte 2. Sobre cómo volar

4.2.1. La teoría del vuelo

Aristóteles decía que un cuerpo se mueve mientras tenga aplicada una fuerza. Como suponía que dicho cuerpo no puede desplazarse en el vacío, concluía que el vacío no existe. Este razonamiento lo llevaba a suponer que la atmósfera empuja una flecha para llenar el vacío en la parte posterior. De esta forma, el aire ayudaba a sustentar y no a retrasar el vuelo. En ese entonces se decía que *la naturaleza aborrece el vacío*, hoy diríamos que *ama la uniformidad*. Leonardo da Vinci, por su parte, subrayó que el aire resiste el movimiento y supuso que el aleteo produce una condensación debajo del ala que ayuda a la sustentación.

Lo cierto es que todo tipo de cuerpo que vuela necesita de una fuerza que lo sustente, la cual se aplica en el ala. La fuerza motriz para elevar el ala surge del gradiente de presión que se produce en la superficie y que se debe a la viscosidad del aire. La teoría de la **aerodinámica** es la que se ocupa de estudiar este fenómeno.

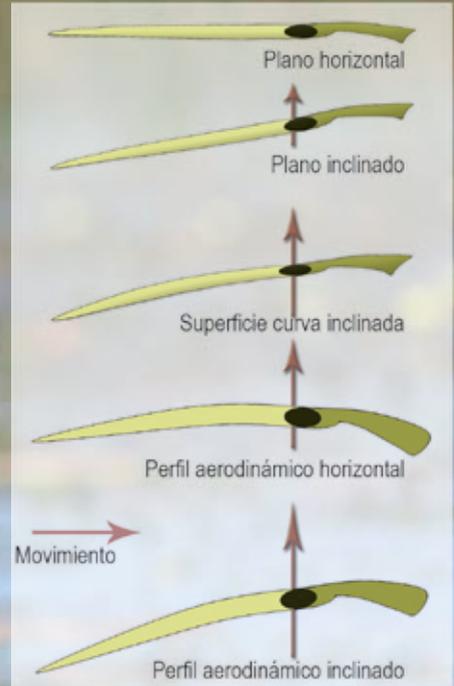
Gracias a la disponibilidad de las plumas, el ala de las aves muestra un perfil aerodinámico que facilita la generación de una fuerza de sustentación en el aire. En la medida que el perfil del ala se propaga en el aire, el medio fluido se desliza

por encima y debajo. El aire que pasa por encima recorre más distancia y por lo tanto lo hace a mayor velocidad para llegar al mismo tiempo al extremo posterior. Hace más de dos siglos, D. Bernoulli descubrió que el aire en la parte superior tiene menos presión que el aire en la inferior (más lento). Esta diferencia de presión se conoce como **fuerza de levantamiento**.

Actualmente, algunos prefieren explicar la fuerza de levantamiento simplemente como un efecto de acción (el ala en movimiento inclinada con el frente hacia arriba) y reacción (el aire en la parte inferior). Un plano moviéndose en forma horizontal no produce levantamiento.

La fuerza de levantamiento en las aves puede controlarse de diferentes maneras:

- La velocidad relativa del ala respecto del aire. El viento en contra ayuda al levantamiento de las aves más pesadas.
- La superficie del ala. Una mayor superficie tiene mayor levantamiento de forma que cuando quieren descender, pliegan las alas o las expanden totalmente durante el planeo.
- La curvatura del ala. Una superficie curva es mejor que un plano.
- La inclinación respecto de la horizontal (ángu-



4.7. El mejor perfil del ala. La forma que adopta el perfil del ala tiene mucho que ver con la fuerza de levantamiento que produce. Esta fuerza hacia arriba es mayor en la medida que la superficie se inclina o que se curva en un perfil aerodinámico. El ala de las aves tiene un corte que incluye el pliegue de piel al frente (*propatagio*) forrado de plumas cobertoras pequeñas y densas, el hueso que la sostiene en el centro y la extensión de plumas (*primarias* y *secundarias*) detrás.

lo de ataque). Un ángulo mayor produce más levantamiento, hasta el punto donde se pierde la sustentación y se requiere corregir el ángulo.

En los aviones el levantamiento se logra por la fuerza de los motores que empujan la aeronave hacia adelante obligando al pasaje del aire bajo ella. En las aves se puede recurrir al aleteo o al planeo. La fuerza de elevación en el ala se incrementa si se la inclina hacia arriba y si se aumenta la superficie. En los aviones existen alerones móviles que aprovechan ambas cosas y se ponen en juego durante el despegue y aterrizaje. Las aves, por su parte, pueden mover las alas y las plumas primarias a voluntad creando ranuras de esta forma generan mayor o menor superficie y modifican el ángulo de ataque.

La clave es la velocidad relativa respecto del

aire. Si ésta se duplica, el levantamiento es cuatro veces mayor. El aleteo aumenta la velocidad pero con un alto costo energético, por ello es que prefieren despegar con el viento de frente y así obtener mayor empuje.

Un corte transversal del ala aviar evidencia un plano alargado, delgado y curvo (fig. 4.7). Tiene una cara frontal formada por piel y plumas, muy elástica y resistente (*propatagio*). El vuelo produce una turbulencia al final de la cara superior. Para reducirla se usan tres técnicas. El *álula* es una pequeña ala de 3 o 4 plumas ubicada en el centro del frente del ala. Es manejada por el dedo pulgar. Su función es generar un canal de aire que retrasa la pérdida de sustentación a baja velocidad (durante el aterrizaje). Otras herramientas para reducir la turbulencia son las plumas primarias "digitadas" (abiertas como dedos)

y la libertad de movimiento de las plumas cobertoras (flaps) (fig. 4.8 y 4.9).

Cuanto más pequeño es el animal, el efecto de la densidad del medio es más importante, esto ocurre cuando la viscosidad le gana a la inercia. Se llama **Número de Reynolds** a la relación entre estas fuerzas. En aves grandes este número es bajo y el flujo del aire es laminar (acompaña siguiendo la superficie). En cambio, en aves pequeñas e insectos el flujo se vuelve turbulento y caótico, el aire tiende a comportarse como un líquido y se vuelve "pegajoso". En la medida que el ave sea más pequeña, más rápidamente tiene que aletear. Las complejidades para comprender la dinámica del vuelo en aves pequeñas se ven reflejadas en los movimientos veloces de un picaflor o en las dificultades para atrapar una mosca. Sin duda que los modelos actuales que explican la teoría del vuelo son insuficientes para pequeñas aves e insectos.

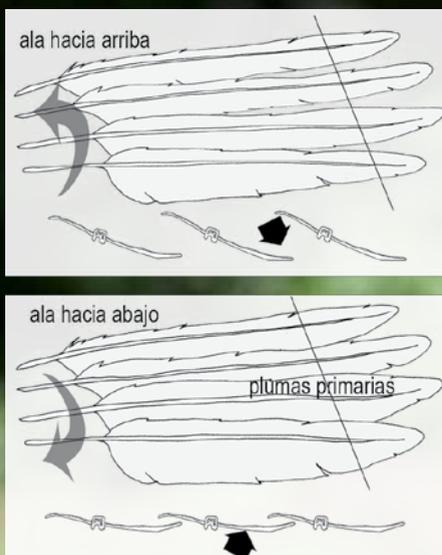
4.2.2. El vuelo de las aves

Las aves vuelan para escapar de los enemigos, en busca de las mejores áreas de alimentación, para exhibirse frente a las hembras... , pero si un ave no vuela, necesita ser grande o tener una coloración mimética para perderse en el ambiente. Alguna vez necesitan escapar volando rápidamente. Sus alas serán cortas y anchas y los músculos adaptados para movimientos violentos (gallaretas).

Las fases del vuelo son tres:

- El despegue. Puede realizarse desde una posición en tierra, desde el agua o desde un punto elevado (árbol, poste o acantilado).
- El vuelo. Dependiendo del tipo de alas, el ave ensaya un vuelo batido (los patos deben batir las alas en forma constante), el planeo (sea en corrientes de aire térmicas o aprovechando las brisas en el mar) y una mezcla de ambas (aleteo y planeo intercalado como en los carpinteros).

4.8. En algunas aves las plumas primarias giran para adoptar una posición diferente cuando se mueven hacia arriba o abajo. Se aprovecha que estas plumas tienen longitud de barbas asimétricas respecto del raquis. Cuando el ala baja, las plumas tienden a cerrarse horizontalmente ofreciendo una superficie inferior plana que empuja hacia abajo contra el aire, lo que impulsa al ave hacia arriba y adelante. Cuando el ala sube, las plumas tienden a abrirse verticalmente esto permite pasar el aire entre ellas ofreciendo menor resistencia al flujo de aire. Estos cambios entregan una diferencia cercana a diez veces la resistencia de movimiento.





4.9. Cuando el ave desciende, el plano del ala se pone muy vertical, el flujo de aire se despega de la superficie del ala y se genera turbulencia. Esto produce una notable pérdida de eficiencia en el vuelo. Para reducir la turbulencia intervienen el álula, la apertura de las plumas primarias y varios planos (flap) provenientes de las plumas cobertoras. En todos los casos se intenta introducir pequeñas superficies que alteran el plano del ala y generan planos horizontales que disminuyen el vórtice de turbulencia facilitando el control del vuelo. Estas tres adaptaciones se encuentran presentes en aves que se mueven a baja velocidad, pero no se observa en aves migratorias planeadoras de larga distancia.

Las aves pueden ahorrar energía durante el vuelo usando formaciones en V o en línea, con lo que aprovechan el torbellino generado por el compañero que va adelante.

- El aterrizaje. Las aves más grandes sólo pueden aterrizar en zonas abiertas, como campos o el agua. Las más pequeñas lo hacen en territorio cerrado, como árboles o matorrales.

El mayor peligro ocurre en el despegue y aterrizaje. La velocidad relativa al aire es baja y la fuerza de levantamiento también. Se utilizan diferentes técnicas durante el despegue. Las aves grandes y livianas, como las garzas, pueden aprovechar sus largas patas para impulsarse y elevarse. Pero el fla-

menco prefiere correr algunos pasos hasta despegar. Otras aves grandes como los cisnes necesitan "correr sobre el agua". Las aves más pequeñas pasan su tiempo en la espesura de árboles y matorrales. En este caso, el despegue se realiza con fuertes aleteos o dejándose caer.

Durante el vuelo las aves aletean, planean o intercalan ambas técnicas, dependiendo del tipo de ala que poseen. Una buena medida de la eficiencia de un ala es la relación entre el levantamiento generado y la resistencia que la acompaña. Esta relación es mayor en alas largas y angostas que en alas cortas y anchas. Por ello, el ala de las gaviotas tiene una mejor relación que en las cotorras (ver el apartado anexo sobre la energética del vuelo). Las

gaviotas se deslizan mejor en el aire, recorriendo mayor distancia con la misma pérdida de altura. Pero a cambio, dispondrán de muy poca maniobrabilidad en cortas distancias y con problemas para el despegue y aterrizaje. Una gaviota necesita territorio abierto, mientras una cotorra puede manejarse en la espesura de los árboles.

Las aves grandes ahorran combustible volando en una formación en V. Midiendo los ritmos cardíacos se ha comprobado que el pelicano ahorra entre 11 y 14 % de energía volando de esta forma. Se puede ver que aquellas aves que se mueven detrás se deslizan planeando por más tiempo que el líder;

es decir, aletean menos. Por esta razón el liderazgo del grupo cambia, de forma que la ubicación es dinámica. Otras veces se forman en filas, donde el ave que viene detrás se ubica muy cerca de la cola y aprovecha la zona de succión del precedente. Es el movimiento coordinado en un equipo de ciclistas en el relevo del líder.

Las aves más grandes necesitan planear. Esto se explica porque la masa corporal aumenta con el cubo de la longitud (el volumen), mientras que la producción de energía lo hace con el cuadrado (el área de la sección transversal de los músculos). Las aves grandes tienen una baja relación masa/energía,

La energética del vuelo

Para medir la energética del vuelo se han colocado aves dentro de un túnel de viento, permitiendo relacionar datos metabólicos con la velocidad, duración y dirección del vuelo. Uno de los estudios más interesantes en este sentido fue presentado por V. Tucker¹. El ave dentro del túnel debe sentir fuerzas gravitacionales y aerodinámicas similares a las que recibiría en el vuelo real. Se las mantiene inmóviles con una máscara que captura los gases exhalados. Se las entrena para que permanezcan volando.

Las aves obtienen la energía de la combinación de O₂ con grasas, carbohidratos y proteínas. Como resultado producen CO₂, desechos nitrogenados, agua y energía utilizable. La grasa es la mejor fuente de combustible ya que contiene casi tanta energía como la gasolina por unidad de peso, más del doble que las proteínas y ocho veces más que los carbohidratos. Se midió que el 70 % de la energía de vuelo provino del metabolismo de grasas.

Se comparó el vuelo de una cotorra (Psittaciforme de 30-40 gr) y una gaviota (Laridae de 300-400 gr). Por la diferente forma de vuelo, la cotorra requiere 152 calorías/gramo en una hora de vuelo, mientras que la gaviota sólo 50. La gaviota no puede ascender dentro del túnel, ya que lo hace planeando en corrientes de aire y no batiendo las alas como las cotorras. El consumo de energía durante el vuelo es entre 13-20 (Cotorra) y 11-14 (Gaviota) veces la tasa metabólica de reposo.

La cotorra consume 1,1 % del peso corporal por hora como combustible y la gaviota la mitad.

Pero es difícil estimar la autonomía ya que no toda la grasa está disponible como combustible y los requerimientos de energía decrecen en la medida que se consume el peso. Pero resulta suficiente para confirmar que muchas aves pueden viajar sin alimentarse por largos trechos. Por ejemplo, el *Pluvialis dominica* (Chorlo Pampa) vuela más de 3.000 km desde Alaska hasta Hawai sin alimentarse.

El ave puede mantener una altitud y velocidad constantes, donde los requerimientos de energía son mínimos. Esta velocidad es de unos 30 km/h. Algunos estudios sugieren que la caída en picada y el vuelo lentamente ondulado de las aves migratorias (pueden ascender y descender hasta 7.000 m durante viajes largos) representan una estrategia de ahorro de energía. El gasto adicional durante el ascenso es igual al ahorro durante el descenso. Pero si la eficiencia del ascenso es mayor que la eficiencia de descenso, el ave puede ahorrar energía volando en cursos ondulados.

En algunos aspectos, el vuelo es claramente más eficaz que el movimiento en tierra. Incluso aves pequeñas vuelan durante horas a velocidades que superan los 30 km/h y las grandes, como los patos, pueden navegar a 70-80 km/h. Otro punto de comparación es el costo energético de transporte, medido en calorías, para transportar un gramo de peso corporal por kilómetro. Un mamífero gasta 10-15 veces más energía que un ave del mismo tamaño. En algunos casos un ave puede desempeñarse mejor que un jet.

1 - Scientific American Vol. 220 No. 5 (*The energetics of bird flight*).

pero pueden elevarse y planear a gran altura durante horas. Para lograrlo aprovechan corrientes térmicas de aire ascendente que se producen cuando el sol calienta el suelo lo suficiente para que el aire empiece a elevarse.

Hay constancias de que las aves saben muy bien donde buscar estas corrientes. Por ejemplo, en las manchas oscuras en el terreno debido a la vegetación (porque absorben más la luz solar) y los sectores con rocas. Deben esperar hasta entrada la mañana antes de encontrar las corrientes ascendentes. En ellas realizan un planeo en una burbuja de aire que sube.

La **corriente de obstrucción** producida por el viento entrando en contacto contra un acantilado, montaña e incluso arboleda es aprovechada por algunas aves. El aire sube y pasa por encima del obstáculo elevando al ave.

Otra alternativa, en este caso usada por las aves marinas, es utilizar los **vientos de cambio** sobre el océano (4.10). Como en el mar no se generan las burbujas térmicas, se trata de subir a contracorriente del viento y avanzar en un descenso en favor de la corriente de aire. El viento sobre el mar forma capas de diferentes velocidades. El ave aumenta la velocidad cuando pierde altura, que luego invierte en volver a ganarla contra el viento. Mediante telemetría satelital se midió a los albatros volar a 80 km/h, recorriendo 900 km al día durante varias semanas antes de volver a tierra firme. Estas aves vuelan de día y aun durante la noche con luz de luna.

La máxima velocidad de un ave depende del diseño del ala. Los cisnes aletean menos de una



Estas aves rapaces, *Elanus leucurus* (Milano Blanco) y *Buteo magnirostris* (Taguató Común) pertenecen a la misma familia Accipitridae. Pero tienen alas con formatos opuestos. Es un indicio de la distinta forma que utilizan para el vuelo.

vez por segundo, mientras que un ave pequeña, 4 veces por segundo. Un picaflor aletea 10 veces por segundo y viaja a 100 km/h. El ave más rápida es el *Falco peregrinus* (Halcón Peregrino). Sus alas tienen un diseño que lo lleva a 150 km/h en vuelo horizontal y si recoge las alas y se lanza en picada llegará a los 300 km/h.

Aterrizar es más riesgoso que despegar ya que se tiene que terminar el vuelo lentamente. Quienes aterrizan sobre el agua están favorecidos por caer en un

4.10. *Macronectes giganteus* (Petrel Gigante Común) tiene alas triangulares, largas y delgadas. Las primarias son angostas y superpuestas, lo cual indica que están adaptadas para el vuelo sobre el mar. La superficie del cuerpo está completamente cubierta. Las plumas cobertoras ocupan varias capas dando una superficie lisa y continua. El color negro es por exceso de melanina e incrementa la resistencia de las plumas.

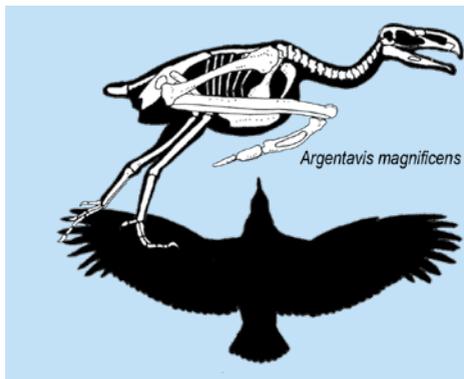


medio blando, plano y sin obstáculos. Algunos, como los patos y cisnes utilizan los pies y el cuerpo como plancha de deslizamiento. Otros, como las garzas y flamencos, prefieren aterrizar de pie y caminando.

Las especies que aterrizan sobre ramas corren un peligro mayor. Primero, el ave disminuye su aleteo y se deja caer. Luego, tuerce las alas para incrementar la superficie, lo que produce levantamiento y disminuye la velocidad. La cola se extiende, se abre como un abanico y se baja para que actúe como un freno. Si va muy rápido pone las "hélices en reversa", aleteando al revés con las alas verticales. El momento del impacto es riesgoso pues una ráfaga de viento podría mover la rama o desestabilizar al ave. Las patas se extienden hacia delante y se aferran a la rama, mientras los músculos de las piernas absorben el impacto.

Ciertas aves pueden realizar vueltas pronunciadas a alta velocidad y otras siguen una línea recta en su derrotero. Diferencia que se apoya en parte en el diseño de la cola. La cola es utilizada como un timón y las plumas son anchas y rígidas. Las plumas de la cola se abren y cierran como un abanico. Se mueven hacia arriba y abajo y voltean hacia los lados tratando de controlar los giros. Otras maneras de girar incluyen el inclinarse con un ala más alta que la otra o aletear más fuertemente con un ala.

Existen aves que hacen "clavados" en el agua, por ejemplo, los pingüinos, para ello tienen alas como aletas. El Pingüino Emperador lleva piedras en su estómago y da uso como ancla para permanecer sumergido. Los Pelecaniformes mojan sus plumas para facilitar el hundimiento y luego las secan al sol. Los Podicipediformes vacían sus pulmones y sacos aéreos para sumergirse más fácilmente. Las gallaretas liberan aire cuando están sumergidas generando un círculo de burbujas para poder descender y alimentarse en aguas más profundas que las superficiales.



Argentavis magnificent

El vuelo exige un cuerpo liviano, un peso elevado dificulta o impide el vuelo. Una de las aves voladoras más pesada que vive hoy día, el *Vultur gryphus* (Cóndor) pesa unos 15 kg. Se suele indicar que es un límite para el peso de las aves voladoras. Sin embargo, el *Argentavis magnificent* (un cóndor gigante extinto, encontrado por personal del Museo de La Plata en 1981), se estima que tenía una envergadura de 7 m y un peso superior a los 60 kg. Los restos fósiles tienen unos 6 ma y fueron encontrados en La Pampa y Catamarca, Argentina.

Con ese peso y envergadura, el despegue es un problema. Sólo habrían podido volar aprovechando los fuertes vientos desde la cordillera de Los Andes. Los cálculos sobre un modelo indican que para poder elevarse requería unos 40 km/h de velocidad relativa respecto del aire. Como no habrían podido correr debido a su tamaño y peso, *Argentavis* no hubiera podido alzar vuelo en condiciones calmas. Una vez en el aire, *Argentavis* debía ascender usando corrientes térmicas, pero con los fuertes vientos, estas corrientes estarían dirigidas hacia el este, llevándola en esa dirección y obligándola a volver planeando en dirección contraria al viento. Para hacerlo es necesaria una mayor carga alar (es decir, más peso en la zona de las alas). De haber sido un ave cazadora, *Argentavis* requeriría un territorio de más de 500 km². Por ello se estima que era un ave carroñera (necrófaga). Volando alto se habría guiado por el movimiento de otras aves carroñeras menores para detectar los cadáveres en tierra. Probablemente, su metabolismo requería entre 5 y 10 kg de carne al día.

Los restos de mamíferos encontrados en el mismo yacimiento hacen referencia a una región similar a una sabana de clima subtropical con una estación seca. El ambiente es adecuado para un ave que aprovecha las corrientes térmicas en verano, pero no durante las otras estaciones. Probablemente debería hacer migraciones de corto alcance para anidar en las montañas donde se encuentran vientos todo el año. Éste es el hábitat de los cóndores actuales. Extrapolando datos de aves actuales, se cree que la postura sería de un huevo de un kg cada dos años.



Conductas de las aves: (1) Como volar

Para lograr una mejor comprensión de ciertas acciones que se desarrollan en movimiento, se han incluido cuatro secciones, que se diferencian del texto general por el color de fondo. Son ellas: **conducta de vuelo, alimentación, reproducción y solución de conflictos**. Para ilustrarlas se ha recurrido a la compaginación fotográfica, recurso que permite comprender con mayor claridad lo que ocurre en cada momento de la secuencia.

Despegue y descenso de *Phoenicopterus chilensis* (Flamenco Austral). El despegue se realiza mediante una corta carrera. En la secuencia de la derecha el miembro del grupo en la posición A1 permanece algo indiferente y es el último en iniciar la carrera. Toma impulso dando largas zancadas y aleteos en tierra mientras corre en la misma dirección que el resto. Como son aves gregarias reaccionan por imitación, el B1 se encuentra en la misma posición de carrera que A3, corre y aletea en tierra. La carrera es paralela a la línea de costa con poca profundidad de agua. El C1 ha logrado levantar el vuelo y puede iniciar el primer aleteo en el aire. Formarán un grupo muy unido volando en fila todos hacia el mismo sitio. Para el descenso realizan un largo planeo. En la secuencia superior se observa como al acercarse al grupo en tierra extiende las patas hacia delante y abre las alas en busca de sustentación. Realiza el frenado mediante algunos pasos en tierra y el aleteo en reversa.



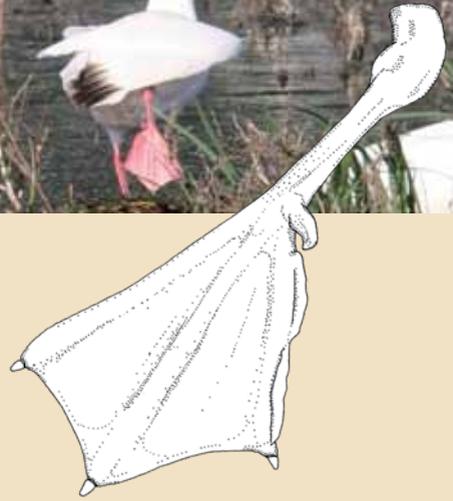
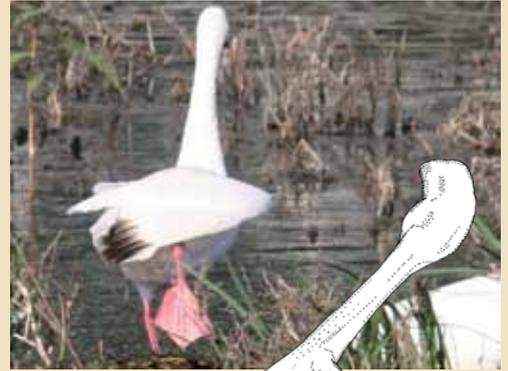




Despegue y aterrizaje de Coscoroba coscoroba (Coscoroba).

Los cisnes, como algunos patos, requieren para despegar de una carrera sobre el agua. Lo hacen con largas zancadas ayudados por la estructura palmeada de las patas. Está formada por una membrana que une los tres dedos delanteros con el dedo trasero vestigial para que no entorpezca la natación. Mientras corren, agitan las alas con un aleteo fuerte. Cuando ganan altura mantienen un vuelo activo (no son planeadores ni aprovechan corrientes de aire caliente) y elegante. Sincronizan la respiración con el aleteo. Para el descenso extienden nuevamente las patas que ahora utilizan como deslizadores y frenos. Además apoyan la cola de forma que disponen de un trípode de sostén al caer. Las secuencias fotográficas muestran el despegue a la izquierda, arriba el vuelo y debajo el descenso.







Despeque mediante una corta carrera. Arriba, *Larus atlanticus* (Gaviota Cangrejera) requiere realizar una corta carrera contra el viento para ganar impulso en terreno abierto. Debajo, *Fulica armillata* (Gallareta Ligas Rojas) rara vez llega a despegar del agua para hacer cortos movimientos. Para huir realiza "carreras sobre el agua" gracias a las patas lobuladas. Sus alas redondeadas y cortas no se encuentran bien adaptadas para el vuelo prolongado.

Despegue de *Phalacrocorax brasilianus* (Biguá).

Secuencias de despegue desde el agua, tierra y una rama. Por su forma de movimiento deja en claro que no le es posible caminar bien debido a sus patas cortas. El despegue se realiza con las patas trabajando a la vez en zancadas. Posee una membrana interdigital en los cuatro dedos de las patas. Ambos pies despegan en simultáneo, mientras las alas llegan a máxima altura. Desde el poste se dejan caer mientras se impulsan hacia arriba con las alas. Los pies siguen el acto reflejo de golpear juntos contra el aire.







Despegue de *Ardea alba* (Garza Blanca). A la izquierda, las garzas tienen patas muy largas y prefieren despegar desde tierra impulsándose con ellas mientras inician el primer aleteo. Desde una posición más elevada se deja caer mientras aletea.

Despegue de los falconiformes. Arriba, *Buteogallus meridionalis* (Aguilucho Colorado) en dos secuencias desde distinto ángulo y debajo *Milvago chimachima* (Chimachima). La compaginación fotográfica permite mostrar el momento en que estos Falconiformes se impulsan levemente hacia delante, dejándose caer, mientras dan un fuerte golpe inicial con las alas.





Partida del vuelo en los Passeriformes. En esta página, *Tyrannus melancholicus* (Suirirí Real) y *Carduelis magellanica* (Cabecitanegra Común). En la página siguiente arriba, *Troglodytes aedon* (Ratona Común); *Pyrocephalus rubinus* (Churrinche) y debajo, *Polioptila dumicola* (Tacuarita Azul) y *Sporophila caerulescens* (Corbatita Común).

Las alas de las aves pueden plegarse para reducir la superficie, flexionarse y recibir torciones. Esto permite trabajar sobre la inercia para mejorar la agilidad y maniobrabilidad, especialmente en las aves pequeñas que inician su vuelo desde la espesura de la vegetación. La maniobrabilidad se define con un vector que toma en cuenta la masa y aceleración angular. La agilidad es la habilidad para cambiar la magnitud de este vector (girar en pequeños espacios). El ala de los Passeriformes es corta y ancha, lo que es malo en términos de eficiencia del vuelo (consumo de energía), pero bueno para asegurar la agilidad.

Sólo las aves muy pequeñas, como los Passeriformes, pueden tener un vuelo constantemente batido. Las aves que tienen vuelo alternado (batido y planeo), durante el tiempo en que no baten las alas, las flexionan o inclinan para maniobrar. La potencia mecánica, altitud de vuelo y velocidad varía durante el vuelo intermitente. Durante la fase de aleteo el ave gana en altura, la cual pierde en la fase de planeo. La reducción de altura le permite mantener la velocidad de avance casi constante.

Viendo la partida de los Passeriformes, observamos el grado de evolución logrado respecto de las aves primitivas. El origen



del vuelo tiene dos teorías: arborea (subiendo con las uñas a los árboles y luego planeando) y cursorial (desde el terreno, aleteando mientras corren). El cursorial se asocia con ancestros dinosaurios (Coelurosauria) con el centro de gravedad en la pelvis. Saltar es mejor que correr para obtener más velocidad en corto tiempo y sería normal hacerlo para los dinosaurios. Según la teoría cursorial, la transición al vuelo se logró saltando, agitando las protoalas y corriendo en pendientes empinadas. Este tipo de protoalas se observan en los actuales Tinamiformes. Los Passeriformes no poseen estas características, ya que son un orden de aves de reciente evolución. Casi sin posibilidad de alzarse con envión de las patas (o muy pocas), recurren en general a dejarse caer desde la posición en la rama.



Vuelos elegantes y desgarbados. Se encuentran diferentes ritmos de vuelo. Están quienes preferentemente planean (como las gaviotas o aves pelágicas) o aletean (como los patos) y quienes combinan ambas técnicas. El ritmo de vuelo puede ser ordenado o desordenado. Un clásico vuelo ordenado es el *Ardea cocoi* (Garza Mora), arriba. Como el resto de las garzas mantiene un ritmo estable de vuelo aun a muy baja altura. En cambio *Aramus guarauna* (Caraú) y *Chauna Torcuata* (Chajá), debajo y a la derecha, muestra frecuentes piruetas de maniobra. Las plumas primarias se encuentran bien abiertas, lo cual es indicativo de querer producir levantamiento y controlar el vuelo. El vuelo es claramente desgarbado y si bien desde el punto de vista estético es desordenado, les permite hacer cambios de dirección y ajustes.



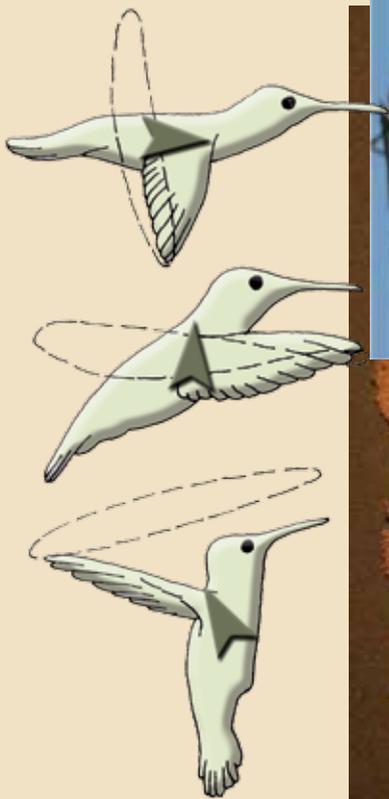




Halconeo de *Elanus leucurus* (Milano Blanco). Arriba, el Milano Blanco nos muestra como las plumas primarias y secundarias ofrecen un distinto ángulo de ataque durante el halconeo, lo que permite mantener la posición estable volando hacia atrás y adelante. En otras ocasiones muestran una forma diferente de halconeo que consiste en un planeo pasivo en contra del viento para permanecer en el mismo lugar. Su forma de caza incluye el halconeo para detectar la víctima y precipitarse a tierra para cazarla.



Vuelo de *Chlorostilbon aureoventris* (Picaflor Común). El picaflor es capaz de volar hacia atrás porque su cuerpo se ubica en forma vertical (en lugar de horizontal). Las alas se extienden hacia atrás y adelante (en lugar de hacia arriba y abajo) describiendo una figura de 8 acostado. Esto impulsa el aire hacia abajo (en lugar de hacia atrás). El poder de sus alas en el aleteo ascendente y descendente es igual, debido a que la estructura de los músculos pectorales es simétrica (tiene una quilla muy desarrollada). Posee músculos igualmente fuertes para elevar como para bajar las alas, los cuales ocupan el 30 % de la masa del cuerpo. La cavidad de la articulación del brazo es muy ancha. El resto de las aves tienen músculos más grandes para batir las alas. Se ha medido que obtiene el 75 % de la fuerza de elevación en la carrera descendente del ala y el 25 % en la ascendente. En tanto, un insecto obtiene el 50 % en cada movimiento y las otras aves logran el 100 % de la fuerza de elevación en la carrera descendente. Es uno de los vuelos más complicados, pero con la mejor capacidad de maniobra conocida. El tapiz precolombino mostrado fue expuesto en el Museo Nacional de Bellas Artes de Buenos Aires.





Tres formas de vuelo que ahorran energía. La primera de ellas, arriba, aprovecha una corriente de aire térmica que se produce cuando el sol calienta el suelo lo suficiente para que el aire se eleve. Se generan sobre manchas oscuras del terreno (vegetación que absorbe la luz solar o sectores con rocas). Las aves deben esperar hasta bien entrada la mañana para encontrar las corrientes ascendentes. Dentro de ellas realizan un planeo descendente en una burbuja de aire que sube a una velocidad de unos 4 metros por segundo. En la medida en que ganan altura, la corriente termal se enrarece y al no poder elevarlas más, el ave la abandona planeando hacia el costado, hasta montarse sobre otra, algunos kilómetros más adelante.

La segunda estrategia es usada en el planeo sobre el mar (página siguiente arriba). Las aves marinas usan los vientos de cambio sobre el océano para adquirir energía ya que en el mar no se producen las burbujas térmicas. Consiste en subir a contracorriente del viento y avanzar durante el descenso en favor de la corriente de aire. El viento sobre el mar forma capas, donde la más cercana al agua no tiene velocidad. El ave aumenta la velocidad cuando pierde altura, que luego invierte en ganar altura contra el viento. Esto les permite moverse en cualquier dirección.

Otra técnica de ahorro de energía es usada por las bandadas que vuelan siguiendo una figura en V o en fila (página siguiente debajo). Cuando un ave vuela genera un torbellino con el ala que puede ser aprovechado por las que van detrás. El torbellino tiene forma de espiral que circula desde el exterior hacia el interior del ala, de forma que la parte de la corriente ascendente se puede usar para ahorrar energía de vuelo. Una formación en V implica un ahorro para quienes se ubican detrás, en la misma altura y a un costado de quien va adelante. Por ello el liderazgo debe cambiar, de forma que todos puedan aprovechar el ahorro. Otras veces forman filas, donde el que viene detrás se ubica muy cerca de la cola en la zona de succión del precedente, tal como lo hacen los automóviles de competición

(1) ascenso contra el viento

(2) descenso a favor del viento

(3) movimiento combinado

(2) vórtice del aleteo

(1) vórtice del planeo

(3) formación en V o fila





Técnica de descenso. Durante el vuelo las aves llevan las patas juntas y estiradas hacia atrás y las ocultan dentro del plumaje para mejorar la aerodinámica. Para descender, primero separan las patas y luego basculan el cuerpo para llevarlas hacia delante al acercarse al objetivo. Mantienen la cabeza erguida y las alas elevadas. Por fin, toman contacto con tierra y algunas veces tienen que hacer algún salto final hasta detenerse. La maniobra se ilustra mediante *Egretta thula* (Garcita Blanca) y *Ardea alba* (Garza Blanca) en la página opuesta y en esta página mediante *Chauna torcuata* (Chajá) y *Himantopus melanurus* (Tero Real).

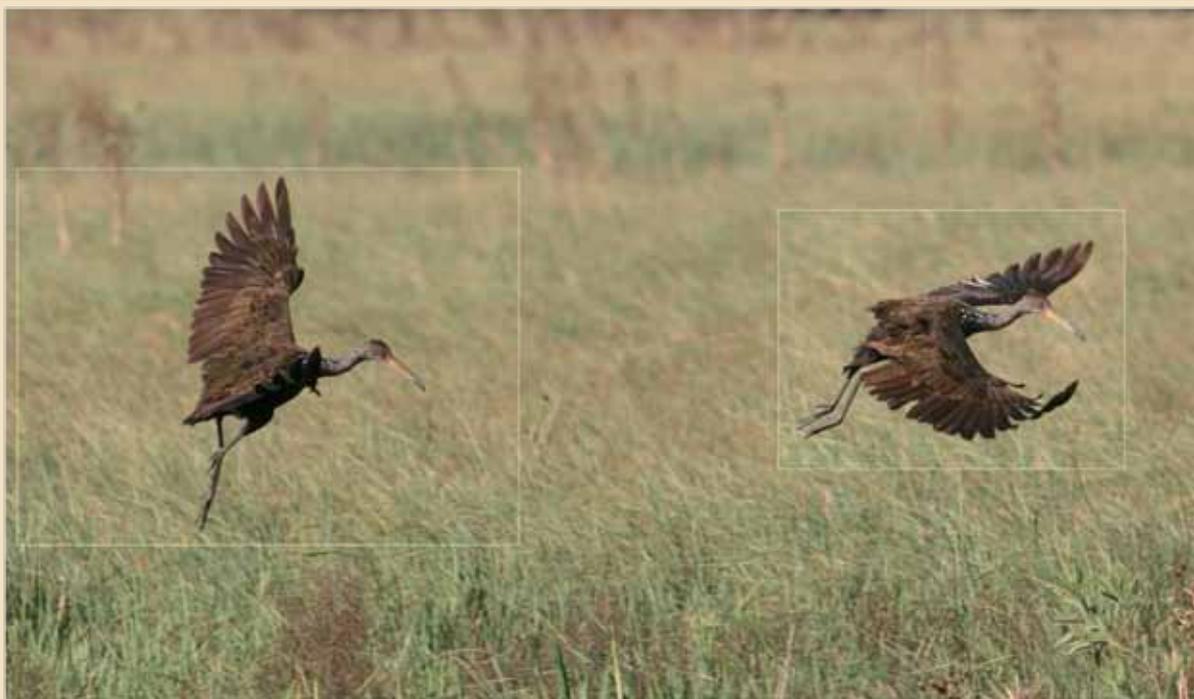




Cuatro ejemplos de descenso. En esta página arriba y a la izquierda *Ardea cocoi* (Garza Mora). Debajo, la etapa final de *Nycticorax nycticorax* (Garza Bruja). En la página opuesta, el descenso de *Mycteria americana* (Tuyuyú) en una laguna de garzas.







Tres ejemplos de descenso. El descenso en la orilla de la laguna consiste en un largo planeo como el que muestra *Ardea alba* (Garza Blanca) arriba. En el centro se muestra la secuencia de *Aramus guarauna* (Caráú). Abajo a la derecha se observa a *Platalea ajaja* (Espátula Rosada), que como en un acto reflejo luego de tocar el agua, bajan el pico y empiezan a barrer en busca de alimento.





White-faced Whistling Duck (*Dendrocygna viduata*)





Descenso de los patos. En la página opuesta se muestra el planeo de descenso de *Dendrocygna viduata* (Sirirí Pampa) hacia la orilla de un bañado. Dos líneas imaginarias muestran el recorrido de ambos. En esta página se observa la etapa final de descenso, que consiste en frenar con las patas y la cola. Los ejemplos son de *Anas platalea* (Pato Cuchara) arriba, en el centro dos vistas en el *Anas flavirostris* (Pato Barcino) y debajo a *Anas sibilatrix* (Pato Overo).





Descenso en un poste o una rama. La maniobra de descenso en un poste o rama de un árbol es la que conlleva el mayor peligro. El descenso en tierra o agua es más seguro, ya que el frenado se realiza con las patas y la cola. Para tomar contacto con la rama se requiere controlar la velocidad de arribo y frenar el golpe absorbiendo la fuerza con las patas. En la página anterior arriba, *Caracara plancus* (Carancho) se apoya sobre un poste. En el centro *Pitangus sulphuratus* (Benteveo Común) lo hace en una rama. En esta página arriba, *Syrigma sibilatrix* (Chiflón), se apoya en un poste. Mientras que debajo, *Anhinga anhinga* (Aninga) muestra el vuelo de aproximación a una rama.





Partida y descenso de *Buteo magnirostris* (Taguató Común). Otra maniobra de riesgo es el acercamiento a una rama en un árbol cerrado. Desarrolla un vuelo muy batido, es confiado y poco activo, se lo ve solitario y sedentario. Es común verlo ingresar en la espesura de un árbol, maniobra que guarda su riesgo en las aves de considerable tamaño. Sus alas son cortas y redondeadas, adaptadas para este tipo de movimiento de maniobra.



Capítulo 5

El canto y la alimentación

Parte 1. La respiración y el canto



5.1.1. El sistema respiratorio

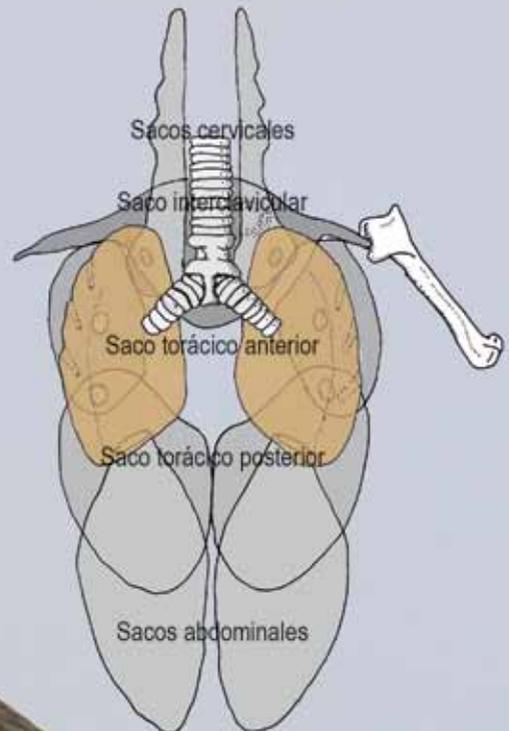
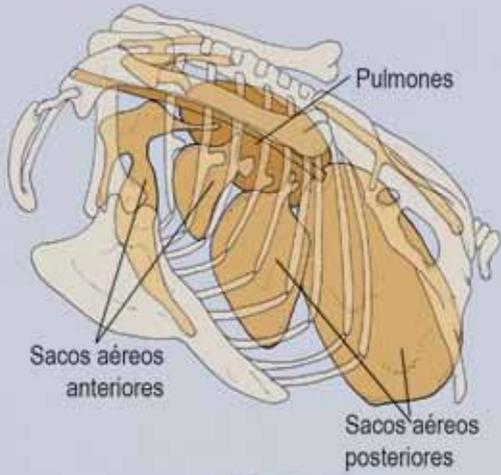
Aves frente a mamíferos

El sistema respiratorio de la mayoría de los vertebrados está formado por bolsas ciegas (los pulmones) con una conexión hacia al exterior (la tráquea). Esta disposición no permite la limpieza de todo el aire del interior durante la exhalación. El aire puro entrante se mezcla con el existente en los espacios internos de los pulmones. En las aves, el flujo del aire en los pulmones es unidireccional con un ciclo de cuatro tiempos. Los mamíferos inspiran y exhalan el aire en un ciclo de dos tiempos.

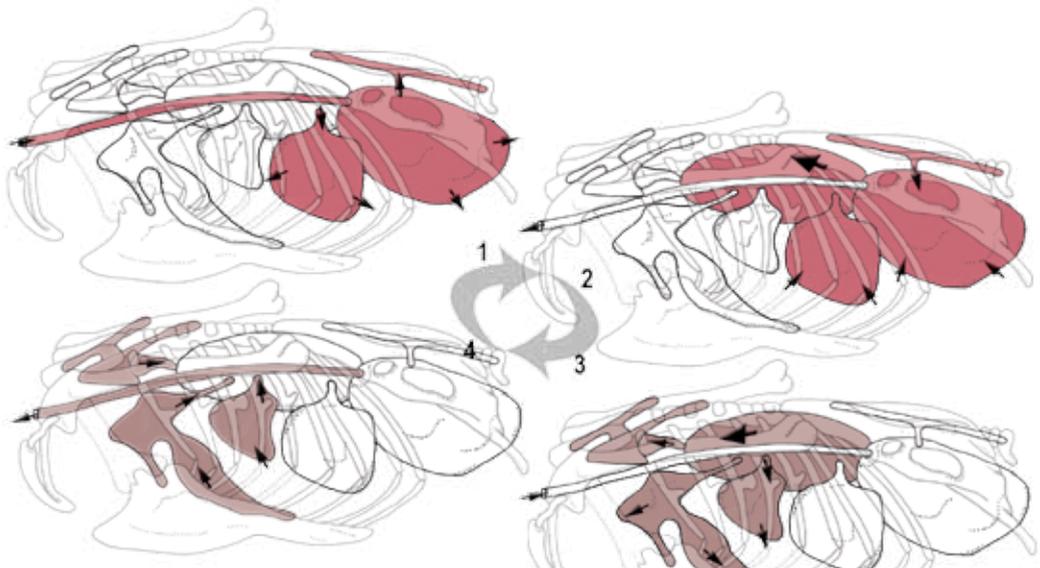
El sistema respiratorio de las aves es más voluminoso que en los mamíferos. En los humanos, los pulmones ocupan el 5 % del volumen del cuerpo, en los patos el 20 % (2 % para los pulmones y 18 % para los sacos aéreos). Los pulmones de las aves son casi rígidos y los sacos aéreos son flexibles. En los mamíferos, los pulmones son flexibles y se endurecen al envejecer. En 1758 se observó que un ave con la tráquea obstruida podía respirar si tenía una conexión entre los huesos y el exterior. Algunos huesos de las aves contienen aire en lugar de médula

—como tienen los mamíferos— y se encuentran conectados con el sistema respiratorio. Un siglo antes de ese descubrimiento ya se sabía que las aves tienen sacos membranosos llenos de aire con mayor volumen que los pulmones, pero con menor superficie disponible para el intercambio gaseoso. Estos sacos no sirven para respirar y no tienen función alguna para el vuelo, inflar a un ave con aire no beneficia al vuelo; sin embargo, pueden tener alguna función en la flotabilidad de las aves que se sumergen. Las aves tienen entre 6 y 12 —en la mayoría son 9— sacos aéreos asociados con los pulmones y distribuidos en el cuerpo (fig. 5.1). Algunos huesos son huecos (neumáticos) y forman parte de este sistema de acumulación de aire.

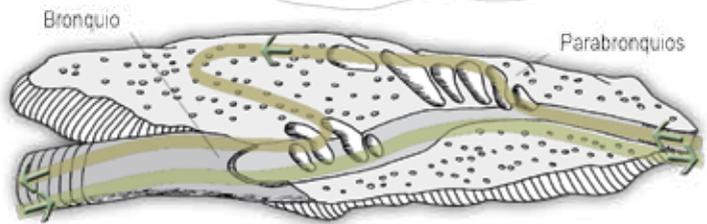
Otra diferencia entre aves y mamíferos es la existencia de un diafragma entre el pulmón y el hígado que éstos usan para forzar la respiración. Las aves no lo tienen, ya que es una estructura incompatible con la red de sacos aéreos ramificados por todo el cuerpo. Una masa de músculo liso rodea a los órganos blandos y actúa sobre los sacos de aire haciéndolos trabajar como fuelles. Cuando los músculos lisos se



5.1. El sistema respiratorio de las aves.



El ciclo de cuatro tiempos. En (1) con la primera inhalación el aire llega desde la atmósfera por los bronquios hasta los sacos aéreos posteriores. En (2) la primera exhalación impulsa el aire desde los sacos aéreos hacia los parabrónquios de los pulmones. Es la fase activa de intercambio gaseoso. Con la segunda inhalación (3) el aire pasa de los pulmones a los sacos aéreos anteriores. Coincide con el inicio de un nuevo ciclo de inhalación. En (4) la segunda exhalación expulsa el aire al exterior. A la derecha debajo se observa un detalle del corte del pulmón.



contraen, presionan el sistema respiratorio, impulsando el aire.

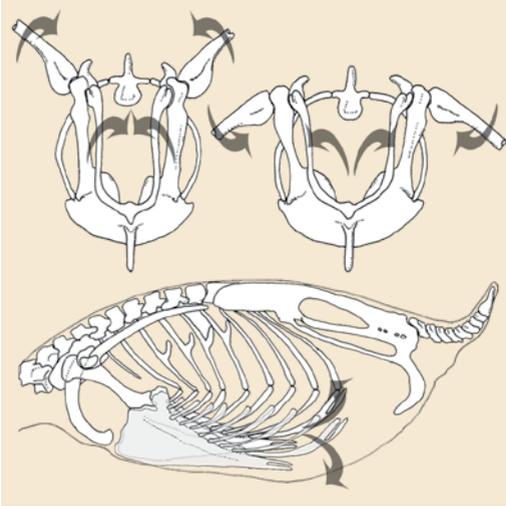
La tráquea se divide en dos bronquios antes de los pulmones (en los mamíferos lo hace en el interior de ellos). Los bronquios tienen ramificaciones que llevan el aire desde y hacia los sacos aéreos. Los bronquios están subdivididos formando pequeños túmulos —parabrónquios— con paredes perforadas por capilares aéreos. Es similar a una esponja de aire. En estos capilares es donde se intercambian los gases con la sangre en un flujo de contracorriente. Se especula que los dinosaurios ancestros de las aves tendrían ya de sacos aéreos y huesos neumáticos, lo que les habría facilitado caminar y correr en dos patas. Se ha propuesto que la baja concentración de oxígeno en la atmósfera en el período 275-175 ma podría haber incentivado el desarrollo de

un sistema de respiración como el aviar en animales de alto metabolismo. En aquella época el nivel de oxígeno era la mitad del actual (11 % contra 21 %), lo que equivaldría a moverse hoy a 5.000 m de altura. Un sistema de respiración como el de las aves en los dinosaurios debe haber sido una ventaja muy importante frente a los mamíferos que permanecieron relegados en la evolución.

Ventajas de este tipo de respiración

Como el aire pasa por los pulmones en un solo sentido —unidireccional—, se asegura el máximo intercambio gaseoso, sin mezcla entre el nuevo y usado. Además, funciona a contracorriente de la sangre, es decir, la sangre y el aire tienen sentidos opuestos.

Al ingresar, el aire tiene mayor cantidad de oxígeno e interactúa con la sangre que ya pasó por el pulmón. Al salir, el aire tiene menor cantidad de oxígeno y trabaja con la sangre que recién entra y que está "sedienta" de oxígeno. De esta forma, en todo el recorrido la presión de oxígeno entre ambos fluidos es constante y logra un intercambio uniforme.



5.2. Sincronización del aleteo y la respiración.

Durante el aleteo, los músculos pectorales “tiran” al húmero del ala desde el esternón y aprietan las costillas. También modifican la estructura de la fúrcula. Cuando el movimiento de aleteo y la respiración se sincronizan, la fuerza que ejercen las costillas sobre los sacos favorece la circulación del aire.

El vuelo requiere cerca de 15 veces más oxígeno que el estado de reposo.

Un sistema de contracorriente unidireccional es usado también en los peces con branquias. En las branquias, la sangre y el agua llevan direcciones opuestas. Los peces logran extraer el 80-90 % del oxígeno del agua, cuando los mamíferos extraen el 20-25 % del aire en los pulmones.

El murciélago es un mamífero, y como tal, tiene pulmones de mamífero, pero puede volar como las aves, aunque no puede respirar bien a grandes alturas; las aves en cambio pueden hacerlo. Ésta es la diferencia entre los dos sistemas, facilitar el vuelo a gran altura a las aves.

Los sacos aéreos no sirven como reservas de aire, el consumo es mucho mayor a la reserva que proporcionan. Su utilidad está ligada al ciclo de 4 tiempos y se especula que los sacos aéreos son usados como fuelles para impulsar el aire. Este sistema colabora a mantener un volumen de aire casi constante en el cuerpo, lo cual es útil para la estabilidad durante el vuelo. En *Gallus domesticus* (Gallina Doméstica) el volumen de los sacos aéreos es de 500 cm³ y cada respiración normal ocupa el 10 % del volumen. Pero en una respiración forzada

los sacos aéreos actuarían como fuelles aumentando el flujo del aire.

Las aves aprovechan la acción del vuelo para forzar la respiración (fig. 5.2). Es posible escuchar la respiración agitada de los patos o cisnes cuando pasan a baja altura e identificar el ritmo sincrónico con el aleteo. El sincronismo está facilitado por la caja torácica, sea por el movimiento del esternón que se traslada a las costillas, como por la fúrcula que funciona como un arco flexible y transfiere el movimiento del aleteo a las costillas. Esto último se ha podido verificar gracias al uso de rayos X en estorninos que respiraban a un ritmo de 15 veces por segundo.

5.1.2. La conducta ligada al canto

El aparato productor de sonido

La diferencia entre el canto de las aves y los sonidos de los mamíferos debe buscarse en los elementos que forman el aparato productor de sonidos.

- La tráquea es el tubo que lleva aire desde la boca hacia los pulmones. Las aves tienen una tráquea con anillos osificados, en los mamíferos son cartilagosos.
- Las aves tienen una laringe sin cuerdas vocales que utilizan para cerrar y abrir la garganta en la respiración y durante la ingesta. En los mamíferos es el órgano de fonación.

5.3. El aleteo permite también modular el canto en *Troglodytes aedon* (Ratona Común).





5.4. *Saltator aurantirostris* (Pepitero de Collar)

- La tráquea llega al interior del ave y se bifurca en dos caminos –bronquios– antes de entrar a los pulmones; en los mamíferos lo hace en el interior de ellos.
- En las aves, la zona de apertura tiene anillos que están ensanchados y fusionados para formar una caja ósea. Es la **siringe**, el órgano de fonación, que está dividida en dos canales de sonido; en los mamíferos la laringe tiene un solo canal.

Luego de años de investigación, C. Greenewalt logró explicar muchos secretos del canto de las aves. La forma y tamaño de la siringe y la presencia de membranas vibratorias en el interior y músculos que las regulan pueden variar en cada especie.

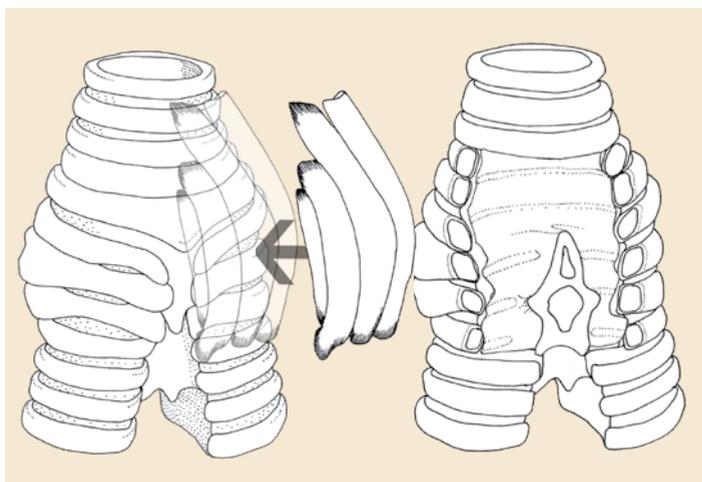
La siringe es un órgano muy desarrollado y complejo. Algunas aves no tienen siringe (ñandú y cigüeña), por eso no cantan. Los Passeriformes tie-

nen las siringes más desarrolladas y dentro de este orden, las familias Oscines disponen de los mejores instrumentos para el canto (figs. 5.4 y 5.5).

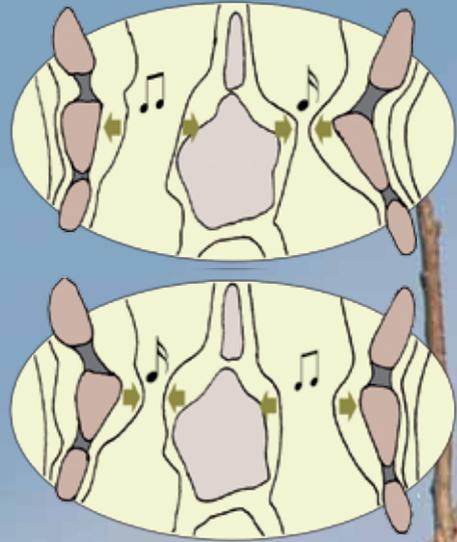
La siringe está formada por los anillos traqueales y bronquiales, que se ensanchan para formar una caja de resonancia. Hay músculos externos que dilatan o reducen la apertura del tubo para regular el paso del aire. En la parte interna hay uno o dos pares de membranas vibrátiles, las **membranas timpánicas**. Según el grosor y la apertura, vibran de forma diferente y producen distintos sonidos.

La complejidad del canto depende del número de músculos y anillos que intervienen. Los Passeriformes tienen siringes de alta complejidad, por lo que sus voces son muy variadas.

Mientras los patos y las gaviotas tienen un par de músculos unidos a la siringe, el picaflor tiene dos pares y los Passeriformes llegan a tener nueve.



5.5. El instrumento del canto de las aves es la siringe. Se ubica en la división de la tráquea con los dos bronquios hacia los pulmones. La tráquea y los bronquios están formados por anillos osificados. En la siringe, el grupo de músculos traqueales y siríngeos permite manipular los anillos que están abiertos (incompletos) para darle movilidad. El interior de la siringe posee la membrana timpánica que, junto con la membrana interior de los anillos permite modular el pasaje de aire y produce el canto.



5.6. Cada bronquio posee una siringe que puede trabajar en forma aislada produciendo el "canto a duo". *Thrupis sayaza* (Celestino Común).

Se sabe que ambos lados de la siringe son controlados independientemente. Ciertas notas son producidas por el lado derecho y otras, por el izquierdo. Las aves pueden cantar "a duo", con las dos fuentes de sonido produciendo ondas sin relación armónica (con frecuencias independientes) (fig. 5.6). Posiblemente sólo un par de membranas funcionan cuando el ave canta, pero en siringes complejas, las cuatro funcionan en forma separada.

Resumiendo, los pulmones y sacos aéreos contienen una columna de aire que pasa por las membranas timpánicas, las cuales son tensadas por la fuerza de los músculos de la siringe. La caja de resonancia es la tráquea y es posible relacionar su largo y volumen con la tonalidad y frecuencia del canto del ave. En las aves grandes las voces serán graves y roncadas y en las pequeñas, más agudas.

Se ha podido medir que los sonidos pasan por la tráquea sin modulación adicional. Para ello la frecuencia de señal del canto debe ser una función del largo de la tráquea. De esta forma no existen resonancias que modulen o atenúen la señal de salida. Modificar el largo del cuello levantando la cabeza cuando se canta, es una conducta que cambia la frecuencia sin producir resonancia. El aleteo, mientras se canta posado, también puede facilitar la modulación del canto (fig. 5.3).

Existen aves que tienen largas traqueas (garzas y cigüeñas), lo que sería una desventaja a la hora de medir la ventilación de aire del sistema respiratorio. Esta columna de aire usado, que volverá a ser respirado, podría convertirse en una ventaja en aves grandes. Por razones aerodinámicas, las aves grandes baten las alas lentamente y pueden sincronizar el batido con la respiración para que los músculos de vuelo presionen rítmicamente sobre el tronco y los sacos aéreos. La respiración lenta puede llegar a disminuir demasiado el nivel de dióxido de carbono (CO_2) en el sistema respiratorio. Esto afecta el balance de gases y se hace necesario algo de aire viciado en el sistema para mantener el equilibrio de los gases. Es por esto que las aves grandes han desarrollado un cuello largo.

En otras aves, la longitud de la traquea se extiende en el interior del esternón. Por ejemplo, los Gruiformes emiten llamadas profundas que se escuchan a larga distancia. Esto se debe a que la traquea es más larga de lo observable (fig. 5.7).

Sobre la utilidad del canto

El canto es una de las herramientas de comunicación de que disponen las aves. Tienen otros gritos de llamada que son sonidos variados con significado propio. No se puede definir un límite entre canto y

llamada. El canto se relaciona con el territorio y sexo y la llamada con el temor y el alerta. Las llamadas se conforman por grupos cortos y simples de notas; los cantos son arreglos complejos y rítmicos.

Las aves se comunican también mediante otras formas. Por ejemplo, ruidos producidos por golpes del pico, los carpinteros lo hacen cuando taladran los árboles. Las cigüeñas prefieren un lenguaje de gestos. Existen sonidos emitidos por las plumas, por ejemplo aleteando, o diferentes ruidos fuertes, rítmicos y de frases establecidas. En ciertos casos, las plumas externas de la cola pueden ser rígidas y delgadas, de forma que algún movimiento brusco produzca sonidos silbantes.

El canto puede indicar el sexo e identidad individual, puede desencadenar la excitación sexual, atraer a la pareja o ahuyentar al rival, indicar curiosidad, alarma o temor. Como estimulante sexual, al ser exclusivo de cada especie, permite el aislamiento reproductivo.

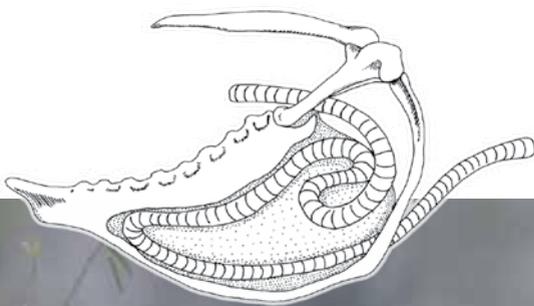
Quien canta se distingue por variaciones de tonalidad, ritmo y repertorio. El vocabulario varía entre poblaciones separadas (dialectos). Dentro del mismo grupo existen diferencias de canto individuales que permiten reconocer a la pareja en el interior de una colonia. Dichas variantes se relacionan con la modulación de amplitud o frecuencia del canto. Un caso extremo en el reconocimiento de llamadas ocurre en *Aptenodytes forsteri* (Pingüino Emperador). La población total de esta ave podría ser de 300 mil

parejas y anidan en 23 colonias durante el invierno en el continente antártico. No forman nidos, de manera que encontrar a la pareja o a la cría se realiza a los gritos. Entre miles de individuos, se ha medido que el ruido combinado puede llegar a 70 decibeles, se requiere una buena habilidad para discernir la cría propia.

El canto territorial, como la exhibición del plumaje, son batallas de nervios. Algunas veces están acompañados de movimientos de las alas, que podrían tener algún efecto sobre la modulación del canto como en el hornero y la ratona. Son vías de descarga de tensiones acumuladas y una manifestación de impulsos contradictorios: lucha y huida.

La técnica incluye cantar y esperar para escuchar a un posible rival que contesta, para conocerlo y localizar su posición y grado de agresividad. El canto debe ser persistente y repetirse muchas veces. Existen ventajas en que canten a la vez, ya que pueden conocer qué sucede en las inmediaciones.

Mientras el canto es un aviso de largo alcance, el plumaje tiene un radio de acción limitado. Se puede observar un equilibrio entre los plumajes llamativos y los cantos sonoros. Tal el caso de *Mimus saturninus* (Calandria Grande), un ave de canto melodioso y variado con un plumaje simple y casi intrascendente. Las aves que habitan una vegetación densa cantan más fuerte que en zonas libres, la atenuación se compensa con potencia sonora. Algunas aves, como el pirincho, siempre cantan mientras vuelan, pero la



5.7. El largo de la tráquea. En algunas aves, como *Aramus guarauna* (Carau) entre otros Gruiformes y cisnes, poseen una larga tráquea que se enrosca en el interior del esternón. Se la usa como caja de resonancia para producir gritos que se escuchan a gran distancia.



mayoría prefiere lugares fijos y visibles, poniendo énfasis en el histrionismo. En primavera se llega a sobreactuar por la acción hormonal.

El canto tiene ciclos anuales ligados a la reproducción y ciclos diarios dependientes de la iluminación. Los cantos son más fuertes y continuos durante la madrugada y al anochecer. Al mediodía, las altas temperaturas mantienen a las aves en reposo. El canto logra su máxima expresión en la primavera, cuando se establecen los territorios.

Machos y hembras tienen el mismo desarrollo de la siringe, pero en muchos casos sólo los machos cantan. En un experimento en el que se inyectó testosterona—hormona sexual masculina— en primavera a las hembras, éstas evolucionaron las regiones del encéfalo que coordinan el canto y cantaron de la misma forma que los machos adultos. Por lo visto, las hembras tendrían la capacidad, pero les faltaría la estimulación hormonal para el canto.

Aprendizaje de la partitura del canto

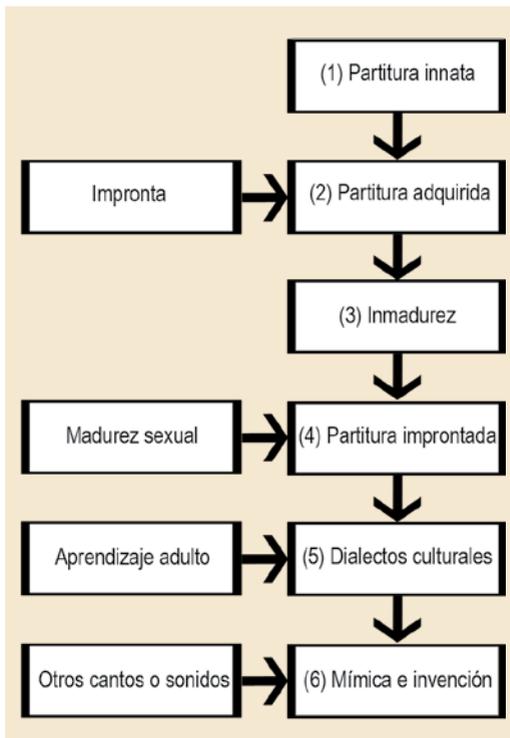
El canto es innato, transmitido genéticamente. En la figura anexa (fig. 5.8) es el tiempo inicial (1). Esto se ha verificado cuando se estudió a *Zonotrichia leucophrys* (Gorrión Corona Blanca) que posee diferentes dialectos y se los crió desde pichones en cámaras aisladas de sonidos. Todos llegaron a un canto simplificado y común a la especie.

Los pichones escuchan a sus padres y por impronta (2) asimilan este canto. Esta etapa de asimilación comprende los tres primeros meses de vida, cuando aún no canta. Sin embargo, el ave recordará lo aprendido cuando la acción hormonal determine que ya es adulto y se inicie en el canto (3).

Cuando se trabajó con aves sordas de nacimiento, el canto era inconexo, lo que prueba que necesitan la impronta. En cambio, con aves que se dejaron sordas de jóvenes luego del período de impronta se obtuvo el dialecto aprendido en la tribu. Pero, este dialecto sufre una deriva con el tiempo, por lo que se requiere una retroalimentación de lo escuchado con lo cantado (4). Si a un ave se le hace escuchar el canto de otra especie no existe aprendizaje ya que actúa el aislamiento.

Las posibilidades de modificar el canto dependen de la especie. Están quienes no lo hacen y quienes pueden hacerlo a lo largo de toda la vida. La capacidad de aprender y repetir sonidos ha podido evolucionar hacia la mímica (5). Loros y cuervos son

buenos imitadores, pero existen aves que incorporan notas de otras especies o sonidos producidos por objetos inanimados. Se conocen aves que imitan sonidos producidos por el hombre (teléfonos celulares, automóviles, motosierras, etc). Pero no son sólo imitaciones, en investigaciones tendientes a determinar el grado de inteligencia se ha concluido que las aves pueden entender el lenguaje humano mucho más de lo que se cree.



5.8. Diagrama de flujo del aprendizaje del canto en las aves. El ave trae de sus padres una partitura innata por transmisión genética (1). Mediante un aprendizaje con control innato adquiere de sus padres la partitura de impronta (2). Luego de un período de silencio durante la inmadurez (3), comienza la vocalización por acción de las hormonas sexuales de adulto (4). Se trata de la partitura de la especie "improntada" de los padres. Un proceso de aprendizaje de lazo cerrado proveniente del propio canto y de los congéneres adultos, permite mantener el dialecto por transmisión cultural (5). Finalmente, en algunas especies existe un lazo abierto de aprendizaje de cantos y sonidos, llegando a la mímica, improvisación e invención (6).



Capítulo 5

El canto y la alimentación

Parte 2. Sistema digestivo y conducta alimentaria

5.2.1. El sistema digestivo y excretor

Sistema digestivo

El vuelo obliga a procesos digestivos completos y rápidos. Un zorzal que come frutos excreta las semillas en sólo 45 minutos. Se requiere la ingestión de alimento en forma constante, pero el alimento no digerido es un peso que no debe transportarse (fig. 5.9).

Las aves no tienen dientes y sólo el pico puede cortar el alimento, si no pueden cortarlo, lo tragan entero o lo abandonan. Tienen mal desarrolladas las glándulas salivales, que sólo humedecen la lengua.

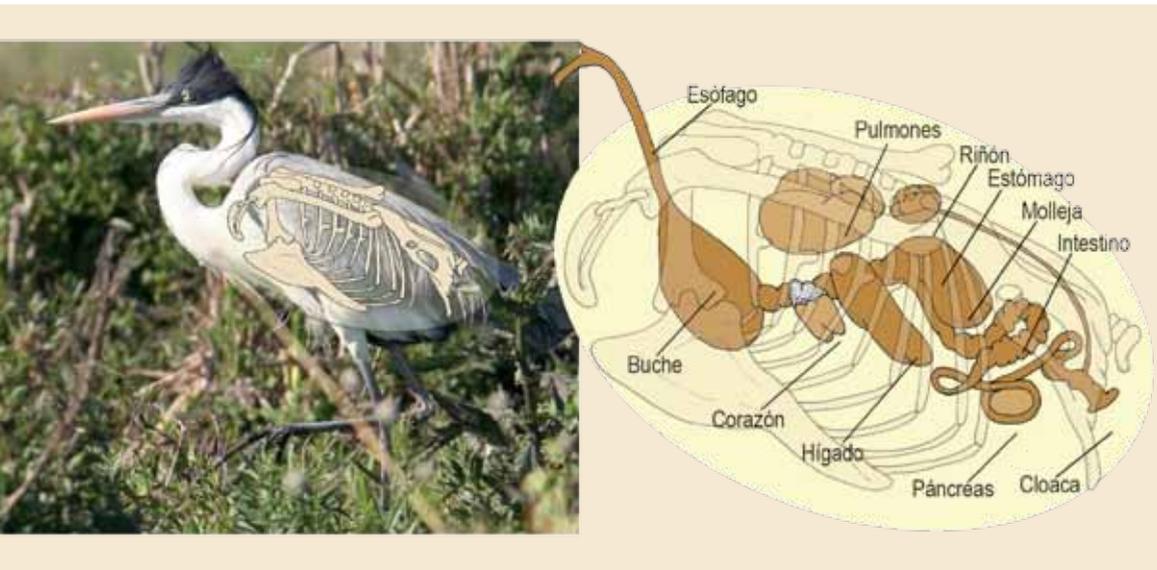
Las aves que consumen alimentos secos tienen glándulas mucosas que sirven para la lubricación. En algunos casos, como en el de las golondrinas, las glándulas salivales se adaptaron para generar un aglutinante que une los materiales del nido. Las acuáticas no presentan glándulas bucales. Por lo general, tienen muy pocas papilas gustativas.

La lengua tiene diferentes formas de acuerdo con la alimentación, pero en general es delgada y triangular, y está sujeta por el aparato hioideo—el hueso de la lengua— que no puede extenderse hacia afuera del pico, salvo en las aves especializadas como el carpintero y el picaflores. La utilizan para propulsar los alimentos y como cierre de la garganta para beber.

Desde la boca se accede al **esófago** que es un tubo muscular. Posee algunas glándulas mucosas y contiene un ensanchamiento llamado **buche** en el que se almacenan alimentos en forma temporal. Esto permite comer rápido y sin digerir. Las aves sin buche pueden almacenar alimentos en el esófago. Ni el buche ni el esófago digieren alimentos. Algunas aves como las palomas y los flamencos, producen un líquido muy nutritivo llamado "leche del buche" con el que alimentan a los pichones. Esta "leche", producida por las células superficiales de la pared del buche, es rica en proteínas y lípidos y no contiene azúcares.

A continuación del esófago se encuentra el **estómago**, que está dividido en dos partes, la anterior tiene una consistencia suave y posee glándulas que secretan las enzimas digestivas, en particular la pepsina. La parte posterior, llamada **molleja**, es predominante en las aves que se alimentan de granos, moluscos o crustáceos. Como no tienen dientes, requieren un estómago triturador. En las paredes se produce una secreción queratinosa, el material de las escamas, que se endurece formando placas, que ayudan a triturar los alimentos.

Algunas aves carnívoras, como las lechuzas, tragan las presas enteras. Entonces la molleja no



5.9. El sistema digestivo en las aves está diseñado para un procesamiento rápido de los alimentos.

funciona como órgano triturador, sino que almacena los desechos (pelos, huesos, plumas), formando pelotitas que son regurgitadas y expulsadas por la boca. Se llaman **egagrópilas**. Se reconoce la alimentación de estas aves gracias al estudio de estos desechos casi intactos.

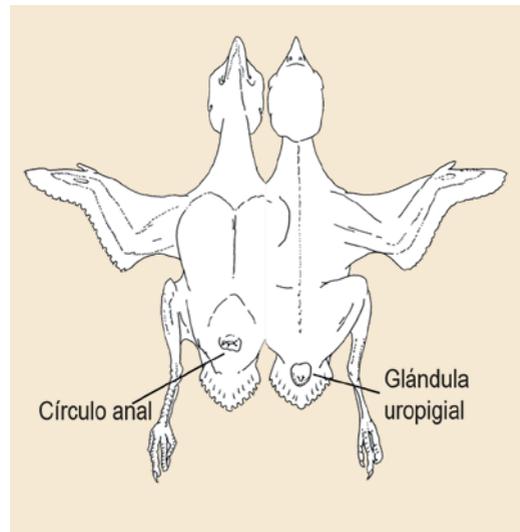
Sistema excretor

En el sistema excretor se encuentra el intestino grueso que está compuesto por los ciegos y el colon. En los **ciegos** se genera la degradación bacteriana de la celulosa. La **cloaca** es un órgano único y común a varios sistemas, como el digestivo, urinario y reproductor. Desemboca al exterior por el orificio cloacal externo (ano). Llegan a la cloaca el colon (sistema digestivo), uréteres (sistema excretor), conductos deferentes, el oviducto izquierdo en las hembras y el esperma en los machos. Lo hacen en diferentes niveles y lugares del tubo (fig. 5.10).

La unidad funcional de los riñones es la nefrona, como en los demás vertebrados. Filtra la sangre de varios tipos de desechos y forma la orina. La orina se produce por tres procesos fisiológicos: por filtración (debido a una mayor presión sanguínea a cada lado de la nefrona), por reabsorción y por secreción. El tamaño relativo de los riñones en las aves es más grande que en los mamíferos ya que debe concentrar mucho más la orina para evitar la pérdida de agua.

El metabolismo de carbohidratos y lípidos produce dióxido de carbono y agua. El metabolismo de proteínas y ácidos nucleicos genera desechos nitrogenados (NH_3). La excreción de éstos en los invertebrados acuáticos y los peces es muy simple, ya que el amoníaco (NH_3) se difunde y es soluble en el agua (fig. 5.11). Por ello, los peces liberan los desechos por las mismas branquias.

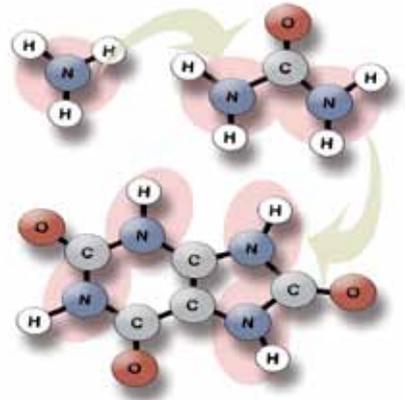
5.10. Vista externa de un ave sin las plumas, en la que se ubican la salida anal y la glándula uropigial que normalmente están ocultas por las plumas.



Para los animales terrestres la acumulación de amoníaco es peligrosa y resulta letal por encima de los 5 mg por cada 100 ml de sangre. La urea involucra a dos moléculas de amoníaco y requiere abundante provisión de agua. El ácido úrico reúne a su vez dos moléculas de urea. Los mamíferos, anfibios y peces cartilaginosos, excretan urea. Las aves, insectos y reptiles, excretan ácido úrico.

El ácido úrico es poco soluble en agua y se elimina en estado semisólido. Es el material blanco de la excreción en las aves y la base del **guano** que las aves marinas acumularon en el sur del Perú. Fue una de las más importantes fuentes para explosivos (dinamita y pólvora) hasta la Segunda Guerra Mundial.

La excreción de ácido úrico se originó junto con los huevos con cáscara, por ello no se encuentra en los mamíferos. El ácido úrico posee el doble de átomos de nitrógeno que la urea y requiere la mitad de agua en la orina. Además, precipita como sólido fuera de la solución cuando su concentración aumenta, lo que libera más agua para ser reabsorbida. Por ello, los mamíferos requieren mayor aporte externo



5.11. Amoníaco (un átomo de nitrógeno), urea y ácido úrico.

de agua, mientras que aves y reptiles sobreviven con un aporte muy reducido de agua. En las aves, el proceso de concentración del ácido úrico y reabsorción de agua se realiza en la cloaca (fig. 5.13).

En los animales que se reproducen por huevos, los desechos y el embrión están en la misma solución y la urea podría llegar a niveles tóxicos para

5.12. *Sturnus vulgaris* (Estornino Pinto) tiene el paladar aserrado dirigido hacia el interior. Esta adaptación impide la pérdida del alimento.





5.13. Los riñones de las aves liberan una materia blancuzca (debido al ácido úrico) semisólida (por la gran reabsorción del agua). No tienen vejiga y están obligadas a expulsar los desechos en forma frecuente. Arriba a la izquierda *Aramus guarauna* (Caráú) y *Sterna maxima* (Gaviotín Real), debajo *Phalacrocorax brasilianus* (Biguá).

el feto. Se aprovecha entonces la cristalización del ácido úrico que se deposita en la cáscara del huevo. Un dato interesante es que el embrión del pollo mientras se desarrolla en el huevo, elimina primero amoníaco (hasta el día 4). Luego aumenta la excreción de urea (con un máximo en el día 7). Finalmente, para el día 10, el 95 % de los desechos son de ácido úrico. Esto es una muestra de la **recapitulación bioquímica** (se dice que un embrión "recapitula" el desarrollo embrionario de sus ancestros en la evolución).

El ácido úrico es conducido a los uréteres y de allí a la cloaca. La reabsorción de agua es muy eficiente y no se necesita una vejiga urinaria para almacenar

la orina. Es muy común ver a las aves excretar una masa semisólida blanca antes de emprender el vuelo para alivianarse. El picaflor elimina algo de urea debido a que ingiere junto con el alimento de néctar una alta cantidad de agua.

El intestino no está dividido como en los mamíferos en delgado y grueso. Pero tienen un par de ciegos en forma de bolsas que trabajan en la reabsorción del agua. El contenido fecal es más oscuro y su eliminación no se produce junto con las heces intestinales. En uno de cada diez casos, la excreción es fecal. El intestino termina en una cloaca dividida en pliegues por donde pasan y se almacenan las heces y los productos urogenitales.

La glándula de sal

Los riñones son malos concentradores de solutos, como los iones sodio, potasio y cloruros. Si un hombre bebe agua de mar, que contiene cloruro de sodio, lo único que logra es intensificar la sed. Para excretar la sal mediante los riñones se necesita más agua, la cual se obtiene de los líquidos del cuerpo. Para peor, el agua de mar contiene sulfato de magnesio que produce diarrea.

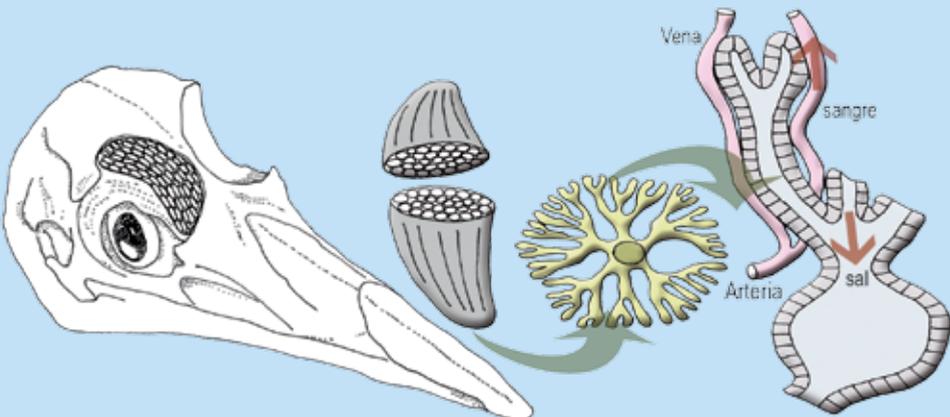
El hombre está obligado a limitar la concentración de sal en la sangre a menos del 1% del peso, esto es la tercera parte de la concentración de sal en el agua de mar. Hay pocos organismos que pueden tolerar más del 6% ya que las membranas celulares se vuelven permeables o se desintegran. James Lovelock ha trabajado gran parte de su vida en el concepto de Gaia, cuya tesis indica que la vida en la Tierra es un sistema autoorganizado y autorregulado. Señala lo mayúsculo del problema de la autorregulación de la salinidad del mar por millones de años. Aunque dice no compartirla, expone la hipótesis según la cual el hecho que la gran mayoría de los seres vivos tienen el mismo ambiente interior reflejaría la composición de los océanos cuando se inició la vida.

Para el control de la salinidad, las aves marinas han desarrollado depresiones craneanas encima de los ojos en las que se ubica la **glándula de sal**. Esto ocurre en los Charadriiformes, pero en otros grupos (Falconiformes y aves de desiertos) puede estar en el paladar o dentro de la órbita del ojo. Los cráneos de algunas aves fósiles (*Hesperornis* e *Ichthyornis*) tienen depresiones craneanas similares, lo que indicaría su hábitat. Esta glándula



está formada por túmulos. En el exterior circula la sangre, en el interior, un canal central que drena las secreciones. Es un proceso activo de bombeo de cloruro de sodio en las células que forman la pared divisoria. Los iones de sodio y cloro se transportan desde la sangre hacia el túmulo, que lleva la solución salina a la cavidad nasal; el ave excreta esta solución por las narinas. Es un sistema de flujo a contracorriente. Esta solución tiene un 5 % de sal (es más salada que las lágrimas y casi el doble que el agua de mar). Si bien trabaja como el riñón, la glándula es mucho más simple pues sólo elimina agua y sal y funciona en forma intermitente. Cuando el nivel de sal en la sangre aumenta es detectado por el corazón, la información se lleva al cerebro y de allí a la glándula donde se libera acetilcolina. Esto inicia el bombeo.

Las aves rapaces, con algunas excepciones, presentan esta adaptación, pero no se sabe si su función es la misma que en las aves marinas. Muchas aves que disponen de glándulas de sal las utilizan en caso de dietas abundantes en proteínas. El avestruz, que vive en zonas desérticas, activa esta glándula en respuesta a temperaturas elevadas.



5.2.2. La conducta alimenticia

La mayoría de las aves tiene hábitos variados y complementan su alimento principal con otros. Todas dependen de la abundancia del alimento que es estacional.

Alimentarse puede ser un acto individual o colectivo. Algunas se alimentan en grupos ya que tiene sus ventajas. Cuando forman grandes colonias de aves se incrementa la vigilancia, invirtiendo más tiempo en la alimentación y el descanso. Las que se alimentan solas suelen hacerlo de recursos difíciles de encontrar, de baja densidad o distribuidos irregularmente.

Si bien las aves se alimentan temprano, se ha podido verificar que las dominantes prefieren hacerlo más tarde y son generalmente magras frente a las subordinadas. La posibilidad de conseguir alimento en cualquier momento permitiría al dominante nutrirse en la mejor hora y no preocuparse por la acumulación de grasas. Esto otorga mayor agilidad, lo que disminuye los riesgos. El subordinado deberá alimentarse cuando el dominante no está presente, abastecerse en lugares poco frecuentados y de baja calidad y tomar más nutrientes como reserva para los momentos más difíciles.

La siguiente secuencia de estudio sigue la cadena alimenticia, comenzando desde la parte superior (alimentarse de animales) y llegando a la base de la pirámide (alimentarse de plantas).

Cazadores y carroñeros

Si se alimenta de carne fresca el ave se llama cazadora y si lo hace de carne en descomposición se llama carroñera. Se diferencian en la forma de obtener el alimento y el grado de consistencia. Algunas adaptaciones se encuentran en el pico y las garras, en la agudeza de los sentidos (vista, oído y olfato) y en la especializada técnica de búsqueda. Incluimos a los cazadores de reptiles, mamíferos y aves, pero no de peces e insectos, ya que requieren técnicas y adaptaciones particulares, sean físicas y de conducta (fig. 5.14, 5.15 y 5.16).

La carne fresca es el mejor alimento, está en la cúspide de la pirámide alimenticia. Es difícil de obtener y requiere un alto gasto energético para conseguirla. En cambio, la carroña es un recurso de difícil predicción y requiere optimizar la técnica de búsqueda.

Estar en la cúspide de la pirámide alimenticia tiene sus inconvenientes. Los Falconiformes se encuentran en riesgo por el uso de pesticidas. El DDT (Dicloro Difenil Tricloroetano) tiene un producto de descomposición que es el DDE que altera la cáscara de los huevos y que persiste por varios años (se degradan entre 2 y 15 años). Son solubles por lo que se acumula en la grasa y pasa de presa a predador aumentando la concentración en cada nivel.

La mayoría de las aves cazadoras pertenecen a los órdenes Falconiformes (rapaces diurnas como águilas, gavilanes y halcones) y Strigiformes (rapaces nocturnas como lechuzas y búhos). Ambos han desarrollado picos y garras para atrapar presas. El pico es fuerte y en forma de gancho (a veces con un diente), que resulta de utilidad para sacrificar a la víctima. Usualmente, pueden romper la piel y los tejidos musculares. Las carroñeras tienen un pico más débil ya que los alimentos están en descomposición y son más blandos. Sus patas no son tan fuertes, pues no atrapan presas vivas. Algunas presentan la cabeza desnuda de plumas como forma de evitar infecciones cuando meten la cabeza en los cadáveres.

Entre los Falconiformes están quienes tienen alas largas y fuertes para planear en corrientes térmicas mientras buscan. Pueden utilizar árboles altos para posarse y detectar las presas. Otros son más pequeños y sus alas son más delgadas, tienen un vuelo ágil y rápido, adaptado para cazar roedores, aves pequeñas, reptiles y grandes insectos. La vista, olfato y oído son usados de distinta forma. Por ejemplo, mientras *Cathartes aura* (Jote Cabeza Colorada) es una de las aves con mejor olfato en la detección de carroña, *Coragyps atratus* (Jote Cabeza Negra) prioriza la vista para la detección de animales muertos.

Los Strigiformes tienen hábitos nocturnos, emplean otra estrategia de caza donde dependen del oído en la oscuridad. Tienen grandes ojos hacia el frente para una mejor vista tridimensional y las aberturas del oído están en posiciones diferentes (uno más alto que el otro), lo que permite localizar con más precisión el origen del sonido. Tienen filamentos suaves en las plumas de las alas que reducen la fricción entre ellas y minimizan la turbulencia, logrando un vuelo más silencioso.

Piscívoros

La caza en el agua es la actividad con más variantes. Evolucionaron particulares estructuras de

pico y conducta. Un agrupamiento básico permite identificar los siguientes casos:

- Están quienes cazan atrapando al pez entre el pico y quienes lo atraviesan con él como si fuera una lanza.
 - Quienes se sumergen desde una posición de flote, se lanzan en picada desde el aire o navegan volando a baja altura sobre la superficie del agua.
 - Algunos pueden filtrar o detectan mediante el tacto del pico a las presas sumergidas bajo el agua o enterradas bajo la arena.
 - Otros se mueven activamente en la búsqueda o esperan pacientemente inmóviles desde un punto de vigilancia.
- Mientras la gran mayoría busca su alimento, están quienes roban en forma oportunista. El parasitismo es común en las gaviotas o *Catharacta chilensis* (Escúca) que persigue a otras aves para obligarlas a que tiren el alimento. Estas son especialistas en el robo oportunista, pero no es extraño ver a muchas especies intentarlo con menor éxito.

El grupo de las garzas se especializa en la caza de reptiles o peces mediante el pico usado como un arpón o pinza. Pueden buscar el alimento en forma activa o esperar inmóviles la oportunidad para el ataque. Normalmente recogen el cuello que se pliega en S y en el momento del ataque lo extienden totalmente. El Martín Pescador tiene un

5.14. Alimentándose de mamíferos. *Elanus leucurus* (Milano Blanco); *Guira guira* (Pirincho) y *Caracara plancus* (Carancho).



pico recto y atrapa las presas de un picotazo. Los pingüinos, que son nadadores experimentados; tienen una lengua con protuberancias dirigidas hacia la garganta para evitar que los peces atrapados se escapen. Muchas aves tienen adaptaciones en el paladar, lengua o pico evolucionadas para facilitar la alimentación (fig. 5.12).

Entre los que se sumergen desde una posición de flote está *Phalacrocorax brasilianus* (Biguá). Tiene un gancho en la punta del pico para evitar que el pez se resbale. Lo que obtiene en la pesca se almacena en una bolsa membranosa en la garganta o en el estómago. *Anhinga anhinga* (Aninga), que pertenece al mismo orden Pelecaniformes, dispone de un pico muy agudo que utiliza para ensartar a las presas

como con un arpón. Las aves pescadoras poseen un plumaje que es resistente al agua y les permite flotar. La excepción está en los Pelecaniformes, cuyo plumaje no es impermeable. Se moja para hundirse mejor y luego se secan de espaldas al sol con las alas abiertas.

Las gaviotas utilizan un gancho que tienen en el pico y no una bolsa gular para el transporte del alimento. *Rynchops niger* (Rayador) tienen un pico comprimido con la mandíbula inferior más larga, la única con esta característica. Rayan el agua y atrapan peces y crustáceos cerrando la boca al detectar la presa.

Varios grupos de aves se alimentan en el agua buscando en el lodo o arena. Insertan en el barro el pico delgado y largo, sensible al tacto y algo

5.15 Alimentándose de ofidios. *Phalacrocorax brasilianus* (Biguá); *Tigrisoma lineatum* (Hocó Colorado) y *Nycticorax nycticorax* (Garza Bruja).



flexibles en el extremo. Cuando detectan la presa la extraen.

Dos casos de interés son *Phoenicopterus chilensis* (Flamenco Austral) y *Platalea ajaja* (Espátula Rosada). Los flamencos tienen un sistema de alimentación complejo. Mediante estructuras laminares en los bordes del pico (lamelas) filtran el agua de forma que los microorganismos quedan atrapados en el interior de la boca (similar a las ballenas). Se alimentan en aguas someras, revolviendo la superficie con las patas, hundiendo la cabeza bajo el agua y succionándola hacia interior del pico. Con la lengua presionan luego para expulsar la arena y retienen el alimento en las lamelas del pico. La Espátula Rosada en cambio, se alimenta barriando con el pico

(mediante el tacto) a derecha e izquierda en busca de alimento en aguas bajas. Esta forma de alimentación es imitada en algunas oportunidades por *Plegadis chihi* (Cuervillo de Cañada) que, al pertenecer a la misma familia Threskiornithidae, muestra la vecindad taxonómica.

Invertebrados

Varias aves comen caracoles de tierra, pero el caso más especializado es *Rosthramus sociabilis* (Caracolero) que se alimenta casi exclusivamente de ellos. Su pico tiene un gancho en el extremo para extraer el cuerpo blando desde dentro de la concha. *Haematopus palliatus* (Ostrero) es un ave costera de mar que se alimentan de ostras introduciendo

5.16. Alimentándose de peces y anfibios. *Buteogallus urubitinga* (Aguila Negra); *Megaceryle torquata* (Martín Pescador Grande) y *Guira guira* (Pirincho).



sus picos aplanados en las conchas del bivalvo para extraer la carne.

La gran mayoría de las aves consume insectos, un alimento abundante y una buena fuente de nutrientes (proteínas y carbohidratos). En las regiones templadas, los insectos proliferan en primavera, época que coincide con la reproducción de las aves. Las aves insectívoras son controladoras de las poblaciones de insectos (fig. 5.17, 5.18 y 5.19)

Los insectos pueden ser cazados al vuelo, buscados en la corteza de los árboles, obtenidos entre la vegetación o siguiendo a otros animales que los espantan a su paso. Los carpinteros buscan insectos en los árboles, tienen el pico recto y fuerte como un cincel. Perforan los troncos, extrayendo las larvas e

insectos con su larga lengua, que es protráctil y tiene espinas para retener al insecto antes de tragarlo.

Los chincheros atrapan insectos con el pico curvo en las cavidades de la corteza. Otros (golondrinas y Tijereta) prefieren alimentarse de insectos que atrapan mientras vuelan.

Las golondrinas vuelan permanentemente, cazan y comen en vuelo. Sus picos son cortos, rodeados de vibrisas, y la boca es grande. Algunos Passeriformes prefieren revolver el piso en busca de insectos y cazarlos a los saltitos.

Hojas y tallos

Las aves tienen una alta tasa metabólica y requieren alimentos ricos en energía y proteínas.

5.17. Alimentándose de invertebrados. *Athene cunicularia* (Lechucita Vizcachera); *Pardorallus sanguinolentus* (Gallineta Común) y *Larus atlanticus* (Gaviota Cangrejera).



Se conocen pocas aves que consumen las partes verdes de las plantas (como hojas y tallos). Una de ellas es *Chauna torquata* (Chajá), un ave grande que puede consumir gran cantidad de hojas con poco rendimiento.

Alimentarse de plantas requiere un sistema digestivo complejo, que logra su máxima expresión en los mamíferos rumiantes. Se necesitan enzimas específicas para digerir la celulosa de las paredes celulares vegetales. Cuando las aves se alimentan del follaje lo hacen de brotes muy jóvenes, con muy pocas proteínas, hidratos de carbono y grasas, pobres en energía. Normalmente acuden sólo en forma esporádica y no presentan adaptaciones especiales para esta función.

De flores y néctar

Sólo ante la falta de alimentos más nutritivos, las aves consumen flores. Sin embargo, esto no ayuda a las plantas como en el caso del néctar. El néctar tiene como objetivo atraer al polinizador (insectos o aves), pero constituye una dieta pobre en energía pues sólo posee agua y carbohidratos. Las aves nectarívoras deben completar la dieta con artrópodos y semillas.

Flores y néctar son una dieta estacional. Como los insectos no ven el color rojo, las flores de este color han evolucionado para cooperar con el picaflor. El picaflor es endémica de América y sus bosques poseen la mayor cantidad de flores rojas tubulares del mundo.

5.18. Alimentándose de gusanos. *Tyrannus savana* (Tijereta); *Muscisaxicola albilora* (Dormilona Ceja Blanca) y *Turdus falcklandii* (Zorzal Patagónico).



Se alimenta introduciendo el pico largo, delgado y curvo en la corola de las flores. Los picos son de tamaño variable, dependiente de la flor a la que se han adaptado. La especialización del picaflor garantiza a la flor que el polen que transporta sea de la misma especie. Poseen una lengua larga y tubular cuya punta puede terminar con cerdas, lo que facilita succionar el néctar.

Los seres humanos y muchas aves sucumbirían a la "polidipsia" (intoxicación por exceso de agua) antes de beber cantidades de agua cercana a su propia masa del cuerpo. El picaflor, que se alimenta de néctar, puede tomar entre cuatro y cinco veces su masa del cuerpo en néctar cada doce horas. Una posibilidad es que absorben sólo una fracción peque-

ña del agua dietética en las tripas, pasando el resto directamente a la cloaca. Pero se observó que éste no es el caso. Inyectando con tritio, un marcador radiactivo inofensivo, se midió la declinación del marcador y la masa del cuerpo. El picaflor absorbe el 80 % del agua en el aparato gastrointestinal. El agua se debe procesar entonces en los riñones, los que están bien adaptados para eliminar el agua. Se especula que la tasa con la cual los riñones procesan el agua puede imponer límites a la producción de energía. Es decir, no la carencia del agua, sino demasiada agua limita cuántas calorías pueden consumir estas aves. Por ejemplo, cuando el picaflor es desafiado por temperaturas frías, no pueden consumir bastante energía para permanecer calientes y para mantener el peso.

5.19. Alimentándose de insectos. *Lepidocolaptes angustirostris* (Chincherito Chico); *Phleocryptes melanops* (Junquero) y *Poliophtila dumicola* (Tacuarita Azul).



Además, el néctar floral es 20-30 % de sacarosa. Si el hombre consumiera el azúcar de la sangre de un picaflor que ha ayunado, caería en un coma diabético. Pero estas aves no tienen problemas ligados a la diabetes. De comprender cómo las aves se ocupan de los altos niveles de la glucosa de la sangre, sería un avance en cómo ocuparse de la diabetes.

Frugívoras

Un tiempo después de las flores vienen los frutos y las aves disponen de este producto en épocas del año específicas. Es conveniente un pico corto, plano y ancho. Quizás tienen algún diente en los bordes para cortar y manipular frutos, pero en general, no se observan adaptaciones específicas como en el caso

del néctar. Este alimento es pobre en proteínas y requiere un balance dietético con insectos (fig. 5.21).

La interrelación entre las aves frugívoras y las plantas es muy importante en la naturaleza. Las angiospermas son las plantas con flor y poseen un fruto carnoso apreciado por las aves, quienes sirven en la dispersión de las semillas al no digerirlas totalmente. Por el contrario, otros vegetales se protegen de ser consumidos mediante sustancias químicas secundarias que dan mal gusto o son venenosas. Plantas del género *Capsicum* (como el pimiento y ají) producen alcaloides que generan picazón a los mamíferos, mientras resultan inocuas a las aves. Algunas aves absorben barro arcilloso para neutralizar estas sustancias.

5.20. Alimentándose de hojas y granos. *Thraupis sayaca* (Celestino Común); *Sporophila caerulea* (Corbatita Común hembra) y *Chauna torquata* (Chajá).



El principal medio de dispersión de las semillas es el viento, pero en lugares protegidos dependen de las aves. Hay dos estrategias que utilizan las plantas en asociación con las aves. La primera requiere producir frutos y semillas grandes, que no pasan por el tracto digestivo del ave y son regurgitadas luego de consumir las partes blandas. El segundo recurre a semillas pequeñas, resistentes y en gran cantidad, que serán dispersadas en la defecación.

Granívoras

Las aves que se alimentan de granos requieren de un grado de especialización elevado ya que la cubierta es muy dura (fig. 5.20). Los granos (producto de las plantas gramíneas) tienen un elevado contenido

de grasas y proteínas, pero el contenido de agua es bajo y quienes los consumen deben incluir agua en la dieta. Algunas aves poseen piedras en sus mollejas para facilitar la molienda de los granos.

Muchos Passeriformes que se alimentan de granos tienen el pico cónico y corto, con los bordes filosos para sostener la semilla. Perforan la cubierta con movimientos laterales de la mandíbula inferior. Otros recolectan las semillas y las tragan enteras. Quienes consumen semillas completan la dieta con frutos e insectos.

Omnívoros

Son omnívoras las aves que comen una variedad muy grande de alimentos. Incluso se las ve hurgar

5.21. Alimentándose de frutos. *Spartonoica maluroides* (Espartillero Enano); *Saltator aurantirostris* (Pepitero de Collar) y *Mimus saturninus* (Calandria Grande).





5.22. La coprofagia permitiría adquirir vitaminas de los alimentos digeridos a medias. *Paroaria coronata* (Cardenal Común) se lo ve alimentarse con el excremento de un bovino.

en la basura de los humanos en su búsqueda. En este grupo podemos incluir dos casos especiales de alimentación. La **geofagia** consiste en comer tierra y la **coprofagia** en alimentarse con excrementos de otras especies (fig. 5.22). Existen animales que son

casi enteramente coprofágicos, como los escarabajos y moscas estercoleras, pero esto es raro entre las aves. La coprofagia permitiría adquirir vitaminas de los alimentos digeridos a medias.

Para el consumo de tierra se han sugerido diferentes hipótesis. Se dice que lo hacen en caso de falta de alimento, pero se observa en aves que disponen de abundancia de otros tipos de alimentos. También se ha mencionado que obtienen guijarros para la molleja donde deben triturar las semillas y granos. Cierto, pero también comen tierra con granos muy pequeños. Otros piensan que el consumo de tierra ayuda a equilibrar la dieta basada en alimentos ácidos y alcalinos. La tierra serviría como complemento alimentario. También podrían absorber minerales que se encuentran en la tierra y ayudan a evitar la diarrea. Una posibilidad es que las aves que consumen frutas ingieren tierra para desintoxicarse ya que los frutos contienen toxinas y alcaloides que las plantas utilizan para protegerse.



5.23. La lucha por obtener el alimento... del otro. Muchas aves se observan en la vida natural luchando por aprovechar el esfuerzo del otro en obtener el alimento. Se muestra la frecuente persecución entre diferentes especies de gaviotas contra miembros de su especie o de otras.

¿Por qué las plantas necesitan a las aves?

Como las plantas no tienen movilidad requieren de otros medios para la dispersión de la especie. Primero, para la dispersión del polen y luego para la dispersión de las semillas. Los insectos participan de la dispersión del polen desde el período devónico al alimentarse de esporas. Durante el cretácico evolucionaron las plantas con flor y la diversidad aumentó significativamente. Las **angiospermas** (plantas con flor) forman un phylum con 230 mil especies. Las flores tienen una antigüedad de 135 ma si nos basamos en los restos fósiles de flores y polen. Sin embargo, los insectos polinizadores llegan a 150 ma, lo que sugiere una antigüedad mayor.

Las plantas desarrollaron diferentes estrategias para que el **polen** (un grano que transporta los gametos masculinos) llegue hasta el **ovario** (el órgano femenino de la flor). En las plantas acuáticas, el medio líquido permite la dispersión del polen. En las plantas que viven en el aire existe la autofertilización (por contacto directo dentro de la flor, por ejemplo, en las arvejas) o la fertilización cruzada.

Si se aprovecha el viento para la dispersión, el polen será abundante y los granos pequeños (menos

de 0,3 mm de diámetro). El **estigma** (el lugar en la flor donde el polen se une al ovario) será adhesivo para retener al polen. Pero, muchas flores aprovechan a los animales, sean insectos, murciélagos y aves, para el transporte del polen entre flores. Para atraerlos, las flores utilizan los olores (para insectos) y los colores (para las aves).

Los órganos de la flor surgieron de modificaciones en las hojas. La estructura está adaptada a la forma de polinización, algunas flores son tan especializadas en su forma que sólo una especie de picaflor puede polinizarla (polinizador específico). Es un riesgo de reproducción que asegura el máximo de economía. La absorción del polen puede ser mediante un pico con canal en el extremo (picaflor) o una lengua con pelos en la punta (murciélagos). Los insectos son bañados literalmente con polen cuando ingresan en las flores.

Una vez polinizada la flor, se marchita y los pétalos se pierden, lo que conduce al polinizador a otras flores. El ovario, junto con las semillas (el óvulo fecundado) se convierte en un fruto. Cada semilla es un embrión que se deseca al 90 % y no puede seguir

*La polinización mediante un insecto se ilustra con la *Passiflora coerulea* (Mburucuyá), una planta silvestre trepadora. Tiene tallos carnosos y hojas palmeadas. Las flores son grandes en forma de corona. En la secuencia fotográfica, el insecto gira en la plataforma mientras se alimenta del néctar disponible en la base de la flor. En tanto el polen se acumula en su espalda desde las anteras (estructura de dos lóbulos en la parte superior que consiste en cuatro microsporangios fusionados). Unas horas después, las tres estigmas que se encuentran más arriba se curvan hacia abajo y pueden juntar el polen de otros insectos que hacen el mismo trabajo.*



*El fruto que produce el Mburucuyá es carnoso y comestible y del tamaño de un pequeño huevo de color naranja. Así lo muestra *Thraupis sayaca* (Celestino Común).*

desarrollándose. En este estado latente esperarán las mejores condiciones para el desarrollo.

Los frutos pueden ser secos o carnosos. Muchos árboles producen frutos secos con alas que les permiten "volar" gracias al viento. Los frutos carnosos pueden ser comestibles; mientras que su núcleo no es digerible, lo que ayuda a la dispersión de las semillas. Algunas plantas producen frutos venenosos para impedir ser consumidos. Las flor y los frutos se encargan de seducir para aumentar la probabilidad de dispersión.



Chlorostilbon areoventris (Picaflor Común hembra)

Nota: Las aves del orden Apodiformes, familia Trochilidae (Picaflor), son un grupo adaptado para la polinización. El nombre (del griego **apous** sin patas) indica que el picaflor tiene patas muy pequeñas, que son anisodáctilas (3 dedos hacia adelante y 1 hacia atrás). Sólo sirven para posarse, no para caminar. Son aves endémicas de América. Muestran un plumaje vistoso con brillos metálicos. Son los animales de sangre caliente más pequeños, lo cual les permite suspenderse en el aire e incluso volar hacia atrás debido a la configuración de los músculos del ala. El aleteo es rápido (20-200 por segundo), con gran consumo de oxígeno (300 inspiraciones por minuto). La alimentación en un 90 % es a base de néctar de flores para lo que utiliza el largo pico delgado y su lengua alargada. Requieren gran consumo de agua, 150 % del peso corporal al día. Durante el letargo nocturno ajustan el metabolismo a niveles más bajos.

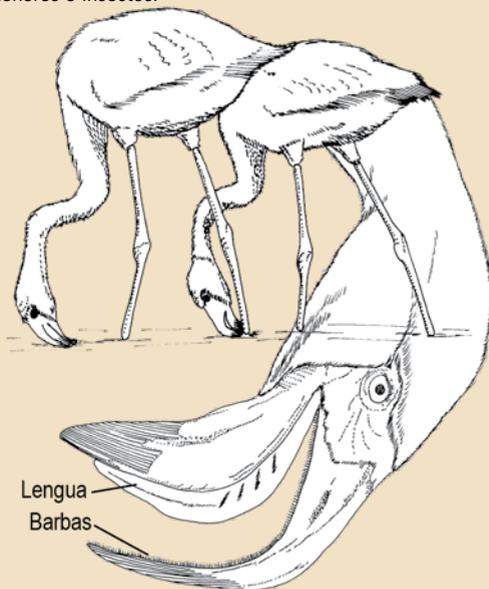


Conductas de las aves: (2) Como alimentarse

Dos formas especializadas de alimentación.

Phoenicopterus chilensis (Flamenco Austral), en la página opuesta, es una de las aves más interesantes. Tiene las patas con dedos unidos por una membrana, como en los patos, lo que les permite apoyarse sin hundirse en el lodo. También las usan para revolver el espacio de alimentación caminando en círculos. La cabeza se inserta en el agua de pocos centímetros de profundidad en forma invertida, abriendo la mandíbula superior. Absorben el agua en la boca utilizando la lengua como bomba succionadora. No tragan el agua, sino que la expulsan filtrando el alimento con los "dientes" del pico en forma de filamentos. El alimento retenido se traga en el próximo ciclo de aspiración. Filtran unos 120 litros de agua en 24.000 aspiraciones diarias para obtener el alimento necesario de cangrejos, algas y organismos unicelulares, operación que les lleva unas 15 horas al día. Los cangrejos de aguas salinas le dan el pigmento (caroteno) que ofrece el color rosado de las plumas. Este tipo de conducta alimenticia es única y no tienen competidores. En la secuencia fotográfica se han resaltado a dos miembros del grupo mientras giran en el sentido de las agujas del reloj. Una línea de referencia muestra a una Espátula Rosada mientras se acicala. Otra línea sigue a un Flamenco mientras atraviesa la imagen de extremo a extremo. El movimiento sinusoidal de quienes se alimentan

indica que giran en círculos con la cabeza como centro mientras revuelven el fondo con las patas. En esta página, *Platalea ajaja* (Espátula Rosada) muestra el movimiento de detección del alimento con el pico entreabierto en aguas bajas de lagunas. Lo hace mediante movimientos laterales rápidos, a un lado y al otro. Comen anfibios, vertebrados menores e insectos.

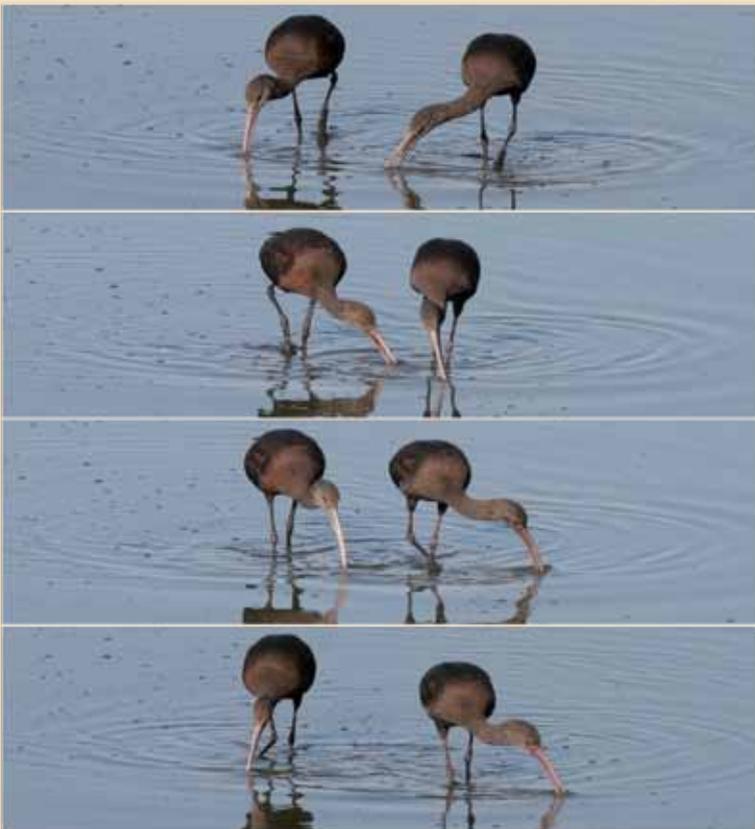






Cuatro especies que se alimentan por tacto. Tanto *Tringa flavipes* (Pitotoy Chico) como *Himantopus melanurus* (Tero Real) debajo, muestran la misma técnica de detección del alimento mediante el tacto en el extremo del pico. El pico rígido tiene una capa de piel con las células táctiles en el extremo.





Arriba, *Phalaropus tricolor* (Falaropo Común) nada en el barro y come sumergiendo la cabeza. Gira en círculos dando toquecitos con el pico unas 60 veces por minuto. En aguas playas (Argentina) logra revolver las partículas alojadas en el fondo y en agua profundas y frías (Groenlandia) activa las larvas de los mosquitos y las hace más visibles. El nombre *Phalaropus* en griego significa "con pie de gallareta" por las patas lobuladas. También *Plegadis chili* (Cuevillo de Cañada) son aves con el pico adaptado para la detección por tacto. La alimentación puede ser por picoteo (usando la vista) o barriendo bajo el agua (por tacto) con movimientos laterales como la *Espátula Rosada*, lo que da muestras de su relación de parentesco.

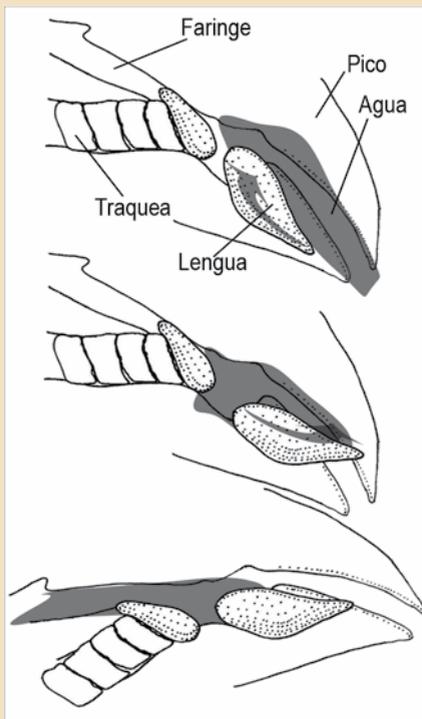


Dos formas de capturar pequeños insectos. Los boyeros se caracterizan por la forma de apertura del pico que les permite abrir madera, hojas, flores, etc. Introducen el pico cerrado y lo abren en busca de alimento. Las fotografías de *Icterus cayanensis* (Boyerito) muestran cómo busca insectos abriendo con el pico las hojas de *Cortadeira selloana* (Cortadera). Debajo, *Tachuris rubrigastra* (Tachurí Sietecolores) habita juncales y totorales de aguas poco profundas. Se alimenta de insectos que caza en vuelos cortos o mediante pequeños saltos.





Pitangus sulphuratus (Benteveo Común) tiene una alimentación variada. En la fotografía se observa cuando regurgita partes de un trozo de alimento al no poder digerirlo (egagrópila, son restos de alimentos no digeridos)..



Cómo beben las aves. En los Passeriformes, como *Mimus saturninus* (Calandria Grande), el agua ingresa entre las extremidades del pico como resultado de la adherencia y la acción de la tensión superficial como en un tubo capilar. Luego inclina la cabeza hacia arriba y junto con el movimiento de la lengua y la apertura de la faringe, se introduce en la garganta.



Lepidocolaptes angustirostris (Chinchero Chico)



Lepidocolaptes angustirostris (Chinchero Chico) tiene una cola graduada con el raquis rígido que se proyecta hacia adentro y sirve de soporte en el árbol mientras trepa en espiral. Maneja el alimento con el pico para cortarlo y tragarlo. Come insectos y vertebrados pequeños que atrapan con su pico largo, delgado y curvo. En la serie fotográfica se observa como el Chinchero recorre el tronco del árbol en busca de insectos encubiertos en la corteza. Los extraerá luego con el pico. Arriba, se observa como manipula un insecto lo suficientemente grande como para requerir partirlo antes de tragarlo.





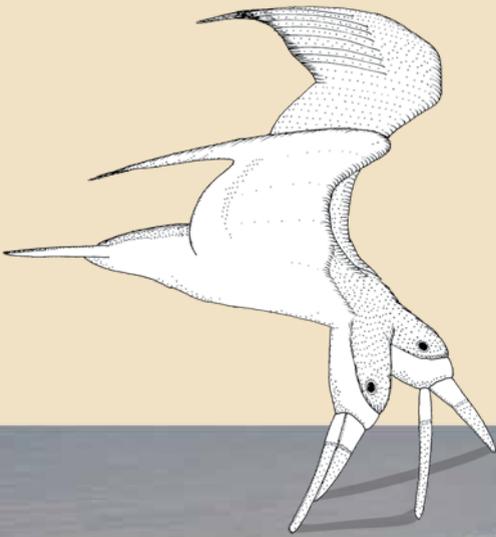
Pitangus sulphuratus (Benteveo Común), se lo observa en dos secuencias frustrantes. Ambas son iguales pero captadas a 800 km de distancia. Habiendo conseguido un ratón, el tamaño de éste le hace imposible tragarlo entero. Intenta por largos minutos golpearlo contra una rama o piedra para partirlo, lo que no logra y deberá finalmente abandonarlo.



Técnica para abrir el envase. *Haematopus palliatus* (Ostrero Común) se alimenta en base a ostras. El pico es una herramienta para cortar el músculo aductor de los bivalvos (músculo que mantiene la concha cerrada). Es un ejemplo de aprendizaje ya que esta familia *Haematopodidae* tiene dos técnicas. Una consiste en romperla contra las rocas y la otra en abrirlas con el pico (fotografías). Las técnicas son enseñadas, constituyéndose en un ejemplo de transmisión cultural. Además forman un "aislamiento cultural", ya que están quienes lo hacen de una forma y quienes lo hacen de la otra.



Una forma de pesca muy especializada. *Rynchops niger* (Rayador) es un ave cosmopolita, pero es única por varias razones. Por un lado, posee pupilas verticales. Esto le permite reducirlas a una rendija a pleno sol y abrirlas totalmente durante la noche. Por otro lado, el maxilar superior es más corto, un caso único entre las aves, y tiene forma de tijera que encaja en una muesca de la mandíbula inferior. Mantiene una forma muy especializada de pesca basada en el tacto de la mandíbula inferior. Se mueve a pocos centímetros de altura sobre la superficie del agua, introduce la mandíbula inferior y la mantiene bajo el agua hasta que detecta un objeto. Entonces inclina la cabeza y oprime al pez. En una operación compleja y no libre de riesgos por la posibilidad de chocar con un objeto sólido. El macho es mayor a la hembra (cerca del 20 %). Viven en grupos y la nidificación es colonial, en general en bancos de arena donde hacen hoyos y ponen 3-4 huevos. Los machos empollan y alimentan durante más tiempo que las hembras.





Las técnicas de pesca de *Ardea cocoi* (Garza Mora). A la izquierda el pez es lo suficientemente grande como para ensayar el método de arponeo. Lo atraviesa a lo ancho con el pico cerrado como una lanza, luego abre el pico con lo que ejerce presión sobre el cuerpo del pez para sostenerlo. Lo acomoda de forma que la cabeza quede hacia adentro para facilitar tragarlo. A la derecha, el pez es más pequeño y adopta la técnica de morderlo con el pico. Bastante más trabajo da cuando obtiene presas grandes que provienen de los pescadores humanos, como se muestra debajo.





La caza de *Egretta thula* (Garcita Blanca). Arriba se muestra la forma tradicional. Consiste en recorrer la superficie y estirar el cuello velozmente. La segunda estrategia aprovecha la tranquilidad de la superficie del agua para atraer a los peces. Con toques muy delicados del pico inferior emula un movimiento en la superficie similar a insectos, uno de los peces responde, debajo a la derecha.





Buteo albicaudatus (Aguilucho Alas Largas) se distingue porque la cola y las alas son anchas y cuando planea las dobla encima del hombro. Cuando está posado, las alas sobrepasan la cola. Se alimenta de mamíferos, aves y reptiles (el ejemplo lo muestra comiendo un roedor). Se lo ve solitario y caza mediante clavados hacia el suelo o la vegetación baja.

Dificultades con el alimento. Arriba *Larus dominicanus* (Gaviota Cocinera), en el centro *Milvago chimango* (Chimango) y debajo *Tigrisoma lineatum* (Hocó Colorado), muestran casos de dificultad por el tamaño del alimento, sea un gran pez, un ofidio o un roedor.





Tres casos de alimentación en los Falconiformes.

Arriba, *Rosthramus sociabilis* (Caracoler) se alimenta casi exclusivamente de caracoles. Es gregario y se lo ve en pareja o grupos de varios miembros. Mide 40 cm y pesa casi 400 g (la hembra es algo más grande que el macho como en otros falconiformes). Vive en pantanos, esteros y bañados, donde consigue su alimento. Para obtenerlo suele volar bajo sobre las orillas. Atrapa su presa en el agua o en la vegetación y se posa sobre una rama para extraer el cuerpo carnosos desde la concha, la que descarta intacta. Se mueven en grupos en busca de la zona de alimentación adecuada.

En la página opuesta arriba, *Circus buffoni* (Gavilán Planeador) utiliza la técnica de planeo a muy baja altura con las alas extendidas y las primarias abiertas. Habita ambientes acuáticos (lagunas, esteros y bañados) y el borde de los campos agrícolas. Se zambulle en el pastizal para atrapar la presa viva. En la fotografía se lo observa llevando en el pico un huevo robado de un nido.

Debajo, *Caracara plancus* (Carancho). Es el ave menos rapaz de los Falconiformes ya que se lo puede observar en grupos, en el suelo. Son muy sociables, formando una

pareja estable todo el año con quien mantiene frecuentes juegos sexuales. Come materia animal viva cazándola o muerta. Lleva el alimento en el pico o en los pies. Como se muestra en ambas fotografías, puede robar huevos y pichones en nidos de otras aves.





Tigrisoma lineatum (Hocó Colorado)

Método de caza del *Tigrisoma lineatum* (Hocó Colorado). Es pasivo y con una metodología muy sistemática. Camina lentamente o permanece inmóvil; cuando la víctima, aquí un pequeño reptil, es detectada, espera la ocasión y la atrapa con un rápido picotazo. Luego la manipula por un corto tiempo y la acomoda para tragarla entera. Favorece esta operación la bolsa debajo de la mandíbula que se extiende para el paso del alimento. Finalmente traga un sorbo de agua para facilitar la circulación del bocado.



Ciconia maguari (Cigüeña Americana)

También Ciconia maguari (Cigüeña Americana) muestra una técnica similar. El primer intento de tragar al ofidio finalizó mal. En la secuencia de la izquierda se muestra como se enrosca en el cuello de la cigüeña de manera que la obliga a soltarlo. La cigüeña siguió por algunos minutos intentando capturar al reptil en el pajonal, hasta que logró atraparlo nuevamente. A la derecha se muestra el intento final para tragarlo entero, con mucha dificultad. El buche se abulta hasta tal punto que tiene dificultades serias y debe pasar un par de minutos intentando acomodarlo en el interior.





Una dieta de vegetales. En los Pepiteros (*Saltator sp*) se observa la alimentación en base a diferentes tipos de vegetales. Tal es el caso de frutos, flores y brotes jóvenes de hojas.

Una dieta equilibrada de insectos y frutos. *Tyrannus savana* (Tijereta) en la página opuesta, es un ave migratoria que se reproduce al sur de América y migra en el invierno más al norte. Se alimenta de insectos que caza en el aire y de frutos que tragan enteros. Se destaca por el largo de la cola con 12 plumas timoneras escalonadas como un abanico invertido. Las plumas externas son más largas que el resto. Puede alimentar a sus crías en vuelo como lo hacen las golondrinas. Son especialmente agresivas a la hora de defender su espacio de las aves rapaces.

Alimentarse desde una plataforma móvil. *Hydrochoerus hydrochaeris* (Carpincho) que es un mamífero del orden Rodentia. Es apacible y sedentario y con sus 50 kg es el roedor más grande que existe. Muchas aves lo utilizan como plataforma flotante para cazar insectos en las plantas flotantes o el agua. Aprovechan el movimiento que produce el roedor en el fondo del agua para cazar los peces e invertebrados que llegan a la superficie. Se observan a *Jacana jacana* (Jacana); *Machetornis rixosa* (Picabuey); *Egretta thula* (Garcita Blanca) y *Donacobius atricapillus* (Angú).





Capítulo 6

El corazón y el cerebro

Parte 1. El sistema circulatorio

6.1.1. La regulación de la temperatura

Homeostasis es la habilidad para mantener las condiciones internas de vida constantes. Los animales son **homotermos** si mantienen la temperatura constante o **poiquilotermos** si no lo hacen. Pero un pez que vive en el agua con temperatura estable, ¿es homotermo?, o los mamíferos que reducen su temperatura corporal en el frío extremo ¿son poiquilotermos? Debido a esta ambigüedad, se los llama **ectotermos** si dependen de fuentes externas de calor o **endotermos** si producen calor por metabolismo.

Las aves son, junto con los mamíferos, homotermos y endotermos. Son de sangre caliente. Las aves funcionan como máquinas metabólicas de alta capacidad. Su temperatura corporal es alta, entre 38 y 45 °C con un promedio de 43 °C. En comparación, los mamíferos tienen un promedio de 38 °C, con un máximo de 41 °C.

La velocidad de las reacciones químicas se duplica cada vez que la temperatura se incrementa 10 °C, por ello las aves tienen el metabolismo más alto. El límite de temperatura que puede soportar

la vida se degrada rápidamente por encima de los 45 °C. A esta temperatura las proteínas empiezan a desnaturalizarse y deben ser reemplazadas. Por ejemplo, si a 40 °C se requiere reemplazar menos del 10 % de las proteínas diariamente, a 45 °C este valor es del 25 % y a 48 °C es de 100 %. Por encima de 46 °C las proteínas se destruyen más rápido de lo que pueden reemplazarse, por ello, la vida está restringida a una banda entre 0 y 45 °C de temperatura interna.

Las altas tasas metabólicas se asocian con los procesos de oxidación y vidas cortas. Sin embargo, las aves viven mucho tiempo. Entre 1,5 y 2,5 veces más que los mamíferos equivalentes en tamaño. Las aves más grandes viven por más tiempo (decenas de años) que las más pequeñas (2 a 5 años). Desde ya que la tasa de reproducción anual se encuentra invertida, corta vida significa alta tasa de reproducción. No se conocen aún las causas químicas que permiten a las aves una elevada tasa metabólica y una larga vida a la vez.

La glándula hipotálamo y el sistema circulatorio son la clave para la homeostasis. El hipotálamo se

ubica debajo del cerebro. Es el termostato de los vertebrados. Algunos sensores de temperatura están en el propio hipotálamo y otros distribuidos en la piel. Las aves controlan la temperatura interior mediante el metabolismo (tiritar, aumentar o disminuir el flujo de sangre en la piel) y la conducta (colocarse al sol o a la sombra, respirar jadeando, orinar en las patas, entre otros) (fig. 6.1).

Las aves no tienen glándulas sudoríparas en la piel como los mamíferos para contrarrestar las altas temperaturas; quizás porque el sudor podría ensuciar las plumas y afectar a la aerodinámica. Los mamíferos pueden resistir temperaturas externas muy elevadas, con la condición de disponer de agua suficiente para evaporar. Si se corta el suministro de agua, el mamífero consume agua metabolizada y el organismo colapsa.

Un ave incrementa el metabolismo y la ventilación del sistema respiratorio decenas de veces cuando pasa del reposo al vuelo activo. Por ejemplo, una paloma consume 0,5 kcal/h en reposo y 38 kcal/h en vuelo. El vuelo y la alimentación producen exceso

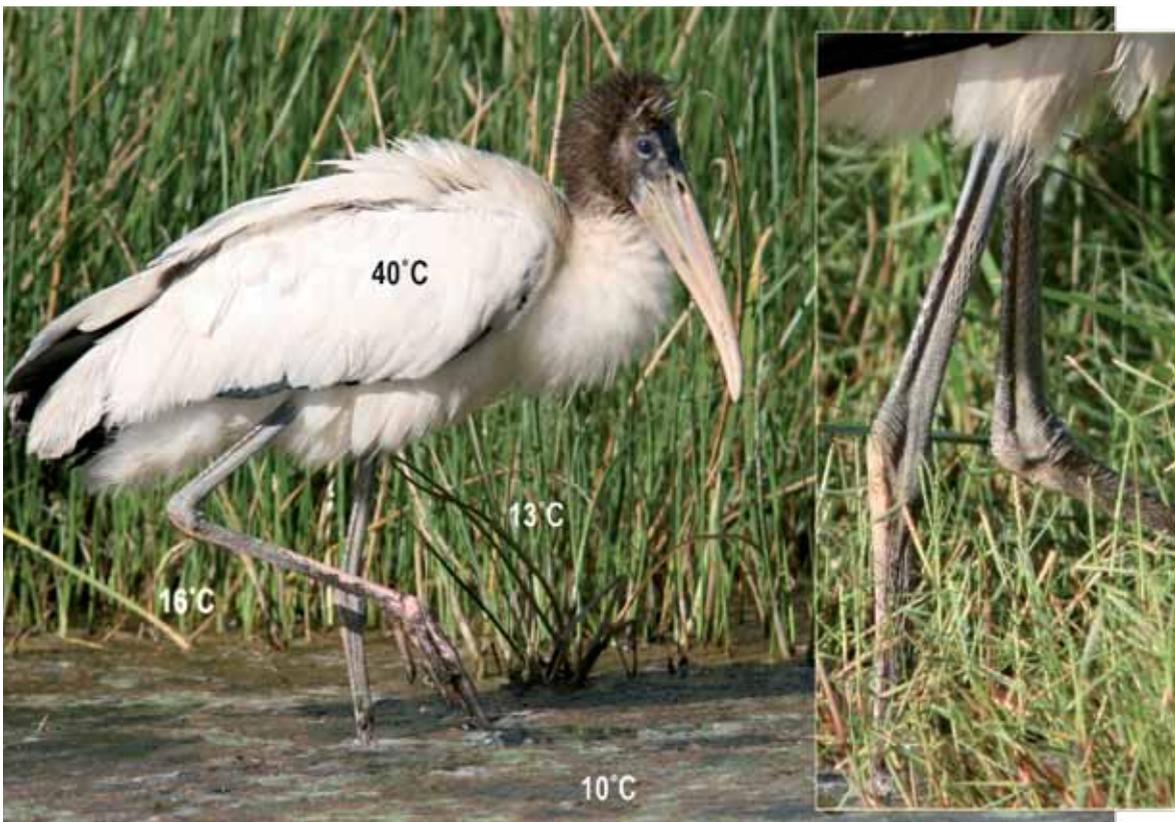
de calor que se eliminan durante la respiración. Pero en algunos casos demanda energía para poder mantener su temperatura corporal controlada. Si la temperatura externa es muy alta prefieren no volar y permanecer en la sombra.

Algunas aves, como los Ciconiiformes (cigüeña y jote) usan un truco adicional. Primero, aumentan el ritmo respiratorio para refrigerarse por evaporación. Si esto no basta, orinan sobre las patas (hasta una vez por minuto) de modo que la evaporación, en esa zona no aislada por plumas, ayuda al enfriamiento. Por esta razón pueden verse sus patas de color blanco, debido al ácido úrico de la orina.

¿Qué ocurre cuando las temperaturas son bajas? Producen calor mediante el temblor o calentándose al sol. El temblor libera energía desde el ATP contenido en los músculos, sin producir movimiento. Esto se acompaña englobando el plumaje, lo que permite aumentar el volumen de separación entre el cuerpo y el exterior, atrapando el aire caliente que se libera desde el cuerpo. El aislamiento que producen las plumas es más eficiente si están limpias y cubiertas

6.1. Conductas para control de la temperatura. Para calentarse al sol *Guira guira* (Pirincho) a la izquierda, abre y cierra las alas lo que le permite descubrir el lomo, que está cubierto de plumas muy sutiles y rebatibles. De esta forma, expone el máximo de la piel a los rayos solares. En cambio, para perder calor las aves cambian de posición y exponen sus patas, axilas u otras partes desnudas del cuerpo. Es común observarlas con la boca abierta y jadeando con movimientos exagerados de la garganta, forzando la evaporación desde el sistema respiratorio. El ejemplo a la derecha es *Bubulcus ibis* (Garcita Bueyera).





6.2. Un hombre descalzo sobre agua fría no sobrevivirá por largo tiempo, pero las aves pueden hacerlo durante toda la vida. Un *Mycteria americana* (Tuyuyú) tiene patas de 50 cm. A una temperatura ambiente de 13 °C, en el muslo (donde se localiza la red de contracorriente) la temperatura cae de 40 °C a 16 °C. Se mantiene constante a lo largo de la pata hasta que en el piso se llega a la temperatura del terreno o agua. Sin el sistema de contracorriente, las patas serían un radiador debido a que no poseen plumas.

de aceite, razón por la cual invierten bastante tiempo en acicalarse.

Sin embargo, cuando el frío es extremo, algunas aves (Picaflor y Atajacaminos) entran en un estado de **hipotermia**. Desciende la temperatura corporal y la actividad metabólica. Si la hipotermia es profunda se reduce la actividad al mínimo (**hibernación**). Se han encontrado Atajacaminos en este estado por varios meses (con baja temperatura corporal y sin respuestas a estímulos externos). La hipotermia puede darse también durante un período de escasez de alimentos para ahorrar energía.

Para mantener el centro del cuerpo a altas temperaturas, las aves han reducido las exigencias sobre otras zonas. Un caso especial se da en las patas, que están constituidas de huesos, tendones y una piel

gruesa. En el muslo se tiene una red de capilares del sistema circulatorio que forma una malla denominada *rete mirabile* (el nombre de "red admirable" proviene del Renacimiento hace 500 años) o **sistema de contracorriente**. Este sistema lleva sangre en distinta dirección y permite el intercambio de calor entre un extremo de alta temperatura (el cercano al cuerpo) y otro de baja temperatura (el cercano a las patas) (fig. 6.2).

El agua tiene una alta conductividad térmica de modo que los animales endotérmicos pueden perder mucho calor cuando se sumergen. Para evitarlo tienen un aislamiento térmico basado en un plumaje limpio e impermeable. Los mamíferos prefieren una capa gruesa de grasa. Sin embargo, los Pelecaniformes (Biguá y Aninga) tienen un plumaje



Formar grupos compactos permite a las aves gregarias mantener la temperatura. Este grupo numeroso de *Fulica leucoptera* (Gallareta Chica) se ha mantenido firmemente unido durante la noche en una playa de mar y se dispersó por la mañana al calentar el sol. Se ha estudiado en detalle al *Aptenodytes forsteri* (Pingüino Emperador) que empolla en las eternas noches del invierno antártico. Mediante termómetros colocados en las plumas de pingüinos marcados, se ha verificado que logran un acceso igualitario al centro del grupo (el lugar más cálido y protegido del viento). Con este comportamiento logran mantener una temperatura corporal de 37,5 °C, unos 20 °C en el interior del grupo, y con una temperatura ambiente de -17 °C promedio. La transferencia de calor en el plumaje ocurre por 3 efectos: por la conducción y libre convección en el aire; por la conducción de calor en los elementos sólidos del plumaje y por la radiación. Sólo el 5 % del calor perdido es por radiación. El color del plumaje ayuda a la captación o no del calor desde la luz solar.

que se humedece para facilitar el hundimiento. Aun así, con la posibilidad de pérdida de calor, tienen una distribución casi mundial (están en casi cualquier hábitat) y no requieren mayor alimento que el resto. El análisis detallado de las plumas ha permitido comprobar que tienen una capa superficial externa mojada y una sección media altamente impermeable. Esto conserva una capa delgada de aire en el interior del plumaje, lo que permite balancear la flotabilidad y la termorregulación.

Cuando las aves tienen una enfermedad aumentan la temperatura interior (es la fiebre). Las bacterias o virus producen **pirógenos** que actúan sobre el hipotálamo y éste incrementa la temperatura corporal. Sin embargo, si la temperatura sube mucho se descompensa y puede morir (el ser humano toma aspirina para bajar la fiebre). El incremento de temperatura ayuda a recuperar la salud, lo cual se ha probado experimentando con lagartijas. En un ambiente controlado con una fuente de calor fija, las lagartijas infectadas permanecían más tiempo junto a la fuente de calor. Pero si se las mantenía a una temperatura constante se observó que la proporción

de lagartijas muertas se reduce cuando la temperatura ambiente es más alta.

6.1.2. El sistema circulatorio

Con el mayor nivel metabólico, las aves requieren de una circulación sanguínea acorde. El sistema circulatorio es casi igual a los mamíferos, el más avanzado. En las aves el corazón late más rápido y es más grande y potente, comparado con el de los mamíferos. Por ejemplo, el corazón de un picaflor, que es el ave de mayor tasa metabólica, representa 30% del peso total del cuerpo.

Las aves tienen un corazón con cuatro cavidades y la circulación está separada en dos circuitos. El circuito pulmonar lleva la sangre hacia los pulmones donde recupera el oxígeno, y el circuito sistémico se dirige hacia el cuerpo donde lo entrega. La sangre que sale del corazón (rica en oxígeno) se transporta por las arterias que se van ramificando y estrechando hasta pasar por los capilares (donde se produce el intercambio gaseoso) y de allí se reúnen en las venas que la devuelven al corazón (fig. 6.3).

Los peces, anfibios y reptiles tienen un sistema circulatorio donde la sangre de ambos circuitos se mezcla en alguna medida y por ello son menos eficientes. La separación de los circuitos de la sangre tiene ventajas importantes: impide la mezcla de sangre de forma tal que el cuerpo recibe sangre con la mayor concentración de oxígeno; a la vez se maximiza el intercambio gaseoso en los pulmones debido a que la sangre tiene la mayor concentración de CO_2 , finalmente, permite operar a diferentes presiones sanguíneas en ambos circuitos.

Pero existen algunas diferencias en el tipo de circulación de las aves respecto de los mamíferos. El arco aórtico derecho, que está en los reptiles, persiste en las aves, y los mamíferos sólo presentan un arco aórtico izquierdo. Téngase presente que es una evolución independiente de ambos aparatos desde un ancestro común.

Como se dijo más arriba, el corazón en proporción es más fuerte y grande en las aves que en los mamíferos. Un ave pequeña tiene, relativamente, un corazón más grande que un ave grande, y puede latir más rápido. La presión sanguínea varía inversamente con el tamaño del animal y es casi siempre más

elevada que la presión de los mamíferos. El corazón del hombre ocupa 0,42 % del peso del cuerpo, en una paloma es 1,71 %. Los latidos por minuto del corazón humano son 72 y en la paloma 135 veces. Se llega a picos de 615 en el picaflor.

El sistema linfático está constituido por los vasos, los ganglios y el tejido linfático. Contribuye a formar y activar el sistema inmunológico (que asegura la inmunidad y defensas del organismo) y recoge, a partir del contenido intestinal, residuos de elevado contenido en grasas. Este sistema no alcanza un desarrollo importante en las aves. Sólo los patos tienen nódulos linfáticos; un par en la entrada del tórax y un par cerca de los riñones. Los vasos linfáticos son menos numerosos que en los mamíferos, poseen válvulas y desembocan en las venas.

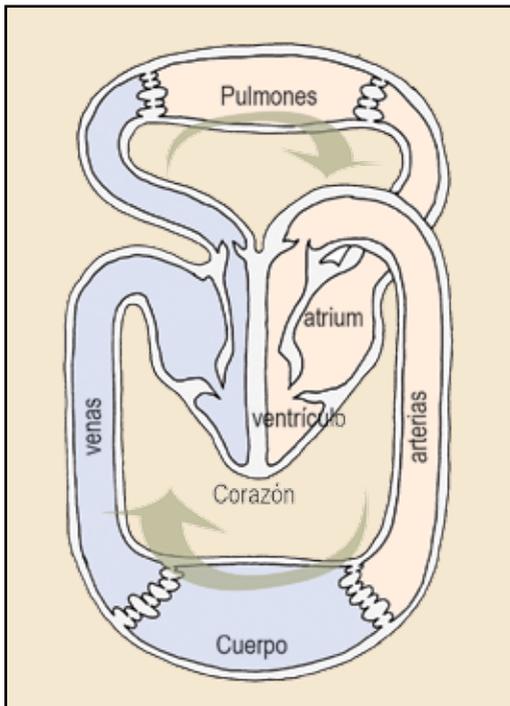
Los riñones están irrigados por los vasos porta-riñonales como en los vertebrados primitivos, cuando en los mamíferos, estos órganos sólo reciben sangre de las arterias renales. Como se ha mencionado, secretan ácido úrico, en lugar de urea.

La hemoglobina y el oxígeno

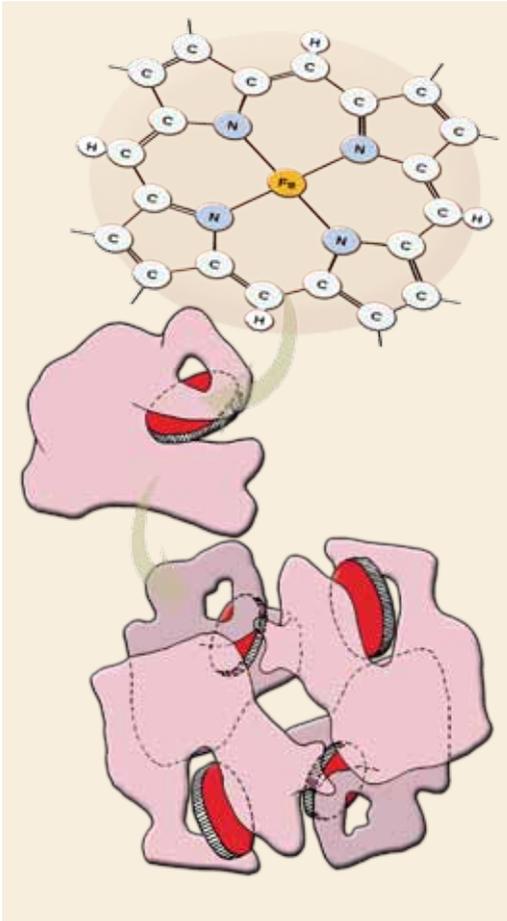
La hemoglobina (Hb) transporta el oxígeno (O) desde los pulmones hacia el cuerpo y trae de vuelta el monóxido de carbono (CO). La Hb es una molécula grande basada en la proteína globina y en cuatro grupos hemo (fig. 6.4.). Cada grupo hemo está formado por una molécula de porfirina unida a un átomo de hierro (Fe). El pigmento rojo de la sangre se debe a que el (Fe) se oxida formando una unión débil con el oxígeno. La molécula de Hb es similar a la de clorofila en las plantas, la que contiene magnesio (en lugar de hierro) lo que le da el color verde (en lugar de rojo).

El CO se combina con el Fe en igual lugar que el O, pero con una afinidad 150 veces mayor. Esto explica la elevada toxicidad del CO cuando compite con el oxígeno en los pulmones. Sin embargo, el O también es potencialmente dañino. El O oxida las grasas y azúcares y libera energía, pero el descontrol podría llevar a la oxidación y rotura de enlaces de moléculas importantes para la vida. El O es cancerígeno a un nivel equivalente a tomarse 1000 radiografías de rayos X al año.

La reacción de combinación entre la Hb con O_2 y CO, es reversible y depende de la presión del gas en el entorno de la Hb. Cuando la porfirina absorbe un átomo de O, aumenta la probabilidad de absorber otro átomo ("al que tenga le será dado y al que no



6.3. Sistema circulatorio de las aves.



6.4. Grupo Hemo (arriba), Mioglobina y Hemoglobina (debajo).

tenga le será quitado”). Esto se debe a que cambia la estructura tridimensional de la globina, aumentando la receptividad al O (efecto conocido como interacción hemo-hemo).

La sangre de las aves tiene un contenido de Hb algo menor en los mamíferos, pero es más eficiente en el transporte de O. La Hb trabaja a temperaturas elevadas y tiene menor afinidad con el O (en los peces la afinidad es muy elevada y en el hombre es intermedia). Esto permite un contenido de O más alto en las aves. La cantidad de Hb en las aves es casi la misma que en el ser humano (15 gr de Hb por cada 100 cm³ de sangre). La concentración de azúcar en las aves es el doble que en los mamíferos. La presión sanguínea es más alta (en la paloma llega a

145 mm de mercurio Hg) que en el hombre (con 120 mm de Hg).

La Hb es una molécula compleja y grande. Transporta un elemento tan peligroso como necesario, el oxígeno. Por esta razón es que la naturaleza destinó una molécula muy desarrollada para el transporte (Hb) y almacenamiento (Mb). La mioglobina (Mb) posee un solo grupo hemo y se la utiliza como reserva de oxígeno en los músculos “rojos”. Del análisis molecular se sabe que la separación de la Mb de la Hb ocurrió hace unos 500 millones de años y que todos los vertebrados tienen moléculas de Hb similares. Este hecho va en consonancia con la apreciación según la cual la naturaleza conserva lo que funciona y no lo cambia fácilmente.

Cómo llegar más allá de los límites

Sumergirse tiene sus problemas. A 10 °C (peces) el metabolismo es el 1 % del que ocurre a 40 °C (aves). La concentración del O₂ en el agua es 20-40 veces menor al aire y la conductividad térmica del agua es 25 veces mayor al aire. La concentración de oxígeno en el agua impide que un mamífero o ave pueda obtener oxígeno de ella para su capacidad metabólica. Por cada 10 m de profundidad la presión hidrostática se incrementa en 1 atmósfera y decrece el volumen ocupado por el gas.

Las aves acopian O₂ en los músculos (Mb), el sistema circulatorio (Hb) y el sistema respiratorio (sacos aéreos). Las aves que se sumergen tienen mayor concentración de Mb y Hb que las que no se sumergen. El sistema respiratorio puede contribuir hasta con el 60 % del acopio de O₂. Una excepción es *Aptenodytes patagonicus* (Pingüino Patagónico) que acopia el 17 % en el sistema respiratorio y el 50 % en los músculos.

Las grandes alturas también tienen su encanto. Los parámetros que varían con la altura son: velocidad del viento, temperatura del aire, humedad; concentración de oxígeno y densidad del aire. Las aves muestran adaptaciones fisiológicas, morfológicas y de conducta al vuelo en altura. La fisiología es particular en el sistema respiratorio, cardiovascular y muscular. La vía de pérdida de agua en la respiración se incrementa por la altura debido al decrecimiento de la humedad relativa. El vuelo es influenciado por la baja presión barométrica y las variaciones de la velocidad de viento.



Capítulo 6

El corazón y el cerebro

Parte 2. El sistema nervioso y los sentidos

6.2.1. La inteligencia de las aves

El cerebro de las aves

Las exigencias al sistema nervioso de las aves son algo menores que a los mamíferos. El vuelo las libera de muchas tensiones.

El cerebro de todos los animales siguen una misma línea de evolución (fig. 6.5). Según la teoría de los tres cerebros de P. Maclean, la evolución añadió tres cerebros sucesivos, manteniendo cada uno su propia identidad y memoria. El primero es el "cerebro del reptil" ubicado en la parte inferior del cráneo se ocupa de regular las funciones vitales (por ejemplo, la respiración). El segundo es el "cerebro del paleo-mamífero" que ocupa el centro del cráneo y regula las emociones. El tercero es el "cerebro del neo-mamífero", colocado en la parte superior y con funciones de regulación de la razón y el lenguaje. Los tres trabajan en simultáneo e independientemente.

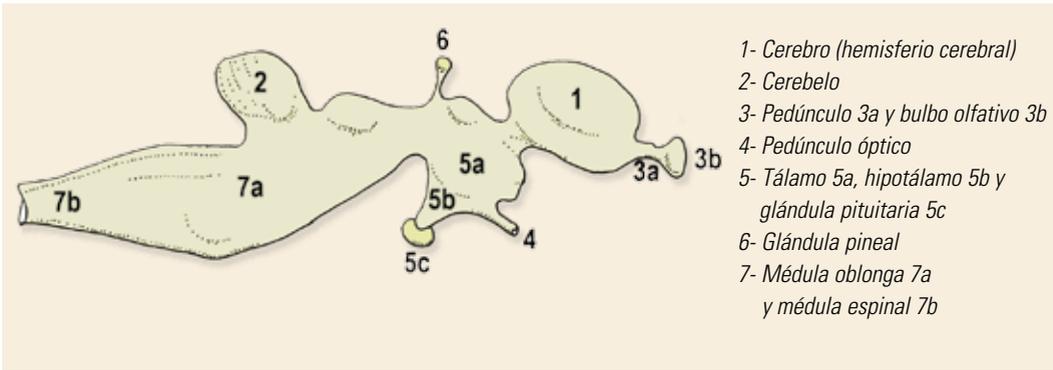
¿Tienen inteligencia las aves? La palabra inteligencia proviene del latín *intus*, entre y *leggere*, leer. Algo así como saber leer entre líneas, interpretar. La inteligencia es una capacidad que se ganó por evolución. Por ello, el hombre no puede tener inteligencia sin estadios anteriores intermedios. Esta capacidad permite al animal ser capaz

de tomar decisiones para mejorar sus condiciones de vida.

La inteligencia más simple se basa en reacciones heredadas (genéticas) e instintivas. Se aprovechan reacciones basadas en las hormonas o el sistema nervioso. Pero es gracias a la inteligencia avanzada que los individuos acomodan el comportamiento mediante el aprendizaje. Cuanto más rápido sea este aprendizaje, más inteligencia se le asigna al individuo.

El análisis del cerebro de las aves ha llevado a observar que tienen un córtex cerebral más pequeño que los mamíferos, pero no son por ello menos inteligentes, sólo que usan otra parte distinta del cerebro. Las aves lo demuestran con su sensibilidad para navegar en las migraciones (y aprender), la construcción de nidos complejos, el comportamiento paternal dedicado o la solución ingeniosa a problemas nuevos. Para entender el grado de inteligencia de las aves se sugiere el estudio publicado por L. Stettner y K. Matyniak (*Scientific American*, "The brain of birds", vol. 218, nº 6), que sirve de referencia para algunos comentarios posteriores.

Antes de pasar a observar los resultados obtenidos bajo situaciones controladas en laboratorio, expondré un simple juego de campo con un *Saltator*



6.5. Modelo general que sigue el cerebro de los vertebrados.

aurantiirostris (Pepitero de Collar). Una vez grabado el canto del ave mientras lo emitía desde lo más alto de un árbol, se reprodujo su propio canto. Al escucharlo se alertó, cambió rápidamente de árbol, volvió al original y luego a un tercero hasta que logró triangular y localizar la fuente del canto. Se precipitó en picada sobre el grabador que producía el sonido y comprobó que no había ningún pepitero competidor. Más tranquilo se retiró hacia otro árbol cercano donde siguió cantando e ignorando todo intento de engañarlo. Este animal resolvió un problema nuevo (dudo que hubiera enfrentado anteriormente un caso similar) en no más de 20 segundos, en forma simple y eficaz. Algo que siempre estuvo unido (el canto y un pepitero), fue desdoblado. Esto es inteligencia, pero ¿de qué grado?

La inteligencia comparada

Un estudio elemental de laboratorio se fundamenta en la "inversión recurrente". Es una prueba de la flexibilidad mental para medir la habilidad para resolver un problema modificando el comportamiento. El animal aprende a elegir entre dos símbolos (cuadrado y círculo) para obtener una recompensa (alimento). Luego se "invierte" el símbolo correcto y el animal debe cambiar su comportamiento. Los peces no muestran señales de aprender; las ratas y palomas lo hacen en uno o dos intentos. Los cuervos y urracas superan a las palomas.

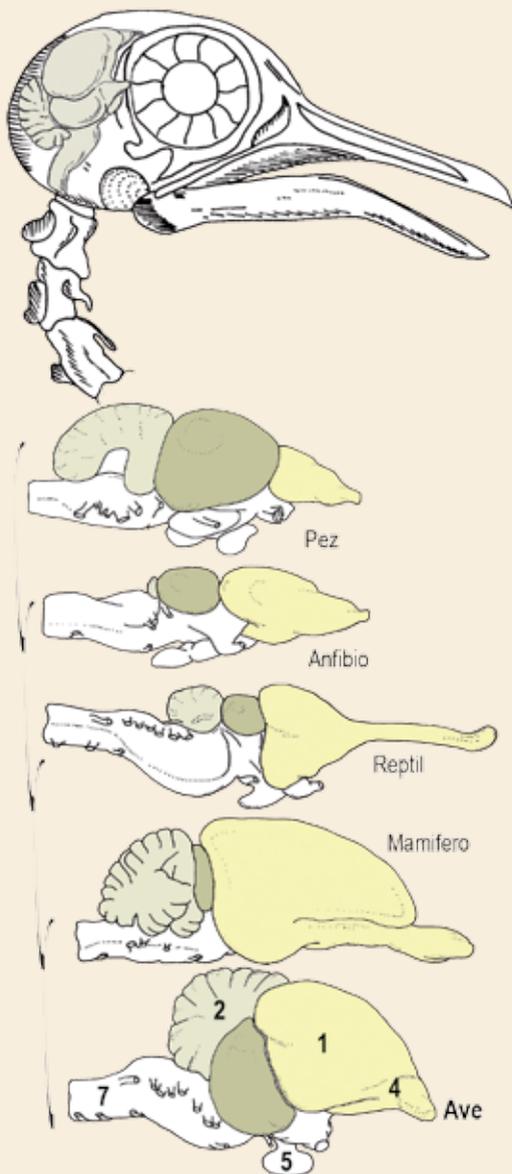
Un segundo estudio consiste en "aprender a aprender" la respuesta. Se le enseña dos objetos, uno de ellos con recompensa y se los cambia de posición. El animal debe seleccionarlo independientemente de la posición. Luego, se le muestran series de dos elementos distintos para que aplique este

mismo reconocimiento. El chimpancé es el mejor entre los primates, mientras que los mamíferos inferiores muestran un resultado muy pobre. Palomas y gallinas lo hicieron mejor que cualquier otro mamífero no primate.

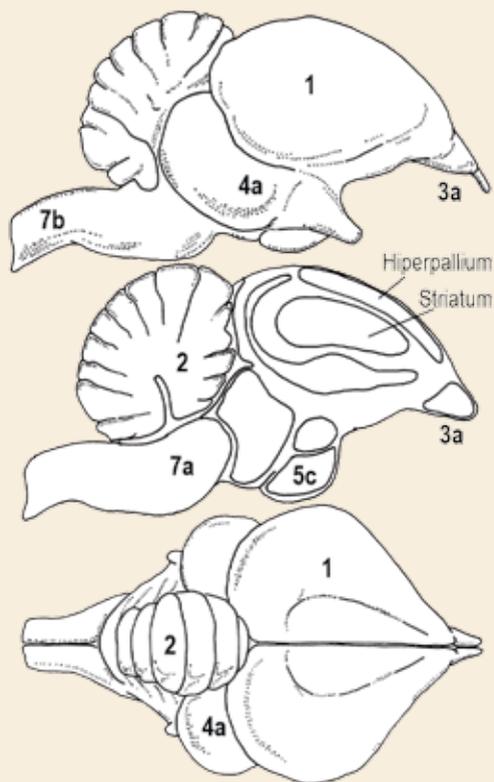
Un tercer estudio es el "elemento discordante". Consiste en seleccionar un elemento discordante entre tres, dos de los cuales son iguales. Se cambia el estímulo discordante de una prueba a la siguiente, tanto en su posición como en su forma. Por ejemplo, A-A-B, A-B-A B-A-B, ... Los monos aprenden luego de experimentar la solución de varios problemas. Los gatos necesitan treinta problemas para entender la solución. El canario lo logra en el primer intento.

La habilidad para contar o responder a las propiedades de los números es muy dificultosa en los primates. Más aún para mamíferos inferiores. Las aves, en cambio, dominan problemas de conteo difíciles. Los cuervos, después de ver una tarjeta con una cierta cantidad de puntos (hasta siete), pueden identificar esa cantidad de puntos entre varias posibilidades.

Investigaciones recientes realizadas con loros (*Psittacus erithacus*) han comprobado que no sólo tienen la capacidad para imitar palabras, sino que asocian objetos con palabras. Se le han planteado problemas que los humanos requieren varios años de crecimiento para lograrlo. Por ejemplo, utilizar la imagen de un espejo para resolver problemas (el espejo muestra lo que está tapado para la visión directa). En estos estudios se ha comprobado que el loro aprende mejor si observa desde afuera el aprendizaje de otro loro, de forma que no tiene interacción directa con el maestro humano.



6.5. El cerebro en las aves. A la izquierda se muestra el cerebro de las aves comparado con el del reptil y el del mamífero. A la derecha se muestran varias vistas del cerebro de las aves. En las aves el striatum domina sobre el córtex (según la interpretación clásica) o, de acuerdo con una visión más moderna, dicha función es del hiperpallium. Los números corresponden a los indicados en la figura de la página opuesta.



Córtex y striatum

¿Cómo se explican las habilidades intelectuales de las aves? En los mamíferos el nivel de inteligencia depende del tamaño y complejidad del córtex cerebral (es el manto del tejido nervioso que cubre la superficie del cerebro). Tanto en mamíferos como en aves el cerebrum (la parte frontal del cerebro) contiene dos tipos de estructuras: el córtex y el striatum. Ambas son heredadas de los reptiles, pero se desa-

rollaron en forma muy distinta. En los mamíferos el córtex se hizo dominante hasta que en el hombre el striatum quedó oculto (fig. 6.5).

La descripción clásica del cerebro de las aves indica que el gran beneficiado fue el striatum, mientras que el córtex se convirtió en una delgada capa de tejido que cubre la superficie alta y lateral del cerebro. El striatum es una masa de núcleos nerviosos y conductos de fibras integradas y muy organizadas.

La parte superior del striatum (hiperstriatum), es una estructura que no está presente en los mamíferos. La función del córtex está en relación con el uso del olfato y como las aves no dependen de este sentido, el córtex se encogió en tamaño e importancia.

El análisis comparativo de cerebros permite concluir que el órgano de la inteligencia es el hiperstriatum. Cuanto más inteligente es el ave, tanto más desarrollado está el hiperstriatum. En cuervos, loros y canarios el hiperstriatum es más prominente. Otra evidencia anatómica que apoya esta teoría es que el hiperstriatum recibe el mismo tipo de conexiones neurales para la visión que el córtex en los mamíferos. Cuando se removió el córtex en las aves se notó que no afectó las habilidades motoras o sensoriales, mientras que la del hiperstriatum sí lo afectó.

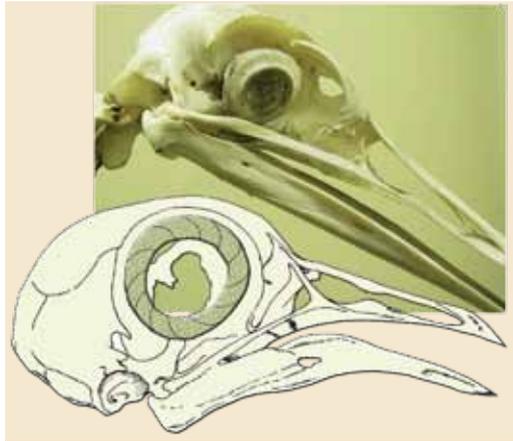
Recientemente se ha propuesto una nueva distribución del cerebro de las aves donde la posición externa (antes ocupada por el hiperstriatum), pasa a ser el hiperpallium. De una u otra forma, el cerebro de las aves está bien preparado.

Hipnotismo y sueño

Las aves responden al hipnotismo. Ya en el siglo XVII se sabía que se podía producir en los pollos un estado cataléptico trazando en la tierra una línea recta con punto de partida en el pico. El mismo estado hipnótico puede ser inducido poniéndolo invertido sobre el dorso. El ave queda en una condición de rigidez muscular, variaciones del ritmo cardíaco y respiratorio, inmovilidad y reducida respuesta a los estímulos externos.

Algunos reptiles y aves rapaces pueden inducir hipnosis sobre sus presas, las que se sienten incapaces de escapar. Se incluye en este fenómeno el estado de "inmovilidad técnica" que ocurre cuando el animal permanece quieto al encontrarse a una distancia cercana del enemigo. El predador expresa al máximo su agresividad si la víctima está en movimiento, mientras que se inhibe cuando está quieta.

Otra particularidad es que las aves, como los mamíferos, tienen un estado de hipnagogia. Este estado, que precede al sueño profundo, produce los sueños que son recordables. Se caracteriza por el movimiento rápido de los ojos, crispadura muscular y actividad cerebral. Debido a la extensión de este estado entre los animales se estima que puede haber surgido antes de la separación de mamíferos y aves.



6.6. Posición del anillo esclerótico en el ojo.

6.2.2. De los sentidos, la visión

Los sensores del sistema nervioso

El cerebro recibe información desde los sensores distribuidos en el cuerpo. Las células sensoriales traducen los estímulos físicos y químicos en señales eléctricas que son enviadas al sistema nervioso central para su procesamiento. La mayoría de los sensores son neuronas modificadas y el funcionamiento básico es muy similar en todos los casos. Se utiliza la propiedad que tiene la membrana celular de mantener una baja permeabilidad a los iones sodio (Na^+). En ausencia de un estímulo externo la célula es impermeable a los iones sodio. Cuando se aplica el estímulo correcto se produce un cambio actuando sobre los canales que la atraviesan y permite el pasaje de los iones. Como resultado se modifica el potencial eléctrico en la membrana, que en reposo, es de unos 0,06 volt.

Se pueden identificar los siguientes tipos de receptores:

- Fotorreceptor (el ojo): la luz modifica una proteína (rodopsina y criptocromos) la cual controla al canal iónico y regula el pasaje del Na^+ .
- Magnetorreceptor (el ojo): es reconocible en las aves y utilizaría la propiedad de la criptocromos para reaccionar tanto con la luz como con el magnetismo terrestre.
- Mecanorreceptor (el oído): la presión del aire o un líquido abre el canal iónico en la membrana de la célula y habilita el pasaje del Na^+ .
- Quimiorreceptor (el olfato y el gusto): la molécula

química a detectar se une al receptor y controla la permeabilidad del canal iónico.

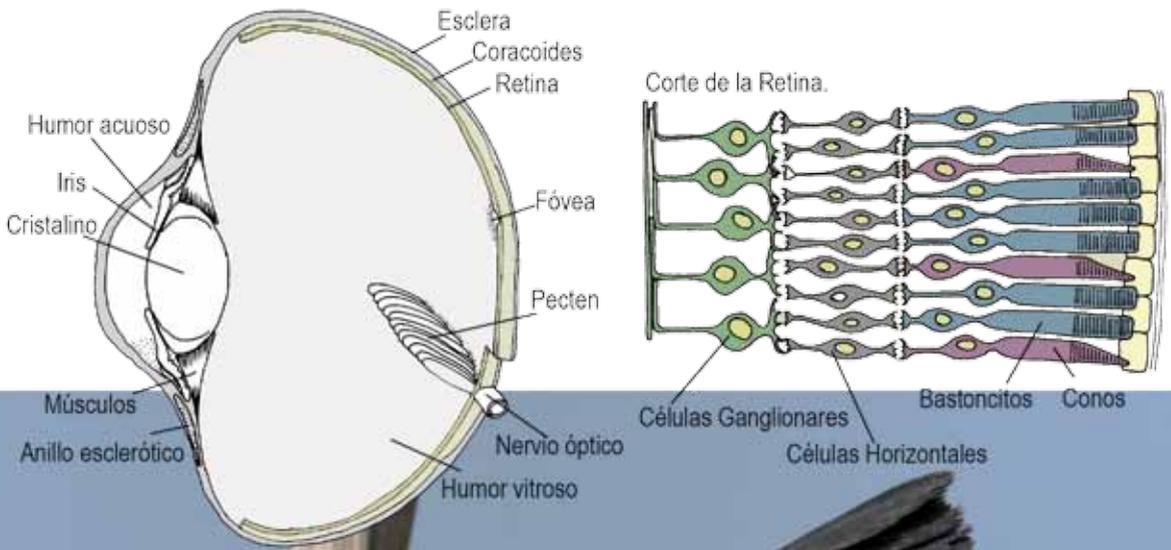
- Termorreceptor: la temperatura influye sobre una enzima disponible en la membrana que afecta el pasaje de Na^+ .
- Electrorreceptor: la carga eléctrica abre un canal iónico en la membrana.

El sistema más desarrollado en las aves es la visión, es la fuente que más información puede entregar en el menor tiempo posible (fig. 6.6 y 6.7). En algunas especies llega a un grado de perfección notable. El oído es también muy agudo, pero, en

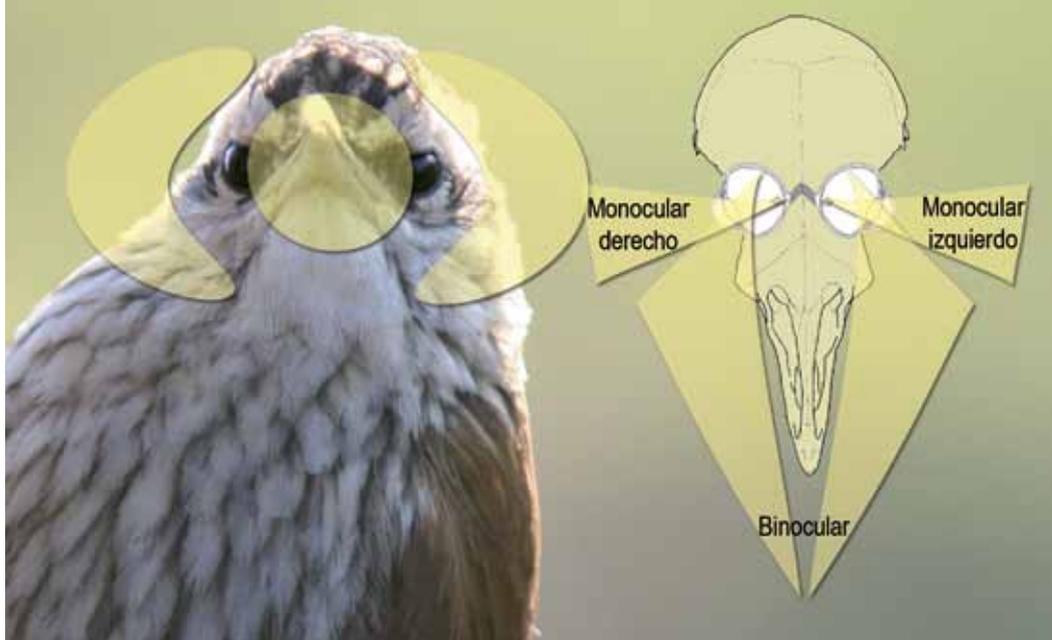
cambio, los sentidos del olfato, gusto y tacto están menos desarrollados.

El sentido de la vista

La fotodetección en todos los animales se realiza mediante el pigmento *rodopsina*. Esta proteína está contenida en la membrana de las fotocélulas. Cuando se reciben los fotones de luz, la rodopsina cambia su forma espacial y tras varios pasos intermedios, favorece el pasaje de los iones Na^+ por la membrana. Las células especializadas en la detección de la luz son los conos y los bastoncitos, ubicados en la retina



6.7. El ojo de las aves (izquierda) se diferencia del de los mamíferos en que posee un pecten (para la oxigenación del ojo), pueden tener un anillo esclerótico (para darle rigidez) y dos fóveas en la retina (para visión gran angular y tridimensional a la vez). En la foto *Polioptila dumicola* (Tacuarita Azul).



6.8. La posición de los ojos en el cráneo determina el ángulo de visión binocular. Las aves que requieren de una visión de precisión para la caza tienen los ojos de frente, lo que asegura una excelente visión binocular. En cambio, aquellas que utilizan la visión en la vigilancia como defensa, tienen los ojos a los costados para adoptar una máxima cobertura angular. Una particularidad es que las aves pueden tener dos fóveas lo que permite dos sectores de máxima visión. El modelo es *Lepidocolaptes angustirostris* (Chincherito Chico).

del ojo. Este sistema es común al ojo de todos los animales.

Las células fotorreceptoras están construidas por una secuencia de pliegues de la membrana celular, cargadas de rodopsina. Esto asegura un aumento de volumen y de la probabilidad en la detección de los fotones de luz en alguna de las capas sucesivas de pliegues. Los conos, además, poseen gotas de aceite en las que hay pigmentos inmersos para la detección de los colores.

Los ojos en las aves son muy grandes en proporción al cuerpo. Ocupan cerca del 15 % de la masa del cráneo (en los humanos ocupan el 2 %). Los ojos de águilas y halcones son tan grandes como en el hombre. La agudeza visual de un halcón es 8 veces superior al hombre (es como utilizar prismáticos de 8 aumentos) y la sensibilidad de la lechuza es 10 veces mayor, lo que favorece la visión nocturna. Se adaptan a la forma de caza de cada especie.

La posición de los ojos en el cráneo determina el ángulo de visión. Cuando los ojos están a los costados se obtiene un gran angular del campo visual. Es útil para detectar el peligro y durante las migraciones para obtener información de movimiento respecto del sol o las estrellas.

Las aves que se alimentan de presas tienen los ojos en la parte anterior, para ver de frente. Esto entrega una visión binocular (como en los humanos), por superposición de los campos visuales de ambos ojos. Se genera entonces una imagen tridimensional que permite apreciar las distancias. Pocas aves tienen los ojos en la parte superior para observar mejor hacia el cielo, tal el caso de *Gallinago gallinago* (Becasina Común). Otras aves tienen los ojos de forma que les permite mirar hacia abajo mientras vuelan (garzas).

La anatomía del ojo se puede dividir en la parte anterior (córnea y lente) y la parte posterior (retina), ambas separadas por un anillo óseo (fig. 6.7). Este anillo esclerótico está formado por 12-15 huesos pequeños llamados osciles (fig. 6.6). La forma del ojo es ovalada por la tensión que genera el anillo, pero está presente sólo en algunos grupos de aves modernas. Los músculos estriados están adheridos a este anillo y ayudan a enfocar al ojo. El anillo sirve para ofrecer una mejor resistencia del ojo a la presión del viento y el agua.

Córnea, lente y párpados

Los ojos tienen poca movilidad en los orbitales de las aves en general y ninguna en los búhos. Esto

se compensa por la flexibilidad del cuello que le permite girar la cabeza casi 360°. La estructura del ojo es similar a la de los mamíferos. Poseen un iris para ajustar la cantidad de luz que ingresa al ojo y una lente (el cristalino) para el enfoque sobre la retina (donde se encuentran los fotorreceptores). En la posición de reposo, el ojo está adaptado para la visión lejana y los músculos ajustan el cristalino y la córnea para el enfoque cercano. El ajuste se obtiene mediante dos músculos. Uno se contrae y aumenta la curvatura de la córnea (el poder refractivo), mientras el otro ajusta la lente. Casi siempre la forma de la pupila es redonda.

Los vertebrados terrestres requieren párpados debido a que los ojos están expuestos a la desecación, la suciedad y la pérdida de transparencia. Las aves tienen dos tipos de párpados (fig. 6.9). El párpado superior se cierra sólo para dormir. El párpado inferior es mayor y más móvil. Pero además tienen una **membrana nictificante**, que limpia y humedece la superficie del ojo. Esta membrana es casi transparente, de forma que limpia y protege casi sin afectar la visión. Usan esta membrana en forma regular, en parpadeos que duran cerca de 1/3 segundo. En las aves que sumergen la cabeza actúan como un lente de contacto, corrigiendo la refracción de la luz bajo

En los ejemplos se muestra a la izquierda Amblyramphus holosericeus (Federal); Mimus triurus (Calandria Real) y Otus choliba (Alilicucu Común). A la derecha Tyrannus melancholicus (Sirirí Real); Cyanocorax chrysops (Urraca Común) y Caracara plancus (Carancho).





6.9. Los tipos de párpados. Los ojos están expuestos a la desecación, la suciedad y la pérdida de transparencia. Las aves disponen de dos tipos de párpados. El párpado superior es similar al de los mamíferos, pero sólo se cierra en casos especiales. Tal el ejemplo de *Colaptes melanolaimus* (Carpintero Real Común). *Buteogallus urubitinga* (Águila Negra), a la izquierda, muestra en dos fotogramas sucesivos el párpado inferior que tienen una membrana nictificante útil para limpiar y humedecer la superficie del ojo. En los mamíferos, esta función se realiza mediante el parpadeo y los lagrimales. En las aves este párpado es casi transparente, de manera que limpia y protege al ojo afectando muy poco la visión. En las aves que se sumergen actúan como un lente de contacto, corrigiendo la refracción de la luz bajo el agua.

el agua. Las aves cazadoras mantienen el párpado cerrado en el ataque donde pueden sufrir heridas.

Retina y fóvea

La retina posee una gran cantidad de células fotorreceptoras por unidad de superficie. Esto hace suponer una visión excelente, superior a la de los mamíferos. Por ejemplo, los humanos tenemos 160.000 receptores por mm^2 en la fóvea, un halcón tiene 1 millón y la cámara usada para las fotografías de este libro tiene 30.000 (píxel por mm^2 en el sensor óptico).

Además de formar imágenes claras en cualquier lugar de la retina, algunas aves tienen dos fóveas. Las fóveas son depresiones cóncavas dentro de la retina con mayor densidad de conos. Es el punto de mejor agudeza visual. Las dos fóveas son útiles para hacer ajustes continuos en la distancia. La fóvea temporal recibe imágenes binoculares y la central genera imágenes de visión monocular. Por ejemplo, los caballos tienen una fóvea alargada y vertical de

forma que cuando se asustan levantan la cabeza para observar el objeto más cercano abajo. En las aves, la posición de las fóveas obliga a la lechuza a mirar en forma inclinada o cabeza abajo y a otras aves a girar la cabeza (figs. 6.10, 6.11, 6.12 y 6.13).

La estructura de la retina entrega una elevada sensibilidad al movimiento. El ser humano tiene un límite en 60 ciclos por segundo (Hertz), mientras que las aves en 100 Hz. Por la alta cantidad de conos se presume que tienen una visión a colores. En líneas generales, las aves ven cuatro colores, ya que adicionan el ultravioleta, mientras que muchos mamíferos sólo ven dos colores (azul y verde). El ser humano ve el azul, el rojo y el verde.

El pecten

Las aves poseen el *pecten*, ausente en los mamíferos. Es una proyección que simula un abanico plegado en crestas paralelas, lo cual ofrece mucha superficie en poco volumen. Está localizada cerca del

nervio óptico proyectándose hacia el interior del ojo. Crea un punto ciego dentro de la retina.

La opinión más aceptada es que el pecten provee de nutrientes y oxígeno al ojo, ya que está muy vascularizado. También se cree que recoge desperdicios metabólicos. En los mamíferos la retina tiene abundantes vasos sanguíneos, pero no así en las aves. Se especula que el pecten interfiere menos con las funciones visuales que una red de capilares en la retina. Otra hipótesis es que al ser una estructura en forma de peine, el pecten crea en la retina una zona de luces y sombras que son utilizadas para seguir el movimiento en una parte del campo visual.

6.2.3. Los otros sentidos

Oído

El oído es un mecanorreceptor que se encuentra muy evolucionado. Las aves dependen de señales auditivas (cantos y llamadas), para comunicarse,

conseguir presas, defender territorios y atraer a la pareja. Estructuralmente el oído del ave es similar al del mamífero y consta de tres partes: oído externo, medio e interno.

El oído externo carece del pabellón de una oreja como se ve en los mamíferos. En cambio, se observan plumas auriculares para cubrir la apertura al oído. El tamaño y forma de la cubierta de plumas depende de la especie, desde una abertura libre (Ñandú) hasta estructuras muy elaboradas (lechuzas). Las plumas generalmente están bajo control muscular para permitir guiar los sonidos hacia el canal auditivo. En las aves acuáticas un repliegue de piel se cierra cuando se zambullen, para evitar daños al oído por la presión del agua.

El oído medio tiene un solo hueso, la columela, que conduce el sonido desde la membrana timpánica hacia el oído interno. En el oído interno encontramos receptáculos para la percepción del movimiento y la posición. Se encuentran células con pelos diminutos (vellos) que reciben las vibraciones y las transforman

6.10. La posición de las foveas en la retina y la falta de movilidad del ojo, obliga a mover toda la cabeza para enfocar mejor al objeto bajo estudio. Así lo muestran a la izquierda *Machetornis rixosa* (Picabuey) y *Athene cunicularia* (Lechucita Vizcachera) mirando a la cámara y a la derecha *Hymenops perspicillatus* (Pico de Plata) y *Tyrannus melancholicus* (Suirirí Real) observan al piso.



en impulsos nerviosos. Estos impulsos se transportan por el nervio auditivo a los centros de la audición en el encéfalo medio del cerebro.

Las aves perciben sonidos entre 1 y 5 kHz (es más reducida que en los humanos, donde llega a los 15 kHz). La percepción de frecuencias altas (los ultrasonidos) y bajas (infrasonidos) no son buenas en las aves en general. Son pocas las que superan esta barrera, pero cuando lo hacen pueden llegar a percibir tormentas mediante los infrasonidos a grandes distancias (palomas). En el caso de las lechuzas perciben sonidos a frecuencias más altas que los humanos (figs. 6.14 y 6.15).

Como en el resto de los vertebrados, el oído interno posee el aparato vestibular (es el **sistema de equilibrio** del animal). Está compuesto por células con pelos que están inmersos en una capa de sustancia gelatinosa y partículas de carbonato de calcio (llamados **otolitos**). La gravedad o la aceleración tiran de estas partículas y del líquido, entonces los pelos se mueven y generan impulsos nerviosos en las células que son llevados al cerebro. Se obtiene

así información sobre la posición en el espacio y la dirección del movimiento.

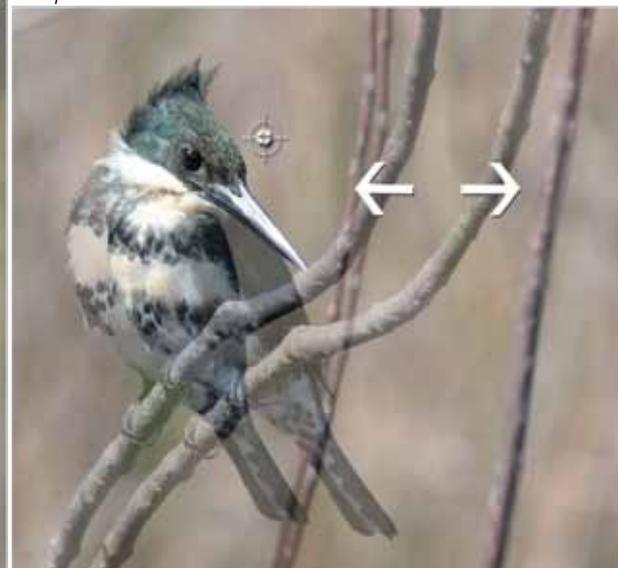
Gusto

La quimiorrecepción es el sentido más antiguo y extendido en el reino animal, aunque en las aves se encuentra en un segundo plano. El gusto está muy poco desarrollado, y se piensa que pueden percibir algunos tipos de sabores. Algunas aves poseen menos de 70 papilas de gustación en la lengua (los humanos tienen 10.000). El ser humano puede percibir una interesante variedad de sabores gracias a una combinación entre los sentidos del gusto y olfato.

La lengua de las aves es una estructura variable, aunque en general poco muscular. Casi no tiene movilidad, pero en algunas especies es protractil y puede proyectarse hacia fuera (picaflor y carpintero) (fig. 6.15). En las Cotorras la lengua es espesa y densa. Las aves están desprovistas de glándulas bucales, pero varias las poseen bajo la lengua y en el paladar.



6.11. Los ojos quietos para ver mejor. En ésta y la siguiente página se muestran casos donde las aves se esfuerzan por mantener la cabeza quieta mientras el resto se mueve, lo que les permite una mejor visualización del entorno. Esto ocurre cuando se sienten amenazadas o están cazando. A la izquierda se observa a *Pitangus sulphuratus* (Benteveo Común) y debajo *Chloroceryle americana* (Martín Pescador Chico). Ambos compensan el movimiento de la rama donde están apoyados y mantienen la posición de la cabeza invariable, lo que agudiza la visión para la pesca.





6.12. Cuando caminan algunas aves balancean el cuerpo de manera que mientras éste se mueve a velocidad casi constante, la cabeza lo hace a saltos. *Tigrisoma lineatum* (Hocó Colorado) muestra una secuencia de cuatro fotografías en tres superposiciones donde se observa cómo se mueve su cuerpo y su cabeza para mantener los ojos quietos mientras camina. Otros ejemplos son presentados con *Himantopus melanurus* (Tero Real), arriba, y *Bubulcus ibis* (Garcita Bueyera) y *Aramides cajanea* (Chiricote), abajo.





6.13. Los ojos móviles para ver mejor. En esta página se muestran aves que permanecen quietas y mueven la cabeza para ver mejor. Arriba, *Jacana jacana* (Jacana Joven) y *Charadrius collaris* (Chorlito de Collar) y debajo a la izquierda *Tringa flavipes* (Pitotoy Chico) son casos de pobre visión binocular que balancean la cabeza para obtener dos puntos de vista (visión "binocular" con cada ojo). En cambio, *Buteo magnirostris* (Taguató Común) "juega" con la posición de la cabeza en estado de alerta para obtener un mejor punto de visión.

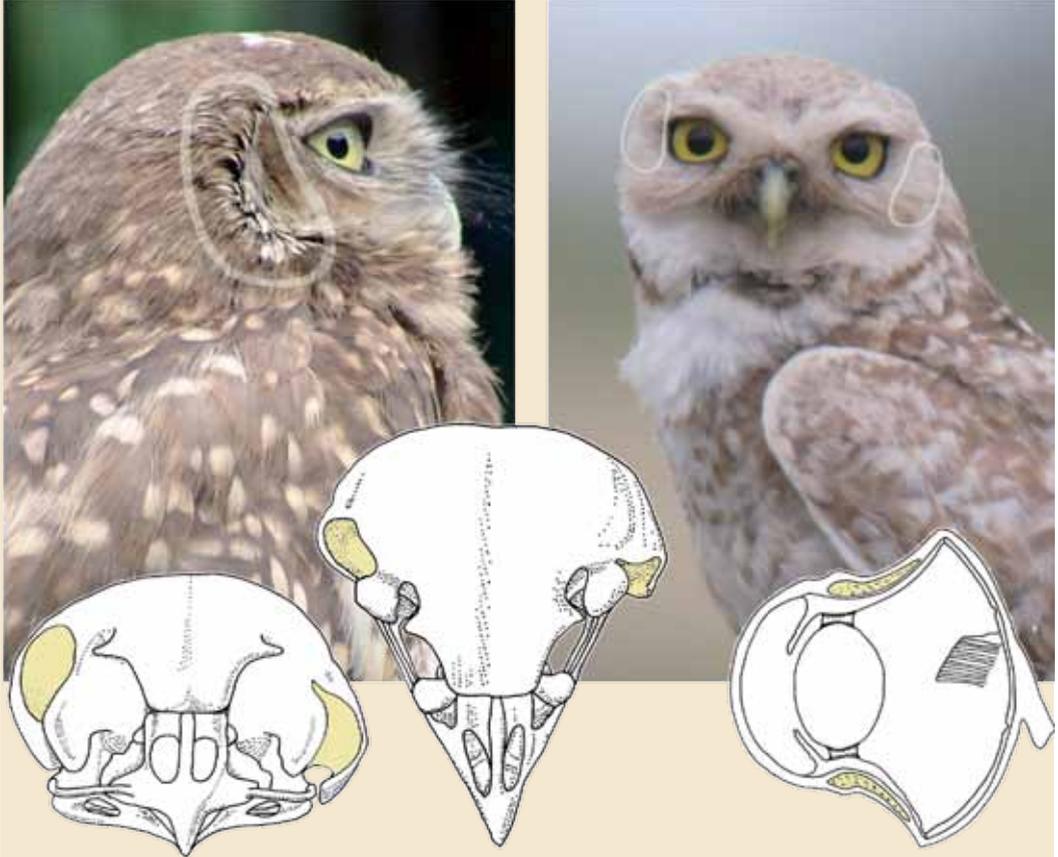


Olfato

La mayoría de las aves no perciben bien los olores. El aire no mantiene los rastros que puedan ser seguidos. La visión es de primordial importancia y como ambos sentidos compiten por el espacio en la región cefálica, las estructuras olfatorias se han reducido al mínimo. Las estructuras internas de las fosas nasales están adaptadas a un propósito para

el vuelo: la sensibilidad a la velocidad del aire. Estas estructuras responden a la presión de la resistencia del aire cuando vuelan.

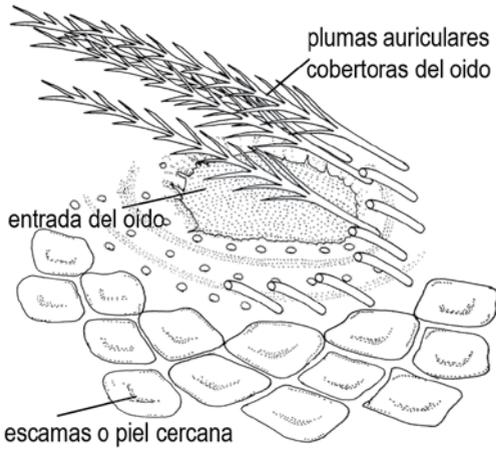
El tamaño del bulbo olfativo es diferente de acuerdo con la alimentación del ave. Es grande en aves marinas coloniales, piscívoras y carnívoras, y es pequeño en aves que se alimentan de insectos y granos. Los carroñeros dependen en alguna medida del



6.14. Visión y oído en la Lechuzas. *Athene cunicularia* (Lechucita Vizcachera) pertenece al orden Strigiformes. La característica más notable de las lechuzas son los ojos (grandes y frontales). Los ojos son tubulares, acomodan un gran cristalino que da mejor luminosidad pero restringe el campo visual a 110° , mientras las palomas tienen 340° . En compensación pueden mover la cabeza los 360° . La forma del ojo está dada por el anillo esclerótico. En las lechuzas y otras aves de presa, los fotorreceptores se acumulan en la parte superior del globo ocular. Estas aves observan mejor hacia abajo, ya que cazan volando. Por ello giran la cabeza hasta obtener una buena visión en casos especiales. ¿Por qué tenemos dos orejas si con una sola basta para detectar los sonidos? Las dos orejas facilitan la localización de la fuente de sonido, el sonido llega desfasado a cada uno y con distinto nivel de señal. Las lechuzas cazan de noche y se valen del oído para localizar las presas. Se sabe que encuentran la fuente de ruidos con más precisión que cualquier otro animal del cual existen datos. Esta capacidad está basada en una asimetría en la disposición de los oídos (el lado derecho está situado ligeramente más arriba que el lado izquierdo) lo que le permite triangular sonidos. El oído derecho es más sensible a los ruidos provenientes desde arriba.

olfato para localizar su alimento. En el mundo del olfato se dispone de un número elevado de moléculas en el ambiente para detectar. Mientras que el número de proteínas receptoras en el órgano olfativo es mucho menor que el número de moléculas a ser detectadas.

En muchos grupos de animales los olores son usados para identificar el territorio. Se llaman **feromonas** a las sustancias que segregan a tal efecto. Las feromonas tienen mayor persistencia al paso del tiempo que el canto de las aves, pero

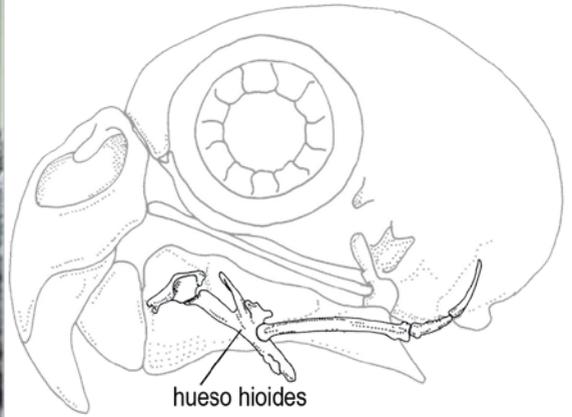


6.15. El oído de las aves. El oído externo no tiene un pabellón de oreja como en los mamíferos. Sólo tienen plumas auriculares para cubrir la apertura del oído. El tamaño y forma depende de la especie, desde una apertura libre hasta estructuras muy elaboradas. Arriba se muestra un detalle gráfico del oído externo y el ejemplo de *Rhea americana* (Ñandú). Las plumas están bajo control muscular y en las aves acuáticas un repliegue de piel se cierra cuando se zambullen. Los ejemplos son *Guira guira* (Pirincho) a la izquierda y *Tachyphonus rufus* (Frutero Negro) y *Zenaida auriculata* (Torcaza), a la derecha.

tienen también mayor inercia (no es factible de ser cambiadas). Las aves no hacen uso de las feromonas como lenguaje de comunicación, salvo casos de excepción.

Tacto

Si bien las aves no tienen manos, el tacto se ha desarrollado en alguna medida en las patas y en el pico. Ciertas aves utilizan el tacto del pico para



6.16. La lengua en las aves. El hueso hioides se encuentra debajo de la lengua y actúa como su esqueleto. Tiene forma de "Y" y en la apertura es por donde pasa la garganta. Es diferente de acuerdo a los hábitos alimenticios. En los carpinteros esta estructura cartilaginosa es muy larga y esta enrollada hacia adentro del cráneo, tal como muestra arriba el *Colaptes melanolaemus* (Carpintero Real). Debajo a la derecha se muestra la lengua de *Vanellus chilensis* (Tero Común) y a la izquierda *Turdus rufiventris* (Zorzal Colorado) y *Machetornis rixosa* (Picabuey).



6.17. *Limosa haemastica* (Becasa de Mar) se alimenta forrajeando en las costas de mar introduciendo su largo pico hasta el fondo.

detectar el alimento. La técnica consiste en vadear las aguas de baja profundidad hasta que el pico detecta el alimento, para tomarlo a continuación. Esta técnica está bastante distribuida con adaptaciones diversas dependiendo de la especie y el medio de alimentación (agua, arena, barro, etc.).

Ciertas aves costeras (*Scolopacidae*) pueden localizar crustáceos debajo de la arena mojada insertando el pico por algunos segundos. Esta capacidad parece estar basada en un principio hidrodinámico. La capacidad fue demostrada gracias a experimentos donde se ocultaron pequeñas piedras en la arena. Las aves no deberían detectar piedras porque no se mueven, su temperatura es uniforme con la arena circundante, no poseen olor especial o campo electromagnético que las identifique. Sin embargo, pueden hacerlo. La capacidad de detección se debe a que los picos son sensibles a las diferencias en corrientes de agua en la arena mojada entre los granos, las piedras, o los crustáceos.

Bajo la capa córnea del extremo del pico tienen racimos de 10-20 corpúsculos de Herbst en el hueso, los cuales son sensibles a las diferencias en la presión. Cuando el ave inserta el pico sensible en la arena de la marea baja, produce una onda de la presión debido a la inercia del agua en los intersticios entre las partículas. El patrón creado así indica la presencia de objetos más grandes que los granos de arena. Los nudos del pico pueden leer los disturbios en el campo de la presión y quizás incluso amplificarlos hasta cierto punto. Los movimientos verticales rápidos del pico aflojan los granos de la arena, desplazan el agua intersticial y causan la presión residual alrededor del objeto.

Esto explica por qué forrajean sólo en la arena mojada. En la arena seca, el sensor en su pico no funciona. La naturaleza de su capacidad de localización significa que los nudos no pueden distinguir entre piedras y crustáceos en la arena.

Capítulo 7

La conducta reproductiva

Parte 1. Lo necesario para procrear en las aves



7.1.1. El sistema reproductor

El origen del sexo es aún oscuro y puede remontarse a 1.500 millones de años atrás. La “reproducción sexual” es lo opuesto a reproducción asexual. Una célula se reproduce cuando se divide en dos, en cambio, en el sexo los dos cromosomas se convierten en uno. El costo de la reproducción sexual es alto debido a las necesidades de búsqueda de la pareja. Debe sumarse el costo para la hembra de producir machos que no producen descendencia. La ventaja de la reproducción sexual debe buscarse en otra parte, no en que beneficia al individuo.

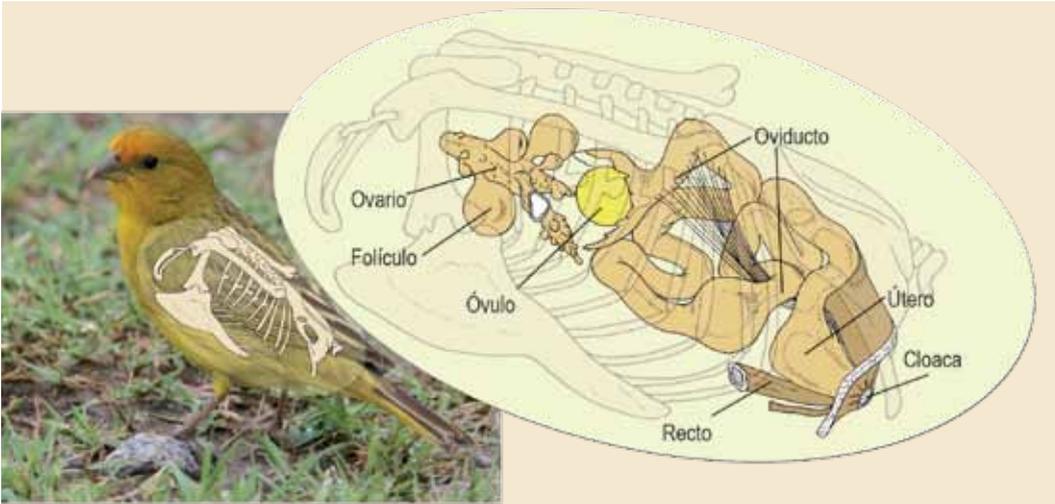
Debería entonces beneficiar a las poblaciones al permitir las variaciones y la selección natural. Pero esto requiere de un ambiente cambiante, de forma que una población sexual tenga ventajas sobre una población asexual. Una ventaja a largo plazo como ésta, podría poner en duda el origen del sexo, aunque ayuda a explicar el mantenimiento de la estrategia sexual. Si las hembras asexuales tienen ventajas como individuos frente a las sexuales, sería probable que las sustituyeran. Pero el producir sexualmente hijos distintos es una ventaja teniendo en cuenta

que es como el “boleto de lotería”; porque sería mejor comprar sólo 50 boletos distintos que comprar 100 iguales.

El aparato reproductor de las aves se encuentra reducido en peso la mayor parte del año, es una adaptación específica para mejorar la capacidad de vuelo. Las hembras presentan un solo ovario activo y los testículos de los machos funcionan sólo en la época reproductiva. Por ejemplo, en *Sturnus vulgaris* (Estornino Pinto) los órganos sexuales pesan 1.500 veces más en la época reproductiva que durante el resto del año.

Los **testículos** son ovales y pequeños y se encuentran cerca del extremo superior de los riñones. En los mamíferos y reptiles se alojan en sacos externos (el escroto) por la sensibilidad del semen a la temperatura. En las aves el esperma se produce de noche, con menor actividad metabólica y se acopia en vesículas seminales en la superficie del cuerpo.

En las especies primitivas (patos), la cloaca posee un pequeño pene eréctil. Pero la mayoría de las especies carecen de este órgano para el contacto sexual. El equivalente al pene está en la parte inter-



7.1. El sistema reproductor de las aves hembras. El tamaño relativo está agrandado para una mejor visualización.

na-ventral de la cloaca. Es un tubérculo medio y un par de cuerpos fálcos laterales de mayor tamaño. Forman un surco que recibe y canaliza la eyaculación. Durante la cópula, el orificio cloacal se invierte y el falo presiona sobre la mucosa cloacal de la hembra, luego el esperma se transfiere por el contacto de las cloacas en forma invertida, con el macho sobre la espalda de la hembra. Se lo describe como un “beso de cloacas”.

En las hembras sólo se desarrolla el ovario izquierdo en época de reproducción. Algunas aves rapaces desarrollan ambos ovarios pero sólo funciona el izquierdo. El **ovario** está compuesto de folículos por lo que se parece a un racimo de uvas. Se ubica junto al riñón izquierdo y posee miles de folículos (500 a 20.000, dependiendo de la especie), muchos más que los huevos que puede entregar el animal (decenas) (fig. 7.1).

El **oviducto** conduce al ovocito hasta la cloaca. Lo fecunda, le agrega los nutrientes, las membranas y la cáscara del huevo final. En el oviducto se transporta y almacena el semen para la fertilización. El eyaculado de una cópula se acopia en receptáculos del oviducto, éste puede mantenerse por semanas o meses antes de fecundar los huevos, aunque la probabilidad de fertilización disminuye rápidamente con el tiempo.

En el oviducto se identifican regiones de acuerdo con la función en la producción del huevo. El primer tramo (abertura infundibular) tiene forma de embudo y recibe al huevo que proviene del ovario. Luego se pasa

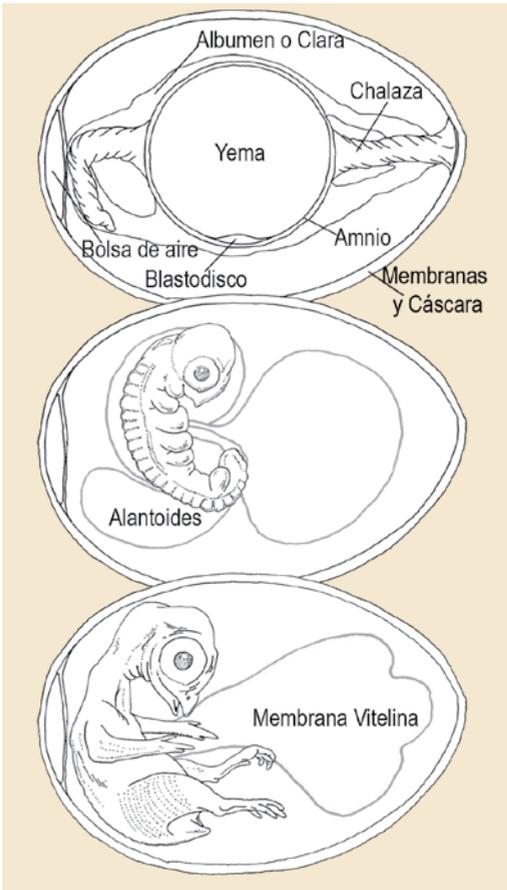
al **mágnum** que genera capas de albúmina. El istmo produce y deposita la membrana de la cáscara alrededor de la albúmina. Hacia el final, el útero produce otra capa delgada de albúmina y la cáscara exterior, en algún caso agregando los pigmentos que servirán de coloración mimética del huevo. Finalmente está la vagina, que contiene glándulas mucosas y paredes musculares que son necesarias para expulsar el huevo durante la puesta a través de la cloaca.

7.1.2. El huevo de las aves

Las aves son ovíparas, el huevo está protegido fuera del cuerpo de la madre. Esto libera a la hembra durante la etapa reproductiva e impide que pierda la capacidad de volar. Las aves ponen los huevos por la mañana temprano para no cargar sobrepeso durante el día.

La estructura del huevo

Se lo llama huevo amniótico, ya que una envoltura formada por varias membranas rodea al embrión. La más importante es el amnio, una bolsa (amniótica) llena de líquido donde se desarrolla el embrión. La aparición del amnio significó un paso evolutivo disruptivo: permitió que los huevos fueran colocados fuera del agua sin que el embrión se deshidrate. Es el pasaje desde anfibios a reptiles. El alantoides es otra membrana que trabaja como bolsa donde se depositan los desechos del embrión y evita así la intoxicación (fig. 7.2).



7.2. El desarrollo del embrión en el huevo. Se observan tres estadios, al poner el huevo, con 2 y con 10 días de desarrollo.

Un huevo recién puesto tiene dos sustancias, una transparente (la clara o albumen) y una de color amarillo o rojizo (la yema). La yema es una mezcla de proteínas, grasas y carbohidratos disueltos en agua, envuelta en una membrana vitelina. Provee al embrión de sustancias nutritivas para el crecimiento. La yema está formada por capas pigmentadas amarillas o rojizas (depende de la dieta) intercalada con blancas. En la parte superior se forma un punto blanco llamado blastodisco, es el óvulo a partir del cual se desarrollará el embrión. La membrana vitelina rodea a la yema y evita que se mezcle con el albumen, pero es permeable al ingreso de los espermatozoides.

La clara o albumen es gelatinoso, transparente y formado por proteínas. Actúa como defensa contra microorganismos, entrega agua y proteínas al embrión y establece una protección contra golpes.

En su interior hay dos estructuras proteicas (las chalazas) que son cuerdas enrolladas y mantienen la yema en el centro del huevo e impiden que se pegue a la cáscara.

El exterior del huevo tiene membranas y la cáscara; las membranas son dos capas fibrosas, elásticas, constituidas de proteínas y lípidos, que rodean el huevo. La cáscara es la cubierta externa hecha de carbonato de calcio que forma cristales como columnas de calcita desordenadas. Este desorden permite que existan poros por donde respira el embrión y esto, sumado a la forma del huevo, hace que en las aves sea rígido, en tanto que en los reptiles es más blando. La madre acumula calcio en los huesos como reserva para la formación de la cáscara. Cuando las aves tienen falta de calcio en la alimentación, comen los propios huevos para recuperarlo.

Los huevos llevan todos los componentes necesarios para el desarrollo de la vida, sólo necesitan calor y movimiento periódico para evitar que el embrión se adhiera a las membranas de la cáscara.

La cáscara y las membranas permiten la respiración y el intercambio de gases limitado con el exterior mediante la difusión de gases por los poros. El intercambio debe ser suficiente para el pasaje de oxígeno y dióxido de carbono (en diferente sentido) y al mismo tiempo, para impedir la deshidratación por pérdida de agua, ya que ésta no puede reponerse: un delicado equilibrio. Esta tasa de intercambio depende de las condiciones externas (ambientes secos con poca humedad o grandes alturas con baja presión) lo cual limita la distribución geográfica donde cada especie de ave puede anidar. La estructura microscópica de la cáscara varía de acuerdo con las condiciones ambientales.

La química de la cáscara del huevo se ve afectada por el uso de pesticidas (DDT o el producto derivado, DDE) que se adquieren en la alimentación. Esto resulta en un cambio de concentración de magnesio y fosfato en la cáscara, aumenta el peligro de roturas y causa fallas en el desarrollo del embrión.

El embrión desarrolla pulmones pero no los utiliza pues respira por el intercambio gaseoso entre la sangre venosa y oxigenada en la membrana interna de la cáscara. Los pulmones se vuelven funcionales un día antes de la rotura del huevo, período donde ambos sistemas de intercambio gaseoso conviven.

Existen variantes de tamaño, pigmentación (color) y en la forma (ovoide o circular). Los pigmen-

El aislamiento sexual en las especies

¿Cómo logran las aves mantener el aislamiento sexual entre especies muy cercanas? ¿Por qué no se reproducen en forma cruzada generando híbridos? Esto es posible, pero muy poco común. Los diversos estudios que se realizaron sobre la familia *Laridae*, principalmente las gaviotas del género *Larus*, las han convertido en una de las más conocidas. En las gaviotas se encuentran diferencias leves entre especies y, en algunos casos, mínimos cambios estacionales de plumaje. Sin embargo, logran diferenciarse entre sí aun cuando viven en ciertos lugares con un nido al lado del otro.

El aislamiento geográfico es uno de los procesos de especiación. La separación geográfica inhibe el flujo de genes entre poblaciones distantes. Cuando se vuelven a encontrar, las diferencias genéticas son suficientes como para que los híbridos se encuentren en desventaja. En las gaviotas fue el avance y retroceso de los hielos por glaciaciones del Pleistoceno lo que generó las especies.

El reconocimiento de sutiles señales visuales permite el aislamiento reproductivo entre especies de gaviotas. Al estudiar a las gaviotas se les cambió algunas características externas en forma artificial. Para cambiar el color del pericocular se les aplica pintura oleosa, para modificar el patrón de las alas se aplica tinta blanca o negra, previo uso de alcohol para que la tintura penetre en las plumas.

Las hembras que formaban pareja pero no habían puesto huevos, al volver trucadas al nido fueron aceptadas, pero no se aparearon y dejaron

la colonia. En el caso de los machos trucados, éstos no fueron rechazados por las hembras. Entonces, las diferencias del aspecto externo de la hembra son un estímulo para el apareamiento. En la formación de parejas las hembras eligen a los machos utilizando el contraste ojo-cabeza. Esto indica que la misma característica de coloración funciona de dos formas. En los machos sirve para la formación de parejas y en las hembras para el comportamiento copulatorio.

La copulación está precedida por estímulos táctiles y posiblemente sonoros. Una gaviota hembra estimula al macho frotando su cola en la zona anal. Pero el principal componente es el visual. La postura de "disponibilidad" de la hembra se ejemplifica más adelante mediante fotografías en el caso del Tero Real y el Carancho.

El principal componente del vínculo al inicio de la pareja es el apego visual entre individuos, pero luego de la postura el vínculo pasa a ser el nido y los huevos. Se ha observado que cuando el tamaño de los testículos del macho supera un peso crítico, responden a su pareja sin importar que el pericocular de la hembra hubiese sido alterado. Pero, si fue alterado antes de alcanzar este umbral, los testículos del macho no aumentan de peso.

Es posible asegurar que la formación de colonias permite la sincronización del ciclo reproductivo. Las gaviotas que crían en la zona central de la colonia ponen más huevos, más temprano y logran mayor éxito reproductivo, por lo que compiten con fiereza por espacios en este territorio. Con menor evidencia se ha avanzado en la hipótesis de que

tos generan huevos de coloración plana o moteados y miméticos con el ambiente. El patrón de coloración identifica a la especie y es levemente variable entre individuos, lo que permite reconocer los propios de los ajenos. La forma depende de los nidos, pueden ser esféricos, ovales, elípticos o piriformes. Los huevos piriformes, similares a trompos, pertenecen a las aves que anidan en riscos donde, si el huevo llega a moverse, describirá círculos sin caerse.

Los cromosomas sexuales

En los reptiles existen diferencias para determinar el sexo del embrión. Los cocodrilos y las tortugas lo hacen principalmente en base a la temperatura

en que se incuban los huevos. En las serpientes y los lagartos intervienen los cromosomas sexuales. En los mamíferos los espermatozoides contienen cromosomas XY, mientras que los ovocitos los tienen idénticos, XX. Según la fecundación, se reúne un gen de cada miembro y la pareja de genes puede determinar un macho (XY) o una hembra (XX). Siendo que la hembra aporta siempre un gen X, el aporte del gen del macho determina el sexo.

En las aves la situación es inversa. El macho (homogamético) posee cromosomas sexuales iguales, denominados ZZ. La hembra (heterogamética) tiene cromosomas ZW. De esta forma, en las aves el sexo de la descendencia lo determina la hembra.



las colonias permiten regular la cantidad de crías de acuerdo con la cantidad de alimento disponible en la estación.

¿Cómo pueden elegir pareja las aves si no se pueden ver a sí mismas? Se sabe que muchas aves guardan la imagen paternal apenas nacen (impronta o troquelado) y que buscan parejas que se parezcan a sus padres. Cuando se intercambiaron huevos entre nidos de gaviotas de especies cercanas, la incubación y crianza ocurrió sin inconvenientes. Las crías se “troquelaron” con los padres adoptivos y siguieron vidas como sus nuevos padres, por ejemplo, migraron siguiéndolos a ellos.

A la izquierda *Larus dominicanus* (Gaviota Cocinera) y a la derecha *Larus atlanticus* (Gaviota Cangrejera con plumaje inmaduro).

Para el apareamiento de estas crías de gaviotas se verificó el aislamiento donde los machos intentan el apareamiento y las hembras seleccionan por especie. Sin embargo, existen especies que parasitan a otras dejando los huevos en nidos ajenos. En este caso, los pollos nunca ven a los padres sexuales y sin embargo no se troquelan con los padres adoptivos.

Los mamíferos tienen el cromosoma Y con una centésima parte de información genética que el X y éste mide la tercera parte de longitud. En las aves existen diferentes variantes. En el orden Struthioniformes (*Rhea americana*, Ñandú) los cromosomas Z y W son casi iguales y se los considera los más antiguos. En el orden Tinamiformes (*Nothura maculosa*, Inambú Común) es una situación intermedia con respecto al resto de los órdenes de aves (Neognatos) donde ambos cromosomas están bien diferenciados.

Esta evidencia genética coincide con otras características. El Ñandú es un ave corredora, no vuela, no tiene esternón con quilla y tiene un paladar primitivo (paleognato). Existe un consenso en que todas las

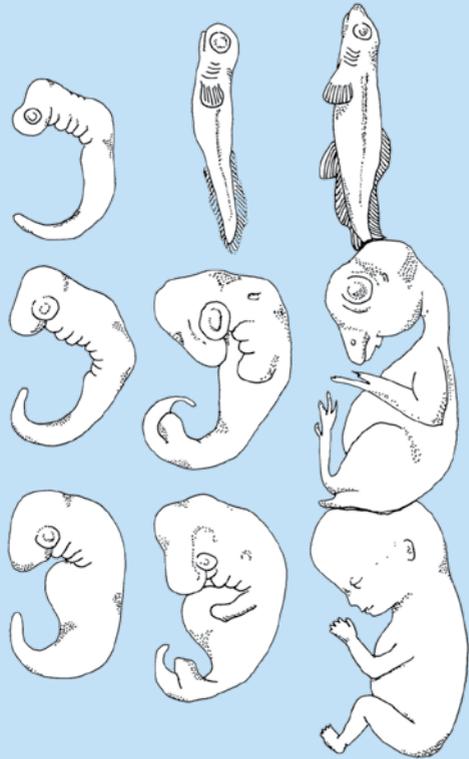
especies de la familia Rheidae tienen un antepasado común (es un grupo monofilético), con una antigüedad de 100 ma. Rheidae se propagaron desde Sudamérica hacia África y Australia cuando estos continentes estaban aún unidos en Gondwana.

En diciembre del 2004 se dio a conocer el genoma completo de la primera ave analizada, *Gallus gallus* (Gallina Doméstica). De acuerdo con los resultados el genoma tiene la tercera parte del tamaño de un mamífero debido a que posee menos repeticiones, pseudogenes y segmentos duplicados. Incluye entre 20.000 y 23.000 genes. Un largo bloque de 70 megabases se alinea muy bien con el genoma humano lo que llevaría la edad de divergencia a 310 ma.

Ley biogenética

Este concepto ayuda a reconocer la afinidad entre especies. Dice que el desarrollo embrionario reproduce ciertas estructuras de los embriones de sus antepasados. Algunas observaciones que se pueden hacer son:

- Existen homologías (estructuras que tienen comunidad de origen pero se usan para distintas funciones) entre diferentes especies. Por ejemplo, el ala del ave y la pata del caballo, o las hormonas del sistema endócrino.
- "La ontogenia recapitula la filogenia". Es decir, el "desarrollo del individuo" (ontogenia) desde el embrión recapitula el "desarrollo evolutivo" (filogenia) de la especie. Algunos han llamado a esto, **paleogénesis**.
- Se observa el fenómeno de vestigios de órganos que quedaron de desarrollos anteriores.
- La naturaleza no cambia sus procesos inútilmente. Una vez que un método tiene éxito, no se lo cambia. De allí la uniformidad de los estadios embrionarios. La figura muestra tres etapas de desarrollo embrionario de un pez, un ave y el ser humano. Donde se observa la similitud al inicio del desarrollo y la diferenciación hacia el final.



La ley biogenética en un pez, ave y humano.

El estudio genético de las aves, principalmente del ADN, ha permitido conocer mucho al respecto de las costumbres sexuales. Se ha aplicado a especie que aparentan ser muy fieles como los cisnes, demostrando una tasa de engaños elevada. Un ejemplo muy detallado realizado durante dos años sobre la paternidad fuera de la pareja en *Passer domesticus* (Gorrión), ha permitido verificar hipótesis referentes a factores parentales asociados con las condiciones de apareamiento. En la mayoría de las especies de aves, son comunes las fertilizaciones extra-pareja (FEP). Las FEP en el caso de estudio dan cuenta de 45 de los 419 polluelos (11 %) y ocurrieron en 33 de las 126 nidadas (26 %).

Las FEP no se pudieron correlacionar con la sincronía o la densidad durante los apareamientos. Aunque fueron más comunes hacia el final de cada estación de apareamiento. El tamaño corporal y el

tamaño del babero en la garganta son caracteres sexuales secundarios en los gorriónes. Pero no fueron diferentes entre los machos cornudos y aquellos que alcanzaron la paternidad completa en sus nidos. Los caracteres secundarios de los dominantes no beneficiaron a la paternidad. Tampoco la edad hizo una diferencia. Los machos más viejos fueron cornudos con igual frecuencia que los de un año de edad.

No se encontró evidencia de que las hembras buscaran tener FEP para evitar la endogamia. Las FEP tuvieron igual probabilidad de suceder en parejas cercana o distantemente relacionadas. Más aún, los padres extra-pareja no portaban alelos raros en la población. Existen muchas líneas de estudios actualmente abiertas que, con el auxilio de la genética, buscan explicar el comportamiento del apareamiento de las aves.



Capítulo 7

La conducta reproductiva

Parte 2. Cortejo, apareamiento y crianza

7.2.1. Los grupos reproductores

Machos y hembras tienen distintos roles. El macho trata de aparearse con todas las hembras posibles y las hembras suelen seleccionar al macho con quien se aparea. Lo cual es interpretado como una manifestación del costo de producir espermatozoides (pequeños y baratos) y óvulos (pocos y caros). Un macho aumenta su éxito reproductivo si se aparea con varias hembras, pero el éxito reproductivo de la hembra no depende de con cuántos machos se aparea sino de la calidad de los genes del macho, de los recursos que controla (territorio de alimentación) y de la ayuda que le dará durante la cría de la prole.

Si la hembra utiliza estos argumentos en la selección, es entendible que los machos se esfuerzan por tener los mejores caracteres. Sea el canto melodioso, el plumaje destacado, el cortejo elaborado o mediante el ofrecimiento de ofrendas. Esta última es común en los Falconiformes, como lo muestra *Caracara plancus* (Carancho).

Se ha probado que las hembras pueden seleccionar a los machos de mejor color de plumaje. A un grupo de machos se los cubrió con grasa bloqueante de rayos ultravioletas y otro con grasa transparente (grupo de control). Las hembras seleccionaron a machos del grupo de control ya que reflejaban los rayos UV y mostraban mejor sus colores.

El sistema reproductor

Las aves se reúnen en grupos dependiendo de la época del año y abundancia de alimento. Las grandes bandadas de patos del otoño se transforman en parejas en primavera y luego en familias con sus crías en verano, para nuevamente agruparse en bandadas en el otoño.

El grupo reproductor más común entre las aves es la **monogamia**, en una pareja de duración variable. Aporta ventajas porque la hembra no tiene reservas de alimentos suficientes para alimentar a los jóvenes. No amamanta como en los mamíferos

y entonces requiere la ayuda del macho. La duración de la pareja monogámica puede ser por una estación reproductiva o de por vida. Existen ejemplos de ambos tipos de comportamientos.

Pero, monogamia no significa fidelidad absoluta (existen cópulas fuera de la pareja), ni de por vida (cambian de pareja en diferentes estaciones de cría). Aunque puedan existir especies que practican la monogamia y fidelidad de por vida.

Cerca del 90 % de las especies de aves forman parejas para la reproducción y es común que una hembra se aparee con otros machos. De esta forma puede poner huevos de distinta descendencia y asegurar cierta diversidad. También puede intentar asegurar el apoyo de otros machos de territorios vecinos para permitir la búsqueda de alimento. Sin embargo, requiere de la fidelidad de una pareja para el cuidado del nido y la prole.

Con la técnica de análisis de ADN se ha verificado que los huevos de un nido pertenecen a la hembra (las hembras rara vez ponen huevos en nidos ajenos), pero se encuentra ADN de distintos machos (la hembra habría copulado con otros). Pocas especies socialmente monógamas son también genéticamente monógamas (menos de 40 en 130 especies estudiadas). La relación monogámica en las aves tiene un difícil equilibrio, una relación muy posesiva por parte del macho puede asustar a las hembras.

El vínculo familiar se forma cuando hay recursos y oportunidades limitadas. En épocas de abundancia es más probable que las crías se alejen y no se requiera su ayuda. En cambio, si una familia controla un perímetro de alimentación es más probable que las crías permanezcan en el grupo, ya que es más fácil heredar un espacio que controlar uno nuevo. La ayuda dentro del grupo familiar está favorecida por la teoría de la evolución natural, ya que contribuye a que perduren los genes de la misma prole, que son muy similares a los propios.

Si el grupo reproductivo está integrado por más de dos miembros se llama **poligamia**, de la cual existen dos variantes. En la **poliginia** un macho se aparee con varias hembras, en ocasiones, el macho mantiene juntas a varias hembras durante toda la época reproductiva (Ñandú). En otras, la cópula se realiza con varias hembras, pero no participan en la anidación (picaflor). En la **poliandria**, mucho menos frecuente, una hembra se aparee con varios

machos y quizás los mantiene como si fuera un harén. Se describen aparte el caso del Falaropo y la Jacana.

Algunas aves poligámicas defienden territorios dedicados al cortejo y la cópula, los que son abandonados más tarde hasta la próxima estación reproductiva. Estos territorios se los llama *lek* (una palabra sueca), que se interpreta como "arena de despliegue". El territorio *lek* es establecido por el sexo dominante, en general los machos. Un individuo territorial se sitúa en lugar visible, para observar los intrusos y defender el espacio. Los métodos de enfrentamiento son variados: podrán cantar como alerta, harán evidente las partes destacadas del plumaje y en última instancia podrá existir contacto físico. En el caso de *Vanellus chilensis* (Tero Común) utilizan una postura erguida que aumenta el tamaño aparente del animal y muestran los espolones en las alas para amedrentar a los oponentes.

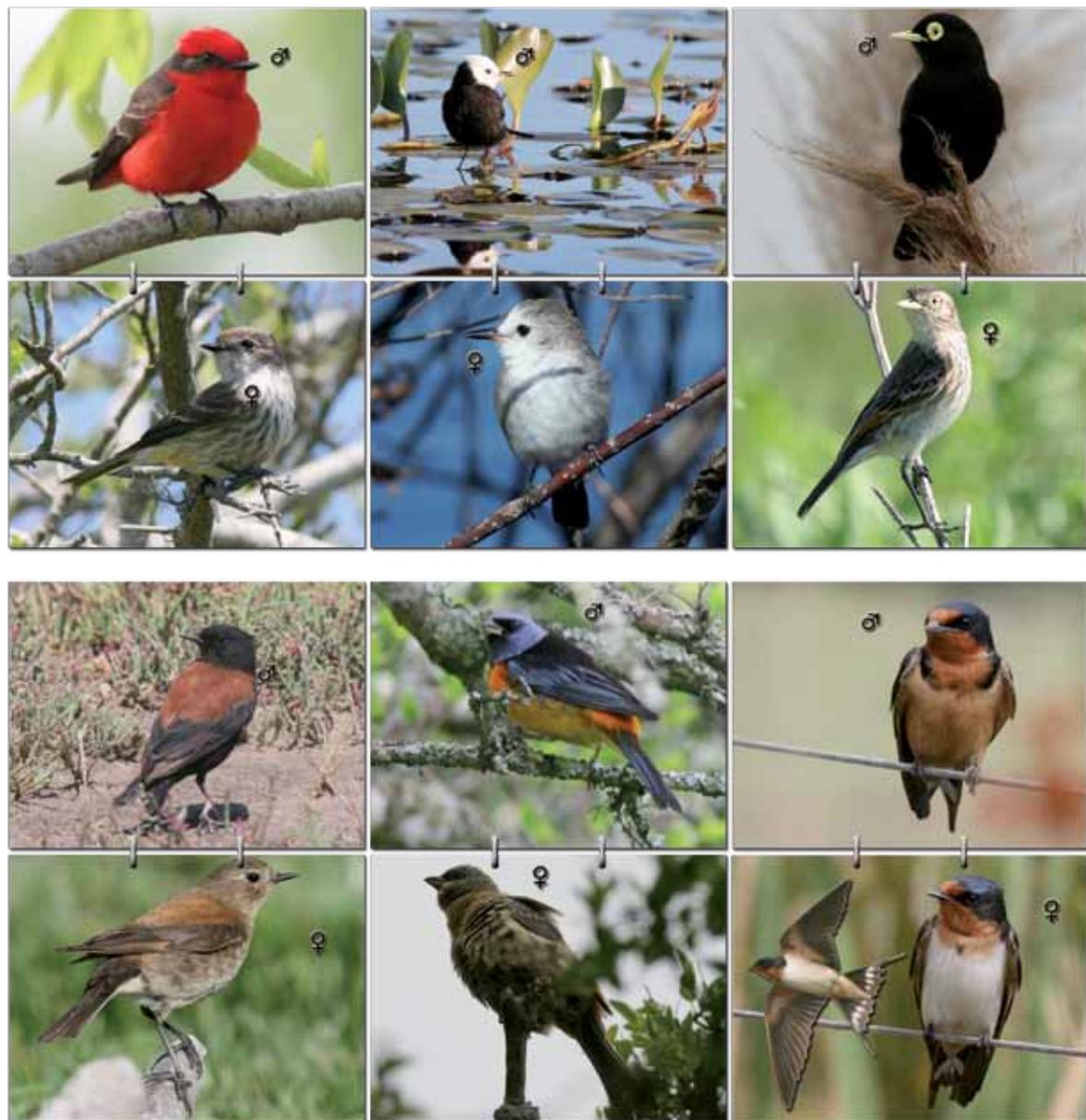
Una variante extrema de poligamia es la **promiscuidad**. Consiste en varias parejas monógamas que ponen sus huevos en un nido comunitario. Las crías son cuidadas indistintamente por todos los padres. Un ejemplo es *Guira guira* (Pirincho).

7.2.2. El ciclo de reproducción

Al final del período reproductivo tiene lugar la metamorfosis de los órganos de reproducción. Se inhibe la espermatogénesis en los testículos y el comportamiento sexual casi no existe. Muchas especies que normalmente forman familias, se agrupan en bandadas. Al acercarse la primavera el aparato neural y el endócrino se vuelven sensibles a los estímulos externos del ambiente y la conducta. Los órganos sexuales se desarrollan, entonces inician la construcción del nido, la inseminación, puesta de huevos y crianza. La inseminación y ovulación son los cronómetros del ciclo sexual y deben estar perfectamente sincronizados.

Sobre el lugar y el momento justo

La conquista del territorio y la parada nupcial son actividades que sincronizan y orientan la conducta reproductiva, tanto en espacio como en tiempo. Se sublima la agresividad de la conducta y se da paso al cortejo, con similares características pero distinta orientación. Un ejemplo es de las hembras de muchas aves quienes muestran su disponibilidad al



Los miembros de la pareja en los Passeriformes. Algunas aves tienen plumajes que permiten diferenciar a los machos de las hembras. En ésta y las siguientes páginas se muestran algunos ejemplos. En el primer grupo en la línea superior se encuentran a *Pyrocephalus rubinus* (Churrinche) donde el macho se diferencia claramente de la hembra por su color rojo profundo; *Arundinicola leucocephala* (Lavandera) y *Hymenops perspicillatus* (Pico de Plata). En este último, el macho despliega los extremos de las alas de blanco llamativo. Debajo se observa al *Lessonia rufa* (Sobrepuesto); *Thraupis bonaeriensis* (Naranjero) y *Hirundo rustica* (Golondrina Tijerita). La selección sexual es una importante fuerza evolutiva que actúa sobre los caracteres sexuales secundarios, como la coloración del plumaje. Se especula que también lo ha tenido en el desarrollo de la coloración ultravioleta (UV) de algunas aves.



En el segundo grupo de Passeriformes, la línea superior presenta a la pareja de *Carduelis magellanica* (Cabecita Negra); *Sicalis flaveola* (Jilguero Dorado) y *Poospiza melanoleuca* (Monterita Cabeza Negra). En este último, como en los de la línea inferior, las diferencias entre sexos son poco marcadas. Debajo se observa a *Geothlypis aequinoctialis* (Arañero Cara Negra); *Parula pitiayumi* (Pitiayumi) y *Polioptila dumicola* (Tacuarita Azul). El color del plumaje puede entregar información sobre la carga parasitaria de las potenciales parejas. También se especula que el color pueda ser una defensa directa contra los parásitos. La melanina hace que las plumas sean más duras y más resistentes al uso y a desgarrarse. También podría hacer que las plumas sean más difíciles de comer para los parásitos que intentan alimentarse de ellas.



En el tercer grupo se pueden observar en la línea superior a las parejas de *Sporophila caerulea* (Corbatita Común); *Sporophila collaris* (Corbatita Dominó) y *Sturnella loyca* (Loica Común). Debajo se encuentra a ambos sexos de *Agelaius thilius* (Varillero Ala Amarilla); *Molothrus bonariensis* (Tordo Renegrado) y *Chrysomus ruficapillus* (Varillero Congo). El patrón de coloración facial es importante en el aislamiento sexual de la especie. Se ha evaluado mediante experimentos de modificación del plumaje, agregando un parche gular o decolorando un antifaz con aclarador de pelo, creando así fenotipos artificiales de híbridos. En tal caso, los machos decolorados pierden sus territorios originales o no logran conseguir pareja.

Roles sexuales invertidos

Existen tres especies de Falaropos. El *Phalaropus tricolor* (Falaropo Común) es el más habitual y está confinado al continente americano. Migra desde Canadá y EE.UU. hasta la pampa de Argentina. Es el único visible con facilidad en el hemisferio sur. Las otras dos especies pasan el invierno en el mar en el hemisferio sur y, salvo para la reproducción, son aves pelágicas (descansan y duermen flotando).

Las diferencias de color entre macho y hembra indica el comportamiento de cortejo. El macho es más colorido, dominante en el cortejo y secundario en la crianza. El falaropo es una excepción: la hembra es más grande, más colorida y es la agresora y repele los avances de otras hembras. Baja la cabeza y recoge el cuello (posición de amenaza). Nada hacia la intrusa, alza vuelo, estira el cuello y con las patas suspendidas se lanza sobre ella. Si están en el barro extiende su cabeza hacia adelante con el pico apenas abierto.

Antes del apareamiento, la pareja se enfrenta con las cabezas elevadas y los picos apuntando hacia la parte superior de la cabeza. Sostienen esta pose durante unos segundos, lo que indica la falta de agresividad. La hembra se mostrará dispuesta agachándose, el macho se eleva de un salto, se sostiene sobre el dorso de la hembra y se produce la cópula. Más adelante mostramos el proceso completo mediante fotografías en un ave emparentada, el Tero Real.

La hembra pone los huevos y deja el nido y el macho los incuba y los cuida. Antes de la incubación el macho pierde las plumas del abdomen y la piel desnuda se engrosa y se llena de sangre ("área de empolle o parche de incubación"). ¿Por qué ocu-

re esta inversión sexual? Según los estudios de O. Höhn ("The Phalarope", *Scientific American*, Vol. 220, No. 6) son factores fisiológicos (hormonales).

Los andrógenos (testosterona) son las hormonas responsables de la mayor agresividad de la hembra falaropo y en la producción del plumaje nupcial. La introducción de esta hormona sexual masculina en los falaropos machos a los que se les quitó plumas del hombro, generó un plumaje nupcial. No ocurrió esto con la inyección de estradiol, una hormona sexual femenina que junto con la prolactina desarrolla el área de empolle. El falaropo hembra produce grandes cantidades de andrógeno. En otras especies, con los machos dominantes, la testosterona en los testículos es 5 a 10 veces mayor que en el ovario. En los falaropos la cantidad de testosterona en el ovario es igual o mayor que en los testículos.

En los falaropos la combinación de andrógeno con prolactina induce la formación del área de empolle en el macho. Como la hembra tiene suficiente andrógeno, la falta del área de empolle se debería a insuficiencia de prolactina. Se observó que la glándula pituitaria de los machos secreta tres veces más prolactina que en las hembras.

Jacana jacana (Jacana) también tiene roles sexuales invertidos. La hembra sostiene cópulas con hasta cuatro machos y cada macho empolla y cría a pichones que pueden ser propios o de otros. Estudios de ADN de las camadas ha entregado resultados cercanos al 40 % de crías con un ADN de otro padre. Esta costumbre asegura el éxito reproductivo de la hembra, pero contradice la visión tradicional que muestra a los machos de los animales como celosos custodios de la paternidad de sus crías.

Phalaropus tricolor (Falaropo Común) en un sitio de reposo en Sudamérica durante el verano austral.



apareamiento apuntando la cabeza y el pico hacia abajo.

En época de reproducción las aves transforman su fisiología, cambian el canto y construyen los nidos. Los cambios fisiológicos son iniciados por factores ambientales (duración del día o régimen de lluvias). En las zonas tropicales son otras las causas, se reproducen varias veces al año y los efectos de la luz son insignificantes. La sincronización con el ambiente garantiza los recursos alimenticios (insectos, semillas y frutos) para las crías.

Las hormonas del hipotálamo estimulan los órganos del cuerpo. Los testículos aumentan de tamaño, los folículos en los ovarios crecen, las gónadas producen hormonas que estimulan las conductas de atracción de la pareja y anidación (como el canto y color del plumaje). Las hormonas juegan en un balance **acelerador-inhibidor**. Mientras la luz es un acelerador hormonal, el frío es un inhibidor. Otro inhibidor es la ausencia de un lugar seguro (aves acuáticas) o el miedo, mientras que un acelerador es el cortejo de la pareja.

Las aves deben garantizarse un territorio con un lugar seguro para el nido y ubicado cerca de una fuente de alimento. El tamaño del territorio depende de la especie y las necesidades que requiera. Será muy pequeño en aves comunitarias que anidan en colonias grandes y pobladas (las gaviotas se ven de frente y mantienen una distancia sólo suficiente para que sus picos no se toquen) o muy grandes como en las aves cazadoras.

Muchas especies tienen territorios coloniales. Una ventaja es que el área se convierte en un centro de información, resulta más fácil detectar predadores en forma cooperativa y aumenta la probabilidad de copular. La colonia sincroniza el período de reproducción de todos sus miembros. Una desventaja en la vida colonial proviene del mayor índice de parásitos, el aumento de la infidelidad de la pareja (requiere tiempo para vigilar la pareja, en tanto se intenta copular con otro miembro de la colonia) y la necesidad de defensa del nido.

Las aves siguen ritos para el cortejo. Son señales dirigidas a encontrar la pareja y realizar la cópula. Se incluyen cantos, posiciones, bailes, vuelos, ruidos producidos con objetos, las alas o la cola y ofrecimiento de regalos. Esta serie de patrones de conducta se llama **desplante** y la actividad, **cortejo**. Los patos realizan el cortejo en el agua y nadan siguiendo

patrones particulares. Algunos Falconiformes realizan un cortejo en vuelo, y es la culminación del desplante regalarle a la hembra una presa. Los patrones pueden tener diferencias por especies, evitando de esta forma la hibridación.

En algunos picaflores el cortejo se realiza en un pequeño territorio donde se reúnen varios machos para los desplantes. Las hembras observan y se aparean con el macho que realizó el mejor acto. El macho dominante se aparea con varias hembras, mientras los demás machos tendrán una segunda oportunidad en otro momento.

El nido y la postura

La construcción del nido es clave en el éxito de la especie. El nido es el centro de todas las actividades, es por ello que debe entregar seguridad contra depredadores e inclemencias del tiempo.

Los nidos pueden ser construidos por la pareja o por uno de los miembros. Hay especies laboriosas (Hornero y carpinteros) que requieren entre una y dos semanas de trabajo. Otras usan nidos abandonados. El nido abandonado por *Furnarius rufus* (Hornero), que construye uno por estación, es utilizado por otras especies. Algunos prefieren accidentes naturales del terreno, como huecos en árboles, en rocas y hasta en construcciones de los seres humanos. Los nidos se construyen con materiales disponibles en la zona (barro, ramas, hojas) y se los recubre por dentro (plumas, pelo, paja) para retener el calor.

La ovulación está controlada por la glándula hipófisis, que trabaja incentivada por hormonas. La secreción se relaciona en la oscuridad ambiental de medianoche. Unas 6 a 8 horas más tarde se ovula, es decir a primeras horas del día y unas 24 horas después, el huevo está listo para la postura. Los huevos se ponen en intervalos fijos y regulares (días) luego de terminar el nido hasta que la puesta está completa.

La nidada, en cantidad y tamaño, varía con la especie. El tamaño del huevo es proporcional al tamaño del ave. Pero las especies pequeñas ponen huevos más grandes en proporción. Los huevos de las aves cuyas crías nacen autosuficientes son también más grandes (poseen mayor cantidad de yema).

El número de huevos de la nidada depende de cómo evolucionó la especie. Muchas aves pueden poner tantos huevos como pueda criar, tienen pues-

El parasitismo

Existen especies que depositan sus huevos en los nidos de otras aves, dejando que los incuben y cuiden. Parásitos se encuentran en diferentes grupos, como en algunos patos, calandria y tordo renegrado. Pero la excelencia está en el cuclillo europeo.

Las aves parásitas han desarrollado varias adaptaciones. Tardan muy poco tiempo en poner un huevo, lo que permite actuar al menor descuido en el nido huésped. A veces, la pareja ayuda molestando al dueño del nido. Las hembras tienen una cloaca protráctil, la que puede penetrar nidos pequeños o huecos. También copiaron la forma y coloración de los huevos del huésped. Han mimetizado los patrones de color dentro de la boca de las crías, aunque los adultos son muy diferentes. Hay casos donde los pollos parásitos nacen antes que los hijos del huésped y tiran los huevos del nido o matan a los otros pichones.

El parasitismo es una forma de vida muy conveniente, les permite tener una gran descendencia en poco tiempo. Algunos parásitos son específicos con una sola especie, pero otros tienen una gran variedad de huéspedes. A veces el huésped reco-

noce los huevos introducidos y los elimina. Otras, al descubrirlo abandonan el nido o lo cubren con más material y comienzan a poner huevos nuevamente.

Algunas aves ponen huevos en nidos de otros individuos de la misma especie. Se los llama intra-específico. Esto es común en las aves acuáticas (zambullidores y gaviotas) y en Passeriformes. Este comportamiento es más probable con escasez de sitios y una gran densidad de población.

Se ha investigado a las aves jóvenes parásitas para verificar cómo aprenden sin tener padres de su especie. Un grupo de machos fue mantenido aislado con las aves huéspedes y al ser soltados en época de apareamiento, no lograron seducir a las hembras. Otro grupo fue criado con aves hembras de su propia especie, pero al momento de aparearse, las hembras no los eligieron. Luego, se crió a éstos en un grupo mixto de machos y hembras, con lo que lograron aprender el lenguaje a partir de los otros machos. La conclusión fue que las aves parásitas deben abandonar a los padres adoptivos para unirse a un grupo de la propia especie y allí aprender todo lo relacionado con el arte de la conquista.

Molothrus bonariensis (Tordo Renegrado) parasitando a *Poospiza nigrorufa* (Siete Vestidos).





7.3. Las gaviotas regurgitan alimento recientemente capturado y las palomas regurgitan un compuesto generado en el buche. En ambos casos, lo regurgitado se utiliza en la alimentación de las crías. *Zenaidura macroura* (Paloma Torcaza) a la derecha, alimenta a las crías con “leche” desde el buche. La hormona prolactina generada por la glándula pituitaria en el hipotálamo, controla esta leche en ambos sexos. Se trata de la descomposición de células que se desprenden del epitelio del buche, donde las células se dividen con mucha rapidez. La densidad de esta secreción aumenta con el tiempo de forma que cuando la cría es grande recibe un alimento casi sólido. La congestión del buche con leche es lo que predispone a los padres para alimentar a las crías. Cuando se anestesió en forma experimental los nervios de las paredes del buche, las palomas dejaron de percibir la distensión del buche y la conducta de alimentación a las crías desapareció.

tas de acuerdo con los recursos disponibles. También depende del tiempo y la energía que requieren en cuidar a las crías, tal es el caso de las aves muy grandes. Las aves que viven muchos años suelen poner menos huevos; en algunos casos sólo un huevo por nidada y en los peores, con una nidada cada dos años. Obviamente este es un factor que las pone en riesgo de extinción.

La hembra responde visualmente al número de huevos en el nido y deja de poner cuando la nidada está completa. Tiene la capacidad de reemplazar huevos perdidos. En condiciones experimentales con carpinteros se han quitado huevos y el ave los ha reemplazado hasta setenta veces durante una nidada.

Incubación y nacimiento

Durante la incubación las aves transfieren calor a los huevos para facilitar el desarrollo de los embriones. En el inicio de la etapa reproductiva se libera en la sangre una gran cantidad de la hormona prolactina. Esto produce el desarrollo de un “parche de incubación o empolle” que consiste en la pérdida de plumas en el vientre, acompañado de un engrosamiento de la piel y el desarrollo de gran cantidad de vasos sanguíneos. Esto permite entregar más calor en esta área del cuerpo que se coloca sobre los huevos y pollos. Durante la incubación, la temperatura de los huevos debe mantenerse entre 37 y 38 °C; fuera de este rango pueden ocurrir daños o detenerse el crecimiento de los embriones.

En muchos casos, la incubación se inicia con la puesta completa y por eso todas las crías serán del mismo tamaño. En otros, se incuban desde el primer huevo y las crías nacen en distinto tiempo. La incubación puede ser realizada por uno o ambos padres. En cerca del 25 % de las especies la hembra incubaba sola y en otro 5 % sólo el macho. En el resto se ocupan ambos padres. El tiempo de incubación depende de la especie y es cercano a las 3 a 5 semanas. Durante este tiempo, para asegurar que los huevos reciban el calor uniforme, son rotados con las patas y el pico.

Donde ambos padres incuban existen ceremonias de cambio de turno. Incluyen tocarse el pico, levantar las plumas, ofrecer alimento, etc. En un caso extremo, el macho del Pingüino Emperador queda al cuidado del huevo por los dos meses posteriores a la puesta. En tanto la hembra se alimenta en alta mar y recupera el peso perdido por la postura del único huevo. El macho no puede alimentarse durante ese período ya que se encuentra en el invierno antártico y con el huevo empollándose sobre sus pies y debajo de su estómago. Cuando la hembra retorna, el pichón ya ha nacido y puede relevar al macho en el cuidado. El pichón recibe el alimento del buche de los padres.

Cumplida la incubación, los pichones están listos para eclosionar desde el huevo. Disponen de una estructura dura llamada "diente de huevo", que crece en la punta del pico, en una o ambas mandíbulas. Sirve para romper la cáscara y salir, el diente se pierde en unos días. Existe también un músculo especial llamado de eclosión, que ayuda a ejercer presión contra la cáscara para romperla. Las crías antes de nacer ya tienen conductas sociales. Trabajando con huevos de codorniz se ha comprobado que el golpeteo de los embriones en los huevos cercanos incentiva a los demás y permite la sincronización del nacimiento.

La crianza inicial

Algunos pichones nacen cubiertos por una capa espesa de plumón, tienen los ojos abiertos, pueden caminar y alimentarse por sí mismos. Se los llama precociales o nidífugos (que pueden abandonar el nido). Si nacen desnudos, permanecen en el nido y son alimentados por los padres, se les llama altriciales o nidícolas (que permanecen en el nido). Por ejemplo, en los ostreros las crías son precoces; los padres mantienen a las crías a salvo de predadores

y los vigilan mientras se alimentan y les enseñan a encontrar el alimento y a comerlo.

Los más desvalidos son las crías de los Passeriformes que serán cubiertos por los padres durante días para darles calor. Estas crías altriciales, para despertar en sus padres el instinto de alimentarlas, se valen de señales. Por ejemplo, sus bocas son grandes, con colores vivos y estructuras fibrosas en el paladar. Es un patrón llamativo que incita a los padres a alimentarlas.

La alimentación de las crías depende de los hábitos de la especie, las aves de presa usan trozos de carne, las marinas regurgitarán pescado semidigerido y la mayoría usan insectos. Los flamencos y palomas producen una "leche", que es una mezcla de alimento semidigerido con sustancias producidas por glándulas en el buche (fig. 7.3).

Se desarrolla una competencia entre los pichones para obtener el alimento. Tal comportamiento ha sido estudiado en aves como las garzas, las cuales ponen dos huevos en cada nidada. El pichón más grande y fuerte acapara la comida, dejando al otro sin alimento, a veces hasta morir. Esta conducta fratricida es una garantía para asegurar que al menos una cría sobreviva. Las aves grandes tienen que cuidar a sus crías más tiempo que las pequeñas y el final de la etapa de cuidado paterno es cuando los pichones han adquirido ya la capacidad de volar.

Al nacer son pequeñas y vulnerables, pero desarrollan su cuerpo con extrema velocidad. Es una adaptación que ya poseían sus ancestros dinosaurios. Sin embargo los lagartos, que están más atrás en la cadena evolutiva, son de sangre fría y se desarrollan lentamente. El desarrollo veloz en los dinosaurios se deduce por la cantidad de vasos sanguíneos encontrados en los huesos que rodea la médula. Un gran suministro de sangre en los huesos es señal de crecimiento rápido. Se encontró que los dinosaurios tenían mayor cantidad de vasos incluso que las aves, por lo que se ha sugerido que crecían aún más rápido.

7.2.3. Agresividad y copulación forzada en las aves

Excepto en los Anseriformes, la copulación forzada en las aves es rara. Esto se debe a la biología de los órganos sexuales y a la conducta de apareamiento que ponen la fertilización bajo el control de

la hembra. Como los machos no disponen de pene, requieren de la cooperación de la hembra para el pasaje del semen entre las cloacas. Los patos, que poseen de un pene rudimentario, son más proclives a la cópula forzada. Sin embargo, como veremos, la estructura de la cloaca del pato hembra es tal que reduce las posibilidades de éxito. El 98 % de las especies de aves no tienen pene. La hembra debe cooperar acomodando la cloaca para que se produzca el "beso de cloacas". Si mediante una cópula forzada se depositara semen en la cloaca, la hembra aún puede utilizar los músculos cloacales, que usa para evacuar los residuos, para expulsar el semen.

Además, la hembra tienen el poder de "almacenar" el semen. Esta funcionalidad se podría deber a que durante la evolución se usó como un mecanismo para "administrar" al semen en busca de su destrucción o expulsión. La cloaca de las aves tiene forma de bolsa con tres compartimientos. Desemboca el sistema digestivo, mediante el tubo rectum en el compartimiento interno llamado coprodeum. También lo hace el sistema urinario (mediante el tubo ureter) y el reproductivo (mediante el tubo oviducto, ambos en el compartimiento urodeum que es el intermedio). El compartimiento final es el proctodeum que tiene salida al exterior. Las tres secciones están separadas por dobleces musculares. El macho deposita el semen en la puerta del urodeum (el compartimiento intermedio) gracias a la disponibilidad de la hembra.

En el caso de los patos se podría pensar que el falo es un instrumento útil en el acoplamiento y que un falo más grande podría tener beneficios en la reproducción de esa especie. En la mayoría de las aves, el oviducto es un tubo muy simple, pero en los Anseriformes tiene sacos y espirales. De esta forma si el falo pudiera entrar en el oviducto no podría progresar más allá de los sacos en el punto de inicio. Esto pone en evidencia que la disponibilidad del falo parece como algo inútil para el macho. Comparando oviductos y falos de distintas especies de Anseriformes nos encontramos que los falos más largos corresponden a oviductos más elaborados. Se

trata entonces de una coevolución complementaria entre sexos.

Esto tiene sentido en condiciones donde la hembra pretende mantener el control de la descendencia seleccionando al padre por los caracteres sexuales y no sufrir copulaciones forzadas. Se trata de un "proceso de desarme entre sexos" ya que sólo los órdenes más antiguos (Ratites, Tinamiformes y Anseriformes) poseen un pene rudimentario.

Las conjeturas teóricas acerca de la cópula forzada involucran diferentes puntos de vista. Uno es la Teoría de Dialéctica Sexual. Se refiere a los cambios indicando que se realizan mediante fuerzas en oposición durante los conflictos. Se trata de una coevolución entre los sexos donde uno genera problemas al otro, que debe resolver para sobrevivir y reproducirse. Por ejemplo, cuando una hembra selecciona a un macho y desprecia a otro, genera en este último un conflicto que podría ser solucionado por vía de la coerción agresiva o la manipulación de las limitaciones ecológicas, restringiendo el acceso de la hembra si es rechazado.

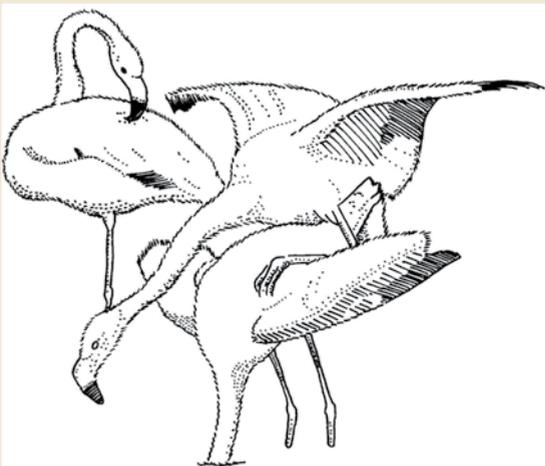
Otra teoría es la hipótesis de fertilización inmediata que señala el deseo de perpetuación de los genes del macho como justificación para la cópula forzada. Pero, debido al poder que tiene la hembra sobre el semen, esta hipótesis se diluye en las aves.

La hipótesis Code señala que la copulación forzada crea un ambiente peligroso para la hembra, lo cual beneficia la relación monogámica, donde la hembra negocia el acceso sexual y social a cambio de protección. La teoría permite predecir situaciones para nada comunes. Por ejemplo, la copulación agresiva debería ser más común en la especie con los machos más robustos que las hembras, que poseen picos fuertes o dedos de las patas para sostener a la hembra. Debería ser más común en las aves en cautiverio o cuando los machos actúan en grupo. También, debería ser más común en aves que hacen nidos cerrados donde las hembras están atrapadas o cuando se cría en colonias.

Conductas de las aves: (3) Como reproducirse

La conducta reproductiva ocupa la tercera sección especial de este libro. Ya se han tratado las particularidades ligadas al vuelo y a la alimentación. La conducta reproductiva se presenta en tres fases sucesivas: la primera fase está ligada al cortejo o aquellos rituales precopulatorios, la segunda es la cópula propiamente dicha y la tercera es el proceso de nidificación y cuidado de las crías. Muchos rituales de cortejo están relacionados con los rituales de resolución de conflictos, que serán materia de estudio en el capítulo siguiente.

Ritual de cortejo en *Phoenicopterus chilensis* (Flamenco Austral). Consiste en el rozamiento de cuellos y picos. Los Flamencos son aves muy sociables y se mueven en grandes grupos de forma que estas demostraciones pueden observarse entre distintos miembros y con diferentes objetivos. Puede ser utilizada para el galanteo entre adultos, pero en ejemplares juveniles se observa una variante para determinar la posición social dentro del grupo. El despliegue precopulatorio es algo más efusivo que el mero galanteo de cuellos e incluye el movimiento de alas. Durante el acoplamiento, la hembra mantiene la cabeza bajo el agua. Estas grandes aves realizan los nidos como montículos en áreas coloniales apartadas donde colocan un huevo. La crianza es en forma colonial en guarderías custodiadas por adultos.







Ritual de *Syrigma sibilatrix* (Chiflón). A estas aves se la ve siempre en parejas. Una demostración ritual se desarrolla con movimientos de las alas y el plumaje del cuello y la cabeza, mientras camina lenta y ceremonialmente hacia la pareja. En época de apareamiento el macho ofrece una rama a la hembra. La escena de la página siguiente es parte de una situación anormal e interesante ya que fue observada en dos oportunidades en el mismo día. Una pareja de chiflones se vió "amenazada" por la presencia de un chiflón solitario, quien seguramente estaba en busca de pareja. Ante los "reclamos" del miembro solitario, el macho vuela hacia la hembra y ambos despliegan este baile de reafirmación de lazos conyugales. Incluye levantar los picos y luego llevarlos al piso, mientras caminan en círculos con las plumas de la cabeza erizadas.





Mimus saturninus (Calandria Grande) tiene un excelente canto, pero un plumaje poco llamativo. La exhibición consiste en colocarse en la parte más elevada del árbol desde donde emite sus mejores cantos. Luego en forma cíclica y repetitiva se lanza hacia arriba, aprovecha el viento para moverse en un planeo corto y vuelve a caer en el mismo lugar. Todo esto mientras sigue cantando. El movimiento es cíclico y lo realizan durante largo tiempo.



Sterna trudeaui (Gaviotín Lagunero) tiene un ritual que realiza el macho y consiste en mostrar que es un hábil pescador. Su forma de pesca consiste en volar a mediana altura y precipitarse en picada (línea superior) para atrapar pequeños peces cerca de la superficie (en el centro). En el galanteo ofrece el resultado de la pesca a la hembra (debajo).



Vanellus chilensis (Tero Común) busca frecuentemente la exposición frente a los vecinos. Para esta secuencia se reunieron en un espacio abierto siete especímenes. La posición esbelta y agresiva identifica a los dominantes, desafiando a los demás hasta echarlos de la zona de disputa. Expulsado el último miembro, desarrollaron un baile de victoria con la cabeza gacha, la cola en alto y girando en un círculo. Mucho más común es ver al grupo de teros enfrascados en un combate aéreo donde se reúnen varias parejas de la zona.



Haematopus palliatus (Ostrero Común) realiza "exhibiciones de trinos carnavalito vibrante". Es una danza que consiste en arquear el cuello con el pico hacia abajo, moverse en semicírculos o caminar en forma ceremoniosa y emitir una sucesión de gritos estridentes. Es una actividad frecuente y de utilidad variada. La usan como cortejo de la pareja y para enfrentar a competidores en el territorio que ocupan.





Cortejo de *Pardallus sanguinolentus* (Gallineta Común). Las Gallinetas son aves muy tímidas que se alimentan en los bordes de los pajonales. Al sentirse observadas se sumergen rápidamente en la espesura. Cuando forman pareja realizan un acto de cortejo que consiste en un canto simultáneo, profundo que se escucha a gran distancia y con dificultad puede ser visto. Lo realizan ambos miembros moviéndose una en torno de la otra con el pico a mediana altura.



Apareamiento de *Fulica armillata* (Gallareta Ligas Rojas). En época de formación de nidos suelen enfrentarse con los vecinos para delimitar el espacio disponible. A la izquierda sucesivamente en cuatro ocasiones una ataca a la otra de frente, haciendo un semicírculo, con el solo objetivo de impresionar. El acoplamiento, a la derecha es muy simple. En el nido se reúnen ambos miembros de la pareja. Sin cortejo previo, la hembra muestra su disponibilidad bajando la cabeza y apoyándose en el piso. Puede llegar a hundir la cabeza en el borde del agua, el macho se sube sobre el lomo, mientras se acopla, siempre realiza un aleteo ampuloso que ayuda en el equilibrio. Luego se retira sin demostraciones de cariño, las cuales son evidentes cuando construyen el nido y alimentan a las crías en forma solidaria y unida.



Apareamiento en *Caracara plancus* (Carancho). Como otras especies cercanas, el macho ofrece a la hembra una presa como símbolo de habilidad para conseguir alimento (en esta página arriba). Cuando hay otros machos en la zona, luchan entre ellos en el aire para la posesión de la ofrenda. Una vez entregada, el macho tira la cabeza hacia atrás mientras emite gemidos, lo cual se interpreta como una acción para reafirmar territorio y para impresionar a la hembra (arriba a la izquierda en la página siguiente). La hembra también ejecuta este movimiento pero con la cabeza en alto en lugar de inclinarla hacia la espalda. Previo al apareamiento, la pareja realiza vuelos enérgicos que puede incluir a otros miembros de la vecindad en lucha con las patas. La euforia frenética aérea culmina en una rama cercana con el acoplamiento sexual, en una demostración de violencia y sexo. Para incentivar el apareamiento, la hembra se muestra receptiva bajando la cabeza, levantando la cola y abriendo las alas (página siguiente debajo a la izquierda). En la secuencia de la página siguiente se observa como el macho se acopla posándose en la espalda de la hembra, con el cuerpo a un costado. El orden Falconiformes tiene dos familias, la Falconidae y Accipitridae y son probablemente originarios de América del Sur. En particular, el carancho, que es el ave nacional de México, forma parejas territoriales estables todo el año. Es uno de los Falconiformes menos rapaces ya que se los ve en grupos caminando por el suelo. Probablemente sean los más primitivos. Cazán en vuelo, incluso aves grandes (hemos observado cazar en vuelo una garza blanca aferrándola con las patas y cayendo al piso juntos desde un centenar de metros de altura). Pueden llevar alimento en el pico si son pequeños o en las patas si son grandes.

Esta especie construye el nido de palitos con una estructura abierta y voluminosa, donde ponen 2 o 3 huevos. Los dos padres participan de la incubación.







Apareamiento de Carpinteros. En la secuencia de fotografías (página opuesta arriba) se observa el ritual de cortejo y territorialidad en *Colaptes melanolaemus* (Carpintero Real). Mantiene una posición básica que incluye todas o algunas de las siguientes partes: la cola está extendida y abierta como un abanico; mantiene los ojos entreabiertos; la cabeza está elevada hacia arriba y las alas separadas del cuerpo. El movimiento desde esta posición lo realiza con la cabeza, llevándola a cada lado y hacia arriba. Los carpinteros hacen el nido en los huecos de los árboles con una entrada circular (página opuesta debajo). Colaboran ambos miembros de la pareja en la construcción. El hueco comunica con un túnel vertical, en el fondo del cual se depositan 3 a 4 huevos, los que son incubados con la ayuda de ambos sexos. En esta página se observa el apareamiento en *Colaptes campestris* (Carpintero Campestre) que se realiza luego de una exhibición de la pareja en una rama expuesta. Debajo se muestra la alimentación en las crías del Carpintero Real.





Apareamiento en *Netta peposaca* (Pato Picazo). El macho (pico colorado) se reúne con la hembra en el agua y realizan algunos movimientos circulares de cortejo simplificado. Luego se acopla sobre la espalda de la hembra, quien se sumerge hasta quedar casi completamente bajo el nivel del agua. Terminado el acoplamiento, que dura sólo segundos, la hembra se da varios chapuzones en el agua. Como acto triunfal, primero la hembra y luego el macho, realizan varios aleteos de estiramiento parados en el agua. Finalmente, ambos miembros de la pareja se sientan juntos en la orilla.



Apareamiento de *Himantopus melanurus* (Tero Real). En la línea superior se observan los movimientos de cortejo. El macho, de tamaño levemente mayor, corteja a la hembra soplando dentro del agua para hacer burbujas e inflando sus plumas laterales. Lo hace a un lado y otro de la hembra por espacio de una decena de segundos. La hembra muestra su disponibilidad durante todo el tiempo con la cabeza hacia abajo y adelante. En la línea central, el macho se monta sobre la hembra y se acopla a ella durante un par de segundos. La hembra rompe la postura de sumisión cuando la cópula termina (en la línea inferior), pero antes de separarse realizan un contacto de cabezas y pecho, cruzando los picos.



La construcción del nido. Uno de los nidos más conocidos es el de *Furnarius rufus* (Hornero). Son sedentarios y construyen un nido de barro por año (hecho de raíces, pajas, estiércol, barro, conchillas y otros materiales de la zona). Utilizan el pico en la construcción y participan ambos miembros de la pareja. Requiere cerca de 5 kg de barro y más de una semana de trabajo, el interior está dividido por un tabique en dos zonas (cámara de cría y entrada). Los viejos nidos son ocupados por otras aves.



Anumbius annumbi (Leñatero) construye su nido con ramas secas que entrelaza en forma dedicada. *Sporophila caerulescens* (Corbatita Común) da forma a un nido construido con paja. La coloca en el centro y los costados y gira su cuerpo en el interior para amoldar el conjunto a su tamaño.





Nidos y sus habitantes (i). *Chauna torquata* (Chajá), arriba a la izquierda, hace su nido sobre el terreno. En esta oportunidad puso los huevos cada dos días y en todo momento se encontraba un miembro de la pareja cerca del nido. A la derecha el voluminoso nido de *Coscoroba coscoroba* (Coscoroba). Debajo, *Jabiru mycteria* (Yabirú), construye el nido en lo alto de una palmera. Es el miembro mayor de la familia de las cigüeñas.





Nidos y sus habitantes (ii). Arriba se muestra el nido de paja cerca de la costa y la alimentación de la cría en *Podiceps major* (Macá Grande). El joven (derecha) tiene el plumaje algo descolorido y más claro. Debajo, *Phleocryptes melanops* (Junquero) construye el nido con barro y paja, soportado entre varias ramas verticales en zonas inundadas. En este caso sobre tallos erguidos del Duraznillo (*Ludwigia* sp.).







La alimentación de las crías. En la página anterior arriba, *Tachycineta leucorrhoa* (Golondrina Ceja Blanca) alimenta a las crías en vuelo. El color del paladar funciona de atractivo para incentivar la alimentación de los padres. Las alas son largas y puntiagudas y las patas muy cortas. El pico es ancho, angosto y adaptado para la caza de insectos en vuelo. Cazán y beben mientras vuelan. Debajo a la izquierda se ejemplifica como algunas aves regurgitan alimento semidigerido para facilitar la digestión en las crías, tal es el caso de *Sicalis luteola* (Misto). Las fotografías ilustran una acción que llevó bastante tiempo (en la escala hiperactiva de estas pequeñas aves) mientras el adulto regurgitara varias veces alimento y se los pasa a la cría. A la derecha, *Mimus saturninus* (Calandria Grande) alimenta a su cría que tiene una coloración similar a los padres. En esta página la secuencia muestra a *Paroaria capitata* (Cardenilla). En la compaginación el adulto alimentó a las dos crías en distintos lugares, procurando que ellas tomaran el alimento (pequeños granos) directamente de las plantas o el piso. Ante permanentes reclamos de las crías, adopta una actitud menos complaciente, enfrentándolos con la boca abierta como respuesta.



El nido y sus dueños (i). En esta página se muestran seis casos de nidos y sus dueños. En el grupo superior se encuentra el nido de *Podiceps major* (Macá Grande); *Tigrisoma lineatum* (Hocó Colorado) y *Colaptes melanolaemus* (Carpintero Real). Debajo se muestra a *Myiopsitta monachus* (Cotorra); *Caracara plancus* (Carancho) y *Vanellus chilensis* (Tero Común). El nido de Macá Grande es muy simple, pero más simple aún es el caso del Tero Común que coloca los huevos en huecos del terreno. En el caso del Hocó Colorado, Cotorra y Carancho se trata de nidos en árboles construidos de ramas. El Hocó puede usar nidos abandonados de otras garzas, como el Chiflón. La Cotorra construye nidos comunales, complejos y grandes que se amplían constantemente con nuevo aporte de materiales. Más complejo es el nido de los Carpinteros, que perforado en los troncos lleva bastante tiempo de construcción.



El nido y sus dueños (ii). En esta segunda secuencia de fotografías se observan arriba el nido de *Fulica armillata* (Gallareta Ligas Rojas); *Mimus saturninus* (Calandria Grande) y *Sporophila caerulea* (Corbatita Común). Debajo, *Phleocryptes melanops* (Junquero); *Fluvicola pica* (Viudita Blanca) y *Myiodynastes maculatus* (Benteveo Rayado). El nido de las Gallaretas se construye de paja en montículos de la laguna. La Calandria hace un nido de ramitas muy simple, mientras que es mucho más elaborado el de Viudita Blanca. El más complejo de los mostrados aquí es el nido del Junquero, que lleva bastante tiempo de realizar como el nido del Hornero, aunque menos materiales. Corbatita Común construye un nido de paja muy delgada en forma de taza. Benteveo Rayado prefiere en este caso un hueco abandonado.



El nido y sus dueños (iii). En esta tercera secuencia de nidos se presenta arriba a *Anumbius annumbi* (Leñatero); *Phacellodomus striaticollis* (Espinero Pecho Manchado) y *Machetornis rixosus* (Picabuey). Debajo *Polioptila dumicola* (Tacuarita Azul); *Pitangus sulphuratus* (Benteveo Común) y *Coscoroba coscoroba* (Coscoroba). Son todos ejemplos de casos de nidos realizados con ramitas, con la excepción de la Tacuarita Azul, que realiza un hermoso nido en forma de copa de musgos, líquenes y otros materiales, donde coloca 3 a 4 huevos. Picabuey anida en huecos o nidos abandonados o puede construir uno semiesférico de pajas, palitos, hojas, con cerdas y plumas. Coscoroba muestra el nido elevado hecho de paja y una parte de la camada de crías.



Los padres y las crías (i). En la secuencia superior se muestra a la izquierda al padre con las crías de *Rhea americana* (Ñandú) y *Phoenicopterus chilensis* (Flamenco Austral). El Flamenco joven posee manchas oscuras más notables. En el centro se encuentran *Podiceps rolland* (Macá Común) y *Chauna torquata* (Chajá). A la derecha *Phalacrocorax brasilianus* (Biguá) y *Vanellus chilensis* (Tero Común). El Biguá joven muestra en el pecho una coloración más clara. En la línea inferior a la izquierda se observa a *Chloephaga poliocephala* (Cauquén Real) y *Anas sibilatrix* (Pato Overo). El pato overo joven muestra una coloración difusa en la cabeza. En el centro a *Anas georgica* (Pato Maicero) y *Milvago chimango* (Chimango). A la derecha *Zenaida auriculata* (Torcaza), muestra al joven en la fotografía superior.



Los padres y las crías (ii). En la segunda secuencia se muestran a los jóvenes en la línea superior del par de fotografías. Arriba se encuentran *Fulica armillata* (Gallareta Ligas Rojas); *Gallinula melanops* (Pollona Pintada) y *Bubulcus ibis* (Garcita Bueyera). Debajo a *Poospiza nigrorufa* (Sietevestidos); *Saltator aurantiirostris* (Pepitero de Collar) y *Turdus amaurochalinus* (Zorzal Chalchalero).



Los padres y las crías (iii). Esta tercera secuencia muestra arriba a *Tachuris rubrigastra* (Tachurí Sietecolores); *Amblyramphus holosericeus* (Federal) y *Troglodytes aedon* (Ratona Común). Debajo a la izquierda *Zonotrichia capensis* (Chingolo). En el centro se encuentran *Saltator coerulescens* (Pepitero Gris) y *Passer domesticus* (Gorrión). A la derecha *Sporophila caerulea* (Corbatita Común) y *Paroaria coronata* (Cardenal Común).



***Cygnus melanocorypha (Cisne Cuello Negro)* hace sus nidos entre la maleza en las lagunas.** Los padres son muy unidos y ambos intervienen en la crianza. Transporta a las crías sobre el lomo, entre las alas, para protección y movilidad. Son muy protectoras con las crías, no las abandonan nunca y las retan frecuentemente. En la secuencia se muestra una típica acción de protección. En (1) ambos padres y las cinco crías se encuentran juntos. Ante la amenaza de un intruso, uno de los padres (cualquiera de los dos) permanece con la crías y el otro (2) se dirige a defender los límites (el espacio no es fijo, corresponde a un círculo con centro en el grupo y que se mueve con ellos). El enfrentamiento es ritual pero de máxima intensidad. En (3) se muestra la cabeza extendida hacia adelante y algo arqueada. (4) consiste en hundir la cabeza en el agua. (5) y (6) el juego de cabezas vertical que indica, en este caso, beligerancia. (7) a (10) es el aleteo frente a frente, normalmente el retador se retira. En este caso no lo hace y enfrenta al defensor con las mismas herramientas. El altercado termina cuando ambos se retiran con “las cosas en claro”. Durante la escena, una Gallareta Ligas Rojas que tenía su nido a metros del lugar se encuentra en la misión de espantar a ambos contendientes con poco éxito (10) y (11).





Capítulo 8

La conducta social

Parte 1. Comprendiendo la conducta

8.1.1. La clasificación de la conducta

Este trabajo intenta abordar la conducta de las aves desde una perspectiva amplia. Se trataron las conductas relacionadas con el vuelo (cap. 4) y las migraciones (cap. 1), las conductas ligadas al canto y a la alimentación (cap. 5), la conducta reproductiva, sea el cortejo, apareamiento y cría (cap. 7). En este capítulo se aborda la resolución de conflictos mediante la agresión, los rituales y el placer.

Las conductas se mezclan: el ritual de cortejo incorpora modos de ataque y huida. El acicalamiento lleva componentes de apaciguamiento y el mostrar bellos colores se relaciona con el galanteo. Por ello existen patrones fijos de conducta que forman parte de rituales de amenaza, galanteo o apaciguamiento y han derivado de otros relacionados con el aseo y la alimentación.

Siguiendo a Audrey Manning (su ordenado libro *Introducción a la conducta animal* es una interesante guía para este ítem), partimos de que cada conducta puede interpretarse como una adaptación orientada a sostener la supervivencia. Se dirige a reestablecer y mantener el *status quo*. Es un mecanismo homeos-

tático (del griego, igual posición), de alta sensibilidad y, a su vez, muy poderoso.

El estudio de la conducta ha tenido dos enfoques que fueron antagónicos, ellos son el fisiológico y el psicológico. El primero se ocupa de los mecanismos y la relación con el sistema nervioso y endócrino; el segundo de los factores e historia que afectan a la conducta que podemos observar. La relación existente entre conducta y el sistema endócrino es tratada en un anexo separado.

Se denomina **etología** (del griego *eto*, costumbre) al estudio científico de la conducta psicológica. Un etólogo estudia la conducta de los animales en libertad, es decir, se refiere al comportamiento en la naturaleza. Si bien nos interesan ambos enfoques, la conducta observable en la vida en libertad es la que mostramos mediante la colección fotográfica.

8.1.2. La conducta compleja

Aunque son estadios diferentes, la separación entre los actos **reflejos simples** y la **conducta compleja** no está claramente definida. Es posible



8.1. El mutualismo ocurre cuando ambas especies reciben un beneficio, tal es el ejemplo de las aves que comen insectos parásitos de los mamíferos. En la fotografía *Milvago chimachima* (*Chimachima*) se ocupa de quitarle parásitos a *Hydrochoerus hydrochaeris* (*Carpincho*). Se observa la total disponibilidad del roedor al inclinarse primero y ponerse “panza arriba” después, cuando el ave rapaz se posa en el lomo y comienza su tarea.

observar características en común, con grados diversos de aplicación en cada caso:

- **Latencia:** Se puede identificar una demora entre el estímulo y el efecto. En parte, por razones fisiológicas, donde una de las causas es el retardo en la transmisión de los impulsos eléctricos en las **sinapsis** (la unión entre células del sistema nervioso). Pero, la latencia está determinada por

los umbrales de reacción de la conducta compleja. Además, es posible observar un **momento de reacción**, donde el efecto tarda en desaparecer una vez activado.

- **Adición** (la sumatoria de estímulos): El sistema nervioso central acumula estímulos de diferentes órganos sensoriales y generados en distintos momentos (adición espacial y temporal).
- **Calentamiento y fatiga:** Algunas conductas requieren de un período de calentamiento. La intensidad de la respuesta aumenta con el tiempo si se mantiene el estímulo, pero también se puede observar una fatiga, que es el decaimiento de la conducta cuando el estímulo es repetitivo.
- **Inhibición:** Es una propiedad del sistema nervioso que permite controlar la conducta, de forma que los mismos estímulos no siempre determinan la misma conducta.

Gran parte del comportamiento es **estereotipado**, siempre se realiza de la misma forma. Además es **específico**, con poca variación en la forma en que se presenta entre individuos de la misma especie. Diferentes individuos construyen nidos o cantan en una forma determinada según la especie.

El instinto y el aprendizaje

La conducta se encuentra influenciada por el instinto y el aprendizaje. El instinto opera mediante la selección natural que actúa durante la evolución de la especie. El aprendizaje tiene su aporte durante la historia del individuo. El instinto es más rígido y difícil de cambiar, pero es más duradero, ya que es el cúmulo de muchas generaciones de evolución, a su vez, es la solución adecuada para especies de vida corta o con un bajo interés parental al nacer, y por lo tanto, con pocas posibilidades de aprendizaje. La selección natural ha favorecido las respuestas heredadas en las especies donde la lentitud del aprendizaje puede ser fatal.

Si bien existe una base hereditaria, la influencia de los genes en la conducta compleja es limitada. El mayor potencial del aprendizaje es modificar la conducta de acuerdo con las circunstancias. Por ejemplo, se ha comprobado que los genes tienen que ver en el canto de las aves, debido a que cantan aunque nunca hayan escuchado a otras aves de su especie. Pero el dialecto (las variaciones del canto de su población natal) lo aprenden escuchando a los adultos en la temprana edad.



8.2. Señal de alerta en una bandada (arriba). *Tigrisoma lineatum* (Hocó Colorado) termina de cazar y tragar entero un reptil de mediano tamaño. Para facilitar el pasaje por el sistema digestivo, realiza varios golpes de cabeza y cuello. Los primeros miembros de la bandada de *Larus maculipennis* (Gaviota Capucho Café), a unos metros de distancia, se mantienen vigilantes. El alerta de la primera fila origina una fuga en masa.

8.3. La vigilancia defensiva (abajo). Se muestran dos tipos de conducta de vigilancia en *Dendrocygna viduata* (Sirirí Pampa). Dos adultos montaron guardia en ambos extremos, mientras los restantes cuatro miembros (es la camada de crías) se alimentaban. El grupo de la derecha tiene cinco miembros adultos que, ante el alerta, formaron un círculo que les permitía vigilar todos los ángulos.



Estadios del aprendizaje

Para ordenar el estudio del aprendizaje, se ha intentado una escala. Siguiendo a W. H. Thorpe y en una forma creciente de complejidad, se pueden indicar los siguientes grados:

- **Habitación.** Es la forma más simple y consiste en la pérdida de un hábito, lo que permite ahorro de tiempo. Por ejemplo, las aves se acostumbran a ver el "espantapájaros" en la huerta.
- **Reflejo condicionado.** Este concepto resulta inseparable del fisiólogo ruso Pavlov, quien ensayara con perros.
- **Ensayo y error.** Es un aprendizaje asociativo, que modifica la conducta para obtener un beneficio.
- **Aprendizaje latente.** Con este aprendizaje no existe un beneficio evidente inmediato. Por ejemplo, la exploración del territorio aporta un conocimiento que potencialmente es importante para el animal, aunque no sea de aplicación inmediata.
- **Aprendizaje intuitivo.** La intuición puede resolver problemas sin la participación de un aprendizaje evidente por tanteo o luego de un proceso de deducción.

Un caso especial es la **impronta** o el **troquelado**. Ha sido definido por K. Lorenz como un proceso que ocurre luego de nacer. Se da por única vez, deja una impronta irreversible y tiene una ventana de tiempo de ocurrencia pequeña. Lorenz observó que al nacer los patos asocian lo primero que ven con la figura materna y están propensos a seguirla. Esta impronta tendría especial importancia para el reconocimiento de la especie en la edad de reproducción y serviría en la separación entre especies cercanas.

Categorías de los actos sociales

La conducta relaciona miembros de la comunidad y otras comunidades. Las especies que viven en colonias llevan a cabo comportamientos que están ausentes en aquellos que viven en forma solitaria.

Las conductas en sociedad (intra-especie) se las puede agrupar en cuatro categorías de acuerdo con el beneficio o costo que resulta para el que realiza y recibe dicha conducta. Si el acto beneficia al realizador y receptor se llama **cooperativo** (figs. 8.2 y 8.3). Si beneficia sólo al realizador se llama **egoísta**, si sólo beneficia al receptor, **altruista**, y si perjudica a ambos se llama **malicioso**.

Se utilizan términos como egoísta o altruista que no implican una actitud consciente, no se trata de un juicio de valor. El altruismo no existiría si no acarreará un beneficio, por ejemplo, en términos de reproducción de los miembros de la misma familia. Por ello es que el comportamiento malicioso es raro.

La interacción entre especies se clasifica teniendo en cuenta si el resultado produce un beneficio o un daño al organismo. Las especies que luchan por un mismo recurso están en **competencia**. Cuando uno de ellos toma ventaja, se lo llama **predador** o **parásito** y al que sufre el daño, **presa** u **hospedador**. Cuando ambos obtienen beneficios, es una relación **mutualista** (fig. 8.1). Si uno se beneficia pero el otro no es afectado, se llama **comensalismo**. Si uno es damnificado y el otro no se beneficia, se llama **amensalismo**.

Utilizando estos conceptos podemos hacer algunos comentarios genéricos. El resultado de la interacción depende de la abundancia de recursos, una interacción podrá cambiar si los recursos disponibles escasean. La competencia reduce la abundancia, en última instancia el ser humano es un fuerte competidor de la mayoría de las especies.

La interacción **predador-presa** normalmente sigue tendencias estables. Un aumento excesivo en la cantidad de presas tiene un correlato de incremento en predadores, lo que provoca una reducción de presas y la consiguiente baja de predadores.

La ausencia de competencia puede llevar a una explosión de miembros de una especie. Esto se observa en las especies introducidas en hábitat extraños donde no tienen depredadores naturales y pueden expandirse sin límites, afectando así la estabilidad de las poblaciones autóctonas. El hombre ha sido un importante vehículo de introducción de especies foráneas en todo el planeta. También el exterminio de una especie puede llevar a la proliferación de las que eran sus víctimas en la cadena alimenticia.

El **mutualismo** se puede observar en la relación entre las aves y las plantas que depende de aquéllas para la dispersión de las semillas. La mayoría de los frutos que requieren de aves como vector de difusión son de color rojo y no poseen olor (lo que resulta atractivo para las aves y no para otros comedores de frutos). Algunos frutos tienen gusto desagradable para los mamíferos, pero no para las aves. El picaflores es otro ejemplo de ave que tiene una relación de mutualismo con las flores a quienes poliniza.



8.4. Comportamientos y rituales ancestrales. Desde Darwin la clave usada para armar la filogenia de los animales ha sido la morfología (forma y estructura del animal). Pero K. Lorenz señaló que las semejanzas en las pautas de comportamiento pueden ser útiles en la reconstrucción de la historia evolutiva (filogenia) de la especie. Aquí se muestran dos casos muy elementales. En el primero, las aves se rascan la cabeza con la pata. Como el pico no llega a todas las partes del cuerpo, la pata es útil en el acicalamiento de zonas como la cabeza. Muchas aves lo hacen de la misma forma que un perro (bajando el ala y con la pata sobre ésta). Esto prueba que ciertas pautas de conducta son ancestrales y comunes a clases de animales muy distantes. Los ejemplos de la izquierda son de *Himantopus melanurus* (Tero-real); *Dendrocygna bicolor* (Sirirí Colorado) y *Tyrannus melancholicus* (Suirirí Real). Otro comportamiento instintivo se muestra con el *Colaptes melanolaemus* (Carpintero Real), derecha. El carpintero cambia la pata izquierda de rama y en esa acción se resbala y pierde la estabilidad. Luego de recuperada, observa el lugar donde se resbaló. Esto, ¿no le recuerda qué hace un humano cuando tiene un resbalón en la calle?

8.1.3. Conducta y hormonas

La conducta está influenciada por el sistema nervioso y endócrino. Este último sistema está formado por diversas glándulas internas que liberan hormonas directamente en el líquido extracelular. Por ejemplo, en el hipotálamo se encuentra la glándula pituitaria que genera las principales hormonas

que causan efectos en la conducta. La entrada de un estímulo al cerebro incita al hipotálamo a activar al sistema nervioso autónomo, cuando la adrenalina comienza a circular, el animal muestra emociones frente al estímulo. Muchas aves poseen crestas o copetes que se realzan en situación de amenaza.

Se sabe que los animales gustan del estado de excitación ya que cuando se los habilita para activar electrodos conectados al propio hipotálamo, lo hacen hasta quedar exhaustos. El hipotálamo genera la hormona **dopamina** que controla las funciones como el apetito y los estímulos sexuales. Se encuentra en la parte central del cerebro y ofrece el estado de excitación ligado a la "búsqueda" de alimento y pareja. Lo que más los satisface es la búsqueda, mucho más que encontrar.

¿Qué es una hormona?

Hormon significa poner en movimiento. La primera hormona fue la **secretina**. El experimento que permitió detectar esta hormona es muy interesante. Se bloquearon las vías nerviosas en un perro, pero no los vasos sanguíneos ligados al sistema digestivo. Como la secreción de jugos gástricos continuó siendo normal, se llamó secretina a la sustancia que, transportada por el flujo sanguíneo (el nervioso estaba interrumpido) tenía influencia sobre el páncreas.

El sistema nervioso y el endócrino tienen funciones de comunicación y coordinación, pero la escala de tiempo y espacio en la que actúan es muy distinta. El sistema nervioso trabaja con impulsos eléctricos y es efectivo para cambios rápidos y de corta duración. El sistema endócrino actúa mediante moléculas químicas activas por períodos largos. El primero tiene efectos sobre los músculos, el segundo sobre casi todas las células.

Las hormonas son un sistema químico de mensajes que permite cambios en el interior del animal. Por ejemplo, los cambios en la longitud del día percibido por los ojos, activa el hipotálamo que estimula la hipófisis para liberar hormonas y actúa aumentando el tamaño del sistema reproductor de las aves.

La señalización química existe aun en los organismos unicelulares. Las hormonas son moléculas antiguas que han evolucionado con lentitud, pero adaptables para cumplir funciones nuevas. Por ejemplo, la **prolactina** regula la producción de "leche de buche" en ambos sexos de las palomas. Pero lo hace también con la leche materna del ser humano; en los anfibios los prepara para la reproducción y en los peces que migran entre agua dulce y salada (como el salmón) regula el mantenimiento del equilibrio osmótico. En otras clases de peces, la prolactina controla el cambio de color ya que actúa sobre las células pigmentarias de la piel.

La conducta y las hormonas interactúan. La conducta también afecta a la generación de hormonas, por ejemplo, las palomas hembras no ponen huevos en ausencia de un macho. El galanteo del macho colabora en la producción de hormonas sexuales de la hembra. Para la paloma hembra la presencia de un macho activo (con acciones de galanteo) es más efectiva que la de un macho castrado. La paloma macho genera prolactina y comienza a producir "leche" con sólo la presencia de una hembra incubando, aunque no tenga participación. El cortejo en los grupos coloniales es una actividad tendiente a sincronizar la reproducción, de esta forma, las distintas parejas se encontrarán en etapas similares de reproducción. Otro ejemplo proviene de las aves que parasitan a otras colocando sus huevos en los nidos de éstos, y responden a la conducta visible de nidificación del anfitrión, de forma que ovulan en forma sincronizada.

Ejemplos de hormonas

La glándula pituitaria (o hipófisis) en el hipotálamo, es quizás la más importante del sistema endócrino ya que lo controla en forma general, haciendo generar hormonas en otras glándulas. La prolactina es producida aquí y la duración del día estimula la glándula que genera **gonadotropina** que actúa sobre el metabolismo de grasas y la muda de plumas.

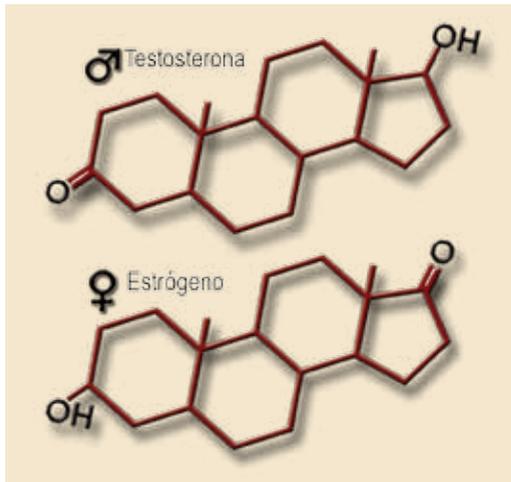
La **glándula pineal** (ubicada entre los dos hemisferios cerebrales) produce la **melatonina** que actúa sobre los ritmos circadianos (cerca del día). Se la utiliza para sincronizar el ritmo interno con los ciclos externos de día-noche. La glándula pineal es sensible a la luz y la hormona melatonina está vinculada con el canto y la reproducción, también provoca el exceso de alimentación que es asimilado como grasas.

Un tipo interesante de hormona son las **endorfinas**. Son opiáceos naturales del cuerpo que controlan el dolor: presentan una actividad similar a la morfina como analgésico natural contra el dolor. Los receptores del dolor son terminaciones nerviosas muy poco especializadas.

Las gónadas (ovarios y testículos) generan **estrógenos** en la hembra y **andrógenos** en el macho (testosterona). Son responsables del desarrollo de los caracteres secundarios (como el canto y la muda) y de los ligados a la reproducción (el tamaño de las gónadas en distintas épocas del año). Están presen-

tes en ambos sexos, pero en distinta proporción. El estrógeno y la testosterona tienen casi la misma estructura química de anillos, pero los resultados en ambos sexos es diferente.

El comportamiento como padres está bajo el influjo de la hormona **oxitocina** en las hembras y la **vasopresina** en los machos. Ambas son sustancias antiguas que derivan de la **vasotocina** que es la hormona sexual disponible en los anfibios.



8.5. Las hormonas sexuales testosterona (arriba) y estrógeno (abajo).

La diferencia es de sólo un aminoácido, lo que ayuda a probar lo estable de la estructura química de las hormonas. La oxitocina en el cerebro de la hembra la prepara para ser una buena madre y la vasopresina en los machos para permanecer junto a la hembra. Es llamada la hormona de la monogamia. Es posible observar a miembros de *Dendrocygna viduata* (Sirirí Pampa) acicalarse mutuamente, en un acto de compañerismo y amor, quizás gobernado por niveles muy elevados de estas hormonas.

Otra hormona interesante es la **epinefrina**, que es liberada por la glándula suprarrenal (encima del riñón) y desencadena las respuestas de lucha o huida. Cuando actúa sobre los receptores del corazón aumenta la velocidad de los latidos, en el hígado produce la interrupción de la digestión por restricción de la circulación de sangre, y aumenta la circulación en los músculos para la huida o lucha. En el tejido adiposo favorece la degradación de las grasas para obtener energía. La epinefrina prepara todo para la reacción, el cerebro decidirá que hacer mediante el

sistema nervioso. La vida media de la epinefrina en la sangre es de 1 a 3 minutos, lo cual es un tiempo corto para una hormona.

La hormonas sexuales en las aves

El comportamiento de territorialidad es distinto en verano o invierno y esto depende en parte del nivel de testosterona. Esta hormona juega un importante papel en la agresión durante el contexto reproductivo; pero el comportamiento territorial en otras épocas de año son independientes del control hormonal de las gónadas. En la época de crianza se produce una situación antagónica entre la agresión (que requiere elevado nivel de testosterona) y el cuidado parental (que necesita un bajo nivel). Por ello es que el nivel de testosterona durante el ciclo anual de vida se mantiene al mínimo durante los meses de invierno. Se incrementa dramáticamente para el apareamiento y se reduce a un valor intermedio durante la incubación y crianza de la prole.

La testosterona es necesaria para el comportamiento sexual, la agresividad en el contexto reproductivo, el desarrollo de los caracteres sexuales secundarios, la hipertrofia muscular y la espermatogénesis (la multiplicación de las células sexuales). Sin embargo, un elevado nivel de testosterona durante un tiempo excesivo tiene un costo. El primero es un costo energético por la hiperactividad, existen efectos oncogénicos (cancerígenos), la reducción del sistema inmune; la reducción en las reservas de grasas, el incremento de mortalidad o de heridas, y la interferencia en el cuidado parental de las crías.

Se sabe que aquellas aves a las que se les ha inyectado un nivel de testosterona adicional mediante implantes subcutáneos, han tenido una mayor preferencia por las hembras que los implantados sin testosterona adicional. Pero mostraron un menor cuidado parental de las crías. Además, cantaron por más tiempo, se expusieron más y vivieron menos. Los machos con testosterona adicional son más atractivos para las hembras y producen mayor cantidad de descendientes, pero de menor tamaño. Un descendiente más pequeño tiene tasas más bajas de la supervivencia que un descendiente más grande. La testosterona adicional también produce canto más dulce y permite al ave que vuele más lejos. Los niveles elevados de la testosterona aumentaron la actividad que atrae a los depreda-



Fulica armillata (Gallareta Ligas Rojas) con un elevado nivel de testosterona. En una playa de la laguna corre hacia el rival inflando el cuerpo para aparentar más tamaño y con la cabeza baja amenazante. Sin embargo, en la medida que se aproxima, el riesgo aumenta y decide regresar con el mismo aspecto desafiante.

dores acortando la esperanza de vida. La testosterona también produjo padres menos atentos a sus descendientes, con menos visitas al nido y menos alimento entregado.

El manejo del nivel de testosterona a corto plazo se estudió con especies de la familia *Thamnophilidae*. Se midió el nivel de testosterona por análisis de sangre en diversas horas durante dos años en su hábitat natural. La testosterona en los machos aumentaba cuando se instalaban en territorios nuevos o buscaban compañera. Luego, cae y sigue siendo baja. Pero cuando se enfrentaban en su territorio a otros competidores o por un tiempo prolongado a sonidos grabados, aumentaron nuevamente el nivel de testosterona y llegaron a ser más agresivos, incluso en el período sexual de inactividad, donde las gónadas están en regresión. No se conoce en detalle cómo lo hacen, pero permite aumentar la testosterona a voluntad por períodos cortos de tiempo.

El stress

La morfología, la fisiología y la conducta en las aves tienen un ciclo anual que es predecible. Superpuesto a esto existen eventos no predecibles que involucran cambios rápidos fisiológicos y de conducta. Por ejemplo, los cambios ambientales, riesgo en el *status* social, la presencia de predadores, etc. Estos eventos son originados por hormonas en el circuito pituitaria-hipotálamo (corti-costerona). El *stress* tiene potencialmente consecuencias dañinas si se mantiene por largo tiempo. Los animales deben controlar el nivel de hormonas de *stress* con otras que lo reduzcan. La concentración hormonal tiene 3 niveles. El nivel más bajo corresponde al de sustentación y soporte de la vida. El nivel intermedio corresponde a las fluctuaciones estacionales y son predecibles. El nivel superior de concentración hormonal se relaciona con los niveles de *stress* no predecibles.

Como reacción a cambios en el medio ambiente las aves modifican la conducta y fisiología. Esto es bien conocido para el tracto digestivo, pero también se ha verificado que ciertas aves ajustan la maquinaria de vuelo de acuerdo con los riesgos de predación. En un experimento bajo condiciones controladas con *Arenaria interpres* (Vuelvepedras) se enfrentó a un grupo con siluetas de raptor y a otro con siluetas de gaviotas volando. El modelo de un raptor indujo una mayor actividad de vuelo. Al cabo de unos días, el peligro de depredación indujo un incremento en la masa muscular de los pectorales del orden del 3,6 %. Esto demuestra que los factores de riesgo pueden afectar directamente el tamaño de los órganos.



Capítulo 8

La conducta social

Parte 2. Agresividad y ritualización

8.2.1. La solución de conflictos

La conducta conflictiva puede ser motivada por la seguridad o la conquista (territorio, hembras, alimento, etc.). Ligada como está a la conducta del defensor o atacante, es universal. Se invierte gran parte del tiempo en la vigilancia, pero la lucha se resuelve en pocos segundos en la vida natural. En cambio, en el laboratorio se ha estudiado la reacción frente a situaciones conflictivas crónicas con el propósito de asemejarlo al comportamiento humano.

La agresividad no tiene límites claros. Se define como agresión a la acción ofensiva que obliga al otro a abandonar lo que tiene o trata de conseguir. Algunos etólogos agrupan la agresión en el término de conducta **agonística** (del griego, **combatiente**), donde se incluyen todas las conductas relacionadas con la lucha, agresión, defensa, sumisión y huida.

La agresividad se separa en dos variantes: la agresividad depredadora y la emocional. La **agresividad depredadora** se produce porque para el cazador sería agradable cazar. Este impulso se contrapone con el costo energético que se desperdicia si el ave caza sólo por placer y no para alimentarse. Al adoptar un comportamiento agresivo se tienen tres costos: el costo energético (lo que se invierte

en realizarlo), el costo de riesgo (posibilidad de salir lastimado o muerto) y el costo de oportunidad (mide la relación entre dos comportamientos alternativos). Por ejemplo, un ave que dedique todo su tiempo a la alimentación, no tendrá éxito reproductivo alguno.

En cambio, la **agresividad emocional** tiene que ver con la furia. Se trata de la agresividad para afianzar la dominancia o pertenencia del territorio, normalmente entre machos. También está la agresividad originada en emociones como el miedo, el dolor o el *stress*, o una combinación de éstas. Además se encuentran casos de agresividad patológica.

La agresividad por causas territoriales muestra una elevada dispersión entre el comportamiento y el tamaño del territorio. Un ave rapaz domina territorios de varios kilómetros cuadrados y una gaviota menos de un metro cuadrado. En los animales gregarios que viven en colonias, la agresividad se sublima y desaparece y la distancia individual se reduce al mínimo. Cuando los individuos se separan en pequeños grupos o familias, la agresividad aparece nuevamente.

La posesión de un territorio está ligada a la obtención de alimento, pero tiene otras motivaciones. Por ejemplo, la conservación de la pareja, evitar

a predadores y controlar la introducción de enfermedades (parásitos) por parte de otros miembros de la especie.

Los límites del territorio no son claros. Podemos observar cómo un ave persigue a un intruso que se posó en su territorio hasta que se encuentra en el territorio de otro, entonces pasa a ser el perseguido y vuelve a sus límites. El territorio tiene límites laxos con una estabilidad dinámica. Es un balance entre ataque y huida, donde se reconoce la derrota con rapidez y se pone distancia para evitar el daño.

Miedo, dolor y stress en las aves

Por supuesto que las aves sienten dolor, pero lo ocultan para impedir que se conozca esta debilidad. En la naturaleza, los débiles suelen vivir menos. Temple Grandin en su libro *Interpretar a los animales* ha avanzado la hipótesis de que los animales sienten tanto dolor como los humanos, pero que el sufrimiento es mucho menor. Sería la razón por la cual no muestran el estado de desgracia en que se encuentran (fig. 8.6). Paralelamente introduce la idea de que el miedo sería peor que el dolor, pero que los animales están preparados para no asustarse más de lo debido.

Las aves viven situaciones conflictivas graves dominadas sólo por el *stress*. Hay una extensa gama de causas de *stress* (estresores). Son la huida frustrada (por ejemplo, en época de crianza los padres están atados a los hijos y algunas especies mudan todo su plumaje) la superpoblación (que lleva al enfrentamiento entre grupos cercanos), las condiciones climáticas adversas (la sequía, frío o calor extremo), etcétera.

El miedo y dolor pueden provocar agresión, siendo la frustración una causa frecuente de conflictos. Sometidas a *stress* crónico pueden enfermar y morir, aun sin heridas, debido al exceso hormonal. Pero también han desarrollado armas para reducir el *stress*. Por ejemplo, la postura de apaciguamiento permite minimizar los estímulos de terror sin la necesidad de huir.

La agresión se parece mucho más a la contraofensiva de la presa originada en el miedo, que el ataque del cazador. Muchas aves de menor tamaño atacan al predador intentando que se retire del territorio de cría. Pero, la principal amenaza para una especie no es la relación cazador-presa, sino el competidor por los mismos recursos.

Una categoría interesante del comportamiento combativo es la **reacción crítica**. Ocurre cuando el más débil se encuentra en situación de no poder huir y tampoco puede esperar una gracia del más fuerte, entonces, la agresividad llega a un punto máximo. Se puede recordar las sentencias de Sun Tse (general chino al que se le atribuye el celebre libro *El arte de la guerra*), que aconseja no rodear al enemigo por los cuatro costados, ya que luchará hasta la muerte.

8.2.2. Ritualización en las aves

Para evitar la lucha, las aves emplean estrategias distintas, como "desaparecer" o huir. Para pasar inadvertidas usan plumajes para mimetizarse, la inactividad o la vida en bandadas (el anonimato de la multitud).

Gracias a plumajes bien elaborados y a colores no llamativos (el mimetismo), las aves se confunden con su entorno. Varias familias de aves compensan la poca capacidad de locomoción con colores y patrones en el plumaje de difícil detección, son los plumajes crípticos. Las crías son obligatoriamente miméticas, ya que no pueden huir ni defenderse. Muchas crías se parecen a la hembra adulta y ambas son miméticas. En algunas especies, los machos sólo desarrollan plumajes llamativos en época de apareamiento.

El mimetismo se combina con la conducta de permanecer inmóviles, ya que el movimiento llama la atención. Sólo huyen en situaciones de máxima necesidad. Un caso extremo es *Nothura maculosa* (Inambú Común) que toma vuelo cuando el cazador humano se encuentra a pocos pasos de distancia, y suele ser presa fácil de las armas de fuego. Otras aves tratan de evadir los períodos de caza de las aves rapaces, por ejemplo, migrando de noche para evitar a los predadores diurnos.

Otra forma de "desaparecer" es la formación de colonias. Casi con seguridad la primera organización social, antes incluso que la familia, fue la "**multitud anónima**". En las aves puede observarse como un agregado de muchos grupos familiares en los patos o como una bandada democrática en los gaviotines. Cuando se forma una bandada, cada individuo se torna difícil de identificar por los predadores. Se ha podido medir que la tasa de éxito en la caza de un ave rapaz disminuye con el aumento de la cantidad de miembros en la bandada víctima. La



8.6. Las aves no demuestran el estado de desgracia en que se encuentran. Las fotografías muestran algunos casos donde las aves están en inferioridad de condiciones pero aun así siguen adelante. En la línea superior a la izquierda, *Milvago chimango* (Chimango) muestra la pérdida de varias plumas primarias del ala derecha y no por ello presenta un cambio de conducta. A la derecha *Sterna hirundo* (Gaviotín Golondrina) tiene una pata herida. En el centro *Callonetta leucophrys* (Pato de Collar) tiene una malformación de nacimiento en la pata derecha que no le ha impedido llegar a ser adulto y *Coragyps atratus* (Jote Cabeza Negra) muestra la pata rota colgando. Debajo, *Ardea cocoi* (Garza Mora) aparenta normalidad cuando está posada, pero al levantar vuelo deja ver la cola destruida, sólo formada por algunos raquis pelados. Debido a que se encontraba en una zona de yacarés es posible suponer que recibió esta herida de uno de ellos al intentar atraparla. Las plumas de la cola se recuperarán en la próxima muda, el susto perdurará.

masa reacciona en forma conjunta y el predador pierde contacto con un individuo en particular. Una bandada de gaviotas reacciona a una amenaza con un desbande desordenado. Algunas especies siguen movimientos en masa como olas (en los gaviotines) y otras lo hacen en grupos pequeños y con afinidad (los patos).

Muchas organizaciones animales no son democráticas, tienen un líder alfa y quizás uno beta. Las especies de aves que tienen una organización social se basan en jerarquías de dominancia y éstas se resuelven mediante agresiones controladas (como el picoteo). Una vez establecida la jerarquía, una simple "mirada a los ojos" será suficiente. Otras especies, como el *Sterna hirundo* (Gaviotín Golondrina), forman bandadas en la estación no reproductiva donde no muestran una relación jerárquica.

Como última instancia quedan dos alternativas: huir o pelear. Ante una amenaza, el ave emprende el vuelo o se sumerge si está flotando. Pelear no es una buena alternativa, pero es la última en casos extremos. Ante la alternativa de huir o pelear, surgen varias preguntas con respuestas complejas, una cuestión es ¿cuál es la mejor estrategia para utilizar en caso de enfrentamiento? Un intento de respuesta se obtiene desde la **teoría de juegos**. Una segunda cuestión sería ¿cómo se llega al apaciguamiento o al ataque? Puede auxiliarnos la **teoría de la catástrofe**. Ambas se analizan más adelante.

Se distinguen dos fases en la lucha: el enfrentamiento preliminar y el contacto físico. La prolongación de la primera fase por un largo tiempo se transformó en los rituales de combate. Para el enfrentamiento preliminar las aves disponen de herramientas para dirimir el altercado sin contacto físico. Por ejemplo, mediante crestas sólo visibles en los momentos de extrema tensión o hinchando el plumaje para parecer más grandes. El *Machetornis rixosus* (Picabuey) tiene una cresta roja que se observa en momentos de extrema tensión. Las garzas levantan el pescuezo apuntando al cielo e intentando amedrentar al oponente.

En la primera mitad del siglo XX, los etólogos K. Lorenz, N. Tinbergen y K. von Frisch, determinaron un punto de vista novedoso en el comportamiento animal. Señalaron que por razones genéticas pueden llevar a cabo actos complejos en respuesta a estímulos simples. En otras palabras, existen conductas complejas que se heredan.



Haematopus palliatus (Ostrero Común) tiene un gesto muy ritualizado que utiliza con mucha regularidad y con diferentes objetivos. Baja la cabeza y emite sonidos fuertes y penetrantes característicos. En este caso dos especímenes se "saludan al pasar".

Fue W. Huxley a principios del siglo XX quien encontró que ciertas pautas se transforman en ceremonias simbólicas y les dio el nombre de **ritualización**. La ritualización se basa en los siguientes aspectos básicos:

- El ritual parte de patrones de conducta conocidos, lo cual se conoce como emancipación, pero con variantes profundas de forma y énfasis.
- Realiza cambios de umbral y frecuencia necesarios para convertir el patrón de conducta en un ritual. Para tener eficiencia, las señales sociales deben ser claras y fuertes.
- La ritualización deberá ser prolongada, lo que indica la efectividad a largo plazo.

Uno de los rituales más elementales es el **ritual de apaciguamiento**. Su papel es el de suprimir o reducir el ataque en aquellas situaciones donde la huida es desventajosa. No resulta conveniente huir si se vive dentro de una bandada o colonia. Un ejemplo ocurre previo al cortejo de apareamiento, período en el que se intenta reducir las conductas hostiles del

congéneres. La hembra muestra su disponibilidad a apartarse mediante posturas que incluyen la cabeza baja, lo que demuestra que no está agresiva. La postura de amenaza y de apaciguamiento puede derivar de un mismo movimiento; la cabeza levantada (amenaza) o la cabeza agachada (apaciguamiento). Las gaviotas tienen un ritual de apaciguamiento de estas características. Los patos muestran su agresividad apuntando con el pico inclinado hacia delante y arriba.

La selección natural ha favorecido las conductas tendientes a mantener unido al grupo, evitando las heridas. El apaciguamiento reduce el *stress* y le permite al individuo sumiso permanecer en el grupo.

Todo ritual se soporta sobre la premisa de "extender los tiempos". Prolongar lo más posible los tiempos permite llegar a situaciones donde uno de los contendientes se retira sin luchar. Cuanto más prolongado es el combate, más ritual se torna. Dos garzas que se retan con el cuello en alto, pueden hacerlo por largo tiempo sin enfrentarse. Si evitan este ritual, el contacto es inevitable. Una característica del ritual es la ausencia de daño. Algunas veces se puede ver a un ave que ataca y de pronto se retira al estar cerca del rival, sorprendido por su propia temeridad.

Lo irracional en las aves

Los supermercados influyen sobre las opciones de los compradores cuando cambian la gama de los productos que ofrecen. Por ejemplo, se presentan

para la elección dos marcas competidoras y luego se introduce un producto nuevo. Se sabe que en los humanos cerca de un tercio cambia de marca. Cuando se estudiaron a las aves en situaciones similares se observó un comportamiento equivalente.

El Picaflor se alimenta del néctar de flores, necesita comer casi constantemente debido a su alto metabolismo y vuelven siempre a la misma área para sus comidas. Entonces, los investigadores crearon un macizo de flores falso mediante hojas del plástico que contenía recipientes de alimentación con una solución de sucrosa en cantidades y concentraciones variables. El papel coloreado externo imitaba los pétalos de la flor y el color indicaba la concentración del néctar. Bajo circunstancias normales, el Picaflor prefiere flores que contienen volúmenes más dulces o más grandes de néctar. Sin embargo, la introducción de trampas alteró sus opciones. La preferencia por una flor blanca nueva aumentó sin importar el volumen del néctar o la concentración. Esta investigación demostró que las aves, como los seres humanos, son realmente más irracionales (están menos "programadas") de lo que pensamos. Están preparadas para tomar una decisión inmediata basada en las opciones que tienen disponibles. Este tipo de información debe tenerse en cuenta en una amplia gama de problemas biológicos que implica la toma de decisión animal, sea en cautiverio o en el balance ecológico.

Conductas de las aves: (4) Como resolver conflictos

La lucha desgarbada. Algunos comportamientos muy agresivos pueden no involucrar daño físico. Muchas veces la estrategia no es hablar suavemente y esconder un arma, sino hablar a los gritos y pelear desordenadamente, pero echar a correr si el oponente no queda lo suficientemente impresionado. En esta página, *Larus dominicanus* (Gaviota Cocinera) como otros miembros de la familia Laridae, muestra como las discusiones pueden llevarse y mantenerse en el terreno de los gritos estruendosos.

En la página siguiente se ilustra el combate entre dos especies del orden Charadriiformes. A la izquierda *Tringa flavipes* (Pitotoy Chico) y a la derecha *Himantopus melanurus* (Tero Real). Ambos mantienen luchas poco rituales y con similar falta de estilo. Son aves que utilizan sus largas y delgadísimas patas como armas ofensivas, pero de baja eficacia para hacer daño. Los combates están conformados por varios altercados sucesivos, caóticos, de muy breve duración cada uno. Finaliza cuando uno de ellos se retira unos metros poniendo fin al contacto cercano. Pero en el caso del Tero Real es posible presentar esta secuencia algo inusual donde uno de ellos logra asir por el pescuezo al otro con el pico. Si bien se estima que el efecto de daño es mínimo, no deja de llamar la atención la agresividad en juego debido a las condiciones en que se produjo. La escena fue captada cuando un individuo solitario se aproximó a una pareja estable.







Ardea alba (Garza Blanca) en varias facetas de lucha. Arriba a la izquierda, salen de la fase ritual (con cabeza alzada y caminando en forma ceremonial entorno a la otra) e ingresan en la fase de lucha (salto e intento de tomar la pata con el pico). A la derecha, se muestra un ataque y contraataque. En la página siguiente, se observan cuatro facetas de una larga secuencia de enfrentamientos con violencia creciente.





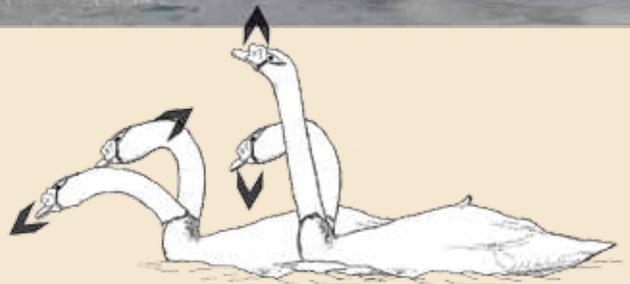
A la izquierda la persecución aérea de Ardea cocoi (Garza Mora). Finaliza cuando el atacante toma la pata del perseguido con el pico. A la derecha, el salto coordinado frente-a-frente que termina con la huida de uno de ellos.



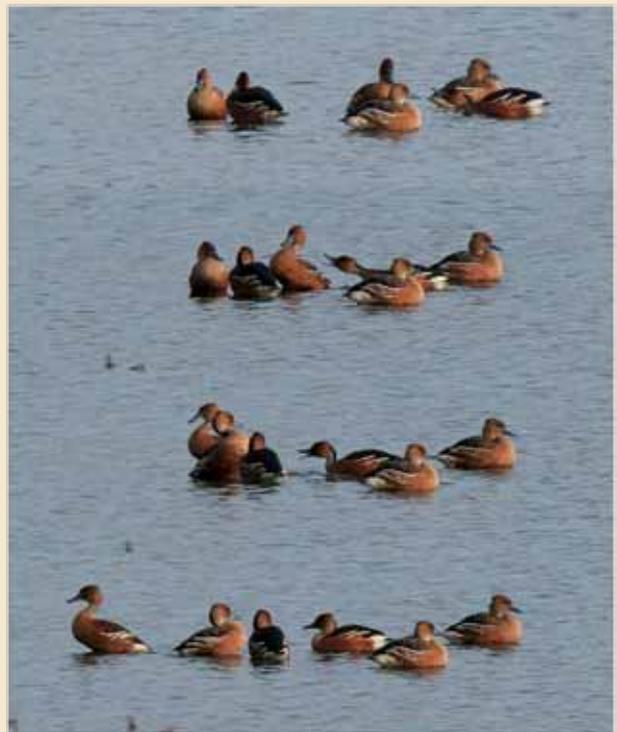


Cygnus melanocorypha (Cisne Cuello Negro)

Rituales del Cisne Cuello Negro. Cuello extendido hacia adelante y cabeza bajo el agua indican agresividad máxima. Movimientos de cabeza hacia arriba-abajo son un saludo o advertencia. Aleteo parado en el agua es una muestra de poder. En la página opuesta se muestra una persecución.







Rituales en los patos. Arriba, *Anas flavirostris* (Pato Barcino) nos muestra una escena común entre los patos. Un miembro de la pareja (en el centro) insita al otro (a la derecha) a espantar al intruso (a la izquierda). Esto se hace avanzando con la cabeza y el pico apuntando al oponente. Abajo a la izquierda, *Anas platalea* (Pato Cuchara Macho) realiza el ritual. A la derecha se observa la expulsión "a punta de pico" en *Dendrocygna bicolor* (Sirirí Colorado).

En la página siguiente, dos parejas de *Callonetta leucophrys* (Pato de Collar) compiten por un pequeño espacio de territorio. Una se encuentra en la posición en disputa (aparentemente insignificante). La pareja retadora llega emitiendo sonidos amenazantes (claros y fuertes) y con la cabeza baja. El macho retador persigue al otro macho hacia la izquierda de la imagen, expulsándolo a "punta de pico". K. Lorenz había recalcado ya la importancia de este tipo de conducta donde la pareja actúa en conjunto y permite reafirmar los lazos de unión entre ambos.





Una mirada o un gesto son suficientes. En esta página a la izquierda se observa como la posición “privilegiada” que ocupa una *Fulica leucoptera* (Gallareta Chica) es reclamada por otra. Una obliga a la otra a moverse a una posición más baja en el tronco sumergido (la “ley del gallinero”) con sólo una mirada. La posición social en el grupo había sido dirimida con anterioridad mediante las “carreras sobre el agua”, típicas en esta familia de aves. A la derecha, *Phoenicopterus chilensis* (Flamenco Austral) utiliza el largo pescuezo para correr a un miembro del grupo de la zona de alimentación que ocupa.

En la página siguiente a la izquierda se puede observar como en un grupo de *Coscoroba coscoroba* (Coscoroba) se puede detener la arremetida con sólo una mirada de frente. Son situaciones casi imperceptibles pero que ponen en evidencia la autoridad de algún miembro sobre el otro. A la derecha, dos *Charadrius falklandicus* (Chorlito Doble Collar) se enfrentan cara a cara. Por dos veces consecutivas uno de ellos logra desafiar con éxito al otro haciéndolo retroceder de un saltito cada vez. Debajo se observan dos posturas diferentes en *Molothrus bonariensis* (Tordo Renegrido). Una de ellas, el cuerpo estirado y con la cabeza y pico apuntando al cielo, es la postura de autoridad o desafío. Se puede observar como el uso de esta postura logra que un espécimen desplace a otro desde el atalaya de un poste de alambrado. La otra postura, más agresiva y usada también durante el cortejo para impresionar a la hembra, corresponde a englobar las plumas del cuerpo, extender las alas y volar o caminar con movimientos de balanceo laterales.





El histrionismo como herramienta para impresionar (i). *Jacana jacana* (Jacana) danza frente a un intruso humano (el fotógrafo). Una pareja con una cría de Jacanas se encontraba en el bañado, cuando la interrupción humana obligó a retirarse a un adulto y la cría. El miembro restante permaneció en el lugar y, visiblemente, preocupado desarrolló esta danza con movimientos de balanceo del cuerpo, agitando las alas y caminando sobre la vegetación flotante.



El histrionismo (ii). A la izquierda arriba *Chionis alba* (Paloma Antártica) enfrenta a *Larus atlanticus* (Gaviota Cangrejera). Debajo, dos *Machetornis rixosa* (Picabuey) se enfrentan con el único recurso de hinchar las plumas del cuerpo y erizar el copete rojo. A la derecha, *Troglodytes aedon* (Ratona Común) emite su canto con movimiento de las alas lo que le da cierto énfasis auditivo y visual. Debajo, *Polioptila dumicola* (Tacuarita Azul) realiza movimientos con las alas abiertas caminando sobre el tronco que pueden interpretarse como una acción orientada a impresionar.



El histrionismo (iii). Dos demostraciones de poder erizando el plumaje. Arriba es el caso de *Egretta thula* (Garcita Blanca) que utiliza las plumas eréctiles de la cabeza y el cuello para simular un tamaño mayor y ganar la discusión sin necesidad de contacto físico. Debajo, *Rhea americana* (Ñandú) abre sus alas y las balancea a los costados cuando escapa del peligro corriendo en zigzag, de forma que simula un mayor porte y distrae al oponente.

Las luchas de los Falconiformes. En la página siguiente se muestra dos tipos de enfrentamiento en *Caracara plancus* (Carancho). Arriba a la izquierda es una secuencia de lucha aérea entre dos machos previa al apareamiento de la pareja. A la derecha y debajo una escena común en la vida del Carancho. Se muestra cómo el ataque de *Mimus saturninus* (Calandria Grande) sobre la espalda del Carancho tiene efecto sobre las plumas del ala y obliga a la rapaz a arreglarse las primarias en un montículo cercano. Debajo, el instante previo y posterior al golpe sobre la espalda.



8.2.3. Matemática y Conducta

Este apartado está dedicado a mi hija Carla, quien como yo, ama las matemáticas.

Sobre los modelos matemáticos

El ornitólogo Ernst Mayr, en su libro *Por qué es única la biología*, nos presenta una visión interesante sobre cómo debemos ver la biología. Nos muestra que el estudio de los seres vivos tiene dos vertientes bien diferenciadas: la biología mecanicista o funcional (fisiológica) y la biología evolutiva o histórica. La biología fisiológica se puede explicar en términos de la física y química y tiende a responder la pregunta **¿cómo?**, en tanto que la biología evolutiva busca responder a **¿por qué?** Esta última recurre a la **narrativa histórica** que se basa en argumentos tentativos. El presente libro trata de mantener un equilibrio entre ambas vertientes.

Pero Mayr hace especial hincapié en evitar el determinismo en biología. Según Laplace, el conocimiento completo del mundo actual y de todos los procesos que están en marcha permitiría predecir el futuro sin limitación de tiempo. Eso es el determinismo, el gobierno de las leyes de la física y la química. Pero, ¿es posible? Creo en una participación muy alta del azar y la aleatoriedad en los sistemas vivientes. La reproducción sexual (con el apareamiento no controlado) y la selección natural (donde la competencia no siempre favorece al más fuerte), no funcionan como aval para el determinismo aplicado a la vida.

En biología se tienen generalizaciones estadísticas, donde las excepciones son solamente eso y no sirven para refutar una teoría. La mayor parte de las teorías en biología no se basan en leyes, sino en conceptos. Por ejemplo, el concepto de especiación, la filogenia, la competencia, la biodiversidad, etcétera.

Así que, los modelos matemáticos pueden ofrecernos una línea de análisis, una ayuda a la interpretación, pero difícilmente una respuesta concluyente. La ayuda proporcionada debe ser debidamente evaluada, pero su utilidad interpretativa es innegable.

Tal es el caso cuando abordamos preguntas como ¿por qué un grupo de individuos prefiere una conducta que a primera vista no es beneficiosa para ese individuo en particular? Se trata de encontrar una explicación al por qué del **comportamiento altruista** cuando un individuo se sacrifica para la supervivencia del grupo. El caso más conocido es el

sacrificio de la abeja obrera en el panal donde no se reproduce y trabaja para la reproducción de la abeja reina. Una variante de esta cuestión es la **lucha ritualizada**, donde un individuo que no respete las reglas obtendría mayor ventaja inicial. ¿Por qué la evolución ha favorecido las conductas que parecen disminuir la posibilidad de vencer en una pelea? Los machos aceptan los procedimientos convencionales de lucha (los rituales), aun cuando aumentaría la posibilidad de vencer si rompieran las reglas que sigue el oponente. Es mucho más frecuente la exhibición que el contacto físico.

¿Existe un conflicto entre “selección del grupo” y “selección individual”? La primera favorece la lucha convencional, mientras que la segunda favorece la ruptura de las reglas. ¿Lo que es bueno para el individuo es malo para el grupo? ¿Es posible lograr que una conducta favorezca al individuo y al oponente?

¿Cuál es la mejor conducta?

La **teoría de juegos** (con referencias desde 1713) se ocupa de estudiar las situaciones con conflicto entre dos o más jugadores y fue usada para dar algunas respuestas a estos interrogantes.

Lo primero que necesitamos para aplicar esta teoría es conocer el conflicto de intereses en cuestión. Un conflicto ocurre cuando lo que es bueno para uno es malo para el otro. A continuación, se hace una lista de estrategias posibles a seguir. Se especifica que hace cada jugador en cada situación y se asigna una puntuación para cada resultado, esto puede ser difícil ya que resultaría en un detalle finito, pero inmenso. Además, la puntuación asignada podría requerir de un *handicap*, si los jugadores poseen distinto nivel de juego (p. ej., en el caso de aves de distintas especies).

En la naturaleza, los modelos matemáticos son normalmente de “suma no cero”. Se dice que es “suma cero” si lo que gana un oponente lo pierde el otro (es el caso del ajedrez o el póker). En la vida natural el desenlace es de suma no cero, ya que ambos contendientes pueden ganar o perder simultáneamente. En una variante llamada juego cooperativo, se negocian estrategias claras que entregan beneficios mutuos. Esto es evidente en los negocios humanos.

La aplicación de la teoría de juegos a la biología se puede atribuir a John Maynard-Smith. La correcta aplicación no se soporta en la “racionalidad” de las

decisiones, como sería en los juegos o negociaciones de los humanos, sino en la "adaptación" de la especie hasta lograr la mejor estrategia. Se denomina "Estrategia Evolutiva Estable (EEE)", a aquella estrategia que dispondrá de estabilidad en el tiempo debido a que colabora a la perduración de la especie. Ninguna otra estrategia puede superarla, a menos que cambien radicalmente las condiciones.

El dilema del prisionero

Pierre Jaisson, en su libro *La hormiga y el sociobiólogo*, aporta una interesante visión sobre el comportamiento cooperativo entre miembros de la especie. Nos presenta el caso "dilema del prisionero" y finaliza con una estrategia que podría denominarse "jugar lo que se recibe, para ganar en la devolución".

El dilema del prisionero se resume de la siguiente forma: dos prisioneros cómplices no tienen posibilidad de comunicación, ambos reciben la oferta de reducción de pena si confiesan antes que el cómplice. La mejor estrategia en el plano individual es confesar, recibir la reducción de la pena y evitar que el compañero lo incrimine antes. Si embargo, si ambos mantienen silencio, ambos serán liberados ante la falta de pruebas. ¿Qué deben hacer?

Para convertir al dilema en un juego de suma no cero, se lo restringe a dos jugadores. Los dos participantes pueden cooperar (seguir las reglas o el ritual) o traicionar (violar el ritual):

- si un jugador coopera y el otro traiciona se distribuyen 0 y 5 puntos,
- si ambos cooperan se distribuyen 3 puntos y
- si ambos traicionan, 1 punto.

Obviamente lo mejor sería traicionar y acumular mayor cantidad de puntos, pero resulta difícil lograr que el contrincante coopere mientras lo traicionamos en forma sistemática.

Ahora pensemos en términos de EEE. Se ha tratado a este juego mediante medios informáticos y se ha comprobado que la mejor conducta es:

- ser "amables" (no ser el primero en traicionar),
- ser "indulgentes" (no proseguir en la traición para dar una lección al oponente), y
- ser "recíprocos" (hacer lo que el contrincante hace).

En otras palabras, en el primer intercambio del juego se coopera. En los intercambios sucesivos se comporta igual a la respuesta del otro en el intercambio anterior. Esta estrategia es una EEE y resulta ampliamente ganadora, aun concediendo el perdón ante un gesto inicial hostil.

Un modelo más complejo

A continuación se plantea la teoría de juegos desde el punto de vista más formal y aplicable a la conducta animal. Primero sobre un ejemplo matemático y luego con algunos de la vida real.

Supongamos dos niveles de lucha:

- La lucha convencional C no incluye un nivel de acción que pueda herir al oponente.
- La lucha de escalada E, tiene un nivel de lucha que puede ocasionar heridas.

A partir de la estrategia de lucha convencional, se proponen 3 estrategias alternativas:

$C \rightarrow R/E$: la lucha es convencional y se sigue convencional. Se retira si el rival escala.

$C \rightarrow E/C$: dentro de la lucha convencional se escala si el rival sigue la lucha convencional.

$C \rightarrow E/E$: siguiendo en la lucha convencional se escala si el rival también escala.

Si en cambio se elige la lucha de escalada, las alternativas son:

$E \rightarrow R/E$: se escala y se retira si el rival también escala en forma indefinida.

$E \rightarrow E$: se escala sin límites en el nivel de lucha y se retira sólo si se reciben heridas.

Una vez identificadas las estrategias, se asignan puntuaciones para los resultados esperados. A la posibilidad de vencer se le asigna un puntaje de +2 y a la posibilidad de recibir heridas de -11.

Por ejemplo, si el miembro A adoptó $E \rightarrow E$ y el B adoptó $C \rightarrow E/E$, significa que ambos escalan por un premio compartido (obtendrían +1 cada uno) pero con el peligro de recibir heridas (cada uno arriesga -11). El resultado será -10 para cada uno. Como se observa es un juego de suma no cero, ambos pueden perder en este caso.

Pero, si A adoptó $C \rightarrow E/E$ y B adoptó $E \rightarrow R/E$, significa que ambos escalan pero B huye para evitar las heridas. Entonces A obtiene el premio +2, mientras que B obtiene 0.

La tabla siguiente resume la matriz de resultados que incluye los dos casos mencionados.

		B				
		C→R/E	C→E/C	C→E/E	E→R/E	E→E
A	C→R/E	+1	+2	+1	+2	+2
	C→E/C	+1	0	+1	0	0
	C→E/E	0	-10	-10	+2	+2
	E→R/E	+2	-10	-10	0	0
	E→E	+1	-10	+1	0	-10
		+1	-10	+1	+2	-10
	0	0	+2	+1	+2	
	+2	+2	+0	+1	0	
	0	0	-10	0	-10	
	+2	+2	-10	+2	-10	

La cuestión a resolver es ¿cuál es la mejor estrategia EEE de A? En una primera mirada E→R/E evita las heridas y tiene mayor puntaje que C→C. Pero si B tomara en cuenta esto, utilizaría C→E/E o E→E, que en otros casos resultarían estrategias peligrosas, pero que serían ganadoras en este caso. Como lo que se busca es una EEE no se admiten cambios de estrategias. Entonces, la E→R/E no es estable. Con estos puntajes, las estrategias C→E/E y C→C, resultan ser estables y las mejores.

La conclusión general que se puede obtener es que una EEE en el tiempo es luchar en forma convencional (ritual sin posibilidad de heridas). Si un grupo de individuos desarrollara una estrategia de escalada a riesgo de heridas, lograría vencer a los grupos de lucha convencional, pero al fin luchando entre sí llegarían a la extinción. Las especies prefieren la lucha ritual a los enfrentamientos directos.

A pesar de ser sólo modelos matemáticos, muestran que la mejor estrategia de comportamiento es la cooperación y que cualquier otra conducta tendiente a violar las reglas de la ritualización, son a la larga, perdedoras. Aparentemente, a largo plazo todo está

en favor de quienes mantienen las reglas de juego (rituales y cooperación) frente a quienes pretenden violarlas.

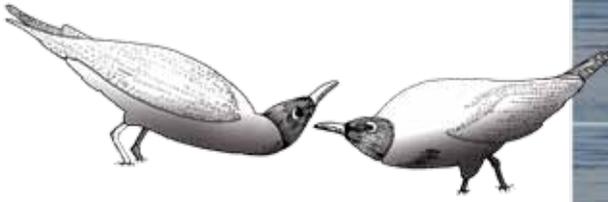
El caso de los Sirirí Pampa

La secuencia fotográfica anexa muestra al Sirirí Pampa en un caso de agresión controlada, interpretada bajo la luz de la teoría de juegos. El total de las seis imágenes ocurre con un tiempo de tres segundos.

- 1- Dos grupos (A y B), de una decena de individuos, se encuentran en la laguna. El enfrentamiento se realiza en un modo ritualizado. Consiste en el intercambio de gritos "sirirí sirirí", con la cabeza gacha y apuntando con el pico extendido.
- 2- Luego de un tiempo de lucha ritualizada, los miembros a2 y b1 rompen la formación y avanzan sobre el grupo contrario. Mientras b1 lo hace con las alas bajas, el a2 intentará durante toda la secuencia mostrar más agresividad (también más cobardía) con las alas en alto y un ataque y huida más violentos.
- 3- En tanto b1 encuentra oposición en a1 y se miran frente a frente para medir fuerzas, a2 cruza en diagonal la escena con un destino no muy preciso.
- 4- Los miembros a1 y b1 se enfrentan en un salto que podría involucrar golpes con las patas en algunos casos extremos. En tanto a2 aún no llega a destino, el miembro b2 se perfila para hacerle frente (siempre con gritos "sirirí sirirí").
- 5- Los a1 y b1 reducen el nivel de conflicto con un enfrentamiento mínimo. El a2, que se siente aislado, gira 90 grados y se repliega, siempre con actitud amenazante con las alas en alto.
- 6- El b2 persigue al miembro a2 hasta el límite hipotético entre ambos grupos (a esta altura el límite es casi inexistente ya que las formaciones iniciales se han roto). El b1, inmerso en territorio enemigo, recibe la oposición de a3.

"Patotas de Pampas" (ejemplo 1 a la teoría de juegos). *Dendrocygna viduata (Sirirí Pampa)* es normalmente un ave pacífica y muy gregaria. La secuencia fotográfica muestra el enfrentamiento entre dos grupos de pampas. Se enfrentan (literalmente frente a frente) con la cabeza gacha y a los gritos "sirirí...sirirí" (lo que es el procedimiento convencional C-C de lucha en esta especie). Los miembros identificados como a2 y b1 inician un ataque frontal de escalada y serán recibidos con un comportamiento de escalada, es decir con la estrategia C-E/E. Conatos de agresión similares duraron por algunos minutos, ninguno de ellos presentó daños físicos, más allá que ciertas humillaciones parciales.





Lucha de gaviotas (ejemplo 2 a la teoría de juegos).

La secuencia superior presenta la lucha ritual que continúa ritual. En el centro, la lucha agresiva sigue ritual y debajo la lucha agresiva sigue agresiva. *Larus maculipennis* (Gaviota Capucho Café) mantiene combates rituales (algunos) en primavera. El rito consiste en adoptar una postura de cuerpo horizontal, alas plegadas a la altura del cuerpo y cuello y cabeza levantada u horizontal. Esta postura es de reto o sumisión (apaciguamiento) dependiendo de la posición de la cabeza, pero en ambos casos inhibe el ataque. En el centro se observa que un ataque termina cuando un miembro adopta la postura ritual. Sin embargo, debajo no adoptan dicha postura y se produce el encontronazo.

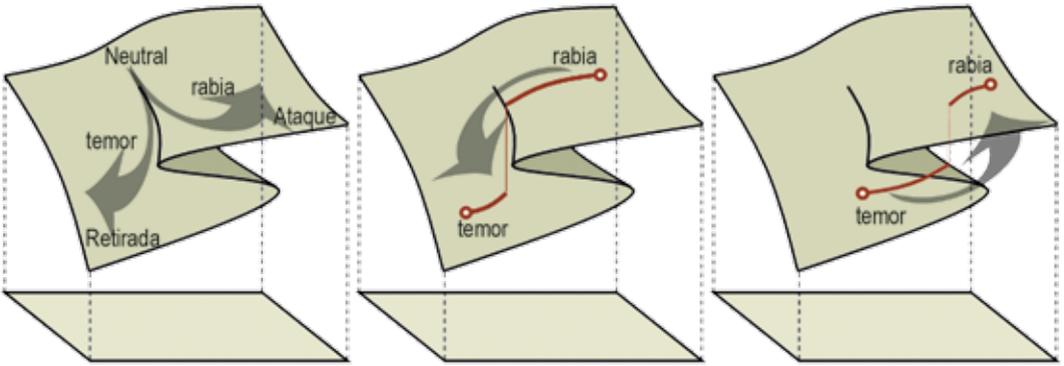


El balance, temor y furia

Otro modelo matemático es la **teoría de la catástrofe**. Fue introducida por E. Zeeman y retomada por R. Thom. Es un modelo fenomenológico que no puede explicar las causas del comportamiento, pero es útil para describirlo. Es decir, no responde a la pregunta ¿por qué se actúa así? Sin embargo, es atractiva ya que ayuda a predecir el comportamiento.

Esta teoría parte de la siguiente hipótesis determinista: el comportamiento (visto como la intensidad del conflicto) puede ser previsto a partir de los estados emocionales, conociendo el estado actual (la posición en el gráfico) y la historia reciente (la dirección del movimiento). Nos indica que las fuerzas de la naturaleza pueden ser descritas por suaves superficies de equilibrio (superficies topológicas). Thom señala que hay siete catástrofes elementales; una de ellas, la catástrofe cuspidal, se puede aplicar a la teoría de la agresión de Lorenz.

El modelo de agresión simplificado está gobernado por dos parámetros contrapuestos: temor y furia (rabia). Dependiendo de la especie, uno y otro parámetro se ponen en evidencia en forma externa por la posición del pico o las patas, cuando elevan la cresta, las alas, etc. Cuando ambos parámetros están presentes, ambas reacciones son igualmente



Superficie cuspidal como un doble pliegue que muestra la zona de ataque (rabia) y retirada (temor).

probables y un aumento en uno puede producir la catástrofe.

La superficie cuspidal es un doble pliegue que demuestra la existencia de un doble comportamiento latente. En un punto singular las tres superficies coinciden. El eje vertical representa el nivel de agresividad, desde la retirada hacia el ataque. El plano horizontal está dominado por dos ejes: hacia el temor-miedo (a la izquierda) y hacia la rabia-furia (a la derecha).

Iniciando el proceso en un punto denominado neutral, el ave puede seguir movimientos estables en el plano de retracción o de ataque. Pero también podría moverse entre los pliegues, lo que llamaremos catástrofe. Si se encuentra en la zona de rabia, puede moverse hacia el temor en forma suave hacia abajo, pero en un determinado punto la huida será inmediata. En forma opuesta, si se encuentra en la zona de temor, puede pasar a la agresión en forma

suave, pero en algún punto la acción se desencadena de inmediato.

Existe un escalón de conducta dominado por el balance temor-rabia. Este movimiento tiene una histéresis entre ambos planos. Es decir, existe una zona inaccesible para el comportamiento. El ave que se mueve en la zona de retracción, puede pasar al ataque si la rabia aumenta más allá del pliegue. Se trata de un cambio abrupto de conducta.

Se ha intentado usar este modelo para la conducta humana. Por ejemplo, conforme aumenta el miedo y la cólera, el humano pasa del comportamiento racional a la elección bimodal entre disculparse o insultar. Otro comportamiento humano que se explica en este diagrama es la pena que se siente por sí mismo, la catarsis que a veces lo alivia son parámetros de frustración y ansiedad. El comportamiento se mide desde la furia y molestia, hasta el abatimiento y la lástima propia.



Ataque y huida en *Coscoroba coscoroba* (Coscoroba).



Capítulo 8

La conducta social

Parte 3. El placer y el afecto

El estudio del comportamiento de las aves no estaría completo si luego de referirnos a las conductas ligadas a la alimentación, reproducción y conflictos, dejáramos de lado las conductas tendientes a generar placer y las demostraciones de afecto. Placer y afecto se ubican en el extremo de la conducta que nos acerca a los seres de mayor inteligencia. Son actividades personales o que involucran a otro miembro de la comunidad. Cuando nos referimos a los conceptos de inteligencia, placer, afecto o amor, muchos están tentados a limitarlos al ser humano. No es la opinión de este autor. Esta sección del libro contiene apreciaciones personales acerca del placer y afecto, que han sido observadas en campo (algunas de las cuales hemos podido fotografiar) y meditadas con serenidad.

Higiene y placer

La higiene es una de las manifestaciones visibles más comunes, pero no la única. Se orienta al mantenimiento general de la salud.

Los más hermosos colores y diseños del mundo animal se encuentran en las plumas de las aves. Se trata de un medio de expresión que se utiliza en la época de reproducción (para el cortejo sexual) o

como mecanismo para mostrar las intenciones (en enfrentamientos rituales). Las plumas deben permanecer limpias e impermeables (sólo algunas especies no tienen el plumaje impermeable). Pero la higiene de las plumas es una actividad que excede el marco de la sanidad para convertirse en una actividad ligada con el placer. Se suele usar el nombre de **acicalamiento** para las manifestaciones ligadas al aseo.

La impermeabilización de las plumas se obtiene por dos vías, el aceite de una glándula o el polvo derivado de plumas especiales. La glándula uropigial se encuentra en la base de la cola (la rabadilla, sobre el pigostilo). Secreta una sustancia oliaginosa que repele el agua (una larga cadena de grupos CH_2 , altamente no-polar sin afinidad al agua).

Algunos investigadores han puesto en duda la función de la glándula uropigial. Según esta interpretación, las plumas no requieren de aceites adicionales para ser impermeables. La funcionalidad de la glándula estaría ligada al control de las bacterias y hongos que digieren la queratina afectando el aislamiento y el color y parásitos que viven en las plumas. El problema de los parásitos en las aves parece ser ancestral, ya que se encontraron rastros en aves fósiles de 44 ma.

La segunda alternativa para mejorar la impermeabilización de las plumas es mediante la distribución de un polvo que se obtiene de la destrucción continua de las plovoplumas (el plumón de talco) que se ubican en la parte baja del cuello. Sea el aceite de la glándula como el polvo de las plovoplumas, el producto es esparcido con delicadeza por el ave durante el acicalamiento. Ocurre cuando las observamos acariciar el cuerpo con el cuello y pico por la espalda, alas y vientre.

El acicalamiento no termina con la acción de mantener las plumas en las mejores condiciones para el vuelo o la flotación en el agua, es además un motivo de exhibición y atracción sexual.

El baño, como la limpieza de las plumas, es parte del acicalamiento y el más común es el baño de agua. Las aves prefieren aguas con muy poca profundidad (aun las aves marinas lo hacen en la costa). Meten la cabeza, el cuerpo y lo sacan de golpe, sacuden la cabeza y baten las alas. Pueden sumergirse de frente o un lado del cuerpo a la vez. Si bien aprovechan charcos, lagunas o aguas someras en la costa, muchas veces se las observa " ducharse " con la lluvia o en las caídas de agua.

Luego del baño, el ave se acicala por un rato en una acción equivalente a peinarse con el pico. Remueve la suciedad y los parásitos y donde no llega con el pico utiliza las patas. En el caso del Picaflor, como su pico es demasiado largo, el uso de las patas se torna más importante.

El acicalamiento es preferible realizarlo al sol. El Pirincho suele calentar su espalda al sol regulando con las alas y plumas la llegada de los rayos solares. La familia de los cormoranes lo requiere debido a que las plumas no son completamente impermeables. La mayoría de las especies regulan la exposición al sol dependiendo de la temperatura ambiente.

Existen aves que toman baños de polvo fino o tierra suelta, es la actividad predilecta de las aves de corral. De esta forma ayudan a esponjar las plumas, a repeler parásitos y a reducir el exceso de humedad y aceite en las plumas. Raspan con las patas un área de tierra y esponjan las plumas hasta que el polvo las cubre.

Ciertas especies matan hormigas con el pico y las usan en las plumas. Se cree que los jugos ácidos

de las hormigas aplastadas actúan como un repelente contra piojos y parásitos. Otras se acomodan cerca de un hormiguero y dejan que las hormigas se les suban, probablemente para que atrapen a los parásitos.

Los ácaros son parásitos microscópicos de la clase Arachnida. Unas 40 familias con 2500 especies de ácaros están asociadas a las aves. Residen en el anfitrión o en los nidos y se alimentan de la sangre de los huéspedes. Algunos ácaros pueden tener una relación mutualista con el ave, pero la mayoría son parásitos y pueden causar enfermedades en los nidos.

El afecto

Un caso de excepción de acicalamiento mutuo ocurre entre los miembros *Dendrocigna viduata* (Sirirí Pampa), quienes pueden ser vistos acicalarse en pareja durante largos minutos. La operación se produce con los miembros de la pareja enfrentados. Se realizan muy suaves y delicados picoteos mutuos; mientras uno se concentra en la parte superior de la cabeza el otro lo hace en el cuello, ambos al mismo tiempo. Luego cambiarán de posición trabajando en forma complementaria. Durante un largo tiempo cierran los ojos y podría decirse que lo hacen con amor, lo cual indica que es un placer hacerlo y que se concentran en ello, se trata de escenas que emocionan. También se observa regularmente en las cotorras.

Para explicar este tipo de comportamiento se han avanzado dos hipótesis. Una de ellas sugiere que el acicalamiento mutuo en los animales es una forma de ganar favores para el futuro con miembros de mayor rango en la comunidad, sería como una inversión a futuro. Esta hipótesis no ha podido ser confirmada en las observaciones prácticas. Una segunda hipótesis sugiere que la acción de acicalar genera hormonas que producen placer. Esto entregaría una recompensa inmediata por la acción. Sin duda, el ser humano siente el placer de ser "acicalado" por un miembro de la misma especie. ¿Por qué no un ave, si la química hormonal es similar?

Sea por la razón que fuere, las aves no parecen estar muy interesadas en el acicalamiento mutuo, salvo en algunos casos y ocasiones poco frecuentes.

Conductas de las aves: (5) Como pasar el tiempo

El baño y la higiene. Se muestran cuatro casos de higiene personal. Arriba, *Chlorostilbon aureoventris* (Picaflor Común) se ducha al sol al borde de una caída de agua y *Coscoroba coscoroba* (Coscoroba) se acicala y esparce el material impermeabilizante de las plumas. Debajo, *Turdus rufiventris* (Zorzal Colorado) se baña en una charca de agua de muy poca profundidad luego de una lluvia. Debajo, *Passer domesticus* (Gorrión) toma uno de sus frecuentes baño de tierra.





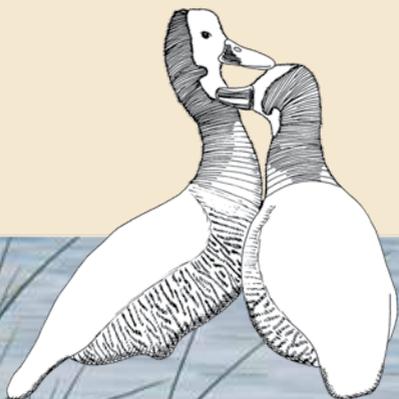


La higiene y el acicalamiento. En la página anterior arriba, *Phalacrocorax olivaceus* (Biguá), se seca al sol sacudiendo las alas luego de sumergirse. En el centro, *Caracara plancus* (Carancho) elimina parásitos de las patas con el pico. Debajo, *Coscoroba coscoroba* (Coscoroba) se rasca con la pata mientras deja ver el pico con detalle. En esta página arriba, *Cathartes aura* (Jote Cabeza Colorada) en tres fases de limpieza del plumaje. Debajo, *Lepidocolaptes angustirostris* (Chincherito); *Embernagra platensis* (Verdón) y *Ardea cocoi* (Garza Mora) cuidando las plumas del ala y del cuello.



El acicalamiento individual. Arriba, *Aramus guarauna* (Carauí) muestra dos fotogramas sucesivos de la limpieza de una pluma. Con el pico estira las plumas para volver a organizar el ensamble entre bárbulas. Debajo, se observa la limpieza de las plumas timoneras en *Rosthramus sociabilis* (Caracolero) y *Circus buffoni* (Gavilán Planeador). Ambos utilizan el mismo método de trabajo.

El acicalamiento compartido (i). En la secuencia de la derecha se muestra como *Dendrocygna viduata* (Sirirí Pampa) gusta del acicalamiento compartido. Son contados los casos en que se puede captar el acicalamiento mutuo entre aves. Para el caso de Sirirí Pampa, esta actividad es algo más frecuente que para el resto. Se los puede observar concentrados durante largo tiempo, con los ojos cerrados y con evidente placer. Es quizás el mejor ejemplo que podemos exponer de cómo el acicalamiento recompensa a ambos miembros, ya que se trata de una operación compartida y recíproca. Mientras uno acicala la cabeza, el otro lo hace sobre el cuello, complementándose en la operación. Acciones como ésta dejan ver que el acicalamiento forma parte de la higiene y del placer en las especies.





El acicalamiento compartido (ii). Arriba, la hembra madura de *Caracara plancus* (Carancho), con las patas amarillas y un barrado horizontal en el pecho, acicala las plumas del ala del joven, con las patas blancas y un barrado vertical en el pecho. Luego de pasar unos minutos en esta actividad, lo que demuestra la pulcritud, posará su pico sobre la cabeza del joven en una actitud claramente protectora. Debajo, un *Aramides ypecaha* (Ipacaá) colabora en el aseo de su compañero señalando un lugar que el otro no ha podido observar por estar oculto.



El placer (i). A la izquierda, la pareja de *Heteronetta atricapilla* (Pato Cabeza Negra) se brinda mutuos toques con el pico como señal de afecto y reconocimiento. La hembra flota en el agua mientras el macho se encuentra en un montículo. A la derecha, *Myiopsitta monachus* (Cotorra) muestran cómo pueden acicalarse mutuamente y a la vez defender la privacidad cuando un tercero se acerca a una rama vecina e interrumpe el momento.



El placer (ii). Arriba, inmaduros de *Mycteria americana* (Tuyuyú) realizan ensayos de ritos que utilizarán cuando sean adultos. A la izquierda, *Tachycineta leucorrhoa* (Golondrina Ceja Blanca) entrenándose en movimientos acrobáticos sin daño alguno. Debajo, *Colaptes melanolaemus* (Carpintero Real) construye su nido y limpia las astillas del interior. Aunque sólo basta con dejarlas caer abriendo el pico, la mayoría de las veces prefiere apretar el pico para que vuelen por el aire. Una acción que sin duda les causa placer, podríamos sentir sus risas... si pudieran hacerlo.





El placer (iii). A la izquierda *Piranga flava* (Fueguero común) y *Turdus rufiventris* (Zorzal Colorado) y a la derecha *Zonotrichia capensis* (Chingolo). Se muestra las actitudes de las aves frente al espejo retrovisor de un vehículo y en una ventana. Este acto se repite innumerables veces al día, con pasión y empeño. Se ha interpretado como la acción de un espécimen frente a un competidor. Sin embargo, nuestras observaciones lo colocan más hacia la curiosidad y el placer. El exceso de la acción indica quizás una obsesión similar a la que muestra el ser humano frente a los videojuegos o el uso del teléfono celular.





Capítulo 9

La Cultura de las Aves

Parte 1. Conducta y cultura; instintos y emociones

La “**Cultura de las Aves**” (el presente capítulo 9) es todo un trabajo independiente dentro de “**Aves, Vida y Conducta**”. Se encaró con posterioridad a la edición 1 del libro original con el propósito de agregar la dimensión de los videos a la ya existente fotográfica. También se trabajó con un horizonte exclusivamente de conducta, dejando la biología para la edición 1. Como resultados se obtuvieron 2 salidas separadas, una serie de videos y un documento que podría haber llegado a ser un libro independiente. La serie de videos fueron editados y se encuentran publicados libremente en Internet (ver www.laculturadelasaves.com.ar). Cada video es monográfico (nos cuenta una historia) en 8 minutos de duración. El documento en cambio terminó fusionándose en esta Segunda Edición del libro original a fin de aprovechar la historia recorrida en el último decenio. La Cultura de las Aves se divide en 3 partes. En la **Parte 1** (ítems 9.1 a 9.4) se tratan generalidades sobre las conductas, instintos y emociones. Las emociones son la base en la toma de decisiones en las aves. En la **Parte 2** (ítems 9.5 a 9.7) se analizan aspectos más oscuros de la conducta aviar. Son los medios de comunicación que poseen, el aprendizaje, el grado de inteligencia y la conciencia. La **Parte 3** (ítems 9.8 a 9.11) nos presentan los grupos de conductas más importantes en el Ciclo de la Vida (la sociedad, la sexualidad y la familia). La línea que conecta a todos estos aspectos y la cual queda planteada a cada paso es ¿Cuánto de aprendizaje y cultura existe en las aves? La base de fotografías es menos abundante en todo el Capítulo 9, se hacen referencias a los capítulos anteriores y se soporta por una profusa cantidad de videos.

En esta Parte 1 nos ocupamos de 4 temas. En el primer ítem (**9.1**) definimos conducta y cultura. Entonces podemos analizar cuando una serie de conductas constituye una cultura en base a la forma de propagarse. En el segundo (**9.2**) nos ocupamos de ver las principales causas de conductas: los genes (con las proteínas y hormonas como intermediarios); las neuronas (como medio de aprendizaje y memoria) y el cerebro. En el tercero (**9.3**) analizamos las conductas instintivas (genéticamente programadas) y en el cuarto (**9.4**) clasificamos y estudiamos las emociones. En las emociones encontramos no solo la programación genética sino que añadimos la experiencia histórica del individuo. Siendo las emociones el eje de la toma de decisiones en los animales se trata del ítem más importante de esta parte.

9.1 De la conducta a la Cultura

¿Qué es cultura?

¿Tenemos los humanos el monopolio de lo social y cultural en el reino animal? Ciertamente no en lo social, pensemos en los insectos, por ejemplo. Pero en lo cultural, ¿podemos atribuir una *cultura* a la conducta animal? Acordemos primero que entendemos por cultura. El concepto tradicional de cultura se define para los humanos e incluye la totalidad de las costumbres, las prácticas y normas, los rituales y creencias, entre muchas otras cosas. Parece que la clave debe estar en lo que no incluye. No incluye los patrones instintivos o fijados genéticamente; los que determina gran parte de la conducta animal.

El concepto de *cultura* se opone, en cierta medida, al de *natura*. Lo que poseemos por naturaleza (proviene de *nacer*) es todo lo que acarreamos desde que nacemos. En cambio, lo que tenemos por cultura (palabra que proviene de *cultivar*) es lo que acopiamos por transferencia de los demás o por desarrollo propio.

El punto de vista ortodoxo supone que la cultura es privativa de los humanos y requería de condiciones previas para desarrollarse. Algunas de estas condiciones podrían ser el lenguaje, el bipedismo o el uso de las manos. Nos preguntaríamos entonces ¿En Qué momento se originó la cultura humana y Cómo evolucionó?

Una opinión más “abierta”, ligada a los estudios en campo de la conducta animal, indica que la cultura existe fuera de la especie humana; no es exclusiva sino que está altamente desarrollada. Visto de este modo la cultura es un nexo entre las ciencias naturales y las ciencias sociales.

El término cultura tiene restricciones y un carácter limitado en los animales. Al no poseer un lenguaje oral ni escrito (aunque disponen de formas de comunicación) tienen menos posibilidades de transferencia de conocimiento entre generaciones. Sin embargo, diferentes culturas pudieron surgir gracias a que los animales aprenden mediante una transferencia involuntaria de sus costumbres. Simplemente por imitación, mediante el mimetismo. Veamos un ejemplo inmejorable para entender este aspecto.

Un caso de cultura animal

Un proyecto de investigación de resultados esclarecedores resumió 150 años de observaciones hechas en sociedades de chimpancé en 7 centros de estudios en África. Entre estos está el famoso

centro de la científica Jane Goodal en Gombe Stream National Park, Tanzania.

Primero se listaron 65 pautas de conducta susceptibles de ser consideradas de expresión cultural. Entonces se pidió que clasificaran las conductas en 4 categorías de acuerdo con la ocurrencia (tradicional, habitual, presente y ausente). De las 65 pautas, 39 pueden ser consideradas patrones de conducta con variaciones culturales. Por ejemplo, en 4 de los 7 centros (incluido Gombe) la conducta de lanzar objetos es tradicional (muy frecuente). La conducta de danzar bajo la lluvia es tradicional en Gombe y Mahale. Pero rascarse con un palo o piedra ocurre en Gombe y no en Mahale. Así podemos llegar a identificar a la “cultura Gombe” de chimpancés como aquella donde lanzan objetos, danzan bajo la lluvia y se rascan con palos. Por ejemplo, la cultura humana oriental es algo diferente de la occidental; mientras en Japón saludan con una reverencia, en Europa lo hacen extendiendo la mano.

Ya en 1973 Goodal postuló la existencia de variaciones culturales en los chimpancés. Pero en las aves no disponemos de ejemplos tan evidentes, aunque existen muchos casos de transferencia cultural bien documentados. Por ejemplo, ¿Son los dialectos en el canto de las aves manifestaciones culturales?, o ¿son los lugares de migraciones el resultado de una transferencia cultural? Lo que ocurre es que las aves, a diferencia de los chimpancés, se mueven de territorios lo que facilita la mezcla y la uniformidad entre culturas. Algo parecido al proceso de globalización que lima las diferencias entre sociedades humanas. Los chimpancés no poseen este grado de movilidad y la cultura Gombe puede ser diferente a la cultura Mahale, aunque estén a solo 200 km de distancia. Otros animales a los que podemos atribuirles cultura, como las ballenas, también tienen movilidad y transhumancia como las aves.

Un ejemplo más simple que en los chimpancés se encontró en orangutanes de Borneo. Usan hojas para emitir sonidos de alerta que se escuchan a mayor distancia y son más amenazadores. Se tuvo oportunidad de observar que esta técnica se propagaba en forma cultural mientras se hacía el estudio de campo.

La cultura, ¿son memes?

Una óptica muy interesante para definir cultura es como la “información transmitida por aprendizaje social entre animales de la misma especie”. Se asi-

mila a la información que se transmite genéticamente o mediante computadores. Para medir la cultura se definió el *meme* como unidad de información cultural. Un meme en cultura equivale al gen en biología y al Bytes en informática. La cultura es el conjunto de memes que están presentes en el cerebro de un individuo o de un grupo. Los memes se transfieren mediante mimetismo.

Visto bajo el cristal de una perspectiva darwiniana, los memes están bajo el influjo de la Selección Natural. Se propagan por imitación y evolucionan a ciegas en cada trascripción de un individuo a otro. Los memes se replican y sufren variaciones a cada paso de imitación. Además se seleccionan porque se imitan solo los mejores imitadores y se pierden memes ante la falta de seguidores. Así se forma la cultura, como la suma de los memes que más se reproducen en copias precisas y perdurables. Los memes evolucionan más rápido que los genes y no se encuentran encerrados en la rígida y muy perdurable estructura del ADN.

Los animales aprenden por el método de prueba-error (donde se genera un meme nuevo) y por imitación (donde se replica un meme existente). Un meme podría llevar un refuerzo incorporado para mejorar sus posibilidades de autorreplicación. Tal es el caso de los e-mails que llevan leyendas de amenazas o promesas si se mantiene la cadena de envíos. También un meme podría impedir la propagación de los genes. Tal caso ocurre con el meme del celibato.

La forma de transferir el conocimiento en las aves es la enseñanza mediante el ejemplo. Puede ser por enseñanza (directa) o simplemente por observación de los demás (indirecta). La forma de atesorar ese conocimiento es mediante la memoria visual. Es similar a las culturas primitivas que sin escritura la transferencia de conocimientos estaba limitada a las palabras y el ejemplo (como en los talleres de artesanos). Ante la falta de escritura muchas cosas se pierden y volverán a ser redescubiertas en otra generación.

Una prueba de esta forma de propagación cultural se encontró mediante experimentos de laboratorio con Mirlos (*Turdus merula*). A uno de ellos se le hizo ver a un depredador (un búho) con lo que reaccionaba agitando de terror las alas y la cola. A un segundo mirlo se lo hizo ver a su compañero, pero se manipularon las imágenes para que viera

un inocente frailecito, pero no al predador. Este segundo mirlo reaccionó después ante la presencia de un frailecito con terror, agitando las alas y cola. Esta conducta se propagó por 6 mirlos distintos hasta extinguirse. El meme estaba progresando, pero no sobrevivió ya que para esto era necesario el refuerzo, que solo ocurriría si el frailecito fuera un verdadero predador.

Este concepto de meme es muy poderoso para el análisis. Pensemos en el dialecto del canto de las aves. Hay una parte genética que es el canto básico y una parte que se aprende (el dialecto). Es un meme que se propaga superpuesto a la información genética. Pero para que exista imitación se requiere conciencia y esto será tratado mucho más adelante.

Las conductas

Desde los sensores corporales (los sentidos) llegan las señales eléctricas hasta el sistema nervioso central (columna vertebral y cerebro) y desde allí salen las señales para efectuar las acciones (los músculos). Las decisiones que toma el cerebro se comunican al resto del cuerpo mediante dos medios: el sistema endócrino y el sistema nervioso. El sistema endócrino es lento pero más permanente, los efectos duran por más tiempo. Los mediadores son moléculas (las hormonas) en la sangre. Los receptores y hormonas son codificados genéticamente y de lentísimo cambio. El sistema nervioso en cambio es rápido, con menor latencia y menos duradero.

Las conductas son acciones que se toman de forma concientes o inconcientes. Quedan fuera de la definición de conducta aquellas acciones mecánicas simples. Por ejemplo, el reflejo de la pierna cuando se da un golpe en el tendón debajo de rótula en la rodilla. Muy cerca aparecen reacciones que podrían estar en el límite. Por ejemplo, el pestañeo ante una fuerte luz o el caminar descalzo sobre un objeto punzante.

Por esto clasificamos las conductas en tres tipos crecientes de complejidad, pero con fronteras difusas y definiciones poco precisas:

- (1) *conductas instintivas*, son acciones innatas y estereotipadas; incluyen los reflejos involuntarios. Son de 2 tipos: (1) la acción-reacción localizada en alguna parte del individuo y (2) los instintos que involucran a todo el individuo.
- (2) *las emociones* que sirven para tomar decisiones en forma inconciente y cuya respuesta no es muy

predecible ya que intervienen las experiencias además de la información innata.

- (3) *conductas complejas* que utilizan las experiencias, el aprendizaje y la deducción para resolver problemas nuevos. Volveremos sobre estos aspectos más adelante en la Parte 2.

9.2. El aporte de genes, neuronas y cerebro

9.2.1. Desde los genes a la conducta

Muchas de las conductas son innatas (genéticas), tal el caso de los instintos. Pero, ¿Cómo logra un gen producir una conducta?

En el interior del núcleo de cada célula se encuentran los cromosomas, las famosas cadenas de ADN. Tienen una estructura de doble hélice en espiral formada por una secuencia de nucleótidos. Una secuencia de miles de nucleótidos es un gen y el ADN tiene miles de genes. Por ejemplo, una mosca *Drosophila* tiene 160 millones nucleótidos y 12 mil genes.

Los nucleótidos se agrupan de a 3 y cada combinación codifica un aminoácido. Son 20 los aminoácidos que existen y se usan para producir las proteínas. Los aminoácidos se obtienen mediante la alimentación. Un complejo proceso de varios pasos intermedios permite a un gen fabricar una proteína. La cadena de aminoácidos se pliega en una estructura tridimensional muy precisa y poco flexible. La forma tridimensional determina la compatibilidad con el resto del organismo y por lo tanto, su función.

Los genes producen proteínas y estas desencadenan conductas. Los receptores celulares de los sentidos son proteínas y muchas hormonas también lo son. Son proteínas la actina y miosina, responsables de la contracción muscular. La hemoglobina, las enzimas, los anticuerpos, todos son proteínas y son fabricadas por diferentes genes. Cuando una hormona transportada por el torrente sanguíneo se une a un receptor celular y desencadena la generación de otra hormona, lo que vemos es una proteína específica (la hormona) que actúa sobre otra proteína (el receptor celular) y que pone en marcha la producción de una tercera proteína. Se suele decir entonces que se "activan a los genes" en el núcleo celular.

La sumatoria de toda la información genética es el *genotipo* y contiene la información sobre como

diferenciar las células para producir diferentes tejidos en el cuerpo. Esta información permite construir el cerebro y generar los circuitos cerebrales. En otras palabras, la conducta que nace con el organismo sería sustancialmente igual para todos los individuos de la misma especie, si es que la copia de genes es exacta.

Pero los genes contienen solo una parte de lo necesario para construir un individuo. Por ejemplo, las condiciones de crianza y alimentación hacen que cada individuo de la especie sea distinto. Estas variaciones generan individuos levemente diferentes. Se llama *fenotipo* al organismo que realmente se obtiene de sumar la información genética con todo el resto que se aporta desde el nacimiento e incluso antes. Por ejemplo, la calidad del alimento contenido en el huevo es muy importante para el desarrollo del individuo en los días posteriores al nacimiento. Es en parte por esto que los que nacen del primer huevo suelen crecer más rápido que sus hermanos. Los alimentos aportan los materiales para construir el sistema nervioso y las experiencias sensoriales colaboran a dar un carácter único al cerebro. Los fenotipos serán parecidos entre sí debido a la base genética, pero personalizados por las experiencias.

Así que no hay conductas exclusivamente innatas. Lo que se hereda en el genotipo es la potencialidad para hacer algo, luego el ambiente y los estímulos externos desencadenan las acciones para hacer ese algo. Un ejemplo: cuando se trabajó con ratas en aislamiento se encontró que el acto de manipularlas de jóvenes las hace desarrollarse más rápido que las ratas de control no manipuladas. También suelen ser más grandes y activas y menos emotivas en situaciones de miedo.

Genes dueños de conductas

Analicemos algunos ejemplos preliminares. Trabajando con el caracol marino *Aplysia* se aisló un gen que sintetiza una pequeña hormona la cual al ser inyectada al animal desencadena las acciones para la postura de huevos. Es un caso donde un gen controla una conducta. El pequeño gusano *Caenorhabditis elegans* tiene solo 302 neuronas en el cordón nervioso. Se encontró que una diferencia de un solo aminoácido en una proteína determina dos tipos de conductas. En una los miembros son solitarios y buscan alimentos en forma aislada; en la otra son sociables y buscan alimento en grupo.

Si se transfieren proteínas de uno a otro, cambian sus hábitos alimenticios. En la mosca *Drosophila* se conoce un gen que se expresa en forma diferente en los machos y las hembras. Si se aplican las proteínas generadas por este gen de los machos a las hembras, las lleva a realizar el cortejo del macho.

¿Qué ocurre con las aves?. El género *Agapornis* está formado por cotorras pequeñas de África. Una especie lleva las ramas para el nido en las plumas y otra las lleva en el pico. Cuando se cruzaron ambas especies, los híbridos fueron incapaces de llevar las ramas; aun luego de meses de práctica solo tenían éxito en menos de la mitad de los intentos. Dos años más tarde tenían éxito en todos los intentos pero aun guardaban los movimientos de ambas especies. Es decir, a mezcla de genes, confusión de conductas.

En el Carbonero Común (*Parus major*) el gen *Drd4* contiene las instrucciones para la construcción del receptor de la dopamina (un neurotransmisor). El gen tiene 73 polimorfismos (diferentes variantes) solo en el carbonero y una variante está asociada con el comportamiento explorador (o curiosidad). En ensayos de laboratorio durante 4 generaciones se aparearon de acuerdo con el nivel de curiosidad para comprobar la propagación de la conducta. El nivel de curiosidad se determinó midiendo el tiempo transcurrido hasta que el pájaro visitaba cuatro "árboles" artificiales y cuantificando la reacción hacia dos objetos desconocidos que se introdujeron dentro de la jaula. Se comprobó así que este gen controla la conducta de la curiosidad.

Vayamos al hipotálamo que se encuentra en el centro del cerebro. Está asociado a la glándula pituitaria, que controla el sistema hormonal del cuerpo. Las hormonas son producidas por genes específicos. El hipotálamo se relaciona con la compensación para lograr el equilibrio del metabolismo (control homeostático). Está irrigado por abundante sangre así que puede medir los cambios de temperatura. Si se calienta artificialmente al hipotálamo de una rata, ésta comienza a jadear y a sudar mediante las glándulas que controla el sistema nervioso autónomo. En cambio, si se enfría al hipotálamo se logra que el animal tiriten. Pero no se trata solo de cambios fisiológicos. Si se prolonga el frío por largo tiempo la rata comienza a construir un nido o a agrandar el que ya tiene para protegerse. El hipotálamo dispone de varias herramientas para controlar la temperatura, incluso cambios en las conductas.

La relación entre las hormonas (es decir, genes), el sistema nervioso y la conducta se pone en evidencia en la alimentación de las crías de las Paloma Torcaz. La acción hormonal de la prolactina produce una secreción en el buche, mal llamada "leche" (pág. 197). Cuando se produce la congestión de leche en el buche el sistema nervioso desencadena la conducta de alimentación de las crías. Si se anestesia las paredes del buche esta conducta desaparece. Si se castra a los machos de las palomas las conductas de agresividad y galanteo desaparecen, pero vuelven a hacerse presentes cuando se inyecta testosterona en el hipotálamo. En cambio, si se inyecta progesterona aumenta la tendencia a incubar. Durante la crianza el nivel de prolactina tiende a desaparecer y el macho deja de alimentar a las crías y reinicia a cortejar a la hembra. Como vemos el balance entre hormonas provoca el cambio de conductas en los períodos previos y durante el empolle.

Algunas pocas aves, entre ellas los Falaropos y Jacanas, tienen los roles sexuales invertidos (pág. 194); el macho es el que empolla y cría. Pero esta situación puede trastocarse mediante la inyección de hormonas. En condiciones normales la hembra segrega más testosterona que el macho, junto con igual cantidad de estrógeno. Esto la convierte en bisexual, desde el punto de vista endocrinológico.

Pero además, sabemos que las hormonas y las conductas interactúan, de forma que una conducta produce cambios hormonales. Tal es el caso del galanteo que funciona como sincronizador en la pareja de aves. En la Paloma Torcaz la prolactina comienza a liberarse cuando llevan varios días empollando. Pero el macho incrementa la prolactina si ve a la hembra empollar, aunque él no lo haga. Para que esto ocurra debió participar en la construcción del nido, de lo contrario no libera prolactina. Pero en algunos animales la influencia va más allá. En los gatos y conejos por ejemplo, la hembra no ovula hasta que no se ha apareado. De forma que la conducta de apareamiento produce la secreción hormonal para ovular. En cambio, en el caso de las aves parásitas como el Tordo Renegrado, el sincronismo no se da con la pareja sino con el anfitrión en cuyo nido pondrá los huevos.

En un sentido tenemos que los genes fabrican hormonas y éstas operan sobre determinadas conductas. En el sentido contrario, si observamos una

conducta en los demás ponemos en acción a los genes propios. El circuito se cierra.

9.2.2. Desde las neuronas a la conducta

La neurona es la unidad estructural del cerebro. Todos los animales tienen neuronas y son idénticas. Desde el cuerpo celular se extiende el axón, que es un tubo largo y delgado que sirve para propagar la señal eléctrica. Las dendritas son extensiones cortas y múltiples con forma de árbol que actúan de receptores. La comunicación entre neuronas se realiza en la interfaz axón-dendrita (llamada *sinapsis*). Se hace mediante moléculas químicas (los *neurotransmisores*) que se liberan en los terminales del axón. La señal dentro de la neurona se propaga desde el extremo de las *dendritas* (el extremo receptor) hacia el extremo del *axón* (que funciona como transmisor hacia la próxima neurona).

Una neurona aislada en una placa de cultivo en laboratorio no piensa. Pero las 302 neuronas del gusano *C. elegans* producen una variedad de conductas (sea la alimentación gregaria o solitaria). A principios de los años 90 se cartografió las conexiones de estas 302 neuronas, pero esto nada nos dice aun de cómo esta "sencilla" red da lugar a un cerebro que funciona.

El caracol marino gigante del género *Aplysia* resultó de enorme utilidad. Tiene algo menos de 20 mil neuronas, contra un millón de las abejas (*Apis mellifera*) y 100 mil millones en los mamíferos. El cerebro de *Aplysia* no está concentrado en un lugar sino que consiste en 9 ganglios distribuidos. Lo bueno es que algunas de las neuronas son las más grandes conocidas. La célula denominada R2 es la más grande y tiene 1 mm de diámetro.

El pionero en el estudio de la conducta animal, Iván Pavlov, observó 3 tipos de aprendizaje implícito (no conciente). Lo realizó aplicando dos tipos de estímulos en perros: los inocuos que no tienen consecuencias y los nocivos que tienen consecuencias negativas.

- (1) *Habitación* consiste en reiterar un estímulo inocuo de forma que el animal deja de responder debido a que se acostumbra.
- (2) *Sensibilización* muestra que luego de un estímulo nocivo el animal se sensibiliza y responde con mayor vigor a los estímulos inocuos.
- (3) *Condicionamiento* muestra que cuando se acom-

paña un estímulo inocuo con uno nocivo el animal aprende a responder también al inocuo. Es lo que se conoce como reflejo condicionado.

Ahora bien, cuando se aplicaron los 3 tipos de aprendizajes en una neurona de *Aplysia* se observó que respondían de la misma manera que el animal. Las neuronas individuales se habitúan, se sensibilizan y se condicionan. ¿Cómo lo hacen? Durante el aprendizaje los individuos ajustan las conductas de acuerdo con los 3 tipos de aprendizajes; en tanto que las neuronas lo hacen regulando la cantidad de impulsos que se propagan y lo que da una medida de la intensidad.

El circuito estudiado en *Aplysia* fue el que permite un acto reflejo, la retracción de la branquia cuando se toca el sifón. Cuando se toca un punto de la piel del sifón del caracol se activan siempre las mismas 6 neuronas sensoriales (6 de un total de 24). Estas llegan al ganglio abdominal (de los 9 que forman el cerebro distribuido). En el ganglio se activan 6 neuronas motoras que producen la contracción de la branquia. Algo importante y aleccionador: todos los individuos tienen la misma cantidad de neuronas, "ni una más ni una menos".

Aprendizaje y memoria

La comunicación entre neuronas se realiza en la interfaz (la sinapsis) desde el axón hacia la dendrita. En la sinapsis se liberan neurotransmisores y la memoria a corto plazo está gobernada por la cantidad de moléculas liberadas.

Las neuronas tienen receptores no solo en las dendritas, sino también en toda la membrana, lo que permite recibir los mensajes codificados por las hormonas. Las hormonas esteroides (sexuales) son muy pequeñas y solubles en lípidos, por lo que pasan a través de las membranas de las células y llegan al núcleo. De esta forma las hormonas sexuales controlan la producción de proteínas en el interior del núcleo.

Tanto en *Aplysia* como en los mamíferos, el neurotransmisor en la sinapsis entre neuronas es el glutamato. Una coherencia evolutiva de muy largo plazo y que coloca al glutamato en la base evolutiva del sistema nervioso. Cuando hay habitación la cantidad de glutamato liberada es menor, debido a que hay menor cantidad de pulsos propagados. En cambio, aumenta si hay sensibilización. Otro tipo de neuronas, llamadas *moduladoras*, permiten ajustar la

intensidad de la conducta y lo hacen con otro neurotransmisor. La serotonina es la que regula la cantidad de glutamato liberado.

Como las moléculas en la sinapsis perduran por un tiempo se trata de una memoria química. Pero dura solo unos minutos, por eso es de corto plazo. Para tener una memoria de largo plazo se deben producir cambios estructurales, no basta con la cantidad de moléculas liberadas, que en definitiva se pierden. Cuando la excitación se mantiene y se repite, se generan nuevos terminales en el axón que contactan con nuevas dendritas. En realidad, los nuevos terminales se tratan de divisiones de las existentes que dan lugar a dos por separado. Para lograrlo se pone en marcha la genética que produce proteínas para modificar la estructura celular. Las neuronas generan nuevos terminales activos con lo que se incrementa la transmisión en la sinapsis. Entonces, mientras algunos genes están activos toda la vida (como los ligados a la producción de energía), otros se activan ante ciertas necesidades (los ligados a la memoria a largo plazo).

No sorprende que los tipos de aprendizajes de Pavlov se repitan en la sinapsis. Se encontró que el número de terminales sinápticos aumenta con la *sensibilización* (refuerzo positivo). Pero disminuye en la medida que el recuerdo se olvida (*habituación*) y decrece hasta casi paralizarse la comunicación. Pero luego de esta caída, el número remanente de terminales es superior al estado inicial. De esta forma cuando se aprende por segunda vez se lo hace más rápido. Así que, la respuesta mediante una conducta tiene una base de memoria química (en la sinapsis) y física (en la cantidad de interconexiones).

Entonces, el ambiente (la excitación) pone en marcha la genética y esta articula la memoria a largo plazo; en otras palabras es el aprendizaje. Si el lector recuerda algo de este libro es porque se crearon en su cerebro nuevas conexiones entre neuronas. Esto es así tanto en *Aplysia* como en las aves y los humanos. Esta memoria no requiere ser conciente, es una memoria implícita. Pero, la memoria explícita que nos permite conscientemente recurrir a recuerdos guardados de la infancia, tienen que ver con otros mecanismos que involucra a muchas partes del cerebro.

El mapa cerebral

Más allá del circuito "simplificado" de *Aplysia*

(20 mil neuronas interconectadas tiene poco de simple), cuando entramos en el cerebro de los vertebrados superiores nos encontramos con complicados circuitos cerebrales. En este caso se suele hablar de áreas cerebrales. Desde los sentidos salen neuronas que transportan la información sensorial hacia el cerebro. Todas las neuronas son iguales y transportan la información de la misma forma ¿Cómo logra interpretar el cerebro de que información se trata? Esto es posible porque cada neurona sensorial se dirige a un lugar específico del cerebro y cada sensor tiene su área corresponsal en el cerebro.

Por ejemplo, la mano derecha es recibida en un sector del cerebro del lado izquierdo. El lado izquierdo del cuerpo lo controla el lado derecho del cerebro y viceversa. El cerebro está lateralizado, cada lado se especializa en funciones distintas. El área de la mano en el cerebro esta junto al área del brazo; las áreas contiguas en el cuerpo se corresponden con áreas contiguas en el cerebro. El área de la mano contiene al área para cada dedo; los dedos contiguos en la mano forman áreas contiguas en el cerebro. Si un dedo en especial tiene un uso intensivo el área correspondiente en el cerebro aumenta en cantidad de interconexiones y en tamaño. Mayor uso corresponde a mayor tamaño debido al incremento de las interconexiones (no a la cantidad de neuronas). Esto se comprobó entrenando monos para usar ciertos dedos. Se verificó que la sensibilidad táctil aumentó y también lo hacía el volumen del área en la corteza del cerebro que correspondía a esos dedos. Lo mismo se ha encontrado en el caso de los violinistas que usan los dedos de la mano izquierda más que los de la derecha. Y además se verificó que este crecimiento se lleva a cabo con más facilidad en los primeros años de vida.

9.2.3. Desde el cerebro a la conducta

Los animales tienen muchas cosas en común. Tienen la misma bioquímica (ADN, aminoácidos, proteínas, etc). Una neurona aislada no permite distinguir si es humana o de un ave. También es idéntica la forma de reaccionar al aprendizaje y guardar memoria de lo ocurrido. La diferencia no está en estos componentes. La organización del cerebro es bastante parecida. Sin embargo hay partes nuevas en los cerebros de los humanos y

las aves que pueden hacer cosas diferentes o de distinta manera.

Las aves siguieron un camino de evolución diferente durante 320 Ma. Partiendo del cerebro de un reptil añadieron funcionalidades con una capa adicional (el *stratium*). Las aves tienen emociones y conductas complejas como los mamíferos, pero sobre un cerebro algo diferente. La física y química de las neuronas es la misma, también lo son las capas internas (como la amígdala), pero la estructura externa del cerebro es distinta. Como las emociones ocurren en la parte interna del cerebro es probable que sean iguales en aves, mamíferos y humanos. Pero podría ser que las aves carezcan de algunas emociones o que tengan algunas distintas que nosotros desconocemos. La mala noticia es que como interpretamos las emociones del ave en base a lo que observamos, siempre vamos a categorizar las reacciones mediante nuestro conocimiento y con nuestro lenguaje, palabras y definiciones.

En los humanos el cerebro es particularmente grande y se sabe que la razón es genética. El tamaño está dominado por dos genes conocidos como MCPH1 y ASPM. También se ha probado que estos genes han sufrido una rápida evolución. En el caso del MCPH1 la evolución ocurrió en el linaje de los primates (desde 50 Ma) y el ASPM en el linaje humano (desde 5 Ma). Se calculó que hace 37.000 años (coincidente con la emergencia de *Homo sapiens* cultural) el gen MCPH1 sufrió una selección positiva muy rápida y que el ASPM tuvo otra hace 5.800 años (coincidente con la agricultura, ciudades y escritura). Otro gen denominado FOXP2 tiene injerencia en el lenguaje y si bien está presente en otros mamíferos, en los humanos sufrió una acelerada evolución (dos mutaciones que cambiaron la estructura de la proteína a la que codifican) hace 200.000 años que coincide con la aparición del lenguaje hablado. En los humanos el cerebro evolucionó por Selección Natural y tiene particularidades que lo hacen único.

¿Cómo evolucionó en cerebro de las aves?

Las exigencias sobre el sistema nervioso de las aves son menores a los mamíferos ya que el vuelo las libera de muchas tensiones. Esta ventaja quizás funcionó también como limitación ya que la falta de presión selectiva aminora la velocidad evolutiva. Es probable que el vuelo sea también responsable de su vida diurna.

En los mamíferos la inteligencia depende del desarrollo en tamaño y complejidad del cortex, que es la corteza o manto nervioso que recubre al cerebro. Es tan delgado en el hombre que ocupa 6 neuronas de espesor pero la superficie es de 2500 cm² debido a lo intrincado de los pliegues. Solo el córtex contiene 10 mil millones de neuronas. Las neuronas del cortex, llamadas células piramidales por la forma, se encuentran alineadas en columnas. Pero lo más importante no es el volumen del cerebro o la cantidad de neuronas en la corteza sino las interconexiones entre neuronas que dan lugar a los circuitos cerebrales y se generan durante el aprendizaje.

Las aves han evolucionado una parte del cerebro distinta a los mamíferos, es el *stratium*, también llamado cuerpo estriado, que está en la base del cerebro. Como parece lógico, el hombre tiene un *stratium* poco desarrollado. Las aves evolucionaron una capa superior del *stratium* que se llama hiperstratium y que es donde se encuentran las funciones de la inteligencia. En esta capa se concentran las conexiones entre neuronas de la visión, en la misma forma que los mamíferos las tienen en el cortex.

El cerebro de las aves tiene una especialización entre hemisferios (derecho e izquierdo) como en los mamíferos. Pruebas recientes indican que la lateralización es una herencia común a todos los vertebrados. El hemisferio izquierdo se especializa en las cuestiones rutinarias. Por ejemplo, hay una tendencia a atacar por el lado derecho, utilizando el ojo derecho y el hemisferio izquierdo. Los humanos tienen un sesgo a ser diestros en el uso de las manos. En las aves el ojo derecho es más importante durante la alimentación y picoteo. El *Vuelvepedras* (*Arenaria interpres*) tiene el pico girado a la izquierda y hace huecos tirando la arena hacia la izquierda, por eso utiliza el ojo derecho para observar dentro del hueco.

En las aves el hemisferio izquierdo controla el canto, mientras que en los primates la comunicación está a cargo del hemisferio derecho. En las aves el hemisferio derecho (ojo izquierdo) se ocupa de cosas no rutinarias; por lo que deberían mirar con este ojo a los acontecimientos de peligro (por ejemplo, los giros en el aire). También deberían reconocer a los congéneres mediante el hemisferio derecho. Las investigaciones en aves con los ojos tapados en forma alternada mostraron que con el ojo derecho

se ocupa de la alimentación (cosas rutinarias) y el izquierdo de las novedades (los peligros).

Para verificar el beneficio de la especialización de los hemisferios se tomaron grupos de huevos y fueron empollados en la oscuridad unos y con la estimulación normal de la luz los otros. Se logró generar un grupo de pollos con el cerebro normal (empollados con luz) y otro grupo con el cerebro sin una lateralización correcta. Cuando se sometieron los pollos normales a alimentarse (ojo derecho) y detectar un ave rapaz (ojo izquierdo) lo hacían normalmente. Cosa que no podían en el otro grupo. Esto sugiere que el cerebro lateralizado es más eficiente para hacer dos tareas diferentes en simultáneo.

Mediante modelos matemáticos se ha probado que la vida en grupo favorece la formación espontánea de características determinadas. La Teoría de Juegos nos dice que la mejor estrategia a adoptar como individuo depende de la que adopte el grupo. De esta forma las bandadas que forman olas (Falaropo) o que se mueven en corrientes térmicas de aire ascendente (Tuyuyú), deberían tener una dirección de giro predominante. De esta forma se mantendrían agrupados con mayor facilidad que si cada uno gira en forma aleatoria. Los Tuyuyú (fig. 9.9) giran hacia la izquierda.

Pero el cerebro es muy complejo y difícil de compartimentar, se trata de una multitud de dispositivos o circuitos adaptados para diferentes tareas. Nuevos circuitos adicionales probablemente corrigen las deficiencias de los anteriores. La evolución debió haber desarrollado estructuras nuevas acumulativas en lugar de volver atrás para corregir las estructuras anteriores.

¿Cómo sueñan las aves?

El sueño es una conducta, aunque en principio no lo parezca. Se trata de un período de conciencia, que ciertamente es diferente al que tenemos en horas de vigilia. El sueño es una manifestación de la independencia del cerebro y tiene un valor fundamental para su recuperación. Por esta razón es que no se ha perdido en ninguna especie, aunque muestran diferentes variantes.

Por ejemplo, el Delfín del Indo (*Platinista indi*) vive en la aguas turbias del estuario del Indo (Pakistán) y por eso perdió la vista y se maneja con eco-localización para la captura de peces. Sin embargo, no perdió el sueño, sino que lo transformó

en sucesivos períodos inferiores a un minuto hasta sumar 7 horas diarias. En cambio el Delfín Mular (*Tersiops truncatus*), el más común de los delfines, tiene los hemisferios cerebrales que duermen por turnos de forma que uno siempre está alerta. El Pingüino Emperador (*Aptenodytes forsteri*) macho que empolla un huevo de parado en colonias en la Antártida, no duerme por 2 meses. Los Albatros (*Diomedidae*) pueden volar sin dormir miles de kilómetros por varias semanas en busca de peces. En ambos casos podrían tener una estrategia como los delfines.

El sueño REM (Rapid Eye Movements o sueño paradójico) es el período durante el cual se producen movimientos oculares rápidos. Con electroencefalogramas EEG se llegó a saber que durante el sueño REM los animales reproducen los movimientos oculares registrados cuando se encuentran despiertos y activos. Incluso, se ha llegado a verificar que la mosca de la fruta duerme durante la noche y muy probablemente tienen sueño REM. La base biológica sería la misma. Sabemos que los movimientos oculares se producen porque se están examinando imágenes visuales durante el sueño. En los humanos se ha comprobado que si los sueños involucran hablar o escuchar se activan las regiones cerebrales del lenguaje y comprensión.

Como los EEG son similares en aves y humanos, es posible que tengan una actividad cerebral muy similar. En los humanos se ha encontrado que durante el REM los movimientos oculares son iguales a si examinaran una imagen. Como las aves no se comunican mediante palabras sino mediante gestos y cantos es mandatorio que sueñen solo imágenes y sonidos, mientras el humano sueña además en palabras. Sería lógico pensar que en las aves se activen las regiones del canto cuando sueñan.

Es probable que el sueño REM facilite los cambios cerebrales para el aprendizaje. Durante la vigilia se ingresa la información y durante el sueño se procesa y memoriza lo relevante. Se ha verificado que los animales que tienen una sesión de aprendizaje y que se los priva de REM fijan menos lo aprendido. Además si el aprendizaje es más exigente el tiempo de REM se incrementa. Se ha propuesto a la adenosina como el neurotransmisor que regula el sueño ya que la acumulación de adenosina durante las horas de vigilia desencadena la necesidad de sueño.

9.3. Desde los instintos a las emociones

Los Instintos

El sistema nervioso tiene la función primordial de controlar la conducta. La base de la supervivencia está en producir conductas que tiendan a salvaguardar al individuo. Se llama instintos a este tipo de conductas. Están disponibles desde el nacimiento y por lo tanto se encuentran "precableadas" en las neuronas. Por ejemplo, el control del movimiento tiene un "circuito corto" que trabaja en la columna vertebral y no requiere del cerebro. El acto reflejo de golpear el tendón debajo de la rodilla produce una patada que tarda 50 mseg; si hiciéramos lo mismo en forma consciente tardaría varias veces más.

Pero, la mejor forma de definir a los instintos y diferenciarlos de las emociones, es mediante sus características:

- (1) Son acciones innatas (genéticas). Por esta razón, las conductas instintivas son comunes a todos los miembros de la especie. Proviene de una codificación genética y por ello son útiles para diferenciar entre especies. Son acciones inconscientes y entran en juego en forma espontánea y automática, sin reflexionar al respecto.
- (2) Son conductas estereotipadas, se producen mediante pautas fijas e invariables en secuencia y forma. La experiencia y el aprendizaje (la memoria) tienen una participación menor, limitada a la inhibición y sensibilización.
- (3) Son acciones complejas porque requieren varios pasos. No es un simple acto reflejo como el golpe en el tendón de la rodilla (acción-reacción). Comprometen a todo el individuo en la acción. En

cambio, en un reflejo solo interviene una parte del individuo. Ante un fuerte ruido el salto que puede dar el individuo involucra a todo el animal.

- (4) Tienen una finalidad adaptativa para conservar el status quo. Por ejemplo, el instinto de conservación produce el salto para huir y seguir vivo. El instinto dota al animal de conductas prefabricadas. Es muy útil en aquellas especies que tienen una vida corta o de muy baja atención parental como para poder imitar a los adultos. Tal es el caso de los insectos, peces y aves precociales con bajo cuidado parental.

Los instintos evolucionan a largo plazo mediante los mecanismos de la Selección Natural ya que son codificados en forma genética. Esto se contrapone con el aprendizaje que opera sobre la historia del individuo y por transferencia cultural sobre varias generaciones sucesivas.

Las Emociones

La palabra *emoción*, del latín *emotio-onis*, significa "impulso que induce a la acción". Las emociones (o sentimientos) son procesos cerebrales que responden a la supervivencia y reproducción. Son esenciales para permanecer vivos, como los instintos, pero en las emociones intervienen los recuerdos y sirven para predecir el futuro y tomar decisiones. A estas decisiones se accede en forma inconsciente, lo conciente está fuera de las emociones.

A menudo se induce a una oposición errónea entre lo animal y lo espiritual. Al primero se le asignan emociones y al segundo el pensamiento. Sin embargo, las emociones son la base del entendi-



9.1. Para los animales, Darwin menciona las siguientes emociones: dolor, sufrimiento, terror, resentimiento, venganza, desconfianza, falsedad, valentía, timidez, celos, orgullo, vergüenza, modestia, generosidad, felicidad, placer, buen humor, amor y afecto. Las emociones más importantes para la supervivencia son las negativas y por esto fueron favorecidas por la Selección Natural. Si algo nos produce una emoción negativa es descartado casi de inmediato. Tenemos un sesgo de negatividad muy efectivo basado en que los acontecimientos negativos son potentes, complejos, rápidos y contagiosos.

miento, si algo nos emociona significa que lo hemos entendido. Los instintos y las emociones son innatos, pero las emociones plantean respuestas más flexibles ya que toman en cuenta la historia del individuo (la memoria).

Con las emociones la conducta se libera de las ataduras rígidas del instinto; pero la flexibilidad podría implicar el riesgo de supervivencia y reproducción. La forma de controlar este peligro fue evolucionando emociones opuestas como placer y dolor. Este sistema, que funciona bien en la práctica, es muy grosero y tiene efectos colaterales a veces peligrosos. No es un sistema obligatorio, sino que mediante premios y castigos sugiere el camino a tomar. Las emociones son, por lo tanto, orientativas.

9.4. Todas las emociones

¿Dónde está la sede de las pasiones?

Los recuerdos emocionales se acumulan en la amígdala, que se encuentra en la base del cerebro y es común a todos los vertebrados. Desde allí se controlan todas las acciones derivadas de las emociones. La amígdala es la sede de las pasiones.

Existen dos circuitos cerebrales que actúan ante reacciones emocionales. El primer circuito es **inconsciente** y está en todos los vertebrados. Se recibe la información de los sentidos y se lleva al circuito tálamo-amígdala. La amígdala reacciona en base a la información aprendida y el resultado se comunica al tronco del encéfalo, haciendo que el individuo reaccione de inmediato. Este circuito responde a la información acumulada que es innata o aprendida.

El segundo circuito es **conciente** y utiliza el circuito tálamo-córtex. El tálamo está ubicado sobre la amígdala y envía la información a la corteza cerebral. Aquí se procesa la información en base a una cantidad mayor de conexiones y por ello tarda más tiempo. Este circuito conciente decide si la reacción emocional fue un error y si en tal caso hay que interrumpirla o justificarla.

Esta forma de funcionar nos entrega importantes conclusiones. Como la reacción inconciente es anterior a la conciente, se puede decir que el conciente solo tiene oportunidad de buscar buenos argumentos para justificar lo que hace el inconciente. En otras palabras, "sentimos temor porque temblamos, no temblamos porque estamos asustados". Primero

temblamos y después sentimos el temor. Por eso decimos que la reacción conciente puede detener la acción inconciente inicial o simplemente, buscar buenas excusas. La reacción inconciente es rápida pero limitada, pero la reacción conciente posterior puede aportar una variedad de respuestas más amplia.

Experimentando con primates y humanos con daños entre la conexión del tálamo y la corteza (córtex) se encontró que podían "ver" y reaccionar en forma inconciente (mediante el circuito emocional en la amígdala). Pero no tenían conciencia de lo que veían (a falta del circuito entre el tálamo y la corteza cerebral). En las aves está el circuito de la amígdala, pero carecen de la corteza cerebral, ¿será que las aves pueden ver y actuar, pero no tienen conciencia de ello? Antes de aventurar una respuesta errónea, recordemos que las aves han desarrollado otra parte del cerebro diferente. Así que ¿tendrán conciencia las aves?, veremos una respuesta afirmativa a esta pregunta pero más adelante cuando dispongamos de otras herramientas.

Emociones animales

Según Temple Grandin una diferencia entre las emociones que sienten los animales y los humanos es que los animales sienten menos las emociones encontradas. Son menos ambivalentes, por ejemplo a las emociones de amor-odio simultáneo. Tienen sentimientos más simples, directos y francos. Jugar y pelear no es lo mismo; si un perro juega mueve la cola y si pelea muestra los dientes, no ocurren ambas cosas a la vez cuando "juega a pelear".

Entonces, los animales sentirían menos los dramas psicológicos. Una desventura no hipoteca la próxima acción. Por ejemplo, la pérdida de una cría se supera de inmediato con la crianza de las otras y no pone en riesgo todo el proceso. En los humanos una desventura amorosa puede poner en riesgo el trabajo o los estudios.

Lo mismo ocurre con los niños humanos, que se parecen más a los animales. En los niños los lóbulos frontales aun están en crecimiento. En estos lóbulos se relacionan todas las emociones, incluido amor y odio. En los niños y animales las emociones están compartimentadas y separadas, por eso son más simples. Sin embargo, debe tenerse en cuenta que los animales pueden activar emociones primarias como curiosidad y miedo en forma simultánea. Pero

una de ellas seguramente se impone a la otra. En un ave primero puede prevalecer la curiosidad, pero finalmente el miedo la hará huir.

En las aves los opuestos pueden derivar de las mismas señales externas, aunque con movimientos algo diferentes. Por ejemplo, en la Garza Blanca (*Ardea alba*) el concepto de "si acepto" (una emoción positiva para relacionarse afectivamente) y "no acepto" (una emoción negativa para poner un límite al compañero) se observa como una leve variación en el movimiento de cuello, cabeza y pico. En ambos casos levantan el cuello y apuntan a la pareja con el pico; un SI o un NO se diferencian por pequeñas variantes en este movimiento. Pico cerrado y movimiento agresivo hacia delante indica un "no acepto", mientras que un movimiento suave o el pico abierto dirá un "si acepto". El movimiento de cabeza en los humanos no es muy diferente.

Es posible detectar las emociones que viven los demás y contagiarse de ellas. Así se explica la solidaridad de las crías en el reclamo de alimento. La empatía que se genera es la base para el desarrollo de la capacidad de preocuparse por los demás. Es clave para entender que quiere el otro y por lo tanto, para la comunicación.

Las emociones pueden simularse de forma que nos acercamos al engaño. Las emociones que sienten los demás puede inferirse pero es imposible conocerlas completamente. Si alguien nos dice "te amo", podemos inferir si es real, pero no podemos estar seguros. Volveremos sobre la comprensión de las emociones de los otros más adelante.

Defensas psicológicas

Sigmund Freud describió "mecanismos humanos de defensa" psicológicos e inconcientes que reducen el daño de un acontecimiento estresante. De modo que permiten seguir funcionando normalmente. Se oculta lo que se teme en la mente inconciente y el conciente se concentra en un sustituto. Nos protegemos de la ansiedad mediante dos mecanismos. La negación, donde ciertos factores de la realidad se tratan como si no existieran y la proyección, donde las ideas dolorosas se proyectan a otra persona ajena a nuestra realidad. En cambio, del miedo podemos protegernos mediante el humor, el altruismo o la intelectualidad. La frustración se combate con el desplazamiento donde el sentimiento frustrante se descarga o redirecciona sobre otra persona.

Los animales parecen no disponer de todos estos mecanismos o los tienen poco desarrollados. El redireccionamiento como contrapeso a los hechos frustrantes es evidente en las aves. La Gallareta Ligas Rojas (*Fulica armillata*) ante la imposibilidad de resolver el conflicto con el oponente (de la misma o distinta especie) descarga su frustración en otro más débil de su especie.

En el hombre las áreas cerebrales del lenguaje bloquean al área de las imágenes e impiden que se hagan concientes. Esto no ocurre en los animales que piensan en imágenes y no en palabras. Por esto es que los animales pueden fingir y ocultar el estrés y las frustraciones, así como el miedo y dolor. Pero lo que no pueden hacer es eliminarlos y actúan como si los tuviesen.

¿Cuántas emociones?

Las emociones son innatas pero en algún momento de la evolución se originaron (como todo lo codificado en genes). En algún momento apareció cada conducta en una forma previa a la que observamos hoy. Pero además debieron ser beneficiosas para la supervivencia y reproducción de forma que se asentaron en la genética. En otras palabras, las emociones debieron aparecer gradualmente como efecto de una evolución de emociones anteriores. Hasta podríamos intentar hacer el árbol evolutivo de las emociones, donde algunas debieron surgir de las anteriores y otras son combinaciones. Por ejemplo, los celos mezclan la ira, tristeza y temor.

Quizás sea razonable suponer que las aves no tienen todas las emociones de los humanos. Probablemente no sientan celos o indignación frente a un apareamiento fuera de la pareja, pero ¿Cómo podemos estar seguros? ¿Tendrán las aves otras emociones que nosotros no sentimos y que evolucionaron en los 320 Ma de separación evolutiva? Entonces, ¿Cuáles serían las emociones que compartimos y que podemos interpretar mediante la observación?

Para estudiar las emociones en detalle necesitamos un orden, no basta con la simple definición y enumeración. Existen muchas formas de agruparlas: emociones individuales y sociales; positivas y negativas; básicas y complejas (combinadas), etc. En un experimento se presentaron imágenes de caras mostrando emociones a personas de diferentes culturas, incluso a algunas que no estaban

contaminadas por la TV o el cine. Cuatro emociones (agresividad, miedo, tristeza y placer) fueron reconocidas en todos. Esto sugiere que son emociones básicas.

En lo que sigue, y para el estudio de las emociones de las aves, usaremos el siguiente agrupamiento. Las emociones básicas individuales son (ítem 9.4.1) la agresividad, como furia e instinto de caza y (9.4.2) el miedo, ansiedad y estrés. Las emociones sociales son (9.4.3) el deseo y atracción sexual y el cuidado parental; la ansiedad por separación y el apego social. Además tenemos las más importantes emociones positivas como (9.4.4) la curiosidad e interés y el juego y alboroto. Finalmente mencionaremos las emociones morales (9.4.5). Buen viaje al interior de las pasiones.

9.4.1. La agresividad afectiva y predatora.

La agresión tiene una base biológica hereditaria ya que aparece en forma espontánea y de igual forma desde el inicio. Podemos agrupar la agresividad en afectiva o predatora.

La agresividad afectiva

Una primera causa de la agresividad afectiva es la jerarquía de dominancia que reduce los conflictos permanentes a ciertos periodos de tiempo, luego cada uno respeta la jerarquía. En las aves un simple gesto puede dirimir una disputa; lo cual es posible en grupos pequeños de decenas de individuos. En algunos casos (Falaropos y Gaviotines, entre otros) la comunidad parece ser igualitaria y no existir jerarquías. Ocurre en bandadas muy grandes de centenares o miles de individuos, donde los miembros vecinos difícilmente se conozcan como para entablar una estructura jerárquica.

Otra causa de agresividad afectiva es generada por el miedo y se desencadena ante la necesidad de pretejer a las crías o por el ataque de un predator. La agresividad también puede ser motivada por el dolor o el estrés. También la frustración y la competencia generan agresividad. El principal competidor es el de la misma especie ya que ocupan el mismo hábitat o territorio y tienen los mismos gustos y estética.

Una función importante de la agresividad es la dispersión. La aversión que se genera entre aquellos que se crían juntos tiene la funcionalidad de dispersión en el territorio, ocupando espacios vacantes.

Esto ayuda a la preservación de la especie evitando el cruce entre hermanos (endogamia).

Se piensa que la agresión está relacionada con el neurotransmisor serotonina: a menor cantidad de serotonina más agresividad. Se trata de un inhibidor general de las conductas, entre otras de la agresión. Además tiene efectos en regular el apetito (genera saciedad), equilibra el deseo sexual y tiene influencia sobre la angustia y miedo. En general las hormonas son poco específicas, cada una hace muchas cosas y en muchas partes del cuerpo. Esta advertencia indica que no existen predicciones exactas. Por ejemplo, la serotonina aumenta al atardecer, lo que induce al sueño y actúa como reloj interno regulando el ciclo de sueño-vigilia. Como el nivel de serotonina se incrementa con la luz solar, en invierno los niveles son menores y aumenta la depresión y la falta de estímulo sexual. Por el contrario, en verano se incrementa el buen humor y los estímulos sexuales. Luego de la eyaculación aumenta el nivel de serotonina en el cerebro y da la sensación de placer.

El instinto de caza

La agresividad depredadora no se realiza en estado de ira. Por el contrario, debe hacerse con la máxima concentración y paciencia. El instinto de caza se parece poco a una agresividad ya que cazar es agradable para el cazador.

La verdadera agresividad se identifica más cuando una presa realiza una contraofensiva para salvar su vida. Una conducta especial es el hostigamiento en grupo que hacen las presas hacia los predatoros para evitar que la amenaza permanezca cerca de la zona de cría (muy común entre las Tijeretas o las Calandrias, pág. 257). Sirve también para que los jóvenes aprendan quien es el enemigo. Las peleas entre dos de la misma especie en la etapa reproductiva también están dominadas por la ira.

Se caza por necesidad y no se matan presas que no se consumen. Tiene como objetivo final atrapar a la presa, no perseguirla. De nada vale hacer una larga cacería, por eso es que si bien es agradable no se extiende más de lo necesario.

El Biguá es un excelente pescador y compite con sus congéneres para arrebatarse la presa. En estas situaciones no se observa ira, sino una manifestación de oportunismo e inteligencia. La lucha por tomar una presa no se transforma luego en una inútil pelea de revancha cuerpo a cuerpo.

Las aves cazadoras tienen las armas, pero también tienen las inhibiciones. En el caso del hombre la situación es diferente, no tiene naturalmente las armas ni las inhibiciones, pero las armas las ha creado y ciertas barreras culturales se han inventado como inhibidores.

Konrad Lorenz propone meditar sobre el hombre como cazador. Se trata de analizar el acto de dar muerte a una lechuga, una mosca, una rana, un perro y un chimpancé para entender la medida de las inhibiciones en esta escala (vegetal, invertebrado, anfibio, mamífero) y los valores que atribuimos a los distintos seres vivos. Nos preguntamos a cerca de las inhibiciones que tendrán las aves cazadoras para alimentarse de aquellas de su misma especie.

Pero yendo más lejos nos preguntamos ¿Cuáles habrán sido los aportes (el progreso) que ha realizado la ética humana sobre la ética animal? En nuestra opinión la ética humana, mediante normas y leyes, solo intenta corregir los grandes retrocesos que se produjeron durante la evolución natural y cultural. Tal el caso, por ejemplo, de la violencia y militarismo que ha producido una secuela de muertes y guerras con el uso de armas fabricadas. Cosa que en la vida animal no existe. La causa es la posibilidad de producir armas sin la contra de una inhibición natural, lo cual ha permitido que con los mismos genes y emociones, se libere la posibilidad de producir daño.

9.4.2. El miedo, ansiedad y estrés

Junto con la agresividad la emoción que más aporta a las conductas en los animales es el miedo. El miedo es una respuesta a las amenazas externas (es cuando se ve un predador) y la ansiedad es la reacción a una amenaza interna (es cuando se piensa en el ataque de un predador). El miedo surge como una respuesta al dolor; sea innato o aprendido por experiencia propia o por observación de los congéneres.

El miedo es, en parte, genético. En una experiencia en laboratorio se criaron ardillas en aislamiento y cuando se las expuso a las serpientes huyeron aunque no las habían visto jamás. Pero no huían de otros objetos nuevos, por lo que la respuesta visual se circunscribe a las serpientes. Así que el miedo es hereditario. Los investigadores calcularon que necesitarían unos 10.000 años de una población en aislamiento para que este "patrón-serpiente" desapareciera.

¿Cómo se origina un miedo genético? En otra experiencia se criaron ratas y fueron expuestas por primera vez al olor de excrementos de zorro. La reacción de aversión innata fue inequívoca. Se identificó entonces la información responsable de esta conducta, una molécula química. Durante la evolución las ratas que disponían de los genes que producen el detector químico apropiado podían identificar esta señal como adversa y huir. Así lograron sobrevivir a los predadores carnívoros. Entonces, se propagó la detección química de una molécula contenida en los excrementos y se volvió innata (genética) esta conducta (miedo y huida ante un zorro).

Pero el miedo también se aprende... y se controla. Cuando se trabajó con ratas en un laberinto se les permitió explorar todos los pasillos. Si una rata recibía un choque eléctrico la primera vez que entraba a un pasillo nuevo, jamás volvería a entrar al mismo. Por otro lado, cuando una rata entraba a un pasillo varias veces y siempre hallaba comida, esto le producía un recuerdo positivo. Si recibía un choque eléctrico después de varias veces de haber entrado, y todavía encontraba comida, la rata probablemente seguiría entrando a ese pasillo.

Los miedos también se aprenden observando la conducta de otros congéneres. Cuando estudiamos los memes mencionamos la conducta de los Mirlos y como se propagó un comportamiento erróneo de miedo. Esto permite definir a los "miedos culturales" que se aprenden mediante la observación del miedo ajeno.

Un estudio de laboratorio permitió verificar que el miedo a las culebras que tienen los monos son aprendidos. Si mostramos una culebra a un mono en la naturaleza logra desquiciarlo, los monos les tienen terror a las culebras. En cambio a un mono de laboratorio no le afecta para nada. Aislado en el laboratorio no logró aprender el peligro que es una culebra. Si al mono del laboratorio se le muestran imágenes de monos en la naturaleza temiendo a las culebras, también temerá a la culebra. Aprende a temer tanto a la causa del miedo como a la intensidad. Además propaga ese temor a otros monos de laboratorio. Pero si al mono de laboratorio se le muestran imágenes de un mono que no teme a las culebras, tampoco le temerá.

De esta forma visual se propagan los miedos en los monos y en los Mirlos. Imaginemos toda la gama de costumbres que se propagan por generaciones

en forma cultural con este simple mecanismo. Pero no siempre es así. Los carneros se niegan a pacer el pasto que ha sido regado con excrementos de perro. Cuando se llevan carneros que no sienten el olor pacen sin inconvenientes. Pero aquellos que sienten el olor no los imitan, en este caso lo innato prevalece sobre lo observado. Podríamos preguntarnos si el hábito de esconder los excrementos de gatos y perros es una contramedida evolucionada para eludir a quienes se guían por el olfato.

La ansiedad y el estrés

Ambas son respuestas fisiológicas del organismo a situaciones amenazantes o de demanda superior a la normal. La hormona corticosterona se segrega en los momentos de ansiedad. Tiene la función de preparar al organismo para luchar o huir ante el estrés. Por eso deriva todas las energías hacia los músculos, se potencian los receptores y se reduce la percepción al dolor. A corto plazo es productivo, pero a largo plazo es perjudicial.

Para observar la respuesta al estrés se trabajó con Pinzones de Gould (*Erythrura gouldinae*) de Australia. La elección de pareja puede verse restringida por la disponibilidad o habilidad para encontrar al compañero ideal. En las hembras, aparearse con un macho que no les resulta atractivo puede ocasionarles estrés. Para este ensayo, el grado de compatibilidad de los Pinzones se estimó en base al color de la cabeza. Según los investigadores las hembras de Pinzones que fueron apartadas con una pareja no atractivas (cabeza de diferente tono) manifestaban niveles de corticosterona entre tres y cuatro veces más elevados que en el caso del "compañero ideal". La reacción es comprensible puesto que en su corta vida tan solo pueden criar dos veces al año y hacerlo con quien no es el ideal sería una decepción. Esto prueba que la Selección Sexual se mueve con premios y castigos inmediatos más allá de calidad de la prole que sería el premio hereditario a largo plazo. También nos lleva hacia la conducta de apareamiento extra-pareja (ítem 9.10), y que motiva a la hembra a buscar machos fuera de la monogamia.

Las aves parecen tener una vida menos dominada por el estrés debido a la facilidad de abandonar un lugar mediante el vuelo. Existen diversas causas que producen el estrés y que llevan a los conflictos. La superpoblación o las sequías con la correspondiente carencia de alimento, la vida en grupos con sus jerar-

quías, la huida frustrada, la elección de la pareja, entre otros muchos. El estrés produce cambios corporales como la secreción de adrenalina en la sangre lo que desencadena cambios corporales a nivel de respiración, tensión de músculos, nerviosismo, búsqueda con la mirada. Una Jacana (pág. 254) mostrará impulsos de permanencia y huida contrapuestos, que se ponen en evidencia por el nerviosismo ante la imposibilidad de abandonar el área. Es una conducta falsa y sobreactuada de distracción.

El estrés crónico es dañino y los estados de tensión deben ser cortos. Un caso interesante es el estrés generado por la imposibilidad de huir, tal cual ocurre cuando se tienen crías. Si el ave vive en grupos la protección que entrega la aglomeración impide que pueda abandonarla. Entonces, ante una agresión que no puede responder deberá utilizar alguna postura de sumisión.

El miedo en las aves se puede interpretar en base a las observaciones. Pero el sentimiento de dolor es siempre difícil de reconocer ya que lo ocultan muy bien, aunque existen indicios externos que lo sienten.

¿Sienten el dolor las aves?

Una experiencia con pollos de granja heridos permitió verificar que estaban sufriendo. Ante dos alternativas preferían comer alimento en mal gusto pero con analgésicos en lugar de alimentos de sabor normal. También se observa que cuando tienen una pata herida no la apoyan, para evitar el dolor (pág. 239). En los peces se ha demostrado que sienten el dolor porque se incrementa la concentración de hormonas específicas. Pero, los insectos parecen no sentir el dolor. Desde un punto de vista evolutivo es posible que el sentimiento al dolor se incremente en los cerebros más desarrollados.

¿Cuánto daño causa el dolor en las aves? Ciertamente aparenta ser menor que en los humanos. En los humanos el dolor intenso acapara toda la atención del individuo, esto nos ofrece una medida del sufrimiento. En los animales es probable que el miedo sea más dañino que el dolor. Como hemos visto, los humanos tienen mecanismos psicológicos para controlar el miedo que los animales no poseen.

Mientras un ave con dolor aparenta no sentirlo, un ave con miedo deja de funcionar normalmente. Se detiene, mueve la cabeza buscando y está alerta con todos los sentidos. Es lo opuesto al humano que



9.2. *Las aves sienten el dolor y resulta natural que sientan miedo y ansiedad. No exteriorizan el dolor como sufrimiento ya que el animal herido es presa más fácil para el predador. Por ejemplo, hemos podido observar a este Biguá con el primer hueso del brazo (húmero) pero le faltaba todo el resto del ala. Parecía tener una vida normal sin exteriorizar señales de dolor. Aunque no podía volar, sí podía bucear para obtener alimento. Según nuestras observaciones, vivió pocos días posteriores al primer avistaje lo que prueba las consecuencias de la invalidez.*

puede controlar el miedo, pero no el dolor. ¿Cuál es el origen de esta diferencia? La razón se encuentra en el lóbulo frontal del cerebro donde se ubica el área de Broca encargada de la producción lingüística y oral. El humano recuerda palabras y abstracciones, pero los animales piensan en imágenes. Las imágenes son más aterradoras que las palabras y por eso las aves sufrirían más el miedo que el dolor.

9.4.3. Las emociones sociales

Este grupo extenso de emociones se relacionan con los vínculos que se establecen a lo largo de la vida. Comenzamos con aquellas emociones ligadas al período de reproducción (deseo y atracción); luego las observables entre los miembros de la pareja (ansiedad y amor) y finalmente entre los miembros de la comunidad (apego social).

El deseo, atracción y paternidad

El deseo y la atracción sexual son emociones ligadas a la reproducción. Son innatas pero muchas de las facetas que lo componen requieren un aprendizaje. Por ejemplo, la selección de la pareja, la técnica de apareamiento y la forma de construir el nido son solo algunos ejemplos de las acciones que basadas en la herencia requieren de aprendizaje, sea por ensayo-error o por observación. Así, las Garzas Blancas (*Ardea alba*) perfeccionan la técnica

de apareamiento en el primer período de cría. Se ha reportado que una pareja de chimpancé en cautividad no mostraba signos de atracción hasta que les mostraron películas con imágenes de chimpancé copulando, lo que generó la motivación necesaria. También se sabe que los chimpancés criados en aislamiento no logran responder al sexo opuesto y terminan masturbándose.

La intensidad de estas emociones está ligada a varias hormonas. Las más conocidas son la testosterona (producida en los testículos), el estrógeno y la progesterona (ambas producidas principalmente en los ovarios). Están en ambos sexos pero en diferentes proporciones; incluso hay especies de aves con las proporciones invertidas.

Pero no son las únicas hormonas. Consideremos la oxitocina (predominante en la hembra) y la vasopresina (en el macho). Son drogas muy antiguas distribuidas en el reino animal y que gobiernan el deseo sexual. Pero además gobiernan la maternidad y paternidad. Niveles altos de vasopresina hace que el macho sea monógamo y que se lo vea junto a la hembra por más tiempo. Niveles altos de oxitocina favorece los recuerdos sociales de la hembra y así se incentiva la proximidad con miembros reconocidos en el grupo. El nivel de oxitocina aumenta con el contacto social.

Estas dos hormonas favorecen la monogamia. Vuelve a los padres más posesivos con los propios y

agresivos con los extraños. Además incrementa el cuidado parental de las crías, son más compañeros con la pareja y buenos padres. Por el contrario, la carencia favorece la ruptura social y el abandono prematuro de las crías. También por esto es que en muchas aves ambos padres alimentan a las crías cuando son pequeñas, pero al cabo de un tiempo solo la hembra sigue con las crías, el macho pierde este enlace más rápido. Un ejemplo es el Varillero Congo (*Chrysomus ruficapillus*) donde las hembras se encargan del cuidado parental formando una bandada de crías y hembras.

En un género de ratones de campo de las praderas norteamericanas existen dos especies con conductas opuestas. Una muestra padres unidos y monogámicos y la otra especie padres promiscuos. La diferencia está en la disponibilidad de receptores de oxitocina en el cerebro de las hembras.

La base genética determina los lineamientos de las conductas relacionadas con el deseo, atracción y cuidado parental. Pero cada individuo tiene su experiencia de forma que están quienes son más o menos extrovertidos en sus emociones.

La ansiedad, amistad y amor

Analicemos varios conceptos relacionados con las relaciones de pareja. El primer nivel es el de *ansiedad* por separación que es claramente observable en las crías y con menor frecuencia entre miembros de las parejas de aves. En los humanos esta ansiedad se relaciona con el *amor*. Para Platón el amor es *deseo* y el deseo es *carencia*. La carencia es fruto de la *necesidad* que se tiene del otro. El amor parece estar presente en las aves si extendemos esta definición a ellas. Cercano al amor se encuentra el sentimiento de *ausencia*. La ausencia elimina el deseo y pone en evidencia el *sufrimiento* (quizás sea privativo del hombre).

Otro nivel de relación social es la *amistad*, que simula al amor, pero sin la carencia. La amistad es un tipo de *compasión* (significa compartir la *pasión* del otro). Pero, mientras el amor funciona en sentido único, la amistad requiere ser correspondida. La amistad no funciona basada en la carencia, sino en el intercambio. La amistad parece una emoción identificable en las aves con parejas monógamas. Fuera de la temporada de reproducción, período donde las hormonas sexuales están casi ausentes, siguen una vida en pareja motivada por la "amistad" y no por la reproducción.

El ser humano "inventó" el *amor al prójimo*, un amor dirigido a todos y que es desinteresado, sin carencia y sin retribución. Es una herencia cultural.

En las aves creemos poder identificar el amor y amistad y tenemos evidencias de ausencia y ansiedad. Las aves muestran ejemplos de ansiedad cuando llega el compañero al nido mediante manifestaciones sobreactuadas. También las crías mostrarían esta emoción cuando por alguna causa queda aislada de sus progenitores.

Se ha encontrado que esta ansiedad se relaciona con funciones básicas como la respuesta al dolor (angustia, agonía), el apego al lugar (el desarraigo) y la termostatación (la calidez). Se piensa que la calidez social es un mecanismo de supervivencia que evolucionó desde el sistema cerebral que procesa el calor físico. La base hormonal y neuronal para las emociones es la misma en todos los animales, pero la exteriorización en la conducta animal no es tan evidente.

¿Qué decir del amor en las aves? En biología el concepto de amor es confuso y normalmente se deja como materia de estudio de la psicología. Podemos afirmar que se origina en los instintos de supervivencia y reproducción y se asienta también en emociones como apego social, deseo y atracción sexual. El amor podría identificarse como suma de varias emociones individuales y sociales, sin embargo no se requiere que estén todas juntas y que sean permanentes. Los individuos a los que se ama pueden cambiar, por ejemplo en las parejas monógamas por estación. Ciertas parejas podrían reproducirse sin que medie una relación afectiva.

Para identificar el amor debemos hacer un seguimiento extenso que es posible en los garzales donde se puede comparar la conducta de varias parejas en forma simultánea. La evidencia recogida indica que hay parejas que demuestran el amor como suma de varias emociones concurrentes (necesidad de permanencia en pareja en el nido; dificultades para irse; picoteo excesivo, etc). En tanto que otras vecinas parecen responder solo al instinto de reproducción.

El apego social

El amor podría tratarse de una adicción. El apego social es administrado por el sistema opiáceo en el cerebro que generan endorfinas (opiáceos endógenos), algo así como la versión natural de la morfina

y heroína. Estas endorfinas se generan cuando sentimos dolor o cuando alguien nos acaricia. Es probable que nos hagamos adictos a otras personas como a las drogas, entonces se vuelve una dependencia social que tiene su origen en las hormonas del cerebro.

Esto se ha comprobado usando naltrexona, que es un bloqueador de los opiáceos en el cerebro. Si se les aplica naltrexona, los animales se vuelven más sociables ya que necesitan generar más opiáceos naturales en el cerebro. Los animales con alto nivel de opiáceos son menos sociables. Lo mismo ocurre en los humanos.

Tomemos el caso del Sirirí Pampa (*Dendrocygna viduata*), que muestran un alto grado de sociabilidad. Si se observa como producto de la baja tasa de generación de opiáceos, se justifica que el inicio del contacto sea acicalando al compañero en el cuello (pág. 271). El que recibe afecto acicalará al otro en la cabeza. Pareciera que la retribución en términos de endorfinas se obtiene al dar afecto y que recibirlo es un segundo paso. En las ratas se encuentra un caso diferente. Las crías que son lamidas por la madre tienden a ser más activas sexualmente cuando llegan a adultas. Una feromona liberada por la cría impulsa a la madre a lamerla, si se interrumpe artificialmente este ciclo se produce la falta de acción de la madre y las consecuencias a largo plazo en la conducta de la cría.

Algo diferente es el pedido de acicalamiento que hace la Gallareta Ligas Rojas que inclina la cara hacia abajo y expone la cabeza para ser acicalado (una forma muy difundida en todas las aves, incluso en las reverencias humanas). Aquí se hace una solicitud, es decir, se pide antes de dar. En cambio el Sirirí Pampa da antes de recibir, una diferencia interesante (sin hacer valoración ética alguna). En estos casos el acicalamiento tiene una recompensa inmediata en términos de opiáceos y va mucho más allá de la limpieza de las plumas y parásitos. Quizás sea de utilidad en la higiene, pero no es ese el objetivo de esta acción.

Miedo y apego social van de la mano. Cuando un ave siente miedo intensifica el apego al grupo. Cuando vuelan los Falaropos forman olas que es el resultado del mecanismo de unión para mantenerse unidos. Pero los Falaropos nunca practican el acicalamiento mutuo, así que la demostración es solo mediante la aglomeración. Las olas que

forman volando los Falaropos, se logra mediante un seguimiento visual. Si el ave se encuentra en el centro del grupo verá la misma cantidad en todas las direcciones. Si en cambio está en la periferia verá más Falaropos de un lado que de otro. Entonces se moverá en la dirección de la mayoría.

Muchos trabajos llevados a cabo con ratones nos muestran que la *empatía* está bien representada en los animales (aunque aun persisten opiniones en contra de la empatía fuera de los humanos). Si un ratón ve a otro sufrir siente una parte de ese sufrimiento. El nivel de empatía aumenta con el grado de consanguinidad. Es casi inexistente con un desconocido y hasta producía cierto placer con rivales. Es decir, el sentimiento diferencia entre familiar, amigo, extraño y enemigo. Fuera del laboratorio, con las aves podemos identificar casos similares, aunque con mucha dificultad debido a que no controlamos las variables como en el laboratorio. La empatía requiere el involucramiento emocional primero y luego una dosis de cognición e interpretación.

9.4.4. Las emociones positivas

La “búsqueda” es la suma de curiosidad, interés por algo y anticipación. Es la emoción individual positiva más importante, donde el animal se siente estimulado y excitado. Se ha localizado un “circuito de búsqueda” en el cerebro que se activa durante la búsqueda de comida y se desactiva cuando se encuentra. Este circuito se ubica cerca del hipotálamo y la hormona relacionada es la dopamina. La dopamina aumenta el deseo, la motivación, el placer y la sociabilización y es antagónica con la prolactina que impulsa a los machos a la crianza de la prole. La dopamina está muy difundida en todo el reino animal (en los insectos es la octopamina, similar a la dopamina).

El placer puede verse desde una concepción utilitaria. Se define como la recompensa para aquellos actos relacionados con el consumo destinado a la satisfacción de las necesidades del organismo. Entonces, el placer involucra previamente un deseo y el posterior consumo. La dopamina actúa sobre las neuronas, pero una neurona no siente placer (ni siquiera piensa, aunque responde a las mismas acciones de Pavlov), se requiere de toda una estructura cerebral y se puede interpretar en forma indirecta mediante la observación de la conducta de consu-



9.3. *Los juegos y el desarrollo cerebral serían parte del mismo camino de desarrollo. Pero los circuitos de juego y agresividad en el cerebro son distintos. Un juego puede desembocar en agresividad pero no está gobernado por el mismo circuito neural. Por eso dijimos que los animales no son ambivalentes, no tienen emociones encontradas. Cuando un animal juega a pelear no está interesado en ganar, sino en aprender. Lo óptimo es ganar y perder y de esa forma prolongar el juego. En video hemos documentado a un Carpintero Real (*Colaptes melanolaemus*) y un Benteveo Común (*Pitangus sulphuratus*) en una inusual muestra de juego en el parabrisas de un auto. Se encuentran en libertad (lo que hacen lo hacen libremente). No hay una retribución específica (lo hacen por placer). No son todos los carpinteros o benteveos; son “este” carpintero y “este” benteveo. Uno parece haber aprendido del otro (creemos que el benteveo aprendió del carpintero), en un extraño caso de especies diferentes y no relacionadas.*

mo. Por ejemplo, en la alimentación (comer o beber) o en el deseo sexual, aunque este último esté teñido con un abundante baño de varias otras. Siempre hay una parte de aprendizaje por prueba-error y el error tiene que estar asociado a la falta de placer.

El placer no se siente en el estómago cuando se satisface el deseo de alimento; tampoco en los genitales para el caso del deseo sexual. El deseo y placer son emociones del cerebro y se interpretan por la conducta que se adopta entre los extremos de acercamiento-repetición o detención-evitación. No se observa que el placer lleve a excesos adictivos en la vida silvestre. Algunos casos podrían servir de contra-ejemplo para la aseveración anterior (fig. 9.3). Pero en el laboratorio la adicción es frecuente. El cerebro tiene los mecanismos inhibidores para evitar el exceso de alimento, mientras que el sexo parece tener múltiples incentivos e inhibidores sociales.

La dopamina también interviene en la memorización debido a su papel en la motivación y en la socialización. Es natural que placer y memoria estén apareados, es difícil olvidar los placeres. El contacto social eleva los niveles de dopamina, de forma que el acicalamiento (el equivalente del chismorreo en los humanos) puede tener consecuencias sociales además del placer.

El juego y alboroto

Los juegos pueden prescindir de las funciones superiores del cerebro. Se sabe que la corteza cerebral no interviene en forma obligada. Si se lesionan los lóbulos frontales, que son los responsables de la toma de decisiones, el animal juega aun más. Además, en la medida que los lóbulos se desarrollan los niños juegan menos. Así que el desarrollo del cerebro es una inhibición para el juego.

Muchas hormonas intervienen en el juego, pero

el panorama no está para nada claro. Lo que es notable es que todos los animales juegan cuando son pequeños, lo que hace suponer que tiene que ver con el desarrollo del cerebro y la sociabilización. Se ha supuesto que el juego locomotor favorece la generación de sinapsis entre las neuronas que se encargan de la motricidad, la postura y el equilibrio, gracias a la memorización por aprendizaje y repetición de movimientos.

El juego también enseña a afrontar la novedad y la sorpresa, como cuando se produce un susto por estar desprevenido o se recibe un ataque imprevisto. Enseña a reaccionar ante una novedad, a procesar la información con rapidez y hacer predicciones. El Sirirí Pampa realiza vuelos familiares de acrobacia a los dos meses de vida de las crías. Son vuelos que carecen de significado por la falta de objetivos, a menos que los interpretemos con el cristal lúdico de un juego para las crías, donde los padres guían a los hijos para improvisar acrobacias. También puede observarse una conducta similar en las Garcitas Blancas (el adulto se larga a volar y es perseguido por las crías en un vuelo errático).

9.4.5. Las emociones morales

Hemos aceptado que las emociones son módulos en el cerebro que permiten la toma de decisiones en forma inconciente. Una hipótesis nos habla de la existencia de 5 módulos que están presentes en el humano y que se relacionan con la moral: son la reciprocidad, el sufrimiento (sensibilidad ante el dolor de los demás), la jerarquía, la frontera de nuestro grupo (las coaliciones) y la pureza (lucha contra enfermedades). Los humanos decimos que son acciones éticas todas las acciones realizadas para la defensa de estas categorías. Los animales y las aves en particular tienen varias de estas manifestaciones, aunque la identificación esté aun por comprobarse fehacientemente.

En la vida en sociedad nosotros confiamos en aquellos con quienes mantenemos reciprocidad. La reciprocidad existe si el engaño genera culpabilidad y los tramposos no triunfan sobre los honestos. Las emociones morales conectadas con la reciprocidad son positivas (la simpatía y gratitud) y negativas (el desprecio y venganza, la vergüenza y culpa). En los animales la reciprocidad se alimenta con el contacto social (por ejemplo, el acicalamiento).

La capacidad para detectar el sufrimiento del otro debió ser seleccionada por la evolución para aumentar la protección de las crías. Podemos detectar las emociones en los demás y algunas de las emociones son contagiosas. Las aves poseen esta capacidad, pero los humanos tenemos muy desarrollada esta habilidad ya que podemos captar las emociones de personajes que leemos en una novela, sin contacto visual. Es la capacidad de abstracción.

Las jerarquías se forman en un mundo social donde el status es importante y éste es alimentado por las posesiones personales (la faz económica del animal). Entre las emociones asociadas tenemos el respeto, temor y resentimiento. Las aves muestran esta capacidad de reconocer y respetar las jerarquías. ¿Qué posesiones (con valor económico) podrían mostrar las aves? (fig. 9.4) Pensemos en su propio cuerpo (el plumaje, el canto, la edad, la fuerza); en sus construcciones (nidos, territorios) y sus conquistas y logros (ramas y presas).

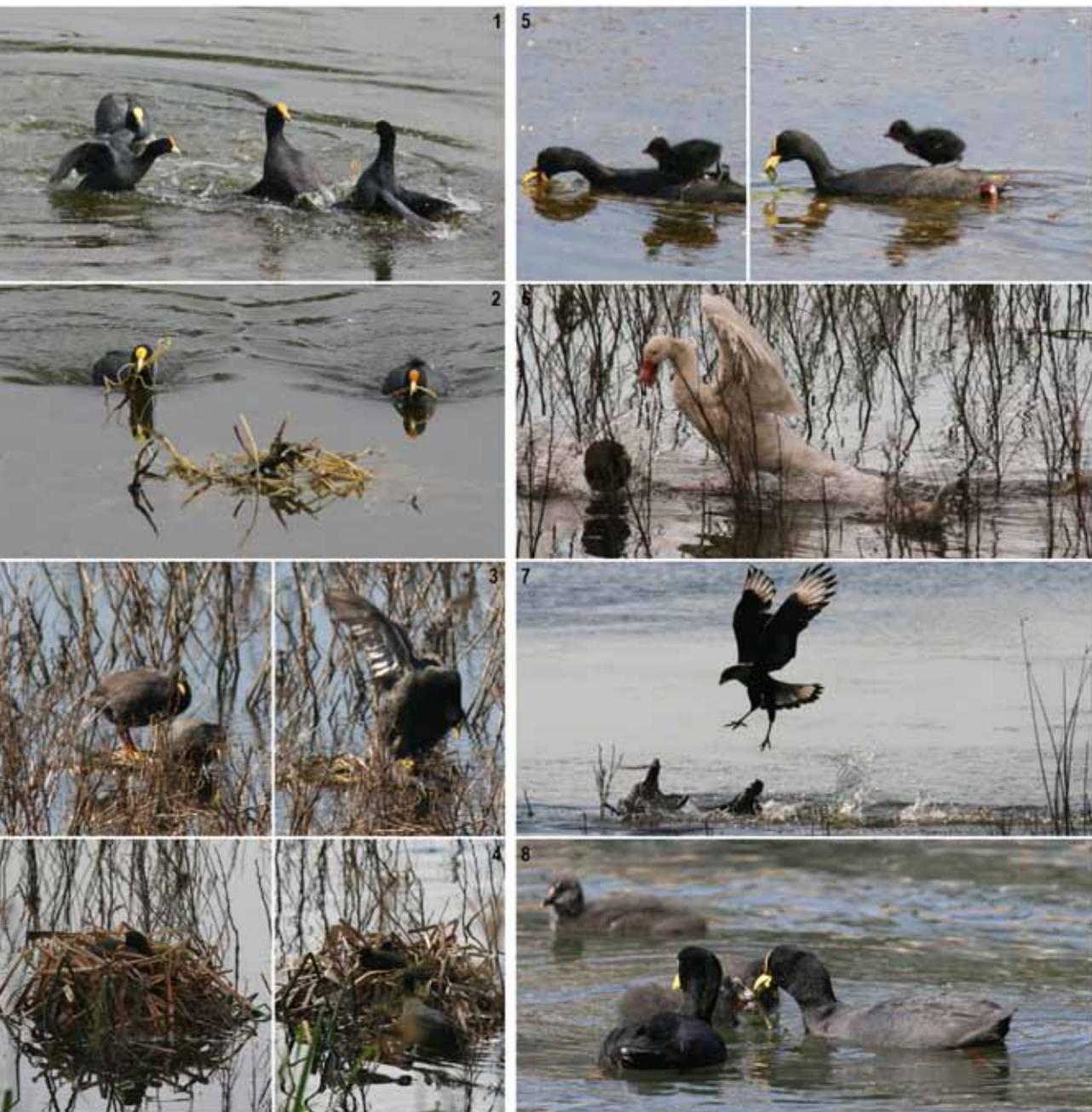
Es diferente con el reconocimiento de los límites del grupo (las coaliciones). Esta habilidad favorece las emociones ligadas a la pertenencia, como ser la compasión y gratitud, el desprecio y la vergüenza. La observación de este tipo de emociones en las aves es mucho más compleja y quizás sean emociones inexistentes (visto con nuestro cristal humano).

Finalmente la pureza está protegida por emociones varias: la repugnancia, la aversión, el peligro y la impropiedad (comer alimento no apropiado para la especie). Todas tienden al cuidado de la salud. Sin embargo, las funciones sociales de la repugnancia son más importantes que las biológicas.

A los humanos nos parece moral defender a nuestro grupo, ser recíprocos con el aliado y respetar las jerarquías. Y compartimos estos aspectos con los animales sociales, por lo que las emociones que intervienen parecen ser similares. La diferencia puede ser la diversidad de variantes o complejidad y persistencia, pero seguramente encontraremos ejemplos para algunas de las emociones morales en los animales. La conducta moral parece ser parte de la biología común a las especies sociales. Las emociones están firmemente arraigadas en la genética y nos sentimos más cómodos que con nuestra mente racional o analítica.



9.4. Las posesiones del Biguá (*Phalacrocorax brasilianus*) que juegan con ramas o plumas. Una conducta similar se ha observado en ballenas que juegan por largo rato con troncos flotantes, en algunos casos lo hunden con la cola y lo sueltan bajo el agua y en otros se han reportado casos donde hacen equilibrio con la rama. Si los delfines lo hacen en los acuarios, porque no podría ser normal en la vida natural. En las ballenas las ramas son solo un juego; pero para las aves las ramas son una parte importante de su vida. Son materiales para los nidos; forman parte del cortejo como obsequios, sirven para entrenarse en el manipuleo de las presas con el pico y fundamentalmente son una fuente inagotable de disputas. De acuerdo con nuestras observaciones, en el Biguá son una fuente de deseos (el deseo de poseer algo). Las aves que poseen un territorio o nidos complejos tendrían una posesión para mostrar. Pero siendo los Biguá aves con bajo apego a las posesiones (llevan una vida grupal sin territorios) las ramitas pueden convertirse momentáneamente en posesiones importantes. Pero, cuando los demás pierden interés en "mi rama", entonces "la rama" pierde valor para mí. Solo tiene valor si lo tiene para otro. Y esta parece ser la regla que rige las relaciones de los Biguá, sea con la posición que ocupan en un tronco, un pez durante la pesca en grupo o materiales aparentemente intrascendentes como cualquier cosa que encuentran en el agua.



Ciclo reproductivo de las Gallaretas. Lucha entre parejas para delimitar el territorio en la laguna (1). Ambos padres arman el nido como acumulación de ramas en zona de muy poca profundidad (2). Secuencia de apareamiento (3). Nacen las crías (4). Una cría aprovecha a viajar sobre el lomo del adulto (5). Peleas con los vecinos de otras especies (6). Defensa de la cría ante un predador, el Carancho (7). Las crías casi listas para vivir solas (8).



Capítulo 9

La Cultura de las Aves

Parte 2. Comunicación, aprendizaje, inteligencia y conciencia

En la Parte 1 trabajamos en la base de la conducta; los instintos y las emociones. Son conductas genéticas (hereditarias) y evolucionan muy lentamente por Selección Natural. En el caso de las emociones intervienen también los recuerdos y son modeladas por el aprendizaje. Ambos tipos son inconscientes; de rápida decisión y ejecución y tienen un sesgo negativo ya que tienden a mantener con vida al individuo. Nos encontramos con una variada clasificación de emociones, dispersa en número, mezcladas y de difícil aislamiento por simple observación.

Pero los instintos y las emociones son un paso intermedio hacia conductas más complejas basadas en la comunicación con los demás, soportadas en el aprendizaje e inteligencia y en la toma de decisiones conscientes. En esta parte 2 analizamos primero (9.5) los medios de comunicación (mediante gestos y el canto). Luego la forma de aprendizaje y el grado de inteligencia (9.6). Finalmente el grado de conciencia que disponen las aves (9.7) y que podrían llevarnos a la imitación y la cultura.

9.5. Conducta y comunicación

Las conductas más complejas requieren de coordinación con los congéneres y la capacidad de manejar información. La coordinación se logra mediante la comunicación (visual, oral o química) y las estructuras sociales (jerarquías y división del trabajo). La capacidad de manejar información permite la comprensión de lo que ocurre (conciencia e inteligencia).

Los humanos se distinguen por la capacidad del lenguaje, sea oral o escrito. Además disponemos de un lenguaje facial (visual) que en parte es innato ya que aun en tribus aisladas los gestos para las emo-

ciones básicas son idénticos. Las aves tienen capacidades más limitadas, pero suficientes para asegurar una conducta compleja muy rica. Estudiaremos la comunicación mediante los gestos del cuerpo y el canto.

Las aves no tienen músculos faciales como para hacer gestos, pero pueden hacerlos con movimientos del pico o las alas. También pueden erizar las plumas ya que tienen músculos para hacerlo, en cambio los humanos no tenemos músculos en los pelos (fig. 9.5). El canto es un efectivo medio de comunicación mucho más rico de lo que aparece a primera vista.



9.5. Sin músculos faciales, las aves recurren al movimiento de las plumas como forma de expresión. Así se observa en este Macá Grande (*Podiceps major*).

9.5.1. La conexión visual

La comunicación visual es la más evidente en las aves. Para dar un orden en grado creciente de complejidad iremos desde los movimientos simples hasta la compaginación de movimientos complejos.

Los despliegues

Lo que se conoce como despliegues (*display* en inglés) consisten en movimientos corporales simples, bien conocidos y que pueden ser claramente interpretados por el receptor. Se trata de respuestas fisiológicas a los conflictos y destacamos la capacidad de erizar las plumas y crestas ante una amenaza.

La evolución de los despliegues es similar a la de las estructuras morfológicas, por Selección Natural. De la misma forma que se privilegió el uso de estructuras existentes para otros fines, lo mismo se hizo con la comunicación. Por ejemplo, de una grieta branquial en animales acuáticos surgió el oído en los terrestres y de un par de patas delanteras surgieron las alas. En el caso de la comunicación ocurrió algo similar cuando desde un movimiento agresivo de pelea con el pico surge un movimiento de despliegue que permite exhibirse. En la Garza Blanca un movimiento agresivo es levantar el cuello y apuntar con el pico (Págs. 244 y 245). Pero si realiza el mismo movi-

miento con delicadeza es un gesto de aprobación y si baja el cuello por debajo del nivel del cuerpo es un claro acto de apaciguamiento (sumisión). En tanto que tocar con el pico en la espalda del compañero es una solicitud de acoplamiento; pero, lo importante es que este acto es realizado con la pareja y no con cualquier otro individuo de la misma especie.

Una comunicación es "sincera" cuando no se trata de engañar; en ese caso la evolución favoreció las señales que anticipan las acciones futuras. Si la señal tiene un beneficio evidente es posible que se genere una carrera evolutiva simétrica entre el emisor y el receptor. Estas señales no deberían ser exageradas o abruptas porque pueden inducir a engaño. Por eso es que alguna son graduales, en el sentido que la intensidad se incrementa mientras son ejecutadas y reflejan el grado de motivación. Y de la misma forma que tenemos la evolución convergente de órganos (por ejemplo, las alas en los insectos, murciélagos, aves y pterosaurios son similares pero siguieron sendas independientes), también hay casos de despliegues convergentes (especies diferentes que desarrollan señales similares).

Otras señales son simplemente de engaño y benefician solo al emisor ya que su objetivo es inducir a error al receptor. La evolución entonces es asimétrica, el emisor genera señales más persuasivas y el receptor genera más resistencia. Un caso de señales de engaño es el parasitismo reproductivo (pág. 196) o las simulaciones de estar herido para distraer la atención del predador y alejarlo de la probable víctima.

La Calandria Grande (*Mimus saturninus* en pág. 204) delimita su territorio mediante una exhibición que combina un salto desde el extremo superior del árbol y el canto. Si algún vecino se acerca saldrá volando en busca de él para mostrar los límites de tolerancia. Se pueden ver vuelos de persecución con peleas poco frecuentes. La base del despliegue de la Calandria parece ser la adaptabilidad y belleza del canto.

El desplazamiento

Un desplazamiento (*displacement* en inglés) es un movimiento que se realiza con otros fines ante un caso de frustración o angustia. Por ejemplo, en los humanos el rascarse la cabeza ante una situación de duda es un desplazamiento. Este movimiento no se hace porque nos pica la cabeza. En las aves podemos

señalar el picoteo del piso o simular el aseo de las plumas en caso de extrema tensión. En una nidada de Coscoroba (*Coscoroba coscoroba*) cuando las lluvias inundaron el nido, la hembra empezó a armar otro nido, aunque no lo hizo para usarlo. Se trataba de un desplazamiento ante la extrema frustración que la llevó a querer empezar de nuevo y de inmediato. Un día después ganó la resignación y el próximo nido se armó unos 4 meses después.

El redireccionamiento

Una frustración produce conductas desplazadas que puede llevar a orientar la conducta agresiva hacia otro miembro de forma que redirecciona el objetivo de la agresión. En lugar de atacar a un compañero se ataca a un vecino o en lugar de atacar a alguien más fuerte se ataca al más débil. En las primeras descripciones se lo conoció como "reacción del ciclista", donde se encorva la espalda ante el que está arriba y se da con el pie a quien está abajo.

Las conductas reorientadas se observan también en otras variantes. Cuando un macho se vuelve muy agresivo la hembra puede apuntar a un vecino de forma que el macho reorienta el ataque contra aquel. Esto se observa muy bien en los patos (pág. 250). En las Gallaretas el mecanismo de reorientar una agresión es una conducta muy común ya que mantienen enfrentamientos frecuentes. Una forma de abortar el redireccionamiento es mediante la postura de apaciguamiento. Pero como las gallaretas no tienen una postura eficiente para esta función, la única alternativa para poner fin a la agresión reorientada es huir.

El apaciguamiento

Mucho se ha escrito sobre las dotes del líder y muy poco sobre las dotes de obediencia. El apaciguamiento es un despliegue que utiliza el subordinado para reducir la agresividad del superior. Es un movimiento disuasivo. Este movimiento crea un fuerte lazo de unión dentro del grupo o pareja.

Es muy probable que la sonrisa y la risa (con sus distintos grados de énfasis) hayan surgido en el humano como señales de apaciguamiento. Cuando un oriental saluda lo hace agachando la cabeza (una reverencia) y con una sonrisa, se trata de dos señales de apaciguamiento que intentan mostrar el bajo nivel de agresividad. El saludo con la mano extendida y abierta en los occidentales muestra que no se llevan armas. La salutación surge como una evolución

(mediante reorientación y ritualización) de la amenaza. La sonrisa reorienta el gesto de amenaza con la boca y la risa es un indicador de sumisión ya que relaja totalmente los alertas del cuerpo.

En las aves la hembra utiliza la postura de apaciguamiento bajando la cabeza y vuelve a usarla como un despliegue antes de la cópula (pág. 211). Así es como una comunicación sincera, con despliegues que no inducen a engaño y que pueden ser crecientes en intensidad, son partes de la comunicación de los animales.

La ritualización

El término ritualización se originó para describir las elaboradas exhibiciones mutuas del Somormujo Lavanco (*Podiceps cristatus*) en Europa. Estos rituales son muy similares a los que realiza nuestro Maca Plateado (*Podiceps occipitalis* en fig. 9.6). Los rituales son pautas de movimiento que pierden su finalidad original. Se independizan para convertirse en ceremonias simbólicas, por lo que se usó la palabra ritual como en el caso de los humanos.

En las aves las pautas son complejas pero parcialmente hereditarias. La potencialidad para realizarlas está incorporada al acervo genético, mientras que otra parte se aprende por imitación y se perfecciona en la práctica. Forma parte de los instintos ya que tiende a sostener la reproducción y supervivencia. En los humanos los ritos son heredados mediante tradición visual, oral o escrita. Pero algunos gestos son genéticos ya que se encuentran en todas las culturas. En ambos casos, sea genético o cultural, hay una pertinaz actitud de conservar la costumbre o tradición.

La ritualización en las aves hace uso de dos aspectos: estructuras morfológicas y movimientos del cuerpo. La coreografía se basa en movimientos que son repetitivos y estereotipados. Parecen que son mecánicos, pero se perfeccionan con la práctica. No se realizan como una muestra de un sentimiento auténtico, sin embargo hay individuos que le ponen pasión (altamente motivados) y otras que lo hacen a desgano. Son movimientos manifiestamente exagerados que permiten reducir la ambigüedad de la comunicación.

Los movimientos son derivados de otros preexistentes y lo que hace la ritualización es modificar la forma de postura o movimiento, la repetición y la duración y énfasis. Sin embargo, cada individuo le da



9.6. El Macá Plateado (*Podiceps occipitalis*) tiene una escuela donde se practican los cortejos más elaborados. Este ritual se distingue por 3 razones. (1) Intervienen ambos miembros de la pareja en movimientos coordinados y similares. En muchas otras especies el macho ejecuta el cortejo que percibe la hembra en forma pasiva. (2) Se compone de varias y diferentes secuencias de movimientos bastante complejas que han evolucionado desde acciones de acicalamiento y alimentación. (3) Pueden intervenir otros miembros del grupo. Esto es casi obligatorio, por lo que todo el ambiente se transforma en un espacio dedicado al sincronismo sexual y la práctica de los rituales.

Se identifican 4 secuencias de movimientos que componen el ritual, las cuales toman cualquier orden y se interrumpen en cualquier momento. Pueden ser iniciadas por una pareja y cambiar algún miembro en la siguiente acción. (1) En una secuencia se colocan frente a frente, se muestran el abdomen blanco y realizan movimientos derivados del acicalamiento. Actúan como frente a un espejo y uno por vez en forma alternada realizan el movimiento. Simulan limpiarse el lomo y el ala. (2) Otra secuencia consiste en un paseo hombro-a-hombro caminando lentamente sobre el agua. Miran hacia los costados como mostrando desinterés. (3) Algo menos común consiste en sumergirse en forma coordinada ambos a la vez y al salir más adelante miran juntos hacia atrás antes de volver a sumergirse. (4) Otra acción ritual aislada es la ofrenda de algas que obtienen del fondo de la laguna. El caso del Macá Plateado es interesante porque intervienen muchos ejemplares y sirve como una escuela para la práctica los de rituales. Sin embargo, lo que hacen es claramente mecanizado con muy poca variabilidad.

su toque de manera que se observan manifestaciones personalizadas claramente distinguibles. Los rituales pueden ser usados como parte de las conductas reproductivas y para la solución de conflictos. En la reproducción tienen el propósito de favorecer a la Selección Sexual y en la solución de conflictos el objetivo es reducir el daño en caso de enfrentamiento.

Con estos objetivos en vista podemos hipotizar que los rituales aparecieron al inicio de la evolución de los animales. El requerimiento básico es la visión ya que en ambos casos intervienen las imágenes. Si durante el proceso evolutivo los machos que repetían ciertos movimientos (por ejemplo durante la alimentación o el acicalamiento) lograban aparearse con mayor tasa de éxito, entonces este movimiento se emancipó de su origen. Como se trata de una comunicación sincera se produjo la carrera evolutiva simétrica. Hoy día estos movimientos aparecen cambiados y fuera del contexto de su función original.

Para que una conducta se convirtiera en un ritual primero debió prolongar los tiempos. Para el caso de rituales de lucha es importante que el ritual prolongue el tiempo que va desde la amenaza hasta la ejecución del ataque. Cuando el Carpintero Real (*Colaptes melanolaemus*) pelea en forma ritual con un contrincante lo hace con movimientos repetitivos (pág. 212). Aparentan ser pacientes y tolerantes con el adversario, cediéndole tiempo para su contestación, lo cual aporta información sobre el grado de agresividad del oponente. Es un diálogo de gestos. La agresividad crece lentamente en la medida que se adquiere información mutua hasta que se llega a la acción corporal si se torna inevitable. Los despliegues usados son: movimientos laterales de la cabeza, temblores de las alas rápidos y cortos y cantos estridentes. Estos movimientos se intercalan entre los oponentes quienes se encuentran frente a frente en un tronco o rama. Cuando no se ven la tensión aumenta y se demuestra con movimientos de picoteo del tronco. La escena finaliza con la huida de uno de ellos, sea antes o después de un ataque más violento. La ritualización en los carpinteros es simple y muy conveniente ya que poseen armas (el pico y garras) que pueden causar daño.

En la ritualización además de prolongar los tiempos se incrementa la mímica para dar énfasis al mensaje. Los movimientos se convierten en sobreactuados. Esta mímica debe reemplazar e inhibir los movimientos agresivos dañinos. La solución pacífica

tiene una oportunidad mediante la exhibición ritualizada. En realidad, la postura de ataque y amenaza no responden a la norma "*hablar suave y golpear duro*" sino que se basa en "*mostrarse duro y huir si no se impresiona al oponente*".

En la pelea de las Gallaretas los rituales parecen no existir. Sin embargo, podemos identificar ciertas acciones que se aproximan. Consiste en carreritas que se dirigen al oponente pero que se desvían cuando llegan delante de él (pág. 209). También las Coscorobas realizan carreras sobre el agua hasta el extremo del territorio. Esto permite señalar claramente cuál es el límite de su tolerancia (pág. 264). Ambos son movimientos casi-rituales, prolongan los tiempos hasta el enfrentamiento y son aparatosos, sobreactuados. Sin embargo, el grado de repetitividad es bajo y nos motivan a colocarlos en el límite de los rituales.

9.5.2. El canto y el lenguaje

El lenguaje se basa en una circuitería cerebral que es innata ya que surge espontáneamente a pesar de ser complejo y especializado. Se organiza sin necesidad de la conciencia. Se pueden mencionar varios argumentos a favor de que el lenguaje humano evolucionara por Selección Natural. El primero se apoya en que el lenguaje es universal en su distribución y el diseño también lo es (se usan nombres, verbos, sujetos, etc). Además se desarrolla asombrosamente rápido en la niñez, pero se requiere escuchar y practicar. En los humanos y en las aves se necesita ser expuesto al lenguaje de los adultos en la extrema niñez para que se desarrolle correctamente más adelante (ver también ítem 5.1.2).

El lenguaje animal

Las aves se comunican mediante gestos, secuencias complejas de movimientos (rituales) y por las llamadas y el canto. El canto podría tener características del lenguaje humano, aunque mucho menos complejo.

¿Cómo podemos definir un lenguaje? Un lenguaje es un sistema de códigos con cuya ayuda se designan los objetos, las acciones, cualidades y sus relaciones. ¿Tienen lenguaje los animales? Un interesante estudio se realizó con el Perrito de la Pradera (*Cynomys sp*), una ardilla terrestre del desierto en Norteamérica. Son animales sociales y

jerárquicos, que viven en familias dentro de enormes comunidades. Este trabajo de campo se realizó mediante filmaciones que mostraban la reacción y sonogramas que evidenciaban las llamadas. Así se pudo asociar que se comunican en forma muy compleja. Lo hacen mediante sonidos que identifican nombres (por ejemplo si el predador es un perro, un halcón o un humano), usan verbos (para identificar la velocidad del predador, lo hacen mediante la aceleración de la llamada) y también adjetivos (señalan el color de la ropa del humano o si lleva armas).

¿Se aproxima esto a una verdadera lengua? Se comprobó que el lenguaje lo aprenden y que cada grupo tiene un dialecto diferente aunque son genéticamente idénticos. Cada lenguaje fue entonces elaborado por el grupo y transmitido entre generaciones. Que los perritos de la pradera hayan desarrollado este mecanismo de comunicación se justifica porque son la presa predilecta de todos los habitantes del desierto. Además viven en la misma madriguera por siglos, de forma que tienen oportunidad de conocer a los predadores hasta por nombre. Por eso necesitan de un medio de comunicación efectivo para sobrevivir. Parece obvio que el lenguaje sea desarrollado por quienes lo necesitan, es decir, los animales sociales y que son presa de los cazadores.

Los cantores

Basados en estudios con lesiones cerebrales humanas se encontró que hay 5 sistemas en el cerebro para interpretar la música. Son la melodía, el ritmo, metro (o temporización), tonalidad (entre grave o agudo) y timbre (es la cantidad de armónicos lo que permite distinguir entre dos personas sin verlas). Esta complejidad justifica entonces que el canto pueda ser el lenguaje de muchos animales (aves y ballenas). Quizás también fue el primer lenguaje usado por los humanos, de forma que lo que hoy conocemos como música es un fósil de aquella adaptación inicial y que hoy cumple una función estética. Se piensa que en edad muy temprana el cerebro procesa el lenguaje como un caso de música. El humano comparte con los animales muchas cosas, pero en este aspecto ha logrado escindir lo real de lo imaginario, siendo flexibles y adaptables para la creación artística.

Las ballenas macho cantan durante la estación de cría. Pero si bien todos siguen el mismo canto no es el mismo al inicio que al final de la estación, el

canto va cambiando. Cuando vuelven a la zona de cría en la próxima estación vuelven a cantar como al final de la estación anterior. En Australia se siguió el canto de unas 100 ballenas en la costa este y su evolución año tras año. Este canto era distinto a las ballenas de la costa oeste. Pero en 1996 dos ballenas del oeste llegaron al este y un año después todas las ballenas del este adoptaron el canto de las inmigrantes.

El canto en las ballenas se aprende y se imita, pero además se intercambian información. Se reconocen varios tipos de cantos de ballenas. Las llamadas de baja frecuencia y que ascienden de tono sirven para reunir al grupo. Las llamadas de alta frecuencia se asocian a grupos sexualmente activos y excitados. Los cantos híbridos y pulsantes se asocian a la conducta agresiva.

¿Qué es el "canto"?

Las aves "cantan" como mecanismo de comunicación. Una parte del canto es innato y otra parte se aprende. Pero no en todas las aves se tiene el mismo circuito del canto. En las aves más modernas (los passeriformes oscines), el módulo cerebral del canto está mucho más desarrollado. Las aves cantoras seguramente disfrutaban haciéndolo, una emoción positiva es necesaria como motivación para una actuación histriónica (pág. 118).

El canto de las aves es producido en la siringe, colocada en el extremo interno de la traquea (el tubo que alimenta de aire a los pulmones), justo donde se separa en los dos caminos a los pulmones. La traquea es un tubo casi rígido corrugado que produce resonancias. La siringe posee músculos internos que se abren y cierran modulando el paso del aire. El camino hacia cada pulmón se puede manejar en forma autónoma por lo que algunas aves pueden "cantar a dos voces" si manejan cada circuito en forma independiente.

Además, mediante cinematografía de rayos X, se puede observar que el canto es acompañado por movimientos cíclicos del hioides (es el hueso en forma de Y que actúa de esqueleto de la lengua). También se observan cambios en el diámetro y volumen del extremo craneal del esófago (el tubo hacia el sistema digestivo). Todo este juego en los órganos internos (siringe, hioides y esófago) se complementa con conductas externas como el batido de alas, juego del pico o estiramiento del cuello.

El canto de las aves es el producto de un instrumento complejo y versátil y las conductas apropiadas sincronizadas. Entonces, y más allá de utilizar la palabra "canto" (que muy poca precisión aporta al respecto) ¿Qué hacen las aves cuando cantan: se comunican, dialogan, se divierten, hacen música? En nuestra opinión sin duda se comunican (casi todas las especies); muchas especies dialogan (aunque sea una conversación monótona); algunas especies se divierten (aquellas que pueden hacer variaciones del canto, como la Calandria Grande). Finalmente la música (pensamos en la percusión con ramas y troncos o vocal en los humanos) probablemente tenga su origen en la imitación de los ruidos de la naturaleza y el canto de las aves, así que bien podemos suponer que si las aves no hacen música están en el origen de ella.

El conservatorio de las aves

Como las ballenas, las aves emplean su canto para defender el territorio y atraer la pareja. Pero con variantes de tono y tiempo pueden expresar otras cosas. Por ejemplo, el Junquero emite un canto diferente para solicitar pareja que el que emite el resto del tiempo, es más largo y continuo. Cuando el junquero canta les está hablando solo a los de su especie. Pero además de decir "aquí hay un junquero" los demás pueden interpretar que dice "soy el junquero Juan". Porque diferencias de tonalidad y timbre pueden identificarlo entre los otros Junqueros.

Para empezar a cantar las aves necesitan madurar el sistema nervioso y desarrollar la siringe; por eso no cantan hasta la adultez. Un ave muy bien estudiada es el Gorrión Blanco Coronado (*Zonotrichia leucophrys*) de Norteamérica. Si a las crías jóvenes se las somete a un aislamiento acústico cuando llegan a adultos desarrollan un canto básico de la especie. Pero si se los priva del oído solo emiten algunos sonidos inconexos. Así que nacen con un canto básico pero necesitan escucharse para afinarlo. En condiciones normales tienen una etapa de memorización hasta los 3 meses de vida en la cual pueden aprender el dialecto de los padres o vecinos. Recién a los 10 meses pueden cantar y lo hacen con la impronta memorizada. Tienen un periodo donde ajustan el canto básico con lo que escuchan. Luego retienen este canto para el resto de su vida. Pero otras especies de aves pueden modificar su canto en los próximos años y quizás durante toda la vida (la

Calandria Grande). Además hay especies que pueden imitar el canto de otras especies u otros sonidos del medioambiente.

En el año 2010 se secuenció el genoma del Pinzón Cebrado (*Taeniopygia guttata*). Se encontró que tiene más de 800 genes relacionados con el aprendizaje vocal. Las crías comienzan a "balbucear" antes de aprender a imitar los cánticos de sus padres y aprenden de una forma predecible. Muchos de sus genes se encuentran en los humanos así los pinzones podrían ayudar a dilucidar los orígenes de los trastornos del habla. La existencia de 800 genes subraya también la complejidad del aprendizaje. Pero lo importante es la semejanza del aprendizaje con los humanos. Aunque los cerebros sean diferentes se cree que los procesos de aprendizaje del habla y de la canción implican mecanismos nerviosos similares.

El aprendizaje es un proceso selectivo ya que retiene solo una parte del repertorio de sus padres, otra parte es herencia genética y el resto lo toman de la sociedad en que viven. La existencia de dialectos vocales en las aves es una prueba de que aprenden el canto y por lo tanto de que es un lenguaje con características culturales.

El Estornino Pinto (*Sturnus vulgaris*) puede reconocer secuencias acústicas mediante gramática recurrente. Se trata de insertar palabras dentro de la oración en forma recurrente, cosa que se creía exclusiva del humano. Una vez grabados diferentes tipos de gorjeos A y traqueteos B del canto de un macho, se armaron frases del tipo ABABAB, AABBAABB, AAABBB, etc. Los Estorninos aprendieron a reconocer la diferencia.

El Varillero Congo (*Chrysomus ruficapillus*) es un ave sociable que anida en grupos. El canto del macho tiene variantes sezonadas con muestras de histrionismo. También la Calandra Grande realiza una hermosa exhibición aérea mientras ensaya sus canciones (pág. 204). Así que el canto de las aves funciona como medio de comunicación, se aprende y tiene variantes por grupos. Pero la Calandria Grande puede imitar e improvisar con excelentes resultados. Antes de cantar dedica su tiempo a ensayar donde pone a punto (afina) el instrumento, que es la siringe (igual que el cantor de ópera).

El canto mejora en los meses de primavera y verano. Si bien las hembras tienen un canto más simple, pueden llegar al mismo canto de los machos si se les inyecta testosterona. La porción del cerebro

implicada en el control del canto se la llama HVC y se vuelve más activo en la medida que se extiende el largo de los días. Si se sobre-estimula el tiempo de duración de luz aumenta el nivel de testosterona y la estimulación al canto también aumenta. Se encontró que las aves que viven en áreas urbanas, donde reciben estimulación de luz artificial, cantan más temprano por la mañana.

En el Canario (*Serinus canaria*) se han encontrado varias particularidades interesantes. En principio pueden cambiar su canto en forma permanente por lo que son aprendices ilimitados. Inyectando aminoácidos radioactivos se ha comprobado que siguen produciendo nuevas células cerebrales durante toda la vida y que se aplican en las zonas relacionadas con el canto (conocidas como CVS y RA). El volumen que ocupan estas zonas varía entre la estación de canto y la de reposo, probablemente una adaptación ligada al mantener un cerebro de bajo consumo de energía. En los humanos las funciones cerebrales se realizan mediante una cantidad fija de neuronas que no se renuevan (aunque se generan algunas nuevas). Como los canarios renuevan y varían la cantidad de células cerebrales es posible que las utilicen para memorizar nuevas canciones. Si ocurriera lo mismo en los humanos es posible que perdiéramos recuerdos pasados, pero en el canto de los canarios parece no importar.

9.6. El aprendizaje y la inteligencia

El aprendizaje

Para Lamarck las especies no eran inmutables como se pensaba antes y para explicar los cambios introdujo la Teoría de la Herencia de los Caracteres Adquiridos. Una teoría que quedó desacreditada cuando Darwin propuso la Selección Natural como mecanismo de evolución. Pero Lamarck puede ser reivindicado ya que existe un mecanismo por el cual se pueden heredar las conductas adquiridas y es la enseñanza y aprendizaje. Es decir, la cultura (ítem 9.1).

El aprendizaje se refiere al proceso por el cual una experiencia modifica algo en el sistema nervioso (ítem 9.2.2). El tipo inicial de aprendizaje es el *perceptivo*, donde cada uno de los sentidos tiene su aprendizaje en el área dedicada de la corteza. Es más probable que el aprendizaje se incorpore a la memoria de largo plazo si los acontecimientos afectan a las emociones. La acetilcolina es la hormona que parece facilitar el aprendizaje perceptivo.

Más complejas son las memorias de eventos pasados que involucran varios tipos de percepciones a la vez y el hacer relaciones entre ellos. Sobre este aspecto se sabe que cuando una acción se realiza muchas veces pasa del ámbito consciente al subconsciente que se ubica en los ganglios basales. Desde allí las reacciones se convierten en mecánicas (aunque no son innatas, por ejemplo el andar en bicicleta).

También se sabe que el aprendizaje visual forma un mapa en el hipocampo. Cuando las palomas mensajeras tienen problemas en el hipocampo tienden a perder la orientación al llegar a destino. El hipocampo es más grande en las aves que necesitan la memoria visual para encontrar comida. El Carbonero Capucha Negra (*Poecile atricapillus*) dedica mucho tiempo a la acumulación de comida en el otoño. El hipocampo de su cerebro es más grande que en otras aves y crece durante este período. Trabajando con ratones se encontró que hay neuronas en el hipocampo que se activan cuando se encontraban en un determinado lugar y no lo hacían si estaban en cualquier otro. Se las llamó *neuronas de lugar*. Así que el hipocampo se ocupa de la memoria basada en el espacio y ciertas neuronas recuerdan a largo plazo la información obtenida. Las neuronas parecen guardar información independientemente de donde este el ojo del observador; es un mapa externo.

Desde los estudios iniciales de Kart von Frisch se sabe que las abejas aprenden y tienen memoria. Todo sobre un cerebro muy pequeño de 1 mm cúbico de volumen y con 850 mil neuronas en total. Las abejas tienen conductas genéticas muy firmes, pero también aprenden y memorizan. En laboratorio a las abejas les basta con pocas pruebas para aprender en que color se encuentra la comida. En la vida natural pueden visitar 500 flores en cada salida de recolección y regresan a la colmena con polen de casi un solo tipo de flor.

El tipo de memoria en las abejas tiene 3 estadios (similares al resto de los animales). La primera etapa de almacenamiento de información aprendida es la memoria sensorial. Para que perdure debe ser reforzada casi de inmediato. Si se refuerza con información coherente se pasa a una memoria de corto plazo que se evidencia por el éxito en pruebas sucesivas. Si todo esto se mantiene en el tiempo se pasa a la memoria de largo plazo. Esto se pone en evidencia cuando las abejas recuerdan



9.7. Para aprender se requiere de la maduración; por eso es que la enseñanza prematura no acelera el aprendizaje. Un ejemplo de esto se observa en el largo periodo de alimentación en las crías del Caraú (*Aramus guarauna*). Durante dos meses las crías observan los movimientos de los padres, pero no hay un progreso paulatino en el aprendizaje sino que se dará cuando estén maduros. La maduración es necesaria, pero no es suficiente para asegurar el aprendizaje. Cada especie tiene un techo para el desarrollo mediante el aprendizaje. El caso de los Ostreros es aún más interesante porque tienen dos formas de abrir los mejillones (*Haematopus palliatus* en la pág. 148). Una es insertar el pico entre las valvas y cortar el músculo que las une. Otra es golpear el caparazón con el pico. Los padres transfieren una de las dos técnicas por enseñanza a las crías. Se trata de un aislamiento cultural ya que las técnicas son usadas por grupos distintos de Ostreros y la transferencia es por enseñanza.

los lugares de alimentación luego de regresar de las migraciones.

En experiencias realizadas con ratones se encontró que apareando a los ratones que aprenden más rápido se logra generaciones que también aprenden más rápido. Entonces, la capacidad de aprendizaje tiene una base hereditaria. Pero también tienen un límite. En las aves existen diversos grados de atención parental (lo que facilita el aprendizaje por mimetismo) y como las aves viven muchos años en comparación con otros animales de igual tamaño, tienen más oportunidades de potenciar la memoria.

La imitación es una escuela de aprendizaje muy útil y ampliamente extendida. En las aves muchas veces el aprendizaje se relaciona con observaciones que hacen de sus vecinos. El aprendizaje puede ser pasivo mediante imitación de terceros o activo

mediante enseñanza deseada. Para el primer caso un ejemplo es en el Macá Plateado donde en un ambiente de gran cantidad de individuos los movimientos de ritual se aprenden y ensayan entre varios individuos (fig. 9.6). Para el segundo caso tenemos la Gallareta Ligas Rojas (*Fulica armillata*) que puede enseñar en forma activa y casi desesperada como comer caracoles a las crías (fig. 9.28).

En este tipo de aprendizaje inducido es importante tener un refuerzo positivo basado en muestras evidentes de aprobación. Algunos gestos de las aves son de conformidad y actúan como refuerzo, tal el caso del Macá Grande (*Podiceps major*) cuando toca el agua con la punta del pico. Desde ya que también existen los gestos de desagrado que actúan de refuerzo negativo. Así, en una familia de Cardenilla (pág. 221) luego de darle de comer a la cría, el adulto la amenaza a punta de pico para que se independice en la búsqueda de sustento.

El aprendizaje es un proceso que se manifiesta por cambios de conducta como resultado de la experiencia. Sabemos que un ave aprende porque cambia su conducta. Mientras la Selección Natural filtra los mejores especímenes (y sus genes), el aprendizaje selecciona las mejores respuestas y conductas. El aprendizaje se puede medir solo por los resultados y mediante la observación de la forma de actuar antes y después.

La Impronta es un caso especial de aprendizaje. Se trata de las imágenes, sonidos y olores, que aprenden en la extrema niñez y que se aplican en el futuro. Un caso clave es el aprendizaje del canto de las aves. Se dice que las aves quedan improntadas por el canto de los padres.

Se denomina huella mnésica o engrama al registro almacenado que queda del aprendizaje y que puede ser consultado en el futuro; es el cambio físico que corresponde al acto de memorizar. Se ha encontrado que la información no está concentrada en un punto, más bien está distribuido y tienen resistencia a las lesiones. Cuando a un mono se le extirpó una parte de la corteza motora le quedó paralizada una mano, pero al poco tiempo recuperó el control absoluto. Lo mismo ocurre con el aprendizaje de un laberinto en las ratas.

¿Son inteligentes las aves?

La palabra inteligencia, del latín *intus leggere*, significa algo así como "saber leer entre líneas".

Es decir, saber interpretar. Cuanto más rápido es el aprendizaje se dice que el animal es más inteligente.

Las aves son bípedas, como los humanos, aunque no tienen una postura erecta. La posición bípeda es una condición para que la respiración y el andar se independicen, lo cual posibilita la comunicación oral en ambos casos. Cuando vuelan, las aves sincronizan la respiración con el aleteo de forma que el aleteo beneficia a la respiración y es posible emitir gritos sincrónicos con el movimiento rítmico de las alas. Muchas aves se comunican dialogando mientras vuelan (Pirincho y Cotorras). Pero, como las patas superiores en las aves se adaptaron para volar, la utilidad práctica, fuera del vuelo, es casi inexistente. Esta limitación es muy importante a la hora de la evolución de la inteligencia ya que no poseen manos útiles para el manipuleo de herramientas, salvo lo que pueden hacer con el pico y las patas.

La cognición (del latín *cognitio*, conocer o razonar) es un concepto que se refiere a la facultad de procesar la información basada en (1) la percepción mediante los sentidos, (2) los conocimientos adquiridos mediante la experiencia y (3) una valoración subjetiva de la información disponible mediante las emociones. Los procesos cognitivos pueden ser conscientes o inconscientes. Están relacionados con conceptos abstractos tales como mente, percepción, pensamiento, razonamiento, aprendizaje, etc.

Hasta hace un tiempo se aseguraba que la cognición era solo humana pero con el desarrollo de la etología (y de la Inteligencia Artificial) parece que esta característica no es distintiva solo de los humanos. Resulta difícil conocer los estados mentales en los humanos y como se produce la continuidad con los animales. Pero, ¿podría ser que los animales tengan formas de pensar diferentes? Los animales solo piensan en imágenes y no en palabras, lo que afecta a la importancia relativa de las emociones.

Para saber si los animales tienen cognición debemos excluir las conductas instintivas y el aprendizaje de normas en general. La verdadera cognición se produce cuando el animal resuelve una condición nueva. En un estudio con cuervos se pudo documentar como usaban para sacar comida de un tubo un alambre ya doblado. Cuando se le quitó el alambre y se reemplazó por otro pero recto que no entraba en el tubo, el cuervo lo dobló en 9 diferentes formas hasta que logró la curvatura ideal para el tubo. Los

monos también usan herramientas naturales, pero el cuervo del experimento la creó. En otra experiencia un cuervo encontró la forma de tomar una comida que colgaba de una cuerda levantándola mediante la ayuda de patas y pico.

9.7. La conciencia y los demás

9.7.1 La conciencia de uno mismo

La palabra conciencia viene del latín *conscientia* que significa "con conocimiento". Así que nos preguntamos sobre el grado de conciencia o conocimiento que tienen las aves acerca de sus actos.

Comencemos con la *autoconciencia*. Dos "pruebas" suelen invocarse para determinar si existe la conciencia de sí mismo. Una es la prueba de reconocimiento en un espejo y la otra es imitar las acciones del otro. En principio sabemos que algunas aves se reconocen en el espejo. Cuando se enfrentó a una Urraca (*Pica pica*) a un espejo y se les colocó señales en las plumas, las observaron en el espejo y luego las tocaron en las plumas. Lo cual indica que se reconocen en el espejo. Esto también ocurre en primates y delfines. Las Urracas son muy inteligentes y astutas; pueden imitar la voz humana o de otros animales y hay casos donde utilizan esto como diversión.

Cuando observamos a las aves frente a espejos o vidrios de ventanas en la vida silvestre sus reacciones son desconcertantes. En principio se observa siempre curiosidad aunque es más difícil detectar si se reconocen. En el caso de la fig 9.3 (ver también la documentación en video), se ha podido observar como parecen "jugar" con el parabrisas de un auto. Además, siendo dos miembros de diferente especie, parecen haber aprendido uno del otro.

La autoconciencia es una herramienta que sirve para discriminar a miembros dentro de una misma especie. Por ejemplo, para evitar la cruce con familiares o reconocer a los mejor dotados como pareja. La determinación se hace mediante diversos mecanismos de percepción. En las aves el principal sentido es la visión y el canto. Una forma de identificar la especie a la que pertenecen es mediante la impronta; la imagen de los padres al nacer. Pero algunas aves no identifican a las crías dentro de la colonia; pueden identificar el nido y alimentarán a cualquiera que se encuentre allí.

Los ratones pueden reconocer a los hermanos



9.8. Una posible demostración de inteligencia está documentada con este Carpintero Bataraz Chico (*Picoides mixtus*). Se lo observa tratando de alcanzar a un nido de insecto en un hueco viejo. Sin embargo, como no llegaba al fondo hizo uno nuevo más abajo a la izquierda. De esta forma logra vaciar todo el escondrijo. Demuestra tener una capacidad de comprensión de donde perforar y en qué dirección. Es decir, resuelve un problema nuevo.

9.7.2 La conciencia del otro

Existe una emoción en los humanos denominada compasión, que significa compartir (participar de) la pasión del otro. Es una forma de empatía donde se mezcla el sentir y actuar. Es una manifestación clara de conciencia del otro. ¿Seríamos capaces de identificar compasión en las aves? Muchas aves viven en grupos, son seres que se parecen, quizás se imitan y deberían tener un grado importante de conciencia del otro. Es posible observar un primer nivel de solidaridad emocional, pero es difícil aportar ejemplos de compasión que no sean discutibles basados en observación de campo. Debemos buscar la respuesta con otras herramientas.

Los cerebros de aves y mamíferos son distintos pero logran habilidades complejas similares. Por ejemplo, el uso de herramientas, la memoria episódica (recordar acontecimientos del pasado) y la capacidad de usar la propia experiencia para predecir el comportamiento de los congéneres. Este último punto es un aspecto de suma importancia para determinar la conciencia que tienen de los demás.

Una línea de estudio es comprender la capacidad de imitación y simulación; "si imito y simulo lo que hacen los otros es porque los entiendo". Algunas claves para entender cómo funciona esta capacidad se encuentran en las neuronas espejo y en la "teoría de la mente". Analizaremos ambos aspectos a continuación.

Las neuronas espejo

Estas neuronas fueron encontradas en primates a principios de los años 90 y hoy se sabe que están en los humanos y las aves. Funcionan así: cuando realizamos cierta acción (por ejemplo tomar la comida) se activa un circuito específico de algunas pocas neuronas. Estas mismas neuronas se activan cuando vemos que alguien hace la misma acción. Y también cuando pensamos que lo hacemos. Experimentando

mediante el olor. Incluso algunas plantas pueden determinar la presencia de individuos de la misma especie en las cercanías. Esto lo hacen mediante señales químicas desde el follaje o detectando la presencia de microorganismos en el suelo. Se verificó porque las semillas germinan en forma diferente en tierra obtenida donde no había árboles de la misma especie.

Así, tenemos un reconocimiento entre los miembros de la misma especie y en algunos casos la autoconciencia (reconocerse a sí mismo). Otro aspecto es si saben los animales sobre su propio conocimiento. Para verificar si tienen una *conciencia auto-reflexiva* se diseñó un experimento basados en la incertidumbre en las tomas de decisiones. Se entrenó a diferentes animales para elegir qué imagen era más brillante (en las pruebas con chimpancé y humanos) o que sonido era de mayor frecuencia (para delfines y ratas). Paulatinamente las dos alternativas se hacían menos diferentes de forma que la decisión era más compleja. Las reacciones mostraban que sentían confusión y en algunos casos estrés. A las ratas se les permitió saltar la prueba cuando lo decidieran y lo hacían cuando estaban seguras de poder fallar. Esto indica que tienen un grado de conciencia del propio conocimiento.

con monos macacos se encontró lo siguiente. Se hacen dos experimentos, uno es tomar comida y llevarla a la boca y otra es tomar comida y ponerla en una taza. En el primero se activó un circuito de 15 neuronas espejo y en el segundo de 4 neuronas espejo.

¿Por qué son importantes estas neuronas?, porque le permite al animal comprender (interpretar) lo que hace el otro, le permite predecir y quizás imitar (mimetismo). Estos circuitos se construyen durante la vida del animal y solo cuando logran cierta madurez. No son hereditarios.

En los humanos las neuronas espejo se encuentran cerca del área del Broca, la región ligada al lenguaje. Por esto se ha postulado que el lenguaje pudo haber surgido desde un sistema de neuronas espejo dedicadas a la comprensión e imitación de gestos.

Si las neuronas espejo permiten detectar las emociones de los demás generan un contagio emocional. Por ejemplo, cuando una cría tiene un conflicto con el nido vecino, sus hermanos intervienen en su apoyo. El autismo podría ser entonces una falla en las neuronas espejo que aísla al individuo del contagio emocional.

Si cuando hacemos, vemos o pensamos una acción se activa un circuito de neuronas espejo, ¿Por Qué no se activa también el circuito motriz para efectuar la acción? Lo que ocurre es que el cerebro también posee circuitos inhibitorios que impiden el pasaje a la acción.

La “teoría de la mente”

Este concepto se refiere a la capacidad de atribuir pensamientos o intenciones al otro. Nos indica que cada individuo se forma una “teoría” de cómo funciona la “mente” (nuestra) y la aplicamos para interpretar a los demás. Cuando observamos actuar a otros congéneres tomamos nuestra teoría de la mente (ToM) y se la aplicamos al otro, de forma que creemos “entender” sus emociones y pensamientos basados en como lo hacemos nosotros. Sin duda que las neuronas espejo tienen que ver en este entendimiento.

Un ejemplo. En un experimento de laboratorio a un chimpancé se le hace ver que un investigador A guarda comida en un recipiente y esconde la llave. Cuando ingresa otro investigador B el chimpancé le indica la posición de la llave y el lugar de la comida. Entonces, B toma la llave y la cambia de lugar. Cuando regresa A, el chimpancé “sabe” que A no

conoce la ubicación de la llave y le indica el nuevo lugar. Es decir, el chimpancé tiene una ToM y mediante ella “sabe” que A desconoce del cambio de lugar de la llave. Esto se conoce como la secuencia “yo sé que tú sabes que yo sé que tu sabes...”

El problema es que nuestra ToM está cargada de prejuicios (es intuitiva) y podemos aplicar nuestra ToM a los animales. Esto es el antropomorfismo: interpretar a los animales con nuestra ToM. ¿Tendrán las aves una ToM para interpretar a sus congéneres? Las aves que interactúan con el hombre ¿la aplicarán con nosotros en lo que sería un “aviarmorfismo”? Si así fuera, la actitud que debemos adoptar para interactuar con los animales sería la ToM de ellos (si lográsemos descifrarla). En los chimpancés para comunicarse debemos usar la postura de apaciguamiento y en las aves, ¿Qué deberíamos hacer?

Los animales que poseen una ToM podrían aplicarla para el engaño intencional ya que pueden hacer hipótesis sobre lo que sabe o piensa el otro. Esto se observa cuando un individuo va tras la comida que el otro no ve o simula estar herido para proteger a las crías (en los Teros). Trabajando con una especie de cuervo, la Chara de Pecho Rayado (*Aphelocoma coerulescens*), se observó que esconden la comida para tomarla en el futuro. Si otra Chara lo descubre en esta operación, regresará más tarde para cambiar la comida de lugar. Así logran minimizar el robo. Sin duda tienen una ToM y la aplican, ya que actuarán dependiendo de quien la observa. Si el individuo observador es potencialmente un ladrón cambiará de lugar la comida casi con seguridad.

Sobre fingir y engañar

El concepto de conciencia puede llegar más allá de conocerse; también involucra tener conocimiento de categorías contrapuestas. Por ejemplo, sobre el bien-mal, lo justo-injusto, lo verdadero-falso. El sentido inmediato del bien y el mal parece estar presente en las aves, aunque seguramente no lo está el de justo o injusto que es un concepto abstracto. Quizás podrían demostrar la conciencia sintiéndose arrepentidas luego de hacer algo malo. Muchos dueños de perros aseguran observar esta conducta y se sabe que los elefantes reconocen a sus muertos y visitan los huesos de sus familiares, en lo que sería tener conciencia de la futura ausencia.

Algunas aves sobreactúan y fingen, lo cual las acerca a los conceptos antagónicos de verdad-

mentira. Las Garzas Blancas nos entregan un buen ejemplo para la discusión. La hembra es la que arma el nido y el macho es el que aporta las ramas. Las ramas las trae una a una y son cientos a lo largo de una semana. Si la pareja es visiblemente afectiva, la hembra sobreactúa la llegada del macho y lo recibirá con un saludo donde ambos levantan el cuello y se apuntan con el pico (es el equivalente al beso de la pareja humana).

Pero además finge, ya que permanece en el nido quieta observando llegar al macho hasta que este se encuentra muy cerca e imprevisiblemente reaccionan "como con sorpresa" y de inmediato se pondrá a arreglar las ramas del nido simulando un interés que antes no mostraba. Estos aspectos otorgan personalidad ya que no todos actúan de la misma forma. No son máquinas programadas por los genes, sus acciones no son obligadas. Pero cuidado, estamos aplicando *nuestra* ToM a las Garzas Blancas por lo que podemos caer en el antropomorfismo. ¿Y si realmente las toman de sorpresa porque no reconocen quien es la pareja hasta que esta llega al nido? La observación en campo por horas nos dice que pueden ver muy bien, reconocen con alguna dificultad el nido en un garzal de centenares de ellos y quizás no reconozcan a las crías si se encuentran fuera del nido. Estas dificultades ¿podrían ser causa de una sorpresa perpetua?, ¿Por qué fingir y sobreactuar? Para el caso de las Garzas Blancas es muy probable que lo hagan para afianzar el vínculo con la pareja ya que deben convivir durante unas semanas, al menos. La construcción en pareja del nido y las recepciones sobreactuadas podrían ser acciones que permiten mantener a la pareja unida.

Los machos en las Aves del Paraíso de Nueva Guinea hacen nidos muy elaborados que sostienen solo para mostrarse y aparearse con las hembras. Se ha encontrado que exageran lo que tienen gracias a un efecto visual de perspectiva. Colocan todo tipo de objetos en fila formando un pasillo y se ubican en el fondo, pero ponen los más grandes delante y ellos se colocan con los más pequeños detrás, de forma que parecen más grandes de lo que son. Si se les cambia de lugar los objetos, vuelven a acomodarlos, lo cual asegura que hacen esto en forma voluntaria.

Los rituales son innatos, pero se realizan con distinto grado de énfasis, algunos a desgano y otros visiblemente histriónicos. Esta variabilidad no está escrita en los genes (genotipo) sino que es ganada

desde que nacen (fenotipo). Intervienen los niveles hormonales, pero ¿le negaremos algo de autoestima, de esfuerzo por hacerlo bien? Cuando una hembra selecciona al mejor macho ¿siente placer y excitación por la elección? Cuando una pareja logra criar a varios retoños ¿siente algo de satisfacción por el deber cumplido? Si tienen una fracción de nuestro cerebro ¿le negaremos una fracción de nuestra conciencia? Nuestra respuesta es que sin duda sienten placer y stress ante una buena o mala elección (tal como dijimos hay pruebas en cuento hace a los niveles hormonales).

La conciencia, como tantos otros atributos, se desarrolló por Selección Natural y el grado se incrementa con la complejidad cerebral. Hay muchos grados en el pensamiento y algunos son privativos de la abstracción humana. Por ejemplo, el pensamiento analítico (separar las partes para identificarlas y analizarlas) es privativo del humano. Los perros muestran muchas acciones que involucran conciencia, pero se suele menospreciarlos porque es una especie que evolucionó con el hombre desde hace unos 100.000 años (basados en la secuencia de ADN). Si en la asociación con el hombre pudo lograr todo lo que hacen es porque la potencialidad estaba presente desde el inicio.

9.7.3 La estética y lo sobrenatural

Pensar es razonar acerca de las posibles acciones a tomar y las consecuencias que se tendrán. Es evaluar, elegir una respuesta apropiada y actuar en base a lo decidido. Muchas veces vemos dudar a las aves y demorar una decisión, parecen evaluar la actitud del otro, analizar las posibles alternativas antes de actuar. Puede ser que estén esperando más información para decidir. Los humanos también tomamos decisiones basados en las emociones. Según analizamos antes, la primera impresión hace tomar una decisión mediante el instinto y las emociones y que luego la racionalidad aporta argumentos para justificar esa decisión. Esta hipótesis se ha verificado trabajando con pacientes humanos que tienen afectados los centros emocionales. Entonces se comprueba que ya no pueden tomar decisiones aunque pueden razonar toda una gama de alternativas posibles. Las aves piensan para tomar sus decisiones y utilizan la información de los sentidos y la memoria.

¿Aprecian la estética en la toma de decisiones?

El sentido estético para Darwin era una facultad intelectual obtenida por Selección Natural y se apoya en emociones biológicas. Se basa en "hacer que algo sea especial". En el hombre se logra apelando a las emociones que produce el canto, la danza, la pintura, las historias y apelando al ritmo, textura, colores y frases. Probablemente algunos aspectos estén presentes en las aves. El sentido estético aumenta la cohesión del grupo y por ello resulta ventajoso para la supervivencia. Cuando los humanos pensamos que algo es arte estamos reconociendo que es especial. Que algo resulte bello es la consecuencia de la evolución de las capacidades sensitivas, perceptivas y cognitivas. Las sensaciones y percepciones con valor adaptativo (como la seguridad, supervivencia y reproducción) se convierten en estéticamente predilectas. La Selección Sexual hace uso del sentido estético para la elección de la pareja tanto en el hombre como en las aves.

Algo profundamente identificado con el hombre es lo sobrenatural (incluyendo al concepto de dios) y que sin duda influye en las decisiones del hombre. ¿Tendrán las aves un concepto aun remoto de lo sobrenatural dentro de su grado de conciencia? Definamos primero este concepto. En Grecia, Critias (tío de Platón) pensaba que la religión y los dioses se habían inventado para imponer respeto a la sociedad por la disciplina, moral y sentido del bien. En Roma, Tito Lucrecio Caro escribió "Sobre la naturaleza de las cosas" una obra completa donde incluye la idea que los hombres crearon a los dioses para explicar lo que no controlaban. En 1917 el teólogo Rudolf Otto sostuvo la idea que el origen de dios proviene del miedo ante lo desconocido o ante lo que escapa a una explicación racional.

Desde un punto de vista muy básico permítanos definir a dios como algo grande, poderoso y oculto

que nos provee de consuelo (en la desgracia) y esperanza (hacia el futuro). Como el miedo está omnipresente en los animales sería posible que tengan una idea vaga de una realidad superior o un mundo invisible. Hagamos un ejercicio hipotético; supongamos que las crías de un pato (digamos, Sirirí Pampa) a poco de nacer guardan en su memoria una impronta con la imagen de los padres. Los padres son para ese entonces inmensos en tamaño, las imágenes memorizadas serán mirándolos hacia arriba y ellos estarán en actitud protectora. Siguen a esta imagen protectora y lo respetan. En el futuro podrían recrear estas imágenes imprintedas en su memoria de un ser inmenso y ahora ausente y que les entrega cierto consuelo y esperanza. Los únicos ingredientes necesarios para este coctel fueron el miedo (una emoción innata), la impronta y su memorización y una capacidad asociativa.

¿Puede considerarse a esto un germen del concepto de dios que luego evolucionaría en los humanos? Desde ya que para este Sirirí Pampa se trataría de un dios personal (no tiene forma de compartirlo mediante lenguaje alguno); para cada Sirirí tendríamos un dios distinto y quizás muchos no lleguen a tenerlo por falta de asociación mental. Con el hombre el concepto de "dios personal" para a ser "dios público" ya que es compartido mediante el lenguaje y puede ser uniformado mediante instituciones (las religiones e iglesias), que concentran las relaciones con este dios público.

En suma, si este punto de vista fuera cierto lo que entendemos como dios evolucionó por Selección Natural desde un concepto básico de lo sobrenatural. ¿Cuándo surgió este concepto? Pensamos que lo lógico es en el Período Cámbrico, como casi todo lo relacionado con el sistema nervioso central (memoria, instintos y emociones) y los sentidos (la visión).



Capítulo 9

La Cultura de las Aves

Parte 3. Sociedad, sexualidad y familia

En esta parte 3 tenemos dos objetivos. Uno es identificar y clasificar las conductas observables en el Ciclo Anual de la Vida y otro es reconocer las causas y observar si existe aprendizaje y transferencia cultural. En definitiva, el objetivo es saber qué grado de cultura tienen las aves. Para lograr estos objetivos no siempre lo más difícil es lo más interesante. Muchas veces las aves más comunes y las conductas más simples pueden ser las más apropiadas para el estudio. Dicen que, más importante que observar lo extraordinario es comprender lo obvio.

Hemos agrupado las conductas en aquellas que ocurren (ítem 9.8) fuera de la etapa reproductiva (las llamamos conductas sociales); (ítem 9.9) las primeras acciones de la reproducción (antes del empolle); (ítem 9.10) las conductas sexuales y (ítem 9.11) las relacionadas con la familia (luego del nacimiento de las crías). La clasificación ordena pero no aísla. Resulta casi imposible aislar las conductas que muchas veces se presentan asociadas.

Formas de interpretar una conducta

Proponemos tres puntos de vista para la interpretación de las conductas. Serán usados en lo sucesivo de acuerdo con la mejor adaptación al caso.

(1) Un punto de vista es determinar si son producto de razones hereditarias (genéticas) o fue aprendida (por prueba-error o por observación). Para diferenciar entre los extremos (innato y cultural) tengamos en cuenta algunas cualidades. La conducta innata es aquella que aparece completa desde la primera vez y es igual en todos los individuos de la especie. La conducta aprendida, en cambio, es la que requiere exponerse previamente

al aprendizaje y por eso se observan variantes dentro de los individuos de la especie.

Pero entre los extremos existen infinidad de matices. Por ejemplo, la técnica general de apareamiento es innata (desde la primera vez las aves saben que deben hacer) pero la técnica precisa se aprende y se practica. Otro ejemplo es el canto, donde los dialectos es una prueba del aprendizaje cultural de otros miembros de la comunidad.

(2) Otro punto de vista es el uso de las perspectivas de *generalización* y *reducción*. La generalización es la principal herramienta de la psicología y consiste en describir un caso particular como un

ejemplo de leyes generales. Así, para describir el miedo se estudia el caso de un ave en particular. La reducción en cambio, es la principal herramienta de los fisiólogos: se explica una conducta en términos de fenómenos más simples. Por ejemplo, el miedo podría describirse como la acción de hormonas o respuestas en las neuronas a un estímulo externo. Para la *Cultura de las Aves*, donde buscamos aspectos excepcionales, nos basta con encontrar una especie que hace algo extraordinario o solo un grupo de individuos dentro de una especie.

- (3) Un tercer punto de vista es mediante las perspectivas *próxima* y *última*. La perspectiva *próxima* trata de explicar la conducta en base a las causas internas que la motivan (genes, hormonas, neuronas, etc.) Son las causas inmediatas que justifican una conducta. La perspectiva *última* explica la conducta analizando las causas por las cuales las aves evolucionaron esta forma de actuar. Esta es la visión evolucionista que utiliza la Selección Natural para explicar el éxito reproductivo de una conducta. Es una visión histórica. Por ejemplo tomemos el caso de la monogamia en las aves. Según la perspectiva *próxima* los niveles de oxitocina y vasopresina codificados por los genes específicos en el cerebro determinan el grado de apego entre padres. Según la visión *última* se puede argumentar que los ancestros que pasaban de una conducta polígama a la monógama tenían ventajas en la cantidad de crías que llegaban a ser adultos reproductivos.

9.8. Conductas en sociedad

9.8.1 Los grupos sociales

Desde un punto de vista de la cantidad de miembros, la asociación entre las aves sigue la siguiente progresión: solitarios, parejas, grupos familiares, grupos multifamiliares y bandadas. El primer tipo de agrupamiento social fue la "multitud anónima" (la bandada en las aves) ya que se encuentra distribuida tanto entre invertebrados como en vertebrados. La variedad de agrupamientos en las aves hace que especies emparentadas tengan agrupamientos diferentes y que dentro de la misma especie existen periodos con diferente tipo de agrupación y diferentes conductas en diferentes regiones.

Normalmente, la complejidad del grupo social es un buen sustrato para el desarrollo de la inteligencia y las aves sociales son las que muestran mayor riqueza en sus conductas. Observemos las características generales de cada tipo de agrupamiento.

- (1) Individuos solitarios. Las aves que viven aisladas solo se agrupan en pareja para la temporada de cría. Cuando finaliza alejan a las crías y vuelven a la soledad del invierno. Este tipo de vida les priva de las ventajas del grupo, a cambio obtienen cierta privacidad en el uso de los recursos. Ser solitarios implica que repele a los de su misma especie, por lo tanto son territoriales aunque pueden no tener un "territorio estable". Sus conductas suelen ser muy simples y poco atractivas para el naturalista de campo.
- (2) Vida en pareja. Muchas especies de aves viven en pareja todo el año. Son monógamas, aunque pueden cambiar de pareja. Solo se ve alterada esta "monotonía" por el período en que las crías los acompañan. Normalmente tratarán de dispersarlas, aunque alguna cría puede permanecer unida hasta la próxima estación reproductiva. La diferencia entre los solitarios y las parejas son pocas ya que también son repelentes a los demás de su especie. Entre las garzas, el Halcón Colorado (*Tigrisoma lineatum*) suele estar solitario, el Chiflón (*Syrigma sibilatrix*) vive en pareja, la Garza Blanca (*Ardea alba*) en grupos y la Garcita Bueyera (*Bubulcus ibis*) en bandadas. Así que la variabilidad es grande.
- (3) Vida en grupo. El grupo es el más variado y rico de los agrupamientos. A diferencia de la bandada (un agrupamiento impersonal), el grupo muestra una cohesión general entre individuos (son los vínculos), donde el más evidente es el familiar y prevalece la personalidad e individualismo. Los vínculos familiares incentivan las expresiones de afecto y solidaridad, generan conductas más complejas y evidentes situaciones de transferencia cultural. La vida en grupos la entendemos aquí como grupos familiares extendidos. Puede incluir a varias generaciones de la misma familia y a varias familias juntas. Seguramente hay una dispersión de parte de las crías, lo que impide la cópula entre hermanos o parientes cercanos; pero el resto mantienen lazos de unión. La cantidad de miembros del grupo depende del número de crías.

(4) Vida en bandada. Es la "multitud anónima" y se caracteriza el hecho que todos los miembros reaccionan por atracción mutua. Unos pocos individuos pueden desencadenar una pauta de conducta de todo el grupo (pág. 231). En situación de pánico el ser humano puede refugiarse en una multitud de este tipo. En la bandada llama la atención la cohesividad y coordinación de los individuos. Pero la Selección Natural actúa sobre cada individuo, no sobre el grupo. Así que la vida en bandada evolucionó gracias a que aporta beneficios al individuo.

Grandes bandadas, poca individualidad

Una característica de las sociedades que crecen en número es la pérdida de los vínculos. Los estrechos vínculos de los grupos familiares, se diluyen en las bandadas adoptando el carácter de "conocido" (el "contacto" de las redes sociales). Mientras en los grupos se forman jerarquías, en las bandadas casi no existen.

Pero, las agrupaciones de aves son mucho más simples que en algunos insectos o mamíferos, los cuales forman verdaderas sociedades con división de tareas específicas. Las aves pueden llegar a tener interacciones algo complejas dentro de la monotonía. Por ejemplo, el Pingüino Emperador (*Aptenodytes forsteri*) se reproduce en la Antártica y están obligados a superar un crudo invierno formando un grupo compacto para mantener el calor. Cada individuo (todos machos con un huevo empollándose sobre las patas y cubierto de plumas) va cambiando de posición dentro del pelotón y como el centro del grupo mantiene mejor el calor tienen un acceso democrático al mismo.

El Falaropo Común (*Phalaropus tricolor*) y Gaviotín Golondrina (*Sterna hirundo*) forman bandadas en el período de reposo y migran grandes distancias hasta las áreas de cría. Nos muestra una sublimación total de la individualidad fuera de la época de reproducción. El individualismo casi se ha perdido. En muy pocas situaciones se aprecia una intención de tener supremacía y se demuestra apuntando con el pico. Sin embargo, la acción no progresa más allá de este punto inicial. Los movimientos de despliegue casi no existen fuera de la etapa reproductiva.

En el Falaropo se observa una interesante conducta de movimiento en olas; también se observa en las bandadas de Estornino Pinto (*Sturnus vulgaris*)

en Europa. Cada individuo vuela con el pico hacia adelante, de forma que ven a los costados. Mediante una comparación puede decidir si se encuentra en el centro del grupo o en la periferia. Si se encuentra en el borde presiona hacia el centro lo que genera un movimiento en olas de todo el conjunto. Como utilidad se ha propuesto que permite confundir a los predadores que pretenden tomar una víctima en vuelo.

9.8.2 Ventajas del agrupamiento

Analizaremos 3 tipos de ventajas para la vida en agrupamiento: la alimentación, seguridad y reproducción.

(1) Alimentación. La formación de grupos o bandadas permite dar alertas generales sobre lugares para obtener el sustento. No significa que existe un trabajo cooperativo, ya que la alimentación puede ser competitiva, pero la búsqueda del lugar puede ser en grupo. La pesca en alta mar por parte del Gaviotín Golondrina (*Sterna hirundo*) es más fácil actuando en grupo. En experimentos controlados se pudo medir que la búsqueda en grupo favorece a los dominantes ya que obtienen más alimento. Pero también favorece al resto porque disminuye la probabilidad de no encontrar alimento.

Las bandadas se forman por estación. En invierno muchos paseriformes se reúnen en bandadas mixtas de distintas especies para alimentarse, mientras que en verano se dispersan para reproducirse.

(2) Seguridad. La seguridad se incrementa en los agrupamientos ya que se obtienen alarmas precoces en caso de asedio. Esto reduce las exigencias de estar en alerta permanente de las aves solitarias. También colabora en la longevidad y la ligazón entre generaciones. Se aplica la estrategia de "vigilancia condicional", donde se sigue de cerca la conducta de los vecinos. Si los vecinos duermen me preocupo y vigilo; si los vecinos se acicalan me despreocupo y duermo. Esto se observa con claridad en las agrupaciones de Sirirí Pampa donde siempre se tendrán miembros que están en alguna de estas dos actividades (pág. 231). Hay aves que tienen dormitorios comunales y se dispersan para alimentarse. Es el caso del Biguá (*Phalacrocorax olivaceus*), de forma que en las horas de reposo se encuentran protegidos por el resto del grupo.



9.9. Las migraciones se efectúan para maximizar la obtención de alimento estacional. La formación de grupos ayuda en las migraciones para que existan guías en el camino, lo que colabora a la transferencia cultural. Los Tuyuyú (*Mycteria americana*) se mueven dentro de Sudamérica en grupos de decenas o centenares de individuos en formaciones en V o W. En tierra se los verá alimentarse aislados y en forma competitivas. Sin embargo, se reúnen en grandes grupos los días previos a iniciar el regreso al norte hacia la zona de reproducción. Para levantar vuelo lo hacen dentro de corrientes térmicas. En la foto se observa en color oscuro los que van de izquierda a derecha y en claro de derecha a izquierda. Es un movimiento en contra de las agujas del reloj (hacia la izquierda). Las migraciones son un ejemplo de aprendizaje y transmisión cultural entre las aves (pág. 29).

La vida en grupo permite formar las jerarquías, lo que ayuda a reducir las tensiones (costo psicológico) y disminuye el gasto energético (costo fisiológico). Las jerarquías impiden la confrontación permanente entre los miembros que respetan las reglas establecidas. La resolución de conflictos, es decir la conducta agonística, es menos violenta en estos casos. Basta con un gesto de sumisión para abortar un ataque.

- (3) Reproducción. Son varias las razones que vuelven ventajosa la reproducción en grupo (en varios nidos juntos o en densas colonias). Al inicio de la temporada se favorece el sincronismo sexual y permite el aprendizaje de rituales y posturas por observación de las otras parejas. También incrementa la probabilidad de conseguir pareja y el éxito reproductivo.

En colonias de gaviotas se verificó que las que anidan en el centro del terreno, empiezan antes la estación, ponen más huevos y tienen más crías. Probablemente debido a la estimulación

social. Las Garzas Blancas pelean por acceder al centro de la colonia en lugar de ocupar los cómodos lugares en la periferia. Anidar en grupo y sincronizar los nacimientos ayuda al Varillero Congo (*Chrysomus ruficapillus*) a formar grupos de crías que son atendidas todas juntas. Lo mismo ocurre con los Flamenco Austral (*Phoenicopterus chilensis*). Se ha propuesto que la vida en grupo favorece el conocimiento en cuanto hace al número de individuos y cantidad de recursos. Ayudaría a regular la población mediante el control de la cantidad de huevos en la postura.

La reproducción en colonias también tiene riesgos. Desde el punto de vista sanitario lo que afecta a uno puede afectar a todos.

- (4) Selección de Grupo. El Darwinismo tradicional hace recaer la Selección Natural sobre el individuo. Pero con el conocimiento de la genética se postuló el concepto de "gen egoísta" donde la selección ocurre a nivel de genes ya que el individuo es solo el portador de los genes. Paralelamente se

introdujo el concepto de Selección de Grupo, el que dio lugar a la Sociobiología. Un individuo podría comportarse en forma "altruista" de forma que pospone reproducirse a cambio de favorecer la reproducción de otros miembros del grupo. Esto sería beneficioso si la cercanía genética es lo suficientemente cercana como para garantizar mediante el altruismo la propagación de los propios genes. Se conocen especies de aves donde se encuentra el altruismo, tal el caso del Pecho Amarillo Común (*Pseudoleistes virescens*) donde una cría pospone la crianza de su propia prole para cuidar a sus hermanos.

El tamaño del grupo social

La vida en grupos sociales es el mejor sustrato para el desarrollo de la inteligencia. ¿Cuál es el tamaño ideal de un grupo? Se ha planteado un límite al tamaño del grupo basado en estudios en los primates.

Algunas posibles causas de la limitación del grupo se relacionan con: la capacidad visual para reconocer a otros; de memorizar las caras, de recordar quien esta relacionado con quien, de procesar información emocional y de manipular información sobre un conjunto de relaciones. De estas alternativas parece que la última es la que pone un límite efectivo. La gestión de los asuntos sociales tiene un límite ya que la cantidad de miembros en el grupo determina la habilidad requerida para las estrategias de apareamiento del macho, la habilidad de manipular a otros miembros del grupo sin usar la fuerza (jerarquías), la frecuencia del juego y el acicalamiento mutuo.

Existe un impulso hacia la formación del grupo debido a las ventajas que aporta y una limitación debido al requerimiento sobre el cerebro (tamaño y energía consumida). Por ejemplo, el tamaño del grupo del chimpancé es de 5,5 y se ha calculado que en los humanos es de 150 individuos. Los grupos sociales en las aves son pequeños, con máximos de 10 individuos, aunque estos grupos pueden encontrarse dentro de otro mayor (agrupamiento de grupos).

Mientras las aves utilizan el acicalamiento con el pico como mecanismo de contacto social, los chimpancés usan el despioje. Las aves solo disponen del pico o las uñas de las patas para acicalarse y cuando acicalan a otro miembro suelen hacerlo sobre la cabeza y el cuello. El acicalamiento compartido es

raro, pero se hace evidente en aquellas que forman grupos sociales. El acicalamiento limita la agresión e incrementa la tolerancia, genera lazos que se ponen de manifiesto en los momentos de estrés (pág. 272).

En cambio, en los humanos ocurrió un vuelco desde el despioje hacia el chismorreo. Ocurrió cuando el lenguaje comenzó a desplazar al contacto físico. El aumento del tamaño del grupo obliga a mantener contactos sociales con más miembros así que se resta tiempo a la alimentación. La aparición del lenguaje permitió aumentar el tiempo de contacto social sin afectar a las otras actividades productivas, pero introdujo una nueva variable: los tramposos y mentirosos. Se sabe que existen módulos cerebrales (circuitos de neuronas) que permiten la detección de tramposos en los humanos. También se ha sugerido que la capacidad de engañar mediante el lenguaje evolucionó para el cortejo sexual. Entonces "un discurso elocuente", y en algunos aspectos fantasioso, tendría una recompensa sexual (medido en éxito reproductivo) y desencadenaría una "carrera armamentística" para la detección del engaño.

En las aves el engaño parece ser defensivo o por cortesía. Es defensivo cuando simulan estar heridas para distraer y alejar al predador de las crías y de cortesía cuando simulan sorpresa o sobreactúan con la pareja. En los humanos cuando se miente se agudizan las emociones (ansiedad y miedo) lo que se refleja en las facciones y el tono de la voz. En las aves se observa como una sobreactuación manifiesta. En condiciones normales las aves son muy poco expresivas y sobreactúan en casos de defensa y cortesía. Quizás nosotros, acostumbrados a detectar el engaño en nuestra especie, aplicamos nuestra Teoría de la Mente (ToM) y podemos entender esta sobreactuación, pero que no sería tan evidente para las otras aves.

9.8.3 ¿Aprenden las aves a pelear?

Entre los diferentes tipos de despliegues que adoptan las aves están los de amenaza y apaciguamiento. Son manifestaciones relativamente económicas frente al hecho de luchar. La postura o ataque de amenaza no sigue la norma "hablar suave y golpear duro" sino que se trata de "mostrarse duro y huir si no se impresiona al oponente".

Más allá de las ritualizaciones (que estudiamos antes) nos encontramos con casos interesantes de lucha franca. Por ejemplo las Gallaretas tienen una



9.10. Dos parejas de Gallareta Ligas Rojas (*Fulica armillata*) enfrentadas en época de reproducción. La lucha es agresiva, en combate cuerpo-a-cuerpo y con la participación ambas parejas. Con esto logran fijar límites y entonces los nidos se encontrarán a una decena de metros de separación. Las peleas seguirán todo el año con menor intensidad.

lucha directa utilizando las patas puestas hacia adelante y con las alas apoyadas detrás para hacer palanca. La lucha consiste en hundir al contrario. Sin embargo, en época de nidificación las luchas son en parejas por lo que se ve enfrentarse de a cuatro (fig. 9.10). En condiciones menos exigentes se enfrentan mediante una lucha algo ritual mediante carreritas que se interrumpen antes de chocar con el oponente (pág. 209).

Mucho más extraña es la lucha entre grupos de Sirirí Pampa y en base a observaciones de campo podemos hacer la hipótesis que este tipo de lucha se aprende. El Sirirí vive en grandes grupos en la etapa no reproductiva. Se generan frecuentes conflictos que pueden escalar en gravedad. Al principio se enfrentan dos, pero otros vecinos se suman y se acoplan en alguno de los dos bandos (fig. 9.11). Pueden llegar a ser hasta 10 miembros de cada lado. Como en una danza coordinada, avanza y retrocede cada grupo en forma alternada. Uno ataca mientras el otro se repliega unos pasos. Y luego se invierte la tendencia. Al poco tiempo la acción se relaja y la tensión desaparece, volviendo cada uno a la normalidad, sin daños ni resentimientos visibles.

¿Es la lucha en grupo el producto de combates previos a la etapa reproductiva; por territorialidad o por alimento? No es el caso ya que ocurre fuera de la época reproductiva. Además, difícilmente puedan tener un territorio defendible cuando su conducta gregaria dura la gran mayoría del año y son centenares de individuos que comparten un mismo sector. Además, una vez finalizada la reyerta en grupos, comparten el espacio sin manifestar disconformidad alguna. Tampoco es por el alimento ya que se alimentan de vegetales y otros organismos que filtran con el pico desde la superficie del agua o en el fondo del bañado. Las luchas en grupo en tierra tampoco sirven para defender un sector de alimentación.

¿Cuál es la causa? Seguimos a una familia con una decena de crías en las primeras semanas de vida. Se movían alimentándose por la laguna y llegaron a un pequeño montículo ocupado por otro grupo de Sirirí. Entonces los padres adoptaron la postura de ataque mientras las crías permanecían detrás, observando. Los ocupantes abandonaron el lugar y la familia tomó la posesión del montículo. Un mes más tarde, en una acción similar, con las crías ya crecidas, los observamos que actuaban todos juntos con los padres para conquistar una zona de alimentación de patos (fig. 9.11).

Ambas anécdotas son indicativas de una familia unida en torno a los padres y con crías que aprenden la forma de comportarse de ellos. Los padres permanecen unidos a las crías y las educan de diferentes formas.

Pero los Sirirí Pampa muestra también la conducta extrema de acicalamiento mutuo simultáneo (pág. 271). Esta actividad es el equivalente al "despioje" en los chimpancés y es probable que genere resultados similares desde el punto de vista social. Un Sirirí se acerca a otro y comienza a acicalarle el cuello, a mitad de altura. Entonces la cabeza queda algo baja y el otro Sirirí le acicala la parte superior del cráneo. En esta posición quedarán por largo rato con algunas alternancias. Decimos que es un caso extremo, pero no único. Muchas especies de aves se acicalan mutuamente, pero es una a la otra por vez. No forma parte de una acción simultánea, como en los Sirirí. Y cuando es simultánea dura solo unos segundos y no se prolonga en el tiempo. Esta segunda conducta, sumada a la anterior, nos presenta al Sirirí como un ave muy social y de interacciones complejas. Es muy probable que el acicalamiento mutuo genere y mantenga los lazos que se ponen en juego a la hora de los enfrentamientos en grupo. Nos preguntamos a cerca de origen y evolución de ambas conductas: la lucha en grupo y el acicalamiento mutuo.

9.9. De la sociedad a la reproducción

En las aves todo el ciclo reproductivo abarca entre 2 y 4 meses dependiendo de la especie. Se destacan 3 etapas muy bien definidas por los diferentes comportamientos que se ponen en juego. Al inicio (1) la determinación de un territorio, el cortejo y cópula tienen una duración de 1-2 semanas; luego (2) la nidificación y empolle ocupa 3-6 semanas y finalmente (3) la crianza y educación entre 2-8 semanas. La dispersión de tiempos depende de diferentes factores. Por ejemplo, del tamaño del ave y los huevos; la conducta reproductiva; las condiciones ambientales, la disponibilidad de alimento; etc.

9.9.1. La reserva de espacio

Una de las primeras manifestaciones es el incremento de la agresividad en los machos. En pocas especies es la hembra la agresiva en lo que se trata de una "inversión de roles sexuales" (pág.



9.11. A la izquierda la lucha del Sirirí Pampa (*Dendrocygna viduata*) cuando forman grupos (llamados A y B por simplicidad). La posición de ataque es muy simple. El cuerpo está inclinado hacia adelante, el lomo encorvado (como con una joroba), el cuello extendido, el pico abierto amenazante y los gritos son abundantes ("sirirí, sirirí"). Puede ser que el pico esté amenazante, pero su configuración roma no engendra peligro alguno para el contrincante. No quedarán heridas luego de estas acciones. La evolución los ha provisto de valentía y solidaridad, pero de ninguna arma ofensiva (lo cual facilita a las dos características anteriores). Los enfrentamientos son tanto en tierra como en el agua. Pero, mientras en tierra el grupo es compacto, casi se colocan hombro contra hombro (formando un scrown como en el rugby), en el agua se pierde este orden. El grupo se dispersa y la acción se transforma en temerarias avanzadas individuales que lleva a los atacantes al interior del grupo opositor, desde donde intentará huir de inmediato. A la derecha se muestra como se involucran las crías C junto con los adultos A en la búsqueda de un punto de descanso (arriba) y de un área de alimentación (debajo).

194). En casos de frustración puede darse el redireccionamiento, donde el macho ataca a su propia hembra. Estas situaciones son comunes y la hembra debe saber administrar la agresividad del macho con posturas de apaciguamiento, contención de la agresividad o huida.

Las emociones se exageran y la agresividad las lleva a la reserva de territorio. Pero exagerar puede ser

perjudicial, un ave demasiado agresiva con la pareja tendrá dificultades para la convivencia (fig. 9.12). La agresividad bien entendida se orienta hacia los vecinos y los daños se reducen mediante ritos y retiradas.

El objetivo es mantener una zona de seguridad entorno al nido que sea respetada por el resto. Pero, ¿Cómo decidir de qué tamaño es el territorio? El territorio tiene límites imprecisos y variables;



9.12. *Sobre la agresividad en la pareja. Se observa el caso de un macho de Garza Blanca muy dominante y agresivo. Su éxito reproductivo no fue mejor (en realidad fue peor) que otros machos más complacientes. Es imposible hacer generalizaciones desde un solo caso, pero nos arriesgamos a decir que la agresividad excesiva no es bien recompensada por la Selección Natural (de lo contrario los agresivos tendrían un extraordinario éxito reproductivo y una enorme tasa de mortalidad).*

en realidad podríamos distinguir dos espacios: un dominio vital que es frecuentado para alimentarse y una zona de exclusión que se defiende con toda intensidad. Fuera de estos se encuentra el espacio de los otros que puede ser esporádicamente explorado como reconocimiento. Los territorios pueden tener desde menos de un metro hasta decenas de kilómetros dependiendo de la especie. Las gaviotas tienen nidos vecinos al alcance de un picotazo. Las garzas lo hacen a pocos metros de distancia. Las Coscorobas a un centenar de metros. Ciertas rapaces llegan a los kilómetros. Una diferencia se encuentra en si el territorio proporciona el alimento (como en la Coscoroba) o el alimento se obtiene en otra parte (como gaviotas o garzas).

El caso de las Jacanas es interesante porque las hembras tienen un territorio más grande que el que sostienen los machos. De esta forma más de un macho puede estar en territorio de una hembra. Entonces se produce la relación poliándrica. Las Jacanas utilizan el territorio para comer y los nidos están alejados y defendidos de intrusos.

El espacio necesario para anidar no debe ser tan pequeño como para tener conflictos permanentes, ni tan grande como para litigar a grandes distancias del nido con un costo energético elevado. La estrategia para decidir de qué tamaño es el territorio parece depender de muchas variables. Se inicia con la pretensión de máxima: todo el espacio. Luego, el esfuerzo de proteger las largas distancias funciona como incentivo para aumentar la tolerancia. Cuando el territorio se reduce sucesivamente existe un límite dado por el espacio donde generalmente se busca alimento. Este es el límite de la tolerancia. Así que la abundancia de alimento es un indicador de tamaño de territorio.

Otro elemento muy importante es el momento durante el período reproductivo. Cuando se inicia con el nivel hormonal en crecimiento la tolerancia es menor. En la medida que transcurre el tiempo se vuelven más indiferentes, de forma que cuando nacen las crías parece que el territorio se reduce a un espacio con centro en las crías y por lo tanto en muchos casos es móvil.

Siendo que la conducta territorial ocurre en el momento de mayor efervescencia hormonal es lógico pensar que se trata de una conducta genética y donde la enseñanza tiene poca ingerencia. Seguramente la experiencia debe enseñar a los machos cuanto es el territorio que deben defender y ajustan sus exigencias en la próxima nidada en base a lo aprendido.

El caso de las Coscorobas

Las Coscorobas (*Coscoroba coscoroba*) muestran dos estrategias a la hora de pasar la temporada no reproductiva. Algunas parejas son territoriales todo el año y pagan un costo más alto ya que deben defender el espacio más a menudo con lo que reducen el tiempo de forrajeo a expensas del tiempo de alerta y agresión. Pero a cambio, la ventaja de la territorialidad es que no se mueven de su laguna. Por otro lado, las parejas que son no-territoriales se mueven en grupos. Como no cuidan un área específica forrajean por más tiempo, pero también se mueven más lo que implica un mayor costo energético y un costo nutricional al no disponer de áreas de buena calidad trófica de uso exclusivo. Se observa que los individuos que se mueven en grupos pasan más tiempo descansando que los individuos en pareja; lo cual es consecuencia de la necesidad de vigilancia.

¿Cómo deciden las Coscorobas que hacer, si agruparse o vivir en pareja? Es probable que no tomen esta decisión sino que sea la consecuencia natural de conseguir o no un espacio suficiente y con recursos que justifiquen la defensa. Pero cuando llega el momento de reproducirse la pareja deja al grupo y buscan un lugar para anidar y así deberán enfrentar los conflictos.

Cuando una pareja de Coscorobas llega al área de un residente las primeras escaramuzas son más violentas pero se reduce en agresividad en forma paulatina. Insistir, huir y regresar es la táctica más exitosa que puede observarse. Casi nunca el recién llegado se hace lugar a los golpes. En la medida que la temporada de cría avanza la agresividad disminuye. Esta situación es razonable desde el punto de vista hormonal ya que la agresión y la paternidad tienen hormonas distintas, de forma que el balance interno determina la conducta.

Cuando una pareja logra vencer la resistencia inicial se inicia la fase de fijar un límite al territorio. El límite es patrullado por el macho. Dentro de su

territorio hará demostraciones de valor que generalmente son carreras que llegan justo hasta el límite. Se cuidan de no cruzarlo para evitar el contacto físico con el vecino. Si hay un ataque se desvía a último momento de forma que lo aborta junto al oponente. Son muy raros los contactos cuerpo a cuerpo.

Pero luego del nacimiento de las crías el territorio se transforma. De tener centro en el nido pasa a tener centro en las crías. El territorio es más pequeño y móvil. En el caso particular de las Coscorobas el control sobre las crías por parte de los padres es muy limitado y se suele ver a los padres ir detrás de las crías para protegerlas. Esto contrasta con la rígida disciplina que tienen los padres de los Cisnes Cuello Negro (*Cygnus melanocoryphus*), quienes controlan a las crías en una forma muy eficiente.

9.9.2. Hora de sincronizar relojes

La pareja puede permanecer unida todo el año o formarse para la reproducción. Si la vemos junta todo el año aseguramos que el lazo de unión no es el sexo. La actividad sexual se recupera para el ciclo reproductivo. Los lazos de unión fuera del período reproductivo se refuerzan mediante movimientos similares al cortejo pero muy sublimados. También se observan movimientos que simulan la cópula pero sin un contacto sexual. El sexo juega un papel secundario en la vida de una pareja de aves.

Desde una perspectiva próxima el ciclo reproductivo está parcialmente regulado por la luz solar. El hipotálamo percibe que el largo del día se incrementa y estimula la hipófisis en el cerebro. Se incrementa la liberación de hormonas específicas de cada sexo, las que a su vez producen cambios fisiológicos en el resto del cuerpo.

El reloj interno es una balanza bioquímica dentro de la célula. En las neuronas existen genes que producen proteínas que aumentan en cantidad hasta que las mismas proteínas inhiben la producción. Entonces baja el nivel de proteínas hasta que los genes vuelven a trabajar. Es un circuito sinusoidal diario. Como cada neurona (se encuentran en el hipotálamo) funciona con un ciclo diario independiente, se requieren varias interconectadas para dar un reloj más estable mediante una comunicación también bioquímica.

Como siempre, las reglas en biología indican solo una tendencia, pero no son normas inviolables.

Muchas especies de aves pueden tener crías en cualquier momento del año, regulado en parte por la historia del ciclo anterior. Si la última nidada terminó en fracaso es posible que inicien una nueva algo tarde cerca del otoño o muy temprano al inicio del invierno. Solo las especies migratorias o que viven cerca de los polos están mucho más condicionadas por el ciclo anual de alta temperatura. El cambio climático puede afectarlas mucho ya que se produce mucho más rápido de lo que podrían adaptarse.

Para el período de reproducción las hormonas actúan sobre todo el individuo y justifica las conductas de cortejo (movimientos simples o rituales complejos). También se mejora el canto que acompañan a los movimientos. Lo interesante es que en sentido inverso también funciona. La conducta de cortejo del macho incentiva la ovulación de la hembra y las exhibiciones de otras parejas ayuda a sincronizar al grupo. Es la espiral virtuosa que envuelve al circuito reproductivo y que se apaga lentamente con la independencia de las crías.

Antes mencionamos el caso del Macá Plateado como sincronismo sexual (fig. 9.6). También el Flamenco Austral (*Phoenicopterus chilensis*) realiza ceremonias grupales que sincronizan al grupo. En este caso son decenas o centenares de individuos que caminan con el cuello en alto todos juntos. Lo interesante del Macá Plateado es la variedad y complejidad de movimientos.

¿Se aprende a elegir el mejor momento?

Las hormonas y la conducta tienen una interacción permanente en la pareja y con parejas vecinas. Por ejemplo, al garzal suelen llegar varias parejas a la vez, algunas veces decenas de garzas llegan el mismo día desde los alrededores. Esto es lo que llamamos sincronismo sexual; están movidas por una combinación de hormonas internas, estímulos del medioambiente (largo del día, temperatura), condiciones de alimentación e interacciones con los congéneres. Pero, la simultaneidad en un mismo día solo se explica por algún tipo de comunicación o ligazón muy fuerte dentro del grupo; algo que está más allá de las hormonas.

También puede observarse como algunas garzas acompañan en el garzal y no se reproducen. Pasan la noche en los árboles cercanos y se retiran durante el día. Se trataría de jóvenes que nacieron el año

anterior y que necesitan de la compañía de los más viejos, es parte de una relación basada en los vínculos. De esta forma, el inicio de la temporada de reproducción está en parte sincronizado por la dupla ambiente-hormonas y por la interacción entre individuo-pareja-grupo.

Pero, ¿Qué conviene más, empezar primero o esperar? Algunas experiencias comprueban que ciertas especies de aves crían en función de las tasas de adquisición de alimento a corto plazo antes del período reproductivo. Si se alimentan muy bien empiezan antes, ponen más huevos y se empollan en menos tiempo. Otras parecen sincronizar la puesta de manera que la eclosión coincida con el período de mayor abundancia de alimento (insectos o semillas). De todas formas las hembras deben partir desde una condición suficiente de energías y salubridad para poner los huevos. Lo que si parece evidente a los ojos del observador es que los primeros en empezar saben muy bien lo que tienen que hacer, ya tienen algunas temporadas de cría en sus espaldas.

9.10. La conducta sexual

9.10.1. Cortejo y Selección

Empieza la temporada de reproducción. Los despliegues y rituales son innatos, aunque las prácticas mejoran la representación. Se basan en movimientos utilitarios de alimentación, pelea o acicalamiento que cambian en forma (movimientos), intensidad (actuación) y tiempo (duración) para pasar a ser un medio de comunicación. Son realizados en forma casi mecánica sin un objetivo utilitario inmediato. Sabemos que son útiles tanto para el sincronismo sexual, como para la selección de pareja y como preparación previa a la cópula. Forman parte del fenotipo (junto con la construcción del nido).

El cortejo incluye acciones ligadas a la conquista sexual y formación de pareja y muchas veces preceden al apareamiento en forma inmediata. En algunos casos la pareja ya está formada y el cortejo aparece muy sublimado o casi no existen. Se observarán sin duda aquellos movimientos que son pre-copulatorios. En cambio, cuando la pareja no está formada el macho debe tratar de exhibir sus mejores atributos físicos y la mejor predisposición en los rituales.

Un movimiento de cortejo menos común es el pos-copulatorio. Por ejemplo, el Tero Real



9.13. La seducción debe ser más efectiva cuando se aplica no solo los atributos naturales de la especie sino que además se le adiciona un entusiasmo propio del individuo. Tal el caso de este Sietevestidos (*Poospiza nigrorufa*).

(*Himantopus melanurus*) tiene una fase de cortejo donde interviene activamente el macho y en forma pasiva la hembra. Luego del apareamiento se aprecia la despedida que es un despliegue poscopulatorio (pág. 215). Es un movimiento donde el macho se pone a la par de la hembra y llegan a cruzar los picos, incluso caminando unos pasos. Lo estilizado del cuerpo del Tero Real le da a esta seductora escena una estética muy especial. Estética que apreciamos los humanos y seducción que deben sentir los Teros Reales.

La Selección Sexual

Se entiende por Selección Sexual al proceso por el cual una hembra selecciona al mejor macho, podría ser al revés pero es menos frecuente. De esta forma la hembra trata de obtener los mejores genes para su prole. Mientras la Selección Natural se ocupa de eliminar a los peor adaptados, la Selección Sexual premia a los mejores ejemplares de su generación. Entre castigos y premios evoluciona la especie.

La Selección Sexual involucra la elección de la hembra, pero también la competencia entre machos. La hembra elige al macho de acuerdo a las evidencias

visuales: colores más vívidos (incluido el ultravioleta), plumas más exuberantes, rituales más histriónicamente ejecutados y el canto más destacado. Una hembra podría seleccionar al macho más viejo, ya que la edad es un indicador de éxito por supervivencia a depredadores y enfermedades. Además, algo que parece importar mucho es el nido. En muchas especies el macho inicia el nido, lo expone y cuando forma pareja lo terminan entre ambos.

El color y el brillo de las plumas del macho anuncian salubridad y son un atractivo para las hembras. Los factores hormonales ligados a la producción del plumaje brillante no están claros por el momento. En cambio, varios estudios han demostrado que la testosterona puede influenciar en el canto. Comparando pruebas de los sistemas inmunes con el canto se encontró que aquellos que eran mejores cantantes (por número y longitud de sus canciones), también eran quienes mejor sistema inmune tenían. Salud y canto van de la mano y es muy probable que la coloración y la calidad del plumaje también.

Las morfologías especiales, desarrolladas por selección natural, son estructuras evidentes como colores brillantes o plumas destacadas en la cola o la cresta. Se trata de señales costosas para el macho y que pretenden informar acerca de su valor como reproductor. En las aves existen casos extremos de Selección Sexual donde los machos invierten todo su potencial en la exhibición en lugar de hacer su aporte en el cuidado parental. Supongamos que en una población aparece una mutación consistente en plumas rojas. Si una parte de las hembras prefiere esta versión mientras que para el resto es indiferente, los machos que tengan la mutación tendrán más posibilidades en aparearse ya que lo harán con ambos grupos de hembras. Así se favorece una carrera alocada. En este modelo de evolución puede que no haya una ventaja genética o que a largo plazo sea perjudicial. El Faisan, con sus plumas muy exageradas, resulta probablemente un camino evolutivo sin salida.

En caso de señales sinceras indican la calidad del emisor. La Garcita Blanca (*Egretta thula*) con sus plumas egretas en el lomo también ofrece una idea de la calidad del portador. Las plumas egretas se gastan con facilidad de forma que son usadas en el cortejo luego de ser cambiadas en el otoño y se pierden casi totalmente hacia el verano. Todo esto se conoce como "competición de calidad del esperma", donde los caracteres sexuales secundarios

serían una representación de la calidad genética del portador.

¿Aprende la hembra a elegir al macho?

Cuando la hembra selecciona al mejor macho asegura para su descendencia los mejores genes. Esta es la forma científica de decir las cosas, pero la hembra no tiene la menor idea de que son los genes, así que se tiene que apoyar en alguna de las emociones para hacer la elección.

La hembra podría plantearse la pregunta ¿Qué macho se parece más a mi padre (por aquello de la impronta)?, que sería como ¿Qué macho me gusta más?, que equivale a ¿Quién tiene el carácter sexual más destacado? La hembra también podría aplicar una "valoración estética" cuando selecciona al mejor macho. A la inversa, ya habíamos comentado que una hembra que es obligada a aparearse con un macho que no es el mejor incrementa el nivel de hormonal del estrés, indicando que manifiesta la contrariedad.

Por alguna razón parece que la hembra tiene cierta "conciencia" de la calidad del macho que obtuvo como pareja. En un estudio se analizó el contenido de los huevos en nidos de Pinzones donde el macho era poco atractivo (plumas menos brillantes). Se encontró que tenían más antioxidantes (hasta 2,5 veces más de vitamina E) que los huevos de los nidos de machos con un plumaje saturado. En este caso la hembra parece responder a la baja calidad del macho con la deposición de más antioxidantes dentro del huevo.

Otra forma posible es la imitación. Cuando se trabajó con el Gallo Lira (*Tetrao tetrix*), un galliforme común en los Alpes europeos, se encontró que también actúa por imitación. Si un macho es muy requerido por varias hembras (aunque sean simuladas mediante muñecos) es probable que le guste más a una nueva hembra que se acerque. Es sabido que las aves imitan a los demás en su selección, por lo que adoptan la estética del grupo. Basarse en el juicio de otros permite hacerlo más rápido y eficaz y sería una evidencia de aprendizaje y conciencia de los demás.

Las hembras no requerirían mostrar una preferencia por los caracteres sino por las demostraciones y que los machos más activos y vistosos son los que triunfan. También los machos más viejos son los que muestran mejores caracteres y construyen los nidos más elaborados y en menor tiempo. Estas

características son importantes para la propaganda sexual.

Un caso extremo

Esperamos que las cosas ocurran de cierta manera, pero cuando no lo hacen realmente es atrapante. El fracaso de las expectativas es lo que moviliza la mente para encontrar una explicación. La sorpresa es información. Pero lo importante es que para poder aprender de un hecho que no esperamos debe estar ligeramente por encima de nuestro conocimiento. Hay que estar preparados para interpretar lo que ocurre.

La Garza Blanca muestra una batería de diferentes despliegues que componen el ritual de cortejo, otro es precopulatorio y uno más es poscopulatorio (fig. 9.14). Son realizados por el macho con un orden variable, con distinto grado de énfasis dependiendo de los individuos, por un tiempo indeterminado (hasta conseguir la compañera que puede durar hasta un par de días o no ocurrir si estamos al final de la temporada). No todos los machos los realizan ya que muchas parejas llegan formadas y solo tienen despliegues pre y poscopulatorios.

Lo particular del ritual de la Garza Blanca es que se desarrolla en una colonia de decenas o cientos de individuos y que se encuentran en distinto grado de avance en la etapa reproductiva. Podremos observar al ritual de búsqueda de pareja junto a otra pareja que está empollando o a un nido con varias crías que observan atentamente. No existe un sincronismo en toda la colonia.

Hemos documentado un caso muy inusual (fig. 9.15). Un macho se expuso en su nido y varias hembras trataron de acercarse. El macho las alejaba hasta que toleró la presencia de una de ellas. Esto es parte de la ambivalencia entre agresividad y deseo sexual de los machos en esta época. Luego mantiene varios apareamientos (algunos fallidos) con dos (o quizás tres) hembras en un intervalo de 3 horas. ¿Se trata de un caso de selección sexual inverso? Sin duda, ya que hay una intención de seleccionar a un macho. Pero varias hembras seleccionaron al mismo macho y éste terminó eligiendo a una.

Sin embargo, observando la conducta de esta pareja en el ciclo reproductivo hemos notado que la hembra debió poner límites que terminaron por impedir una relación afectiva fluida. En parejas vecinas el afecto era evidente por las demostraciones mediante



9.14. Los movimientos de despliegue de las Garzas Blancas tienen 5 fases. (1) Suben la cabeza con el pico apuntando a lo alto y la bajan más rápido. Es un movimiento derivado del ataque a un contrincante (en las fotografías). (2) Bajan la cabeza apuntando con el pico hacia abajo por debajo del cuerpo. (3) Simulan acomodar las plumas del frente del ala. Un despliegue originado en el acicalamiento. (4) Se sacuden todo el cuerpo. También derivado del acicalamiento y usado como poscopulatorio. (5) Simulan limpiarse el pico contra una rama por largo rato. (6) El despliegue precopulatorio es un toqueo con el pico en la espalda del compañero.

despliegues. En esta pareja no se dieron tiempo para este tipo de relación fuera de lo estrictamente reproductivo.

Además se trata de un caso de apareamiento extra-pareja. Si alguno de los apareamientos fue exitoso este macho logró transferir sus genes a una hembra que terminó en otro nido. También documenta el exceso de agresividad (fig. 9.12), probablemente producto de una deficiencia hormonal que lo convierte en un macho inestable y ambivalente. El sexo y la agresión están mezclados entre los instintos más viejos del cerebro y en el caso de estudio llega a un extremo. La paciencia de las hembras y su persistencia salvan la situación.

9.10.2. La técnica de apareamiento

La forma de apareamiento está condicionada por la estructura genital, que en las aves es bastante uniforme. Los machos no tienen genitales externos (no tienen pene y los testículos son internos). Tiene una cloaca igual a la hembra hasta donde llega el conducto con el esperma. La cloaca es única y a ella convergen la orina, las heces, el esperma (en el macho) y los huevos (en la hembra). De esta forma para aparearse deben tocarse las dos

cloacas en lo que se llama “un beso de cloacas”. Algunas consecuencias de estas características son: (1) El control del apareamiento está en manos de la hembra, lo que obliga al macho a entablar una relación duradera (aunque solo sea por el período de reproducción). (2) Es responsable que la gran mayoría de las especies sean monógamas y que el 90% de las especies de aves tengan algún tipo de cuidado parental compartido. (3) En las aves casi no existe la cópula forzada (una violación), ya que la hembra debe cooperar en el contacto sexual. De todas formas el apareamiento fuera de la pareja con vecinos es muy común.

¿Se aprende la técnica de apareamiento?

La técnica de apareamiento sigue reglas comunes a todas las aves con ligeras variantes si se realiza en el agua, en el terreno o en un árbol.

El apareamiento es precedido por avisos de requerimiento sexual. En la Garza Blanca son picoteos en el lomo de uno o ambos. En la Gallareta la hembra zapatea en la tierra y agacha la cabeza. En la Coscoroba es la simulación de baño del macho y el intento de morderse la cola entre ambos. En los passeriformes es el levantamiento de la cola y temblor de las alas (fig. 9.13). En todos los casos son



9.15. Un macho con varias hembras en el proceso de selección. En esta secuencia fotográfica se observan 2 hembras. A la izquierda el macho las hecha ambas de su lado y a la derecha una hembra persigue a la otra para alejarla de la zona del macho (que se encuentra quieto sobre el nido que armó para atraer a las hembras). El año siguiente pudimos documentar escenas similares en video.

señales inequívocas de requerimiento sexual que ayudan a predecir el momento en que va a ocurrir.

Luego, el macho se sube sobre la espalda de la hembra. En el caso de la Garza Blanca se aferra al hombro o a las alas con las patas. En las Gallaretas o Coscoroba las patas no les permiten aferrarse. En la Coscoroba (y en los patos en general) la hembra queda casi totalmente hundida bajo el agua por el peso del macho. Cuando se aparean en aguas muy superficiales la hembra puede hundir la cabeza en el agua (gallaretas y flamencos) en una postura que indica la ausencia de agresividad.

La hembra levanta la cola y expone la cloaca apuntándola hacia atrás. Para ayudar en este movimiento puede bajar la cabeza por debajo del nivel del cuerpo (Garza Blanca) o hundirla en el agua (Gallareta Ligas Rojas). El macho hace lo contrario; baja la cola y expone la cloaca apuntándola hacia delante y levanta el cuerpo y la cabeza. De esta forma logran que las dos cloacas se enfrenten. El macho eyacula mientras aletea para ayudar a acomodarse. Fin del acto sexual. En algunos pocos casos el contacto antes de la cópula puede ser extenso. Mientras que en otros es violentamente rápido. Luego el macho abandona la posición y ambos se sacuden o se bañan en forma algo ritualizada.

Esta técnica es básicamente genética pero debe practicarse hasta lograr dominarla. Como en tantos otros casos hay una componente de ensayo-error de aprendizaje (fig. 9.16) o de observación de los vecinos expertos.

9.10.3. ¿Qué tipo de monogamia?

La vasopresina es la hormona que interviene para mantener la unión monogámica en los machos. El receptor de la vasopresina se encuentra en el pallium, una región ubicada en la base del cerebro que controla las emociones y la memoria. En base a estudios realizados en mamíferos se sabe que una variante del gen *V1aR* tiene influencia sobre la cantidad de células que componen el receptor de vasopresina. Entonces, la monogamia (entendida como la conducta a estar ligados en pareja al menos por una estación reproductiva) tiene que ver con una base genética.

Las aves son mayoritariamente monógamas y ambos padres colaboran en el cuidado parental (92% de las especies de aves son monógamas) por lo que

esta estrategia debería ser ventajosa como estrategia evolutiva estable (ver teoría de juegos en pág. 259). Es decir, ninguna otra estrategia sería mejor en una visión evolutiva a largo plazo. A corto plazo otras estrategias pueden ser mejores pero no perdurarían. En otras palabras, una pareja monogámica debe tener mayor éxito reproductivo, en términos de cantidad de crías que llegan a adultas y en términos de calidad y variabilidad de esas crías. Si es así entonces la estrategia monogámica termina imponiéndose dentro de la especie a largo plazo.

Es posible que el origen de la monogamia sea la promiscuidad o la poligamia, ¿Cómo se llegó entonces a la monogamia? Podemos suponer que en una sociedad poligámica un macho domina sobre otros machos y controla un grupo de hembras. Esto puede generar el infanticidio por parte de los otros machos marginados. Entonces, algunas hembras promiscuas se verían obligadas a defender a las crías. Lo cual llevaría a que ciertos machos marginados colaboraran en la protección de las crías de las hembras promiscuas. Lo que impulsaría el cuidado parental compartido y la monogamia. Podría haber ocurrido así, pero lo cierto es que la monogamia en las aves está tan expandida que ocurrió al inicio del clado de las aves.

Comparemos dos casos que podríamos considerar extremos: la Jacana y los Bailarines.

En condiciones propicias de abundancia de ejemplares machos, la Jacana (*Jacana jacana*) es poliándrica (el caso menos habitual de todos en las aves). La hembra, que defiende un territorio más extenso que los machos, puede aparearse con varios machos. Luego pone huevos en diferentes nidos y el macho se ocupará del nido y de las crías (fig. 9.23). Para cada macho es una lotería genética, pero al menos se asegura que en algún nido saldrán crías con sus genes. El Ñandú (*Rhea americana*) macho en cambio reúne en su nido huevos de varias hembras, formando un harem. En ambos casos los machos tienen una utilidad central, que reduce las críticas sobre la participación del macho en la reproducción sexual.

En el otro extremo están las especies donde los machos solo se ocupan de exhibirse, convencer a la hembra y luego se desentienden del nido y el cuidado de las crías. Por ejemplo, en los Bailarines, los machos se exhiben en un lek con bailes complejos, la hembra observa y selecciona, se aparea y cada uno sigue por su lado. Los machos tratando de conquistar otra hembra en su espacio y la hembra con el nido



9.16. *La técnica de apareamiento se perfecciona. Todo el proceso puede durar pocos segundos, siempre que los intérpretes hayan ejecutado el acoplamiento en alguna oportunidad previa. Aquí observamos una pareja donde el macho desconoce la técnica precisa. A la izquierda se encuentra sobre la hembra pero de costado y a la derecha se desalienta y pierde concentración, la hembra pierde la paciencia y se lo quita de encima. A esta pareja les llevó cerca de una semana de intentos hasta que lograron aparearse con éxito. Como padres fueron excelentes. La pareja llegó a criar 3 crías y durante todo el período mostraron señales de afecto constantes.*

y las crías. En este caso la utilidad del macho se reduce a su mínima expresión, el aporte de genes variables.

Pero, ¿por qué la estrategia de la Jacana no esta más extendida? Es una estrategia superadora a primera vista, donde el macho tiene una utilidad central en la proliferación de la especie. Pero también muy pocas especies la utilizan aunque a simple vista es más eficiente. Entonces, ¿no debería expandirse? Es probable que el paso evolutivo de la monogamia a la poliandria sea difícil. Primero la hembra debería ser más territorial que el macho y después delegar

el nido, ambas cosas van en contra de la división de roles en la monogamia. ¿Es la estrategia de la Jacana una línea evolutiva que recién se inicia y podría tener éxito? o en cambio, ¿ha tenido innumerables experiencias en la Historia Natural de las aves que no resultaron? Este tipo de preguntas (¿de donde venimos y hacia donde vamos?) son las fáciles de hacer y difíciles de responder.

¿La hembra elige varios machos?

Como casi todas las especies son monógamas concluimos que el macho privilegia el cuidado de

la propia prole en lugar de expandir sus genes con otras hembras. Pero la monogamia tiene sus facetas ocultas. Podríamos suponer que mediante un estudio de ADN de los huevos confirmaríamos la paternidad de la pareja, pero no es así.

Más de un centenar de especies han sido estudiadas en su ADN para conocer el grado de paternidad. La proporción de especies con crías de otro padre es cercana al 70%. Pero el grado de variabilidad es muy grande, de 0% hasta 76% de crías que provienen de otro padre. En el otro extremo se encuentran aves que mantienen apareamientos extra-pareja (AEP), pero el ADN muestra que las crías son del padre monógamo.

Se ha verificado que los machos mejor dotados tienen más AEP. El experimento se hizo extendiendo artificialmente las plumas de la cola en pájaros donde la cola es el atractivo sexual. Esto prueba que los AEP son buscados por las hembras (es voluntario) y que lo hacen con los mejor exponentes (es estético). Claro que se logra una mejora de la carga genética de la descendencia. Pero, ¿negaríamos una selección consciente de parte de la hembra?

En las especies con dimorfismo sexual el grado de AEP es mayor que en las que no lo tienen. Esto justificaría que la Selección Sexual mediante apareamientos múltiples favorezca el dimorfismo progresivo. Cuando se produce el apareamiento con varios machos ocurre lo que se conoce como "competición del esperma", donde los espermatozoides de cada macho tienen que competir por inseminar al óvulo.

En experimentos con Mirlos cuando se apartó en forma artificial al macho de la pareja se encontró que los AEP aumentaban abruptamente y luego el ADN confirmó que las crías eran de otro padre. Esto indica que la presencia del macho cerca de la hembra tiene, entre otros objetivos, reducir la posibilidad de AEP.

En las aves coloniales (como las gaviotas) como los machos deben irse de la colonia para alimentarse se producen frecuentes intentos de otros machos por copular con las hembras vecinas. Esto justificaría que en las colonias los machos tengan cópulas más frecuentes intentando contrarrestar los posibles AEP de su pareja.

Así que, la mayoría de las aves son **socialmente monógamas** pero **genéticamente promiscuas** y por eso es que el AEP tiene que tener ventajas competitivas para que sea tan difundido. Por otro

lado, las estrategias para lograr y contrarrestarlo no son estables sino que evolucionan por la Selección Natural.

Entre las posibles ventajas observamos: (1) El incremento de la variabilidad genética de la camada de huevos. Mayor variabilidad aseguraría mejorar el éxito reproductivo ante enfermedades. Podría ser una alternativa para la hembra que no han conseguido como pareja al macho con los mejores caracteres sexuales. (2) Podría ser útil para ganar el apoyo de algún macho muy agresivo de la vecindad. Hemos presenciado intentos de cópula forzada por parte de machos de nidos vecinos que fueron rechazados por las hembras. Podría ser que antes repeticiones sería preferible tolerar el AEP antes que el riesgo. (3) Sería una solución en casos donde la pareja tiene problemas de fertilidad. Hemos observado una pareja de Gallaretas que recién en la tercera nidada consecutiva en 6 meses pudo tener crías. Ignoramos si se debió a un problema reproductivo y si el éxito final fue producto de un AEP, pero en estos casos sería una solución conveniente, la pareja se mantiene y se refuerza con una camada de crías.

Sin embargo, el AEP tiene sus costos. El macho más requerido puede tener problemas de agotamiento de semen. Además este macho tendría una reducción en la dedicación como padre. La hembra que acepta un AEP puede recibir la represalia de su pareja. Que se propague la costumbre puede volver más agresivos a los machos vecinos.

Algunos casos de AEP pueden ser explicados como casos de pre-pareja, donde existe un apareamiento pero la pareja definitiva se forma con posterioridad (fig. 9.15). Las hembras aun están libres, pero los resultados genéticos son los mismos ya que los genes del macho terminan en otro nido.

Un caso interesante es en el Junquero (*Phleocryptes melanops*). El territorio que circunda al nido puede ser atravesado con frecuencia por otros machos, por lo que el alerta del residente es permanente. Las parejas arman nidos en los juncales trenzando hierbas con barro y tallos de junco. Los territorios son pequeños (una decena de metros de distancia) y la abundancia de parejas puede llevar a los apareamientos extra-pareja. La hembra muestra la cloaca al macho al abandonar el nido mientras agita las alas. Esto puede ocurrir por diversas razones: una es el incentivo para el apareamiento, la otra es como prueba de que no hay contacto extra-pareja.



9.17. Los Carancho son aves monógamas, se los observa juntos todo el año y solo en los momentos de mayor efervescencia sexual la hembra tiene alterados a todos los machos del entorno. Es común ver peleas aéreas previas al acoplamiento, que suponemos es con la pareja estable. Los machos pelean en el aire antes del apareamiento. En la secuencia de fotografías se identifica a una hembra con 3 machos. En una primera instancia el macho-1 realiza un intento de apareamiento (fotograma 2b) pero no llega a concretarse porque el macho-2 se tira sobre ellos. Entonces es el macho-2 quien monta a la hembra y copula (fotograma 3-b). En tanto el macho-3 se aproxima y ataca a la hembra. Fuera de la secuencia fotográfica pudimos ver que la hembra y el macho-3 se alejaron juntos por lo que interpretamos que se trata de la pareja estable.



9.18. La hembra del Junquero, con las alas levantadas) muestra la cloaca al macho en la puerta del nido. Podría deberse a una demostración de ausencia de contacto extra-pareja.

La primera explicación es posible ya que muchas hembras de distintas especies lo hacen, pero generalmente debería llevar a un apareamiento.

La segunda alternativa tiene su apoyo en al menos una especie emparentada de Europa, el Acentor Común (*Prunilla modularis*). El macho puede presionar con el pico la cloaca de la hembra con lo que extrae el esperma de otro macho. Esto ha sido confirmado con análisis de ADN. Se intenta asegurar la paternidad que será siempre dudosa. En el caso del Junquero el macho parece solo observar la cloaca permaneciendo inmóvil sin actuar.

9.10.4. Desarme sexual y cópula forzada

Los machos no tienen genitales externos (el 98% de las especies de aves no tiene pene). Esto entrega el control de la cópula a las hembras y tiene consecuencias importantes en la conducta.

Durante la evolución de las aves, hace unos 100 Ma, los órganos sexuales se redujeron y se replegaron al interior del cuerpo, cosa que se infiere del cladograma de las aves. Las aves más antiguas (se

las llaman basales) tienen pene; tal es el caso de los patos. Pero se produjo a lo largo de la evolución lo que se denomina un "desarme sexual". En la carrera de armamentos el objetivo no es ganar de lo contrario el equilibrio se rompe, la carrera se termina y peligran ambas estrategias a la vez.

En cuanto hace al origen del desarme sexual es probable que en el inicio de este proceso las cópulas forzadas fueran un peligro para las hembras. Entonces, la presión selectiva beneficiaba a quienes entregaban el control a la hembra. Esta mantiene ahora el poder de negociar con los machos los apareamientos extra-pareja.

De esta forma los intentos de cópula forzada se redujeron paulatinamente hasta tener hoy día una incidencia mínima, marginada a intentos aislados y con escaso éxito. Y si tienen éxito la inseminación posterior del huevo aun está en manos de las hembras, así que los genes del macho violador no se propagan.

En muchos grupos de animales las estrategias de los machos incluyen forzar a la hembra. Las ballenas descienden de ungulados terrestres (similar a hipopótamos) de hace 50 Ma en la India. Por lo

que se sabe de la conducta de apareamiento en las ballenas la hembra elige al macho. Pero si el macho se pone agresivo se tiende boca arriba en el agua con lo que la cópula se vuelve imposible. Muchas veces varios machos cooperan o compiten por inseminar a la hembra. También ocurre en algunos patos. Se han observado en las ballenas conductas homosexuales

que se dan en machos jóvenes de menor tamaño y en una escala jerárquica baja como para acceder a las hembras.

Hemos logrado capturar intentos de cópula forzada en varias especies de aves (por ejemplo, Gaviotas Capucho Café y Garzas Blancas). En ningún caso han tenido éxito (ver la fig. 9.19).



9.19. Se muestra un intento de violación que se frustra debido a la resistencia de la hembra. Participan Garcitas Blancas (*Egretta thula*). Se trata de dos nidos con las hembras ya empollando y un macho que intenta una cópula extra-pareja. A la izquierda: el macho-3 procura aparearse con la hembra-1 que está echada en el nido. El intento se frustra ya que aparece el macho-1 y obliga a huir al macho-3. Instantes después (a la derecha) el mismo macho-3 pretende aparearse con otra hembra-2 en el nido vecino (a menos de un metro de distancia) y ante la ausencia del macho-2 es la misma hembra-2 que lo hace huir. Este intento de cópula forzada es fallido por falta de interés en las dos hembras que ya están empollando. También observamos intentos entre Garzas Blancas que ante la resistencia de la hembra el macho violador se volvió muy agresivo. Pudimos observar al menos 3 intentos de violación en nidos distintos durante dos días. En las Gaviotas Capucho Café los intentos son permanentes.

9.11. La conducta familiar

Luego de la efervescencia sexual se pasa a un período de reposo y de bajo interés donde se empollan los huevos. Esta etapa en el ciclo anual de vida en las aves incluye el nido y la crianza.

9.11.1. Constructores de nidos

A poco de pensar entendemos que los nidos son mucho más que un lugar donde poner los huevos. También representa al lugar “seguro” y al centro teórico del territorio. La tarea de construcción es también una actividad que une y sincroniza sexualmente a la pareja. Mientras se construye el nido se cortejan y aparean. Puede decirse que construir el nido es parte de un ritual más laxo y extenso. Quizás por esto es que las aves que construyen nidos elaborados, año tras año prefieren armar uno nuevo a reconstruir los viejos (pág. 216). La inversión en construir el nido se recompensa con una mayor unión entre compañeros.

El nido, principalmente cuando es muy elaborado y lleva semanas de trabajo, se convierte en el centro de todas las actividades comunes. Con una inversión alta en el nido debe ser aprovechado al máximo. Llevan la comida y se acicalan en él. Cuando las crías nacen lo seguirán usando por varias semanas hasta que estén fuertes y puedan abandonarlo. Un nido debe durar unos 2 meses y las inclemencias del tiempo pueden deteriorarlo por lo que requieren mantenimiento, aunque la mayoría de las aves van perdiendo interés en forma progresiva.

Pero además, junto con los plumajes coloridos y extravagantes y los cantos maravillosos, el nido es una manifestación genética de la calidad del portador. Es parte del fenotipo de cada individuo.

Nidos y conductas en evolución

Las aves han evolucionado nidos maravillosos y parece ser una consecuencia del éxito en la conquista de todos los hábitats del planeta. Por ejemplo,



9.20. En los Biguá (*Phalacrocorax brasilianus*) la unión de la pareja se demuestra con el contacto suave de cuellos (es un abrazo con el cuello) y mediante sonidos guturales.



9.21. El color de los huevos tiene que ver con el tipo de nidos. Un nido abierto requiere de huevos coloreados y miméticos, mientras que un nido cerrado puede contener huevos blancos sin pigmentos. Aquí los huevos de la Jacana.

si los pájaros (paseriformes) quieren anidar en los humedales deberán “inventar” construcciones novedosas. Podrían anidar en el piso como los patos, pero deben asumir riesgos superiores a los que tienen en los árboles. En los humedales no disponen de árboles, así que la única salida es usar las plantas disponibles (juncos y totoras, pág. 219). La complejidad de los nidos podría ser el resultado de acceder a nuevos nichos ecológicos manteniendo una seguridad apreciable.

Las especies más antiguas anidan en el piso, en nidos muy simples formados de hojas amontonadas o en huecos en el terreno (fig. 9.21). Tal cual los hacían los dinosaurios cuando se inició el recorrido evolutivo de las aves. Luego siguieron las plataformas que requieren cierto trabajo de acopio de materiales (pág. 218).

El caso del Pavo de Matorral (*Alectura lathamii*) es interesante. El macho construye el “nido” durante invierno consistente en un montículo de 1 metro de altura y 5 m de diámetro. En el interior la vegetación se pudre y mantiene unos 35°C con muy alta inercia térmica. La hembra solo se alimenta y pone un huevo cada 3 días durante 6 meses. Los huevos se incuban solos y las crías nacen completamente precociales. A primera vista el enterrar los huevos parece una costumbre primitiva de los reptiles, sin embargo se cree que en estas aves es una derivación del empollear. El argumento usado es que el pollo tiene vestigios en el pico y músculos que requieren las crías de huevos empollados por los padres. En días cálidos algunas aves (como las Coscorobas) abandonan el nido solo cubriendo los huevos con plumas, lo que pudo ser un paso intermedio hacia la nidificación del Pavo de Matorral.

En forma tardía evolucionó la nidificación en los árboles con un aporte importante a la seguridad.

Partiendo de las ramas cruzadas en forma de plato; siguiendo por el uso de huecos ya existentes o realizados a medida; llegamos así a una variedad inigualable de alternativas y complejidades en los paseriformes.

Observamos también que el incremento de complejidad en los nidos se relaciona con el grado de desarrollo que tienen las crías al nacer. Los nidos simples en el terreno suelen tener crías con bastante movilidad (precociales) y requieren baja atención parental. Los nidos más complejos en los árboles tienden a contener crías prematuras (altriciales) que requieren bastante atención parental y normalmente de ambos padres. Esta es una tendencia evolutiva en las aves.

Es natural pensar que las crías altriciales requieran nidos seguros, protegidos de los predadores, debido a que están expuestas por muchos días o semanas. También podemos pensar que tengan un menor grado de desarrollo al nacer pero que a cambio logren mayor inteligencia debido a la atención personalizada de los padres.

Otra tendencia evolutiva es hacia una cantidad de huevos menor y baja tasa de mortalidad. Las aves que ponen muchos huevos juegan al azar (muchos huevos con alta mortalidad), mientras que las que ponen pocos huevos los cuidan con mayor esmero. Además los padres tienden a formar una pareja más unida. Aunque existen excepciones donde la hembra es la única que se ocupa del nido y las crías.

¿Se aprende a armar nidos?

Las aves pueden ser generalistas o especializadas al momento de hacer el nido. Entendemos por especializadas a aquellas aves que forman un nido similar en todos los casos. Podrán tener variantes mínimas en cuanto hace a los materiales del lugar,



9.22. Un clásico: el nido de Hornero (*Furnarius rufus*) abandonado y colonizado por otras aves. La complejidad de un nido frente al otro motiva a pensar sobre el grado de aprendizaje y de la ventaja de inversión relativa en construcción.

pero no a la estructura. Los generalistas en cambio pueden adoptar diversas alternativas. Esta diferencia entre generalistas y especializados nos lleva nuevamente al concepto que los especialistas son producto de una selección natural muy precisa, mientras que los generalistas tienen un grado de adaptabilidad y de aprendizaje mayor.

El Benteveo muestra un caso interesante de adaptabilidad ya que puede usar diferentes huecos y acondicionarlos con materiales diversos. También pueden construir nidos de ramas que toman de las inmediaciones o en nidos viejos. Aun los especialistas tienen cierta adaptabilidad en cuanto hace a los materiales usados en el nido.

Algunas investigaciones señalan que las aves tienen una idea básica de la nidificación al nacer. Si se las mantiene en aislamiento de jóvenes, cuando llegan a adultas tienden a realizar el nido de su especie. Además, si no existe mucha variabilidad entre nidos en la misma especie podemos suponer una base genética muy fuerte.

Sin embargo, también podemos observar que mientras algunos construyen el nido en muy poco tiempo, como sabiendo que hacer, otros dejan los nidos por la mitad o les demanda mucho más tiempo. Las primeras experiencias pueden abandonarse sin llegar al final, fundamentalmente en nidos complejos y que requieren mucho trabajo.

Las crías de garzas imitan a los padres en acomodar las ramas del nido, mostrando que aprenden

de los padres algunas técnicas. Las aves que anidan en grupo tienen oportunidad de aprender en la “escuela” que es la vida comunitaria; pero las que anidan solas deberá aprender de la pareja y hacer pruebas antes de tener éxito. Los nidos a medio terminar podrían ser un indicativo de intentos fallidos y abandonados.

Al compartir el armado con la pareja se produce una coordinación de dos experiencias que mejoraría la técnica. Hemos observado como una Garcita Blanca no lograba colocar una rama para el nido y cuando intervino la pareja y resolvió el problema se lo hizo saber con gestos muy evidentes. Como en otros aspectos (por ejemplo en el canto), el armado del nido tiene una componente innata de la especie y otra componente que se aprende por imitación de los padres y por coordinación con el compañero.

Siempre se utilizan materiales naturales, como ramas, hojas, barro, etc. Pero algunas agregan basura humana en el nido, como plásticos y cartones. Los incorporan de una manera no selectiva, aparentan no tener una utilidad especial. Las plumas son materiales muy buscados. Se las usa para posar los huevos y para tapparlos.

Se ha sugerido que algunas aves puedan seleccionar materiales para el nido que son agentes antibacterianos. Se encontró que varios tipos de materiales y de extractos de planta y dos especies del roble, inhibieron el crecimiento de un número de bacterias dañinas. Así que practicarían en forma

innata cierto tipo de botánica médica que garantiza algo de seguridad para proteger a su descendiente contra los microbios que afectan la salud. Un beneficio de este tipo se gana mediante Selección Natural.

9.11.2. Empolle de los huevos

La construcción del nido se realiza durante la etapa de cortejo y apareamiento. Son los días de febril actividad. En cambio, lo que sigue a la postura es el periodo de mayor tranquilidad donde la actividad se reduce a cero. Se ven algunos cambios de guardia para empollar (en aquellas especies donde ambos padres participan), escenas de vigilancia y acicalamiento. Para los observadores es un tiempo de espera y paciencia, un período propicio para la reflexión.

El empolle es una actividad casi exclusiva en las aves y heredada de los reptiles y dinosaurios. Deben mantener a los huevos en una temperatura de 37-38°C. Por encima de 40°C los huevos se malogran y por debajo el tiempo de desarrollo se extiende. Transfieren calor mediante el parche de empolle, muy irrigado y desprovisto de plumas.

¿Cuántos huevos poner?

En las aves solo el testículo y ovario izquierdo trabajan, por eso ponen un huevo por vez. Esto fue evolucionado ya que ofrece la ventaja de reducir el peso para una vida voladora donde la carga extra tiene un costo energético elevado. También la producción de huevos tiene un ciclo diario, por lo que los huevos son puestos en forma asincrónica (distintos días) y la eclosión puede ser sincrónica (todos a la vez) o asincrónica (en distinto día). Estas particularidades justifica que existan crías que evolucionan más rápido que otras.

Considerando casi la totalidad de especies de aves la cantidad promedio es de 3 huevos por nidad, pero varían desde 1 hasta 14 (o más). Los que ponen más huevos también tienen una mortalidad infantil mayor, normalmente la cantidad de miembros de la especie debería permanecer constante, con fuertes variaciones dependiendo de las condiciones climáticas. Las aves pueden vivir mucho (algunas mucho más de 20 años) pero la mortalidad es elevada (un promedio del 30% anual) por ello requieren una reposición alta de ejemplares. Y cuando las condiciones climáticas son adversas

(por ejemplo las sequías o extremos de temperatura) las pérdidas son cuantiosas y se recuperan en varias temporadas de cría.

El tamaño de cada puesta es dependiente de varios factores: la disponibilidad de alimento (para la alimentación previa de la madre), la abundancia de predadores y el éxito reproductivo de la temporada anterior. También se sabe que las nidadas de las aves migratorias son más pequeñas que las de aves residentes estrechamente relacionadas. La necesidad de migrar limita la longitud del período de desarrollo.

La Selección Natural favorece a quienes tienen una producción total de crías adultas en condiciones de reproducirse (no la cantidad de huevos) a lo largo de toda la vida. Así que debemos tomar la combinación de la cantidad de huevos, el éxito para llegar a adultos y la cantidad de posturas durante la vida como medida de supervivencia de la especie.

La motivación y el apego a las reglas

¿Es la motivación un indicador de conocimiento o solo muestra un aspecto emocional? Esta palabra proviene de *motivus*, que es la "causa de movimiento". Es un estado interno que activa la conducta.

Comenzar a criar tarde en la vida parece una mala idea si se desea maximizar el número de descendientes. Pero se ha medido que las hembras que crían más temprano tienen un índice de mortalidad muy alto. El éxito reproductivo aumenta con la edad de la pareja. Se supone que se debe a que las parejas con experiencia hacen las cosas en forma eficiente. Pero además, con el transcurso de los años los individuos mal equipados no participan de la reproducción, por lo que salen de la contabilidad y mejora el balance.

Se ha medido que las parejas jóvenes inician el proceso de nidificación más tarde que las parejas maduras. Lo que se observa es que ciertas parejas (seguramente las más experimentadas y motivadas) hacen lo que tienen que hacer. Buscan el lugar, construyen el nido, ponen los huevos y crían. No se distraen. En tanto, otras parejas se enfocan menos en el trabajo. Se entretienen observando lo que ocurre, dan vueltas por los alrededores y tienen menos persistencia.

Se han reportado seguimientos donde las parejas jóvenes tienden a perder más huevos durante la incubación debido a errores de vigilancia, baja motivación y de coordinación con la pareja en

las actividades relacionadas. El éxito reproductivo aumenta con la cantidad de nidificaciones anteriores en su historia.

Algunos ejemplos pueden ser de ayuda. En algunas especies solo la hembra empolla los huevos (Cisne Cuello Negro y Coscoroba). En el Cisne Cuello Negro la hembra difícilmente abandona el nido, mientras que la Coscoroba hembra cuando lo abandona para alimentarse (los días con sol y buena temperatura) lo hace cubriendo los huevos con plumas. En otras especies se turnan entre miembros de la pareja en el empolle. Una de estas especies son las Garzas, pero la hembra permanece por más tiempo en el nido y lo abandonan solo para comer y retornar. Las hembras suelen tener abdómenes con un mayor desarrollo del parche de incubación, lo que podría estar asociado a una mayor efectividad de la incubación.

Pudimos seguir a dos parejas de Coscoroba que iniciaron el nido casi en simultáneo y mostraron diferente grado de motivación. En un nido la hembra permaneció por más tiempo empollando y luchó contra la adversidad (una inundación por lluvia) hasta el último momento. En el otro nido observábamos una menor concentración en la tarea y se aceptó la derrota con anticipación. Ambas parejas intentaron una segunda postura exitosa 3 meses después.

En otra oportunidad dos parejas de Coscoroba tuvieron una decena de crías cada una. Una semana de fuertes heladas terminó en forma paulatina con la vida de todas las crías (todos los días contábamos algunas crías de menos). Al menos una de las parejas se recuperó y en unas semanas estaba empollando de nuevo y tuvieron otra camada de crías que llegaron a ser adultos.

Los Cisnes Cuello Negro (*Cygnus melancoryphus*) son monógamos, solo la hembra empolla y no abandona el nido. Se observa siempre al macho a pocos metros de distancia. Esta es la "regla de compañía". Se comunican en forma frecuente mediante el cabeceo típico y con sonidos que están fuera de nuestra banda de percepción auditiva. En un seguimiento de una familia hemos observado como el macho toleraba la presencia cercana de otro cisne y concluimos que se trataba de una cría hembra de la última camada. La hembra madre desde el nido le reclamó con toda energía al macho mediante sonidos y el cabeceo. El macho debió aceptar la fuerte recriminación y permanecer junto al nido aunque su

función allí era prescindente. Así funciona la rígida disciplina en los Cisnes Cuello Negro.

Esta conducta podría tener un principio de explicación si sabemos que en el Cisne Negro (*Cygnus atratus*), habitante del norte de América y de igual género al sudamericano, se ha encontrado un 15% de huevos extra-pareja mediante estudios de ADN. Así que la insistencia de la hembra para mantener al macho junto al nido se justificaría. Esta conducta permite mantener el macho vigilado, evitar el apareamiento extra-pareja y asegurar el máximo de concentración como padre. Cuando abandonan el nido con las crías ambos padres estarán siempre a metros de distancia, difícilmente se separen.

Pero... en otra oportunidad observamos que un macho de Cisne Cuello Negro se alejaba del grupo familiar (la hembra con las crías) para reunirse con un grupo cercano de cisnes adultos. Pensamos que podría tratarse de hermanos debido a la familiaridad con que se juntaban (la familiaridad se demuestra con el cabeceo). Entonces la hembra se retiró con las crías y no permitió que el macho se acercara más tarde. Días después observamos una familia con un solo adulto donde la hembra simplemente siguió adelante sola con la crianza de la familia, en lo que parece ser un caso de divorcio por falta de concentración y dedicación del macho. Esto nos motiva a meditar sobre el grado de variabilidad de las conductas aun dentro especies tan rígidas como los Cisnes.

9.11.3. El cuidado de las crías

Durante el periodo de empolle de los huevos se produce el recambio hormonal. Las hormonas sexuales responsables de la agresividad, cortejo y apareamiento dan paso a las hormonas del cuidado parental necesarias para la tolerante crianza de la prole. Tengamos en cuenta que las variables biológicas no son constantes, sino que son rítmicas. Variables como temperatura, ritmos cardíacos y sexuales, concentraciones hormonales, tienen variaciones cíclicas (diarias y hasta anuales). Al mencionar un recambio hormonal nos referimos a una tendencia en la proporción entre diferentes tipo de hormonas.

Cuando nacen las crías toda la actividad se dispara de nuevo pero con un balance hormonal distinto. Lo primero que destaca es el cuidado parental, que en la gran mayoría de los casos, corresponde a ambos padres, pero con mayor dedicación de las



9.23. El macho de la jacana protege a las crías que se acomodan bajo las alas (arriba solo asoman las patas colgando). En la fotografía inferior las crías ya son muy grandes y con dificultad buscan protección bajo el padre.

hembras. En algunos casos la hembra aleja al macho (Pato Picazo) y en otros el macho es el único en ocuparse de las crías (Jacana en fig. 9.23).

El cuidado parental

Mientras que en los mamíferos el 90% de las especies tiene el cuidado a cargo solo de la hembra, en las aves la proporción del 90% corresponde al reparto de tareas. Las aves hembras no guardan reservas en grasa para amamantar como en los mamíferos. No tienen mamas, pero fundamentalmente no pueden tener reservas acumuladas como grasas suficientes. Para volar requieren el menor peso posible. Así que deben procurar el alimento en tiempo real; esta es una buena razón para que el cuidado esté a cargo de ambos padres en casi todas las especies de aves. Además y salvo casos especiales, las aves no pueden invernar por este motivo.

Algunas pocas aves hacen reservas de alimento en lugares ocultos, pero esto es para usarse en el invierno cuando la comida en las zonas frías es escasa. Otras acumulan energías en grasas, son las especies migratorias y lo hacen antes de iniciar el

largo periplo. Así que el cuidado parental de las crías es una consecuencia de la necesidad de conseguir alimento día a día. Esto también justifica que el control del apareamiento esté en manos de la hembra lo que finalmente asegura la monogamia.

Entonces resulta más evidente que las aves dediquen mucho tiempo al armado de los nidos que será el centro de todas las actividades de la pareja. El período de construcción afianza los lazos de unión de la pareja. Si son pareja por primera vez tienen unos pocos días para frecuentarse y entenderse en una tarea en común.

Las aves no fueron las inventoras del cuidado parental (fueron los invertebrados) pero está tan extendida en las aves que pareciera que quienes no lo hacen es porque se ha perdido en la evolución, de forma que los linajes originarios tenían cuidado parental. Durante la evolución inicial de las aves una presión selectiva ocurrió en forma simultánea sobre varios aspectos. Entonces, podemos preguntarnos...

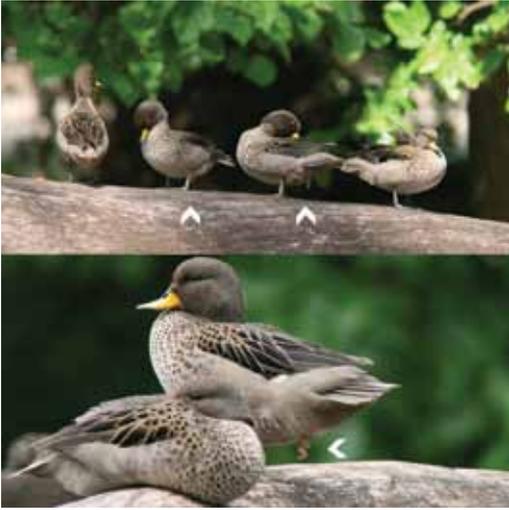
¿Cómo se comportaban las primeras aves?

Una hipótesis global de cómo era la reproducción de las primeras aves (hace 150 Ma) se basa en la forma de reproducción actual de las aves, la relación filogenéticas entre ellas y lo que sabemos de los dinosaurios emparentados.

Las primeras aves no estaban obligadas a ser monógamas y si lo eran podría serlo solo por estaciones de cría. Tendrían un solo ovario por lo que ponían un huevo por vez tal cual lo hacen ahora. Para que pudieran volar ya debían tener esta adaptación establecida. Sabemos por la posición de los huevos en los nidos de dinosaurios que tenían los dos ovarios activos y que ponían los huevos de a pares.

El pene en los machos se perdió pronto en la evolución de las aves por lo que el apareamiento estaba bajo control de la hembra. Solo unos pocos grupos de aves actuales primitivas tienen pene (fig 9.24).

Se sabe por los nidos de dinosaurios encontrados que ponían huevos grandes que no se podían girar (hoy día las aves deben girar los huevos). Ponían una camada de muchos huevos, con bajo cuidado parental y alta mortalidad. Las aves más evolucionadas tienen una mortalidad baja y la cantidad de huevos es pequeña gracias al cuidado parental. Los huevos eran tapados con arena en nidos muy rudimentarios en el piso. Luego evolucionaron nidos que requerían más trabajo con varias ventajas.



9.24. El pene del Pato Barcino (*Anas flavirostris*) solo visible en rarísimas ocasiones.

El padre o ambos se ocupaban de “empollar”, más por razones de seguridad que para transferir calor. La necesidad de transferencia de calor apareció más adelante en la evolución junto con los nidos más complejos. Las crías eran precociales, nacían emplumadas y bastante autónomas. Las crías altriciales surgieron como consecuencia de la construcción de nidos elaborados, con huevos de menor tamaño y nacimientos prematuros y con ambos padres ocupados del cuidado. Este cuidado parental fue una adquisición fundacional en el clado de las aves.

Resumiendo, esta sería la posible cadena de acontecimientos que llevaron al estado que vemos en las aves modernas. Las condiciones fisiológicas que impone el vuelo fuerza evolutivamente a poner pocos huevos y pequeños (los dinosaurios ponían muchos y grandes). Para mantener la tasa reproductiva se requería asegurar la supervivencia (seguridad) y alimentación de las pocas crías. La seguridad se incrementa con nidos en los árboles y la alimentación de las crías con la colaboración de ambos padres.

Una pareja unida es más probable con una relación monogámica, aunque se tengan contactos extra-pareja por razones sociales y que benefician al intercambio genético. La monogamia presionó sobre la construcción de nidos elaborados en com-

pañía ya que permite afianzar una relación de pareja duradera durante el período de reproducción. Los huevos pequeños generan nacimientos prematuros lo que llevó paulatinamente a que nacieran crías altriciales que requerían mayor cuidado parental. La vida en los árboles y arbustos presionó sobre la emisión de cantos que fueran un método de comunicación cuando no se pueden ver. Los cantos terminaron siendo un indicador de calidad genética, junto con los colores de las plumas y los nidos.

Entonces, varias características parecen apuntar hacia las aves más modernas con nidos más complejos, crías altriciales que requieren cuidados especiales y cuidado parental compartido entra ambos sexos. ¿Nos preguntamos si existirá alguna relación en esta secuencia evolutiva con la inteligencia y el aprendizaje en las aves?

¿Se reconocen padres y crías?

Las crías toman una impronta de los adultos al nacer. Incluso antes de romper el huevo las crías reciben una impronta del canto de los padres. Los padres en cambio tienden a aceptar como propias las crías que nacen en el nido. Incluso si son de otras especies. Las aves que son parasitadas pueden alimentar a una cría de otra especie sin importar de quien se trata.

Luego de nacidas las crías pueden o no ser reconocidas dentro de su grupo. Las Garzas Blancas solo alimentan a las crías en el nido, nunca si están fuera de él, aunque puedan verlas. Una de las hipótesis posibles es que no logran reconocerlas. En cambio las Garcitas Blancas (*Egretta thula*), cuyas crías tienen una movilidad llamativa, son alimentadas en el nido, pero pueden hacerlo fuera también. Muestran cierto grado de reconocimiento. Las crías en cambio tienden a pedir alimento a cuanto adulto se aproxime, lo cual parece lógico aunque logren reconocer a los padres.

Algunos patos se los ve con crías de otras especies, los aceptan sin mayores problemas. Esto es posible ya que el costo es muy bajo. Las crías en los patos se alimentan por si mismas de forma que el único costo para el adulto es la vigilancia que comparte con toda la camada.

En los Cisnes Cuello Negro hay evidencias que los miembros de una camada se reconocen entre si ya de adultos. Es muy probable que ocurra lo mismo en los Sirirí Pampa cuando las familias se diluyen

dentro de la bandada. En el caso de las denominadas “cooperativas de reproducción” ocurre lo mismo.

¿Cómo se reconoce un predador?

Asociado al reconocimiento entre padres e hijos o miembros de la pareja se encuentra el reconocimiento de predadores. Se ha tratado bastante sobre como las posibles presas reconocen a un predador en vuelo. Una de las hipótesis originales se refería de la silueta “ganso-halcón” que se apoya en la forma del cuerpo del que vuela (igual forma pero volando en distinto sentido). Sin embargo, esta hipótesis recibió muchas objeciones. En parte porque disponemos de mucha evidencia contraria. Pudimos observar en una colonia de Gaviotas Capucho Café que reaccionan ante el vuelo de un Carancho (*Caracara plancus*), pero nada hacen ante un Gavilán Caracolero (*Rothramus sociabilis*); siendo que ambos son aves rapaces. El primero se alimenta de carroña pero suele robar crías pequeñas, mientras que el segundo solo de alimenta de caracoles. Puede ocurrir que el reconocimiento se aprende en la infancia cuando se observa a los padres reaccionar ante la aproximación de un peligro. Sería un caso de transferencia cultural.

En el caso de las Garzas Blancas también observamos conductas interesantes. Cuando estaban al inicio de la época de reproducción, aun teniendo huevos en el nido, abandonaban el nido si se acerca un predador, en nuestro caso un Gavilán Mixto (*Parabuteo unicinctus*). Sin embargo, no lo abandonaron cuando tenían las crías. Tampoco se alteran ante la presencia de un Carancho. Así las Garzas Blancas determinan en forma diferente la peligrosidad del Carancho respecto a las Gaviotas Capucho Café.

El cuidado asistido

Se tienen al menos dos tipos de cuidado asistido: la cooperativa de reproducción y el *creche*.

En algunas pocas especies de aves (algo más del 2%) se tienen ayudantes que colaboran en el cuidado parental, se los conoce como “cooperativas de reproducción”. Normalmente se trata de jóvenes que retardan la edad de reproducción y la dispersión para asegurar la crianza de sus hermanos. Suele ocurrir en aves con tasas de reproducción bajas, donde los adultos viven largo tiempo y con capacidad de dispersión es limitada.

El Pecho Amarillo Común (*Pseudoleistes vires-*

cens) tiene este sistema de cuidado parental cooperativo. Existen individuos asociados al nido que contribuyen a la defensa y cuidado de los huevos y pichones. Esto ocurre en 3 de cada 4 nidos y lo hacen con un ayudante adicional a los padres. Por lo que se ha estudiado, la presencia de ayudantes en el nido disminuiría la inversión realizada por los padres durante la cría de pichones.

El *creche* en cambio es una guardería donde ciertos adultos cuidan a una camada de crías de diferentes madres. Esto se observa en el Flamenco Austral. En el Varillero Congo (*Chrysomus ruficapillus*) las hembras y crías forman una bandada para alimentarse todos juntos. Los machos adultos son apartados de este grupo. Los beneficios de este tipo de crianza son evidentes ya que se reducen y promedian los riesgos de cuidado.

La higiene del nido

¿Cómo se procesan las defecaciones de las crías en el nido?, se trata de un tema importante de salubridad y muchas especies lo ignoran mientras que otras se ocupan expresamente de este aspecto.

En los nidos que se hacen en el piso las crías pueden abandonarlo casi de inmediato. La mayoría de las aves que anidan en el piso tienen crías en algún grado precociales. Si bien los padres pueden ser útiles las crías se pueden mover casi desde el primer instante. Pero quienes anidan en los árboles las crías son altriciales con diferente grado de dependencia. En muchos casos las crías defecan colocando la cabeza hacia el centro del nido y “apuntando” hacia el exterior (garzas, bandurrias, etc). Por eso es que los nidos se los distingue por las marcas blancas que están debajo. Este es un mecanismo de higiene elemental. Las garzas defecan desde el nido de forma que las consecuencias se observan en quienes habitan en el nivel inferior de los árboles.

Pero cuando los nidos son cerrados la higiene es un problema mayor. Una solución es extraer los restos (por ejemplo, carpinteros, benteveo, etc). El macho en forma periódica extrae los desperdicios desde el interior del nido (fig. 9.25). Como algunas especies de aves comen los desperdicios se ha sugerido que lo hacen para reciclar los nutrientes no digeridos por la cría. En el caso de los carpinteros vemos que lo llevan lejos del nido y no los tiran simplemente desde el hueco del nido.



9.25. *Dos especies de carpinteros extrayendo los restos desde el nido. Son el Carpintero Real (*Colaptes melanolaemus*) y el Bataráz Chico (*Picoides mixtus*).*

El problema del parasitismo reproductivo

Entendemos por parasitismo cuando se deposita un huevo en un nido ajeno para que el costo de crianza sea de otro. Los apareamientos extra-pareja son un caso particular de parasitismo del macho, ya que propaga sus genes con el cuidado de otro padre. El parasitismo parece una conducta prometedora, pero tengamos en cuenta que los hospedadores también desarrollarán contramedidas. Lo que observamos es a quienes no desarrollaron medidas, en tanto los que han adoptado contramedidas (por selección natural) no son parasitados y no se lo estudia.

El parasitismo presenta un reto para interpretar como logra la cría reinsertarse en el grupo de su propia especie. Cuando se trabajó con especies que no son parásitas y se cambiaron huevos de nidos se observó que las crías adoptivas al llegar a adultos respondían a las hembras de la especie adoptiva. Sin

embargo, en las especies parásitas esta deficiencia se corrige. Pero, ¿Cómo?

Una forma es utilizar información innata y no la impronta lograda al nacer, es decir, ignorar a los padres adoptivos como modelos. Además, cuando la cría quiere incorporarse a un grupo es rechazado por los ajenos y aceptado por los propios. Supongamos que las crías parásitas no aceptan la impronta de los padres adoptivos. En cambio utilizan un canto innato para comunicarse y los demás serán quienes acepten o no este espécimen.

Si así fuera, no sería el joven parásito quien debe resolver el problema de su identidad sino que es la comunidad a la que pertenece (la especie) quien lo identifica a él.

Esta, como cualquier otra estrategia, debe ser depurada. La Selección Natural es oportunista ya que elige entre las estrategias que se presentan, pero no crea las oportunidades. Opera sobre el individuo

en su conjunto y no sobre partes de él. La selección no produce el máximo posible en un aspecto sino un compromiso entre todos los aspectos del individuo, para que éste siga funcionando y quizás de mejor forma. La selección no representa un progreso (en el sentido de aumento de complejidad), es más en algunos casos es una simplificación.

9.11.4. La alimentación

Un problema importante es la alimentación y protección de las crías. Para los patos y muchas de las aves acuáticas, el problema de la alimentación de las crías no existe ya que se alimentan a sí mismas y pueden abandonar el nido de inmediato. Pero la gran mayoría de las aves deben alimentar a las crías y se descubren variantes a la hora de distribuir el alimento. Tienen que resolver varios problemas: encontrar el alimento, llevarlo al nido o traer las crías hasta el lugar y distribuirlo. Algunos reparten el alimento semidigerido que regurgitan en la boca de la cría. Otros traen el alimento entero (insectos, peces, etc).

En el Cará (*Aramus guarauna*) las crías se mueven desde que nacen pero no pueden alimentarse a sí mismas. De esta forma siguen a los padres en la búsqueda del alimento. En el caso de las garzas (que crían en nidos en los árboles) y los carpinteros (que hacen huecos en las ramas) los adultos deben además llevar el alimento hasta el nido.

Las crías altriciales nacen con el cerebro pequeño y requieren una dieta muy rica en proteínas de parte de los padres, por eso el cerebro crece rápido y llega a ser proporcionalmente mas grande que en

la precociales. También existe una relación inversa entre cuidado parental y apareamiento extra-pareja. Es decir, las aves que tienen crías precociales con menor cuidado parental son más proclives a los extra-pareja.

¿Se aprende a alimentar a las crías?

La alimentación de las crías es instintiva (el padre sabe cómo hacerlo) y está motivada por la conducta (gritos y gestos) de las crías. Pero el problema aparece a la hora de distribuir el alimento y aquí es donde carecemos de reglas claras que indique el gobierno de los genes.

La forma de distribución del alimento tiene que ver en parte con la abundancia. En época de carestía podemos ver dos tipos extremos: el adulto que distribuye equitativamente (fig. 9.26 con Garza Blanca) o el que alimenta al que más reclama (normalmente el más fuerte). En el primer tipo hemos observado padres que distribuyen una parte a cada una de las crías, las alimentan en forma secuencial y además llegan a controlar la conducta de los que ya comieron para que no reclamen más. En el otro extremo está el adulto que simplemente alimenta al que más reclama, no decide con quien hacerlo. Resultado: se tiene la tendencia a hermanos más fuertes que otros. En estas condiciones se favorece el fratricidio. En el caso de la alimentación equitativa no necesariamente las crías mueren sino que retardan el crecimiento prolongando los días de permanencia en el nido. Esto también ocurre con las crías débiles o enfermas. Sin embargo, podría ser que esas crías tengan menor éxito en su vida como adulto.



9.26. La mejor estrategia de alimentación de las crías es la distribución equitativa. En la secuencia vemos como el adulto alimenta con un poco de comida a cada cría en forma sucesiva. Esto es posible siempre que el abastecimiento de comida es abundante. Pero fundamentalmente depende de la actitud del adulto. Están quienes se ocupan de la distribución equitativa del alimento y quienes alimentan sin control y por esto ciertas crías se benefician frente a sus hermanos.

Las crías nunca pelean en ausencia del adulto; y ante la llegada de éste puede desatarse una lucha feroz. El fratricidio ocurre durante la alimentación que es cuando el nivel de tensión es máximo (fig. 9.27). Entonces los más fuertes acaparan la comida y maltratan a los más débiles para echarlos, esto puede hacer que se caigan del nido. Los padres nunca alimentan a las crías fuera del nido, de forma que si la cría cae morirá indefectiblemente. Sin duda, durante el período de alimentación de las crías es donde se puede observar la verdadera improvisación de los padres, el control de la prole y quizás, la educación que recibió cuando era pequeño.

Un caso excepcional lo hemos documentado en las Gallaretas Ligas Rojas: es un caso de aprendizaje y enseñanza cultural. Cuando las condiciones son óptimas las crías de gallaretas se alimentan por sí mismas desde pequeñas con un refuerzo de parte de los padres. Pero cuando el alimento no está en la superficie los adultos son los encargados de sumergirse y llevarlos al exterior.

En el caso de la fig. 9.28 las posibilidades de obtener alimento eran mínimas. El único alimento que obtenían los padres era caracoles *Ampularia* de muy pequeño tamaño (en las dos primeras semanas de desarrollo). Como son duros y deben tragarse enteros no eran asimilados por las crías. Así que los padres debieron enseñar activamente (casi desesperadamente) a las crías que debían tragarlos. Lo hicieron pasándose los caracoles entre el padre y la madre en la punta del pico, una y otra vez, tratando que las crías los vieran e imitaran. Les llevo varios días hasta que adoptaran esta comida como válida y después de algunas semanas recién las crías se sumergían por sí mismas para obtenerlas. Esta pareja de gallaretas, que normalmente dejaría que las crías se alimenten por sí mismas, debió invertir un mes para conseguir alimento para las crías. Un ajuste de conducta muy importante.

Dispersión en el territorio

Pero la paciencia de los padres en alimentar a las crías tiene sus límites. Cuando las crías están muy crecidas es probable que tengan que actuar activamente para separarse de ellas. Es el paso previo a obligarlas a irse del lugar cumpliendo con la regla de dispersión de la especie en el territorio.

En la pág. 221 se muestra el caso de una Cardenilla (*Paroaria capitata*) con dos crías que ante



9.27. A la izquierda la lucha en el nido en presencia del adulto que ocurre cuando el hermano más fuerte maltrata al más pequeño. Puede llegar a tirarlo del nido con lo cual su suerte estará echada. Nunca pelean cuando el adulto está ausente y se observan adultos que intervienen poniendo límites a la pelea.



9.28. Los padres de Gallaretas Ligas Rojas (*Fulica armillata*) enseñando a las crías a tomar los caracoles diminutos para alimentarse. Lo hacen pasándose los caracoles uno a otro.

la negativa de comer una semilla desde el terreno el adulto parece decirle que no va a hacer nada más para alimentarla. Poner límites a la alimentación asistida es el último paso para dispersar la especie.

Los padres tienen una participación proactiva cuando les enseñan. Lo hacen al buscar o procesar la comida frente a la cría para esta comprenda el origen del alimento y la forma de usar los instrumentos de que dispone, el pico y las patas (en pleno desarrollo). Deben ser pacientes ya que les lleva semanas de crecimiento físico para que las enseñanzas surtan efecto (fig. 9.7).

Cuando pueden volar investigan los alrededores y aprenden a coordinar movimientos mediante

juegos con sus hermanos (fig. 9.29). Aprenden a reconocer lugares que serán de importancia en el futuro cuando las estaciones cambian y viajarán por primera vez si tienen que migrar.

En la próxima temporada de cría aprenden cuando tienen que improvisar por primera vez los rituales y el apareamiento, cosas innatas pero jamás hechas por ellos. Comparten con su pareja el primer intento de armar el nido. Lo harán mirando con atención a los experimentados, se distraerán mucho observando y progresarán rápidamente. Aprenden cuando crían a su primera camada y deben alcanzarles el alimento. Ha llegado el momento de transferir lo aprendido en el ciclo cultural de las aves.



9.29. De jóvenes utilizan el juego como medio de aprendizaje de movimientos que usaran de adultos. Aquí dos jóvenes de Gavián Mixto (*Parabuteo unicinctus*).



La extrema agresividad de parte de las Coscorobas solo ocurre cuando están en juego las crías. Esta escena ocurre cuando se enfrentan dos adultos de familias distintas. Una cría queda atrapada dentro de las crías de la otra familia. El adulto viene a buscarla y se llega al enfrentamiento. La situación se resuelve cuando la familia huésped logra apartar a la cría ajena y ésta vuelve a la familia original.

Sinopsis de documentales

editados especialmente para este libro y disponibles en www.laculturadelasaves.com.ar



01. Vida de las aves (1). Claves de inteligencia. Analizamos ejemplos sobre la inteligencia de las aves. Primero la reacción del Carpintero Real y Benteveo Común frente al parabrisas del auto. ¿Es un juego, una adicción, un rasgo de desequilibrio? ¿Son genios o locos dentro de su grupo? También seguimos al Cardenal Amarillo saltando en el espejo retrovisor. El Carpintero Bataraz Chico nos muestra que posee una idea tridimensional de donde buscar el alimento. Finalmente, las Gallareta Ligas Rojas están obligadas a enseñar a comer a las crías.



02. Coscorobas y Cisnes (1): Pasos de drama y comedia. Resumimos algunas anécdotas entre familias de Coscorobas y Cisne Cuello Negro. Deben compartir el mismo ambiente con nacimientos casi simultáneos. Los Cisnes tienen otro problema con una cría del ciclo anterior que se niega a abandonarlos y motiva anécdotas que lindan entre el drama y la comedia. Contrasta la férrea disciplina que imparten los Cisnes a sus crías con el "dejar hacer" de las Coscorobas.



03. Coscorobas y Cisnes (2): Por un lugar en el mundo. El ciclo reproductivo de la Coscoroba hasta el nacimiento de las crías. Observamos cual es la táctica para hacerse de un espacio en la laguna. Luego, seguimos el patrullaje de las fronteras y el cortejo y apareamiento. Seguimos a la hembra cuando abandona el nido para alimentarse.



04. Coscorobas y Cisnes (3): Todos somos uno. El ciclo reproductivo del Cisne Cuello Negro se inicia con el armado del nido. Durante el empolle, un visitante cercano pero no deseado pone en evidencia cuales son las reglas de juego en la pareja. Junto a las crías se encuentran en medio de una pelea entre Gallareta Ligas Rojas. Seguimos el proceso de crecimiento hasta que las crías deben abandonarse.



05. Sirirí Pampa (1): Sobre lazos y alianzas. Los Sirirí Pampa forman grupos para enfrentarse. Se muestran ejemplos en tierra y en el agua. Nos preguntamos sobre las causas de esta conducta (una respuesta se adelanta en el próximo documental). Hacemos la hipótesis que el acicalamiento mutuo genera los lazos de unión que se ponen a prueba en las luchas grupales. Los Sirirí Pampa son únicos en ambos aspectos.



06. Sirirí Pampa (2): La pandilla familiar. Partimos de una bandada de Sirirí Pampa en invierno y terminamos con una nueva bandada en el verano. En el medio nos encontramos con las nuevas familias. El seguimiento de una familia da la oportunidad de ver como se propaga la conducta prepotente entre generaciones. Los padres toman un promontorio a punta de pico y un mes más tarde las crías hacen lo propio.



07. Biguá (1): Banda de vándalos. Sobre las andanzas de una bandada de miles de Biguás que pescan juntos. Seguiremos la lucha entre pares para obtener la presa del vecino. En la medida que la cantidad aumenta la identificación y seguimiento se vuelve imposible. Participan centenares de Gaviotas Capucho Café que intentan ganar una presa robándola. Los Biguá se acercan a un área de descanso donde se secan al sol y el viento.



08. Biguá (2): El valor económico. Mostramos el valor económico que le dan los Biguá a las cosas. Se presentan 3 conflictos. En el primero disputan por espacios dentro del dormidero que no tienen un valor especial. También disputan por peces durante la cacería, aunque exista abundancia de presas. Finalmente lo hacen por ramitas de dudoso valor utilitario. El Biguá es un caso excelente para entender a las especies que son individualistas pero que viven en grupo y donde las pequeñas cosas son motivo de deseo y tienen un valor de posesión.



09. Biguá (3): Los afectos en pareja. El cortejo es variado, improvisado y visiblemente afectivo. Diferentes caricias y juegos integran la gama de acciones que se ponen en juego en la pareja antes de ingresar en la etapa reproductiva. Son manifestaciones "humanizadas" por la forma en que se complacen y miman. El Biguá es un caso interesante de personalismo.



10. Macá (1) Plateado: Academia de danza. Analizamos el cortejo del Macá Plateado, uno de los más hermosos que presenciamos. Se trata de movimiento muy ritualizados y que separamos en tres secuencias. Lo importante es la reacción de los vecinos, lo cual nos muestra que sirve para el sincronismo sexual de todo el grupo. Los vecinos rompen el cortejo de una pareja y pueden llegar a intercambiar los roles. Completan el cuadro las ofrendas, la postura de la hembra y los intentos de armar nidos.



11. Macá (2) Grande: Lucha a las gaviotas. Nos encontramos con un nido de Macá Grande con 3 crías. Están en el momento donde han nacido 2 y la tercera aún está en el huevo. Semanas después los seguimos durante toda la mañana para ver el proceso de alimentación. Primero, escenas donde los padres alimentan a las crías en forma normal y luego las peleas con las Gaviotas Capucho Café.



12. Macá (3) Común: Peces de la laguna. En la primera parte observamos un nido de Macá Común. Luego seguimos la alimentación de la cría. Cuando se independizan nos permiten reflexionar sobre el ciclo de vida de su alimento preferido... los peces. Visitamos una laguna en época de sequía; luego seguimos el desove en el borde la laguna y finalmente varios meses después regresamos para ver la nueva generación de alevinos.



13. Carau (1): El banquete continuo. Una pareja de Carau ha tenido 5 crías y les cabe una trabajosa temporada de alimentación. Decenas de caracoles Ampularia son necesarios para cada cría en forma diaria. Los seguimos durante la búsqueda de alimento y reparto en forma ordenada. Ya de grandes una cría queda aislada y nos motiva a reflexionar sobre la capacidad de reconocimiento de los padres.



14. Carau (2): Recetas de Ampularia. El Carau nos muestra la técnica que utiliza para abrir moluscos. Vemos también como lo hace el Ostrero con una cría. Analizamos al caracol Ampularia y la forma en que depositan los huevos. Cerramos con algunos ejemplos de aves que toman Ampularias como alimento.



15. Gallaretas (1): Tolerancia cero. Analizamos la agresividad de las Gallaretas que se pone de manifiesto con propios y extraños. Vemos como suelen enfrentarse las parejas de gallaretas en la época de reproducción para la división de los espacios. Observamos casos donde la Gallareta Ligas Rojas se enfrenta con los más grandes (Coscoroba y Cisne Cuello Negro) y numerosos (bandada mixta de Sirirí). Cerramos con un bonus referido a la forma de pelea del Pato Zambullidor Chico.



16. Gallaretas (2): Enseñanza personalizada. Varias familias de Gallaretas nos

permiten compaginar el ciclo reproductivo. Observamos el cortejo y apareamiento. Vemos como arman el nido. Los seguimos en los primeros días de vida de las crías. El clímax es el momento en que tienen que enseñar a las crías a tragar caracoles. Es una situación dramática ya que las crías no entienden la consigna.



17. Pollonas: Dos familias muy cercanas. En la Pollona Pintada podemos observar como es el cortejo previo al apareamiento. Luego con las crías nacidas nos observamos alimentarse. Las crías crecen y pueden obtener alimento. La Pollona Negra es más grande y agresiva que la Pintada. La observamos antes de la etapa de cría. Pueden ser muy unidas con sus crías aunque finalmente tendrán que alejarlas de su entorno.



18. Gallineta Común: La huida al junca. La huidiza Gallineta nos muestra primero como busca el alimento. Luego ingresamos en la crianza de la prole. Su conducta es muy esquiva y las crías lo aprenden de los padres. Un bonus nos muestra a la Calandria Grande enseñando a una cría a comer flores. Finalmente contamos algunas anécdotas de jóvenes Gallinetas con casi 2 meses de vida que tienen que convivir con otros miembros de la familia de los Rápidos.



19. Jacanas: Un padre sobreprotector. Las Jacanas tienen los roles sexuales invertidos. La hembra es más grande y dominante. El macho cuida a las crías. Veremos como un macho joven no conoce la técnica de apareamiento y debe aprenderla por prueba-error. Además seguiremos la forma en que el padre cuida de las crías bajo las

alas. Como bonus, un caso similar en el Tero Real que también esconde las crías bajo las alas.



20. Falaropo Común: Volutas en el horizonte. Nos entregan un hermoso caso de vuelo grupal coordinado. Forman olas en el aire debido a la tendencia a mantenerse unidos. Este tipo de observación ha sido posible debido a una serie de temporadas de sequías que impidieron la migración. También analizamos el caso del Gaviotín Golondrina, otro migrador. Nos preguntamos a cerca de lo que resignan estas aves de su individualidad para vivir en bandadas muy densas.



21. Gaviota Capucho Café: Sobre campo nidado. La acción ocurre en una colonia de gaviotas durante la fase de armado de nidos y acoplamiento. La característica de la conducta sexual de estas gaviotas es la promiscuidad. Podemos observar frecuentes intentos de cópula forzada que son identificados cuando la hembra resiste a los machos insistentes. Nos preguntamos sobre cómo hacen las gaviotas para reconocer a las rapaces que representan un peligro. Un drama colectivo final cierra esta historia.



22. Hocó Colorado: Silencioso bullicio. Seguimos un nido de Hocó Colorado durante una temporada de cría. Los movimientos son lentos e inmersos en un total silencio. Seguiremos el crecimiento de 3 crías y nos llama la atención los diferentes tamaños entre ellas. Podremos ver las crías a punto de abandonar el nido, unos meses después cuando se alimentan cerca y a los padres el año próximo armando otro nido muy cerca.



23. Garcita Blanca (1): Revoltosos en casa. Nos instalamos en un garzal donde crían varias familias de Garcita Blanca. Observaremos el cortejo y el armado del nido. Los seguiremos mientras alimentan a las crías. Fortalecerán los músculos hasta que pueden volar y seguir a los padres en torno al garzal. La Garcita Blanca es la más versátil de las garzas.



24. Garcita Blanca (2): El drama de los huevos. Este drama es aleccionador. Incluye el apareamiento, armado del nido, conflicto con los vecinos, puesta de huevos, ataque de una Garza Bruja y destrucción del nido en varias oportunidades. El desenlace final del drama es increíble por el grado de stress a que se ha llegado en ese pequeño espacio del garzal. El drama tiene más oportunidades que la comedia en la vida silvestre.



25. Garza Blanca (1): Propiedad horizontal. Secuencia de 5 documentales y todo comienza con el armado del nido. Observamos la división de roles, donde el macho junta ramas y la hembra las acomoda. Observamos un caso excepcional donde el macho "atolondrado" se para sobre el cuello de la hembra. Para cerrar veremos la actitud que adoptan las Garzas Blancas cuando un Gavilán Mixto entra al garzal.



26. Garza Blanca (2): Juegos solo para dos. Se reproducen las escenas de cortejo. Muchas parejas llegan formadas al garzal

y saltan el cortejo. Los machos solitarios tienen 6 diferentes movimientos que forman parte de la exhibición. Vemos la técnica de acoplamiento en detalle. También veremos que se aprende y que existen algunos casos de intentos de cópula forzada.



27. Garza Blanca (3): ¿Quién elige a Quién? Es un caso excepcional y sorprendente por lo escaso de ejemplos, donde un macho se expone sobre el nido a medio construir y 2 o 3 hembras se disputan el lugar. Se producen escenas de apareamientos violentos y frustrados hasta que se forma una pareja estable. En este caso varias hembras se disputaron un macho.



28. Garza Blanca (4): El gran berrinche. Seguimos varios nidos en el garzal con diferentes anécdotas de las primeras semanas de vida de las crías. El sonido es ensordecedor ya en cada nido y en forma alternada las crías reclaman el alimento a los padres. Las peleas entre hermanos pueden llevar al fratricidio. Observaremos luchas entre nidos y escenas de amor entre los padres.



29. Garza Blanca (5): La mayoría de edad. Cuando nacen las crías son alimentadas por los padres y si la familia es numerosa se producen agresiones entre hermanos. Las crías se comportan dignamente cuando quedan solas en el nido, pero cuando llegan los padres se produce el gran berrinche. Las crías crecen y defienden el nido. En tanto, los padres sufren las consecuencias de tener que alimentar a jóvenes tan grandes como ellos y muy hambrientos. Al final las crías deberán aprender a volar.



30. Chiflón: La paciente búsqueda. El Chiflón tiene una forma de caza agotadamente paciente. Seguimos el movimiento particular que tienen para mantener la cabeza quieta mientras avanza el cuerpo. Recorremos algunos trucos que utilizan las garzas para cazar. Observamos a una pareja de Chiflón alimentándose juntos y luego encontramos el nido con dos crías. Los caracteriza el silencio y quietud que tienen en un nido aislado que pretende pasar desapercibido.



31. Cigüeña (1) Americana: La necesidad y la torpeza. En el bañado se han concentrado centenares de aves que consumen peces. La competencia es extrema, lo que lleva a frecuentes enfrentamientos. Se destaca la Cigüeña Americana que intenta aprovechar oportunidades, sin éxito alguno. También observamos anécdotas con el Tuyuyú, las Garzas Blancas, las Gaviotas Capucho Café y los Biguá. Cada uno de ellos con sus métodos y mañas de alimentación.



32. Cigüeña (2) Tuyuyú: De vuelta al norte. El Tuyuyú llega a la zona de la Bahía de Samborombón para pasar el verano. Se dispersan en el territorio y viven en pequeños grupos. Para migrar se reúnen en bandadas durante marzo. Estudiamos la forma de alimentación y cómo se movilizan usando las corrientes térmicas para ascender sin esfuerzo. El orden que adoptan al ascender es conmovedor y aunque el espectáculo dura solo un minuto bien vale la pena invertir días de espera.



33. Flamenco: La alimentación extenuante. El Flamenco Austral nos muestra la forma de despegue, vuelo crucero y descenso. Pero la verdadera razón de este documento es la forma de alimentación. Analizamos el pico; como alimenta a las crías; como revuelven el suelo girando en círculos. Los vemos en una laguna pampeana, en un arroyo andino y en la costa del mar. Cuando la marea baja deja ver las huellas en el terreno.



34. Bandurria Austral: Al borde del risco. Vamos a una colonia de Bandurria Austral que nidifican en un risco. Iniciamos con un festín de lombrices. Observamos una pareja que está armando el nido. En otro lugar del risco una familia tiene una cría con dos semanas de vida. Cerca tenemos otra con crías de casi 2 meses de vida. Como bonus presentamos un nido de Bandurria Mora en el otro extremo del país.



35. Carpinteros (1): Vida a los cabezazos. Observamos a 3 representantes del género Colaptes. El Carpintero Real nos muestra cómo se alimenta de hormigas, como sostiene una lucha territorial y la reacción frente a un parabrisas de automóvil. El Carpintero Pito se alimenta de frutos en otoño. El Carpintero Campestre se divierte explorando huecos de palmeras, se bañan en tierra fina mientras galantean y finalmente crían a un joven.



36. Carpinteros (2), Bataraz Chico: Desde la ventana. Seguimos a una fami-

lia desde el momento en que construyen el nido en el tronco de un árbol. Observamos como buscan insectos y alimentan a la cría desde el exterior. El padre entra al nido para retirar los restos de comida y desperdicios. Cuando abandonan el nido seguramente será usado por otros pájaros para sus propios nidos, tal cual nos lo muestra la Ratona Común.



37. Benteveo Común: Interceptores de insectos. En la primer parte seguimos la forma que tienen varios passeriformes para atrapar insectos en vuelo. Cuanta más pequeña es el ave, más se parece su movimiento al de los insectos. Nos ayuda el Piojito Gris. Cuando volvemos con el Benteveo es para seguir la construcción de un nido cubierto de plumas. Deciden si esta pluma es o no útil en el nido. Finalmente observaremos la cría lista para abandonarlos.



38. Boyero Negro: Entre cintas colgantes. Observamos de cerca a algunas aves que se alimentan ingresando el pico cerrado y abriéndolo para acceder al alimento. Luego seguimos la construcción del nido del Boyero que lo hace con cintas entretrejidas y colgantes desde una rama en la espesura del bosque. Observamos la división de roles donde la hembra es la que arma el nido mientras el macho vigila.



39. Junquero: Nidos sobre palafitos. El Junquero arma un nido maravilloso de cintas mojadas con barro y sostenido mediante tallos de junco. Son verdaderos palafitos. Nos interesa el dominio de la técnica para anudar las cintas y la reacción de la hembra que muestra la cloaca al macho. Discutimos las causas de esta conducta. El nido lleva una semana de trabajo y está inmerso en territorio de otras aves.



40. Varillero Congo: Sobre cintas y cantos. El Varillero Congo arma nidos en totorales. En el inicio los seguimos mientras juntan materiales para el nido. Luego observamos a los machos mientras cantan y articulan sus expresiones corporales. Cuando las crías abandonan el nido se reúnen en una bandada junto con las hembras para alimentarse de semillas.



41. Vida de las aves (2): Los conflictos armados. En este capítulo se presentan algunas formas poco comunes de resolver conflictos y sus consecuencias. Comenzamos con una forma tradicional ilustrada por el Pato Barcino. Luego tratamos dos casos extremos. El Sirirí Pampa nos muestra que sostiene contiendas en grupo y las Gallaretas que tienen combates cuerpo-a-cuerpo. La parte final nos entrega ejemplos de aves con daños físicos producidos por los peligros de la vida silvestre.



42. Vida de las aves (3): Formas de comunicación. Presentamos algunas formas de comunicación que utilizan las aves. Todas son gestuales, dejamos el canto para otra oportunidad. Utilizan la cabeza, el cuello, las alas y otras partes del cuerpo. Pero no todo lo que es gestual es comunicación. Algunos movimientos están relacionados con la forma de la visión. Muchos son movimientos ritualizados repetitivos, mientras que otros son más flexibles. Nos ayudan cerca de 15 especies de aves.



43. Vida de las aves (4): El baño y la higiene. Aparenta ser una actividad simple pero encontramos diferentes formas de hacerlo. Están quienes lo hacen con placer hasta los que muestran muchas dificultades para mojarse. El aseo final, la higiene y acicalamiento son actividades que se comparten por razones de seguridad, sin embargo, muy pocas veces se observa el acicalamiento del compañero. Estos aspectos están ilustrados por cerca de 20 especies.



44. Vida de las aves (5): Aprendizaje del vuelo. Muchas de las conductas son instintivas (hereditarias o genéticas) pero requieren de un perfeccionamiento mediante el aprendizaje del tipo prueba-error o por la observación de los demás. Tal es el caso del vuelo. Nos ayudan cerca de 10 especies de aves.



45. Refugio de la vida silvestre (1): Esteros de Iberá. Los esteros es un área abierta inundable y donde la vida silvestre puede ser vista con facilidad. Presentamos un documental con lo podemos observar en una visita de 3 días en total a la Colonia Carlos Pellegrini (Corrientes).



46. Refugio de la vida silvestre (2): Cambá Trapo. En la Reserva Natural Privada en Cambá Trapo (Corrientes) nos encontramos con innumerables aves. Aquí

un compilado de 2 días de visitas. Esta reserva está administrada por www.ecoposadadelesteros.com.ar y la Fundación de Historia Natural Félix de Azara.



47. Refugios de la vida silvestre (3): Reserva Costanera en Buenos Aires. Visitamos la Reserva Costanera en muchas oportunidades y durante varios años. Hacemos un resumen de la variedad de especies de aves que pueden ser observadas.



48. Refugio de la vida silvestre (4): Bahía de Samborombón. Las tierras que circundan la bahía son inertes para la agricultura y ganadería y por lo tanto óptimas para la vida silvestre. Este es un resumen de varias visitas a la zona.



49. Refugio de la vida silvestre (5): San Martín de los Andes. Compilamos una visita a la zona andina patagónica en Neuquén desde la estepa hasta las montañas. Una zona de sorpresas y hermosuras inmensas con centro en San Martín de los Andes.

50. LA CULTURA DE LAS AVES (mediometrage). En el sitio web incluimos un documental con duración total de 42 minutos. Ha sido editado en 5 partes y especialmente preparado para la Feria de las Aves en San Martín de los Andes en noviembre del 2010.



Consultas, sugerencias y propuestas:
info@vmeditores.com.ar

Dejanos tus datos para recibir información sobre otros títulos y próximas ediciones
www.vmeditores.com.ar