

ESTRATEGIAS DE ESCAPE DE AVES EN AMBIENTES URBANOS

MARIANA LUCIA BOCELLI^{1*}, FEDERICO MORELLI², YANINA BENEDETTI² Y LUCAS LEVEAU¹

¹ Departamento de Ecología, Genética y Evolución, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires – IEGEBA (CONICET – UBA), Ciudad Universitaria, Pab 2, Piso 4, Buenos Aires 1426, Argentina

² Czech University of Life Sciences Prague, Faculty of Environmental Sciences, Community Ecology & Conservation, Kamýcká 129, CZ-165 00 Prague 6, Czech Republic

*Autor de correspondencia: luciabocelli@gmail.com

RESUMEN. Para huir de depredadores, las aves urbanas pueden elegir entre dos estrategias de escape: correr o volar. Estos comportamientos de huida presentan distintos costos para el individuo, teniendo el primero un menor gasto energético pero mayor riesgo de depredación y viceversa. Sin embargo, los factores que afectan la selección de una u otra estrategia han sido poco estudiados. Por lo tanto, el objetivo del estudio es analizar la variación de las diferentes estrategias de escape en aves en relación a factores intrínsecos (especie) o extrínsecos (variables ambientales, estación del año). Para esto, se investigaron los factores que influencian el comportamiento de huida de 433 individuos pertenecientes a 24 especies de aves urbanas. Se realizaron modelos lineales generalizados para determinar el efecto de los diferentes factores: cobertura vegetal e infraestructura, disturbios humanos, especie, estacionalidad, gregarismo, hábitat y tamaño del ave. La estrategia de vuelo fue preferentemente elegida durante la época reproductiva y cuando las aves formaban bandadas de mayor tamaño. A su vez, la probabilidad de seleccionar una u otra estrategia varió entre especies. Los resultados sugieren que el comportamiento de escape se ve influenciado por factores tanto intrínsecos como extrínsecos, y resaltan la capacidad de las aves para adaptar su comportamiento a las condiciones ambientales cambiantes.

PALABRAS CLAVE: *aves, comportamiento, estacionalidad, estrategia de escape, urbanización.*

ABSTRACT. BIRDS' ESCAPE STRATEGIES IN URBAN ENVIRONMENTS. When escaping from predators, urban birds may choose between two strategies: to run or to fly. These escape behaviors have different costs for the individual, the first having a lower energy expenditure but a higher risk of predation and vice versa. However, little is known about the factors affecting the selection of these strategies. Therefore, this study aims to analyze the variation of different escape strategies in birds in relation to intrinsic (species) or extrinsic (environmental variables, season of the year) factors. To this end, factors that influence the flight behavior of 433 individuals belonging to 24 species of urban birds were analyzed. Generalized linear models were performed to determine the effect of the different factors: vegetation cover and infrastructure, human disturbances, species, seasonality, gregariousness, habitat, and bird size. The flight strategy was preferred during the breeding season and when birds formed larger flocks. Also, the probability of selecting one strategy or the other varied between species. The results suggest that escape behavior is influenced by both intrinsic and extrinsic factors, and highlights birds' ability to adapt their behavior to changing environmental conditions.

KEYWORDS: *birds, behavior, escape strategy, seasonality, urbanization.*

Recibido: 28 de junio de 2022; Aceptado: 4 de octubre de 2022

La creciente urbanización es una de las principales preocupaciones para la conservación de la biodiversidad (Dearborn y Kark 2010), ya que modifica el paisaje y afecta la distribución y abundancia de especies. Las perturbaciones humanas (peatones, animales domésticos, entre otras) pueden tener efectos adversos comparables con los cambios en la estructura y composición de la vegetación (Papouchis et al. 2001, Parris y Schneider 2008, Schlesinger et al. 2008, Rebolo-Ifrán et al. 2015). Por ello, se requiere de una mayor comprensión del impacto que tienen las crecientes perturbaciones humanas sobre la biodiversidad (Blumstein et al. 2005, Tätte et al. 2018).

Al escapar de predadores en ambientes urbanos, las aves que se alimentan en el suelo pueden elegir entre dos estrategias: correr o volar (Rodríguez-Prieto et al. 2008). Estos comportamientos de huida presentan distintos costos y beneficios para el individuo (Ydenberg y Dill 1986, Blumstein 2019), teniendo el primero un menor gasto energético pero mayor riesgo de depredación y viceversa. Los costos energéticos asociados con correr son más bajos (Butler 1991), ya que las aves pueden luego reanudar rápidamente el forrajeo y permiten al individuo tener un período más largo para evaluar el riesgo real que supone un depredador (Domenici y Blake 1993, Cooper et al.

2007), lo que podría optimizar las decisiones de escape posteriores (Rodríguez-Prieto et al. 2008). Estudios previos señalaron que el correr como estrategia de escape ocurre cuando se percibe un bajo riesgo de depredación (Tätte et al. 2018, 2020). Sin embargo, el individuo está expuesto a un mayor riesgo de depredación, ya que la velocidad de escape es menor y la distancia al depredador es más corta al final del escape (Nuevo 2004). Por otro lado, al volar las presas reducen en gran medida este riesgo, pero a expensas de altos costos energéticos (Butler 1991) y pérdida de oportunidades de forrajeo (Brown y Kotler 2004).

Existen múltiples factores que afectan el comportamiento de escape, incluyendo factores relacionados con el tamaño del ave, el comportamiento del depredador y con el entorno social y físico (Lima 1993, Stankowich y Blumstein 2005, Blumstein 2006, Mikula 2014, Morelli et al. 2019, Santos et al. 2022). A pesar de que los entornos urbanos pueden parecer en un principio homogéneos, son en realidad muy heterogéneos en sus condiciones ambientales, abundancia y diversidad de depredadores y actividades humanas (Mikula 2014, Møller y Tryjanowski 2017, Morelli et al. 2018); como demuestran estudios previos que encontraron diferencias en la distancia de vuelo de las aves ante la aproximación de humanos (FID) en parques y cementerios urbanos (Morelli et al. 2018).

Las condiciones locales afectan directamente el comportamiento de las aves (Bötsch et al. 2017, Fernández-Juricic et al. 2002). Por ejemplo, árboles, arbustos y lápidas pueden ser utilizados como posaderos y refugios (Cooper 2003, Tryjanowski et al. 2017), lo que para algunas especies significa una disminución del riesgo de depredación (Morelli et al. 2022). A su vez, las aves se han adaptado a los entornos urbanos disminuyendo su temor a los humanos (Møller 2008, Møller et al. 2013, Piratelli et al. 2015, Cavalli et al. 2016, Samia et al. 2017, Biondi et al. 2020). En ambientes urbanos, se observa una disminución en las respuestas anti depredador que pueden estar relacionadas a una habituación a los constantes estímulos no letales causados por el hombre (Mc Cleery 2009) o a una variabilidad intra-específica del comportamiento de huida, donde los individuos más “audaces” son capaces de tolerar estos ambientes perturbados (Carrere y Tella 2010).

La estacionalidad trae aparejadas variaciones en la temperatura y en la duración de los ciclos de luz-oscuridad, entre otros cambios. Estos factores extrínsecos provocan cambios en los recursos (Leveau

2018), tales como un aumento o disminución en la disponibilidad de frutos o insectos, así como cambios intrínsecos en los individuos, en particular en la conducta debido a la nidificación (Deviche y Davies 2014). A su vez, durante la época reproductiva podría haber un mayor riesgo de depredación de las crías y de los individuos adultos o reproductores (Ciuti et al. 2008).

El forrajeo en grupo trae beneficios en términos de seguridad, generalmente a través de menores posibilidades de ser atrapado debido al efecto de dilución del riesgo de depredación (Roberts 1996, Fernández-Juricic et al. 2002, Stankowich y Blumstein 2005, Møller 2015): un individuo en un grupo grande reduce sus posibilidades de ser detectado cuando ocurre un ataque (Fernández-Juricic et al. 2002). La sociabilidad trae aparejada una mayor vigilancia debido al efecto de muchos ojos o “many eyes” (Stankowich y Blumstein 2005) y puede ser un factor clave en la evolución del comportamiento anti depredador (Morelli et al. 2019). Estudios previos revelaron que, ante una amenaza, una bandada emprende el vuelo más rápidamente que los individuos solitarios o los individuos en pequeños grupos (Tätte et al. 2018, Morelli et al. 2019, García-Arroyo y MacGregor-Fors 2020). Esto surge porque la amenaza se detecta antes y, por lo tanto, se emprenden acciones evasivas con mayor rapidez para evitar altos costos de vigilancia (Blumstein 2010, Samia y Blumstein 2015). A su vez, las respuestas de miedo pueden transmitirse socialmente (Griffin 2004), de manera que la huida también se podría dar como consecuencia de efectos en cascada o un fenómeno contagioso (Sirot 2006, Morelli et al. 2019).

El comportamiento de escape varía según la especie (Blumstein et al. 2003, Spindler Díaz 2021), lo cual puede deberse al tamaño del cuerpo o a factores intrínsecos propios de la misma. Se ha observado una tendencia a escapar corriendo en aves de menor tamaño (Kullberg y Lafrenz 2007). A pesar de que existen numerosas explicaciones biológicas de por qué varía el comportamiento de huida según el tamaño del cuerpo (e.g. Tätte et al. 2018), esto podría deberse a que los animales más pequeños deben correr mayores riesgos ya que sus requerimientos metabólicos son relativamente más altos (Grant y Noakes 1987).

Los factores que afectan la selección de una u otra estrategia de escape han sido poco estudiados (Rodríguez-Prieto et al. 2008, Prestes et al. 2018). Por lo tanto, el objetivo de este estudio es analizar la variación de diferentes estrategias de escape en aves en relación a

los factores intrínsecos (especie, tamaño promedio del ave) o extrínsecos (cobertura vegetal e infraestructura, disturbios humanos, estación del año, gregarismo, hábitat) recién mencionados.

La cobertura vegetal e infraestructura pueden ser utilizados como refugios (Cooper 2003, Tryjanowski et al. 2017), lo que significaría una disminución en el riesgo de depredación. Por lo tanto, a mayor cobertura e infraestructura, se espera encontrar una tendencia a correr. Por otro lado, dado que el riesgo de depredación y mortalidad por el ser humano es bajo (McCleery 2009), las aves en los espacios verdes urbanos tenderían a responder disminuyendo en su respuesta de escape (Díaz et al. 2013, Møller y Liang 2013), asumiendo mayores riesgos que aquellas en ambientes no urbanos y utilizando la estrategia de correr. A su vez, se espera que el comportamiento de escape se vea afectado según la especie (Blumstein et al. 2003, Spindler Díaz 2021) y que el escape de vuelo sea mayor durante la época reproductiva debido al mayor riesgo de depredación de las crías y de los propios individuos (Ciuti et al. 2008). Por otra parte, se espera mayor escape en vuelo a mayor tamaño bandada, debido a un mayor efecto de contagio (Sirot 2006, Morelli et al. 2019). El hábitat (parque/cementerio) también afectaría el tipo de escape, siendo la estrategia de correr más frecuente en parques que en cementerios debido al mayor acostumbramiento de las aves hacia los humanos en los parques. Por último, se espera que aquellas especies de menor tamaño escapen corriendo (Kullberg et al. 2007) debido a que sus requerimientos metabólicos son mayores (Grant y Noakes 1987) y esta estrategia de escape les permitiría reanudar rápidamente el forrajeo.

MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en la Ciudad Autónoma de Buenos Aires ($34^{\circ}35'59''S$ $58^{\circ}22'55''O$, 25 m.s.n.m., 3 075 646 hab.), Argentina. La temperatura media anual es de $17,9^{\circ}C$, siendo la época reproductiva (primavera-verano) la estación más calurosa y la no reproductiva (otoño-invierno) la más fría (Servicio Meteorológico Nacional [SMA] s.f.). La ciudad de Buenos Aires se encuentra en la Pampa Ondulada, la cual estuvo originariamente compuesta por una estepa gramínea y parches de bosques xerofíticos (Oyarzabal et al. 2018), aunque actualmente está dominada por cultivos y plantaciones de árboles exóticos. La precipitación media anual es de 1236,3 mm, siendo la época repro-

ductiva la más lluviosa y la no reproductiva la más seca (SMA s.f.). Se estudiaron tres parques y tres cementerios. En total, se exploraron 12 puntos para parques y 16 puntos para cementerios.

Diseño general

Los datos sobre estrategia de escape y las variables ambientales se midieron y recopilaron en los siguientes cementerios y parques de la Ciudad Autónoma de Buenos Aires: Cementerio de la Chacarita, Cementerio de Flores, Cementerio de la Recoleta, Parque Avellaneda, Parque Las Heras y Facultad de Agronomía y Veterinaria.

Los sitios fueron seleccionados según los siguientes criterios: para cada uno de los tres cementerios se eligió un parque cercano de similar tamaño con el cual compararlo, siendo la distancia entre ellos de al menos 1 km para garantizar independencia en los datos. Un solo observador recolectó los datos en distintos puntos de los cementerios y parques. Estos puntos se encontraban separados por al menos 200 m y cubriendo la mayor parte de las áreas dentro de los cementerios y parques, asegurando el muestreo de diferentes tipos de ambientes.

Los mismos sitios y puntos se visitaron dos veces en cada temporada no reproductiva y reproductiva de 2019, con un intervalo de 3 a 4 semanas. Considerando que en los espacios verdes de la ciudad los disturbios humanos varían entre días de semana (lunes a viernes) y fin de semana (sábados y domingos), en cada temporada los sitios fueron visitados una vez en cada momento. De esta manera, se buscó minimizar un potencial sesgo vinculado a los patrones de disturbios humanos.

Recolección de datos

La recolección de datos se realizó en días sin lluvia ni viento fuerte y durante las primeras cuatro horas de la mañana. Los datos sobre estrategia de escape se recopilaron siguiendo un procedimiento estándar para todos los individuos: cuando se localizaba un ave focal individual situada en el suelo, el observador (que vestía ropa de colores apagados para pasar más desapercibido) se movía a una velocidad constante caminando hacia el ave (Díaz et al. 2013) y registraba el tipo de huida (vuelo/caminata). Estudios previos han demostrado que la distancia desde la cual el observador inicia el acercamiento está fuertemente correlacionada con el comportamiento de escape (Møller

y Liang 2013), lo que potencialmente causa un problema de colinealidad en el análisis estadístico. Sin embargo, este problema se eliminó al comenzar el acercamiento a la mayoría de los individuos desde una distancia mayor a 30 m del observador, manteniendo las distancias iniciales relativamente constantes (Díaz et al. 2013).

En este trabajo se tuvo también en cuenta si el ave se encontraba en bandada (medido como el número de aves circundantes en un radio de 2 m) y la presencia de predadores/personas en la cercanía (sí/no). Las bandadas compuestas por múltiples especies también fueron incluidas, ya que se ha encontrado que estas también modifican el comportamiento de escape (Sridhar et al. 2009). Además, se tuvo en cuenta el tamaño promedio de la especie en cm, para ello se utilizaron datos de Canevari et al. (2017).

Se buscó obtener datos de la mayor cantidad de individuos y especies posibles. La recolección de datos sólo se realizó para individuos que se encontraban en un “comportamiento de confort”, como por ejemplo forrajeando, acicalándose o caminando. Por lo tanto, se evitó tomar datos de aves que ya estaban muy alertas (e.g. realizando vocalizaciones de alerta u observación hacia los alrededores) o que se encontraban en sus nidos.

Las características ambientales y datos de actividad humana fueron recolectados dentro de un radio de 100 m alrededor de cada punto (Morelli et al. 2018) y previo a la observación del comportamiento de los individuos. Cada punto fue caracterizado por las siguientes variables ambientales (Tabla 1): a) cobertura vegetal: fue estimada considerando dos niveles (cobertura de los árboles y cobertura a nivel del suelo

Tabla 1. Variables utilizadas para evaluar el comportamiento de escape en la Ciudad de Buenos Aires, Argentina. Abreviaciones: DE – desvío estándar.

	Variables	Tipo de variable	Media	DE
Cobertura vegetal	Árboles (%)	Cuantitativa continua	31.30	18.25
	Arbustos (%)	Cuantitativa continua	10.37	10.64
	Herbáceo (%)	Cuantitativa continua	4.78	8.30
	Césped (%)	Cuantitativa continua	37.70	25.04
	Suelo desnudo (%)	Cuantitativa continua	17.23	13.00
Tipo de árboles	Perenne (%)	Cuantitativa continua	74.50	19.26
	Deciduo (%)	Cuantitativa continua	25.50	19.26
Infraestructura	Construido (%)	Cuantitativa continua	29.41	22.12
	Lápidas (%)	Cuantitativa continua	0.50	0.71
	Postes	Cuantitativa discreta	12.18	11.65
Disturbios humanos	Densidad (personas / 10min)	Cuantitativa continua	22.40	22.77
	Velocidad peatones (pasos / 10 seg)	Cuantitativa continua	17.17	5.22
	Proporción hombres/mujeres (10min)	Cuantitativa continua	1.77	1.61
	Autos (10min)	Cuantitativa discreta	3.61	6.51
	Mamíferos (10min)	Cuantitativa discreta	3.89	5.12

– cobertura de arbustos, vegetación herbácea, césped y suelo desnudo), los cuales se consideraron en dos escalas independientes a través de estimaciones visuales del porcentaje de cobertura (del 0 al 100%) dentro de un radio de 100 m. Se consideró arbustos a vegetación leñosa de varios tallos, menor a 2 m de altura.; b) infraestructura humana: incluye el porcentaje de cobertura edificada, lápidas y número de postes de luz; c) disturbios humanos: densidad de personas (estimado como el número de personas registradas en un intervalo de 10min), velocidad de los peatones (número de pasos registrados en 10 segs), proporción hombres/mujeres (en un intervalo de 10min), otros disturbios tales como el número de autos o motos, y de mamíferos; y d) el tamaño de cada sitio (superficie de cada parque / cementerio) en hectáreas, utilizando Google Earth. Por otro lado, se analizó la relación entre la estrategia de escape y el tipo de área verde (parque o cementerio).

Análisis estadístico

Con el fin de evitar la multicolinealidad entre variables ambientales, se realizó una matriz de correlación (Material Suplementario, Anexo A) utilizando el paquete 'corrplot' para R (Wei et al. 2017, R Development Core Team 2017). Sólo aquellas variables con un valor de coeficiente de Pearson menor a 0,6 fueron incluidas en los modelos (Graham 2003). A su vez, se utilizó un test de Student para comparar las variables de disturbios humanos entre parques y cementerios (Gardener 2017). Con el fin de analizar la correlación entre estas variables recién mencionadas, el test de Student fue convertido al índice de Pearson utilizando la ecuación provista por Rosenberg (2010) (Material Suplementario, Anexo B). Para explorar el uso de una u otra estrategia de escape (0 = volar, 1 = correr) en relación a las distintas variables explicativas (Tabla 1), se emplearon modelos lineales generalizados mixtos (GLMMs). Se utilizó el paquete 'lme4' (Bates et al. 2014) para llevar a cabo los modelos y la función 'glmer'. Se realizó una "backward selection" y el cri-

terio de información Akaike (AIC) fue utilizado para determinar el mejor modelo (Burnham y Anderson 2002): luego de evaluar todos los modelos, se seleccionó aquel de menor AIC y que presentaba una diferencia mayor a dos respecto al siguiente modelo. Se analizaron posibles interacciones entre las variables explicativas Época y Bandada, así como entre Época y Hábitat.

Los puntos, sitios y especies fueron incorporados a los modelos como factores aleatorios. Esto es debido a que los puntos se encontraron anidados dentro de los parques y cementerios y, además estos fueron estudiados a lo largo del tiempo. A su vez, se introdujo a la variable especie como factor aleatorio teniendo en cuenta la dependencia filogenética entre especies (Garamszegi y Möller 2011). El modelo se ajustó asumiendo una distribución binomial de errores. Los gráficos finales se elaboraron utilizando el paquete 'ggeffects' (Lüdecke 2018). Se utilizó R (R Development Core Team 2017) para llevar a cabo los distintos análisis y gráficos.

RESULTADOS

Se recolectaron datos del comportamiento de huida para 24 especies de aves urbanas, de las cuales 16 especies tuvieron más de 2 muestras y 4 especies más de 30 muestras. Las especies más muestreadas fueron *Furnarius rufus* con 97 datos de comportamiento de huida, *Turdus rufiventris* con 91 datos, *Zenaida auriculata* con 72 datos y *Mimus saturninus* con 39 datos.

La probabilidad de seleccionar una u otra estrategia varió entre especies, la época del año y el número de aves que conformaban un grupo (bandada) (Figura 1 y 2). *Mimus saturninus*, *Furnarius rufus*, *Columba livia* y *Patagioenas picazuro* presentaron una tendencia a correr, mientras que *Myiopsitta monachus* presentó una tendencia a volar. A su vez, las aves eligieron preferentemente la estrategia de vuelo durante la época re-

Tabla 2. Resultados de los modelos lineales generales mixtos entre las variables explicativas y el comportamiento de escape de aves. Los sitios, los puntos y las especies fueron añadidos como factores aleatorios de los modelos. Solo se muestran las variables significativas correspondientes al modelo final. Abreviaciones: OR- odds ratios; IC – intervalos de confianza (mín., máx.); EE – error estándar; P – p-valor.

Variable	OR	IC	EE	P	R ²
<i>Huida (correr)</i>					0.38
Época (reproductiva)	0.32	(0.20 / 0.53)	0.25	<0.001	
Bandada	0.88	(0.79 / 0.98)	0.05	0.019	

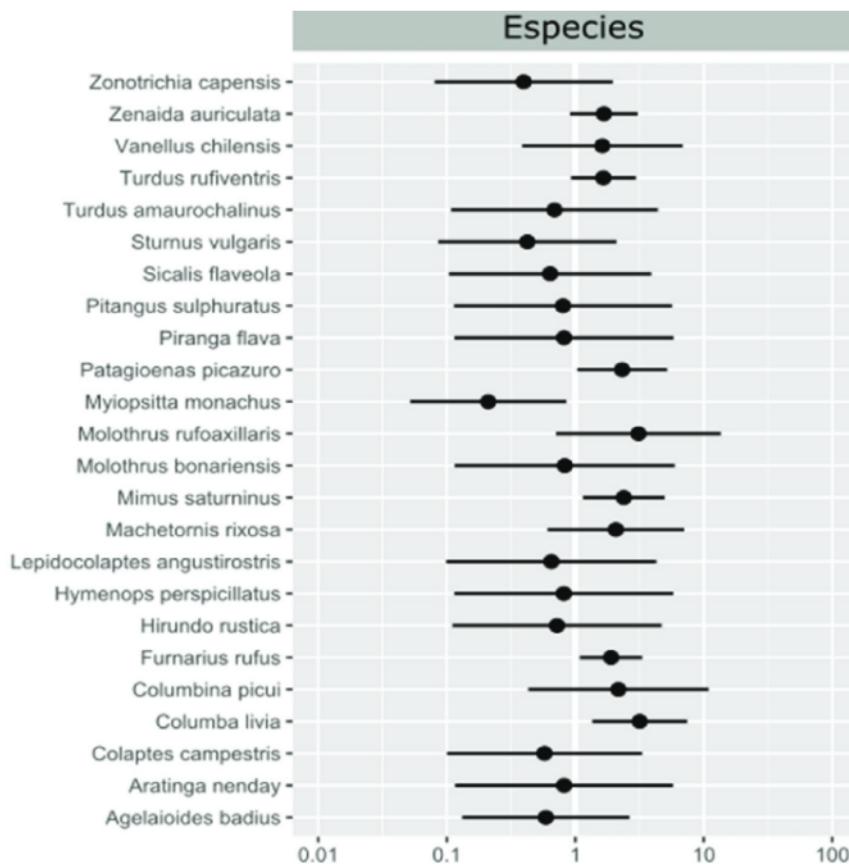


Figura 1. Tendencia de las especies (odds ratio) a realizar una u otra estrategia de escape (correr o volar). El odds ratio es una medida de la magnitud del efecto, y expresa cuántas veces es mayor la probabilidad del evento por unidad de cambio de la variable. El eje Y representa las distintas especies, el eje X los odds ratio. Se muestra el odds ratio (círculo del centro) y los intervalos de confianza (líneas horizontales). Por debajo de uno, las especies tendrán una tendencia a volar, mientras que por arriba de uno las especies tenderán a correr. Para que sea significativo, los intervalos de confianza no deben tocar a este valor (uno).

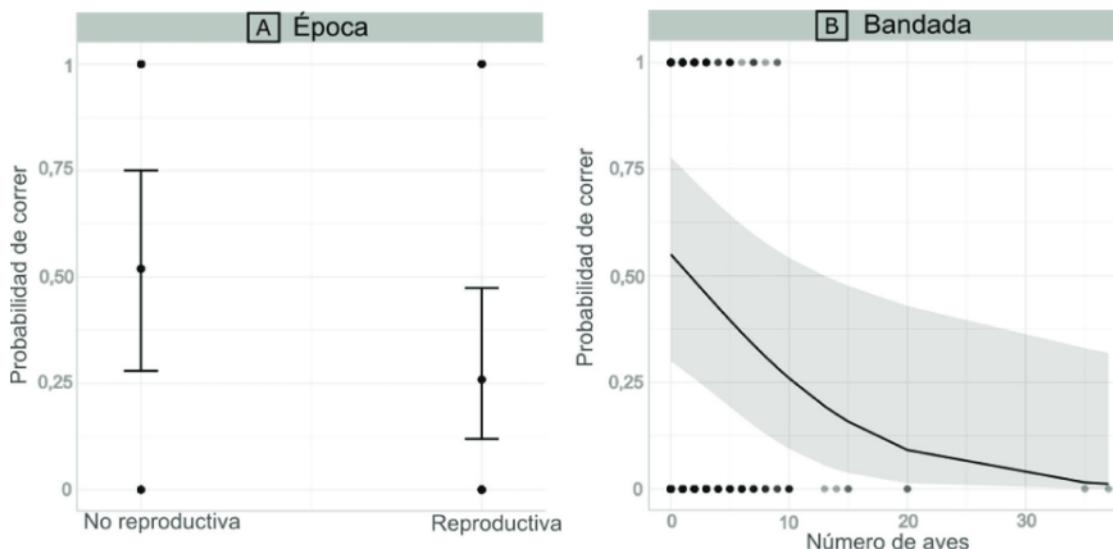


Figura 2. A. Probabilidad de un ave de correr como comportamiento de huida en función de la época del año. El eje Y representa la probabilidad de correr, el eje X la época (no reproductiva/reproductiva). Se muestran la media (círculo del centro) y el error estándar (líneas verticales). Una probabilidad de 0 indica que se utilizó el vuelo como estrategia de escape. B. Probabilidad de un ave de correr como comportamiento de huida en función del tamaño de la bandada. El eje Y representa la probabilidad de correr, el eje X el tamaño de la bandada (número de aves). Se muestran el ajuste del modelo (línea negra) y el intervalo de confianza del 95% (en gris). Una probabilidad de 0 indica que se utilizó el vuelo como estrategia de escape.

productiva y cuando se encontraban formando bandadas de mayor tamaño (Figura 2, Tabla 2).

DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos en este estudio indican que las aves corren como método de huida en mayor proporción durante la época no reproductiva. No obstante, ellas tienden a volar en mayor proporción a mayor tamaño de bandada. A su vez, ciertas especies presentaron una tendencia a correr como estrategia de escape.

Al igual que en estudios previos (Blumstein et al. 2003, Spindler Díaz 2021), hemos observado diferencias en los comportamientos anti depredadores de distintas especies. A pesar de que estas diferencias no estarían relacionadas con el tamaño corporal del animal, pueden ser explicadas por factores intrínsecos propios de cada especie de ave, tales como diferencias en las habilidades cognitivas y sensoriales (Tisdale y Fernández-Juricic 2009) o al hecho de que la mayoría de los datos fueron tomados de cuatro especies de similar tamaño, con lo cual sería necesario reunir un mayor número de datos para poner a prueba la hipótesis de la influencia del tamaño. A su vez, es importante tener en cuenta que el comportamiento depende de otros factores que no han sido analizados en este estudio, como por ejemplo la edad del individuo (Thornton y Lukas 2012).

Los recursos en las áreas verdes de las ciudades son relativamente estables y abundantes debido al control humano (Shochat et al. 2006, Fuller et al. 2008, Leveau 2018), lo cual significa que las aves que habitan estos espacios pueden adquirir recursos durante todo el año (Zhou y Chu 2012), alterando la estacionalidad de las comunidades de aves en comparación a las áreas rurales o naturales (Leveau 2021). Sin embargo, se observaron cambios en el comportamiento de escape entre las épocas reproductiva/no reproductiva, lo que indica que la estacionalidad de los comportamientos anti depredadores no se ve lo suficientemente amortiguada en áreas urbanas, a diferencia de lo observado por Uchida et al. (2016). Es importante mencionar que *Zenaida auriculata* es una migradora parcial: durante la época reproductiva se encuentra en grandes números en la ciudad de Buenos Aires, mientras que en la época no reproductiva quedan unos pocos individuos (L. Leveau obs pers.). Por lo tanto, no hubo datos recolectados durante la época no reproductiva para esta especie.

La estacionalidad del comportamiento de escape de las distintas especies de aves podría deberse a cambios ambientales propios de las estaciones, tales como variaciones en la disponibilidad de recursos, en la temperatura y en la duración de los ciclos de luz-oscuridad, que afectan tanto factores extrínsecos como intrínsecos de los individuos. De esta manera, la preferencia de un tipo de huida menos riesgosa como el escape en vuelo durante la época reproductiva podría estar relacionadas a un mayor riesgo de depredación de las crías y de los propios individuos (Ciuti et al. 2008). Estos resultados resaltan la capacidad de las aves para adaptar sus comportamientos de escape a las condiciones ambientales locales cambiantes. Por otro lado, el tipo de escape no se relacionó significativamente con la estructura del hábitat, indicando que el tipo de huida es independiente de las diferencias en la cobertura vegetal o infraestructura (Møller et al. 2013). Sin embargo, en nuestro estudio los datos se recolectaron en unidades de 100 m de radio, y sin duda observaciones tomadas a escalas menores podrían arrojar diferentes asociaciones entre los métodos de huida y las variables ambientales. Por ejemplo, la cercanía a perchas o arbustos podría influir en la estrategia de huida.

Como respuesta a la amenaza de depredación, las aves a menudo forman grupos mientras se alimentan (Sirot 2006). Existen dos grandes hipótesis con respecto a los comportamientos anti depredadores y al tamaño de la banda. Por un lado, formar parte de un grupo podría disminuir el riesgo de depredación sobre un ave (efecto de dilución), lo que podría derivar en una disminución en las respuestas anti depredador. Por el otro lado, un número más elevado de individuos podría significar que estos se hallan en un mayor estado de alerta (efecto "many eyes") y por ello podrían tener respuestas de escape más rápidas (Tätte et al. 2018, Morelli et al. 2019). Nuestros resultados señalaron que las aves eligen preferentemente la estrategia de escape más costosa energéticamente y más rápida (volar) al encontrarse en grupos de mayor tamaño, lo cual respalda la hipótesis del efecto "many eyes" y podría indicar un fenómeno "contagioso", donde el vuelo de un primer individuo ocasiona el vuelo coordinado del resto (Griffin 2004, Sirot 2006, Morelli et al. 2019). Estos resultados ponen en evidencia que la presencia de numerosos individuos en un grupo puede alterar significativamente el comportamiento de escape de aves y que por ello las especies gregarias pueden ser más susceptibles a la perturbación humana, tanto a nivel individual como poblacional (Weston et al. 2012).

Estos resultados sugieren que las aves tienen un mecanismo para ajustar su comportamiento y hacer frente a los cambios estacionales. Por otro lado, la selección de una u otra estrategia de escape no está vinculada a disturbios humanos, superficie de cada sitio ni a los distintos hábitats (parque / cementerio). Dado que el riesgo de depredación y mortalidad por el ser humano es bajo (McCleery 2009), las aves en los espacios verdes urbanos tienden a responder mediante una disminución en su respuesta de escape (Díaz et al. 2013, Møller y Liang 2013, Prestes et al. 2018). El hecho de no haber encontrado una asociación con los constantes estímulos creados por los seres humanos y mamíferos parece respaldar la observación general de que los hábitats urbanos presentan un riesgo bajo de depredación (Ibáñez-Álamo y Soler 2010). Finalmente, una limitación de este estudio fue que las observaciones se realizaron en un único año. Por ello, futuras investigaciones debieran considerar realizar muestreos de mayor duración, así como enfocarse en obtener un número más elevado de individuos de diversas especies, particularmente de aquellas que presentan distintos tamaños corporales.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- BATES D, MÄCHLER M, BOLKER B Y WALKER S (2014) Fitting linear mixed-effects models using lme4. *arXiv preprint arXiv:1406.5823*
- BIONDI LM, FUENTES GM, CÓRDOBA RS, BÓ MS, CAVALLI M, PATERLINI CA Y GARCÍA GO (2020) Variation in boldness and novelty response between rural and urban predatory birds: The Chimango Caracara, *Milvago chimango* as study case. *Behavioural processes* 173 104064. DOI: 10.1016/j.beproc.2020.104064
- BLUMSTEIN DT (2006) Developing an evolutionary ecology of fear: how life history and natural history traits affect disturbance tolerance in birds. *Animal behaviour* 71(2): 389-399. DOI: 10.1016/j.anbehav.2005.05.010
- BLUMSTEIN DT (2010) Flush early and avoid the rush: a general rule of antipredator behavior? *Behavioral Ecology* 21(3): 440-442. DOI: 10.1093/beheco/arp030
- BLUMSTEIN DT (2019) What chasing birds can teach us about predation risk effects: past insights and future directions. *Journal of Ornithology* 160(2): 587-592
- BLUMSTEIN DT, FERNÁNDEZ-JURICIC E, ZOLLNER PA Y GARTTY SC (2005) Inter-specific variation in avian responses to human disturbance. *Journal of applied ecology* 42(5): 943-953. DOI: 10.1111/j.1365-2664.2005.01071.x
- BLUMSTEIN DT, ANTHONY LL, HARCOURT R Y ROSS G (2003) Testing a key assumption of wildlife buffer zones: is flight initiation distance a species-specific trait? *Biological conservation* 110(1): 97-100. DOI: 10.1016/S0006-3207(02)00180-5
- BÖTSCH Y, TABLADO Z Y JENNI L (2017) Experimental evidence of human recreational disturbance effects on bird-territory establishment. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 284(1858), 20170846. DOI: 10.1098/rspb.2017.0846
- BROWN JS Y KOTLER BP (2004) Hazardous duty pay and the foraging cost of predation. *Ecology letters* 7(10): 999-1014. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2004.00661.x
- BURNHAM KP Y ANDERSON DR (2002) A practical information-theoretic approach. Model selection and multimodel inference
- BUTLER PJ (1991) Exercise in birds. *Journal of Experimental Biology* 160(1): 233-262. DOI: 10.1242/jeb.160.1.233
- CANEVARI M Y MANZIONE M (2017) "Aves argentinas, Guía de campo digital". Aves Argentinas/Asociación Ornitológica del Plata [Aplicación móvil]
- CARRETE M Y TELLA JL (2010) Individual consistency in flight initiation distances in Burrowing Owls: a new hypothesis on disturbance-induced habitat selection. *Biology letters* 6(2): 167-170
- CAVALLI M, BALADRÓN AV, ISACCH JP, BIONDI LM Y BÓ MS (2016) Differential risk perception of rural and urban Burrowing Owls exposed to humans and dogs. *Behavioural Processes* 124: 60-65
- CIUTI S, PIPIA A, GHIANDAI F, GRIGNOLIO S Y APOLLONIO M (2008) The key role of lamb presence in affecting flight response in Sardinian Mouflon (*Ovis orientalis musimon*). *Behavioural Processes* 77(3): 408-412. DOI: 10.1016/j.beproc.2007.09.001
- COOPER WE (2003) Risk factors affecting escape behavior by the Desert Iguana, *Dipsosaurus dorsalis*: speed and directness of predator approach, degree of cover, direction of turning by a predator, and temperature. *Canadian Journal of Zoology* 81(6): 979-984. DOI: 10.1139/z03-079
- COOPER WE, PÉREZ-MELLADO V Y HAWLENA D (2007) Number, speeds, and approach paths of predators affect escape behavior by the Balearic Lizard, *Podarcis lilfordi*. *Journal of Herpetology* 41(2): 197-204. DOI: 10.1670/00221511(2007)41[197:NSAAPO]2.0.CO;2
- DEARBORN DC Y KARK S (2010) Motivations for conserving urban biodiversity. *Conservation biology* 24(2): 432-440. DOI: 10.1111/j.1523-1739.2009.01328.x

- DEVICHE P Y DAVIES S (2014) Reproductive phenology of urban birds: environmental cues and mechanisms. *Avian urban ecology: behavioural and physiological adaptations*. Oxford University Press, Oxford: 98-115
- DÍAZ M, MØLLER AP, FLENSTED-JENSEN E, GRIM T, IBÁÑEZ-ÁLAMO JD, JOKIMÄKI J Y TRYJANOWSKI P (2013) The geography of fear: a latitudinal gradient in anti-predator escape distances of birds across Europe. *PloS one* 8(5), e64634. DOI: 10.1371/journal.pone.0064634
- DOMENICI P Y BLAKE RW (1993) Escape trajectories in Angelfish (*Pterophyllum eimekei*). *Journal of Experimental Biology* 177(1): 253-272. DOI: 10.1242/jeb.177.1.253
- FERNÁNDEZ-JURICIC E, JIMENEZ MD Y LUCAS E (2002) Factors affecting intra-and inter-specific variations in the difference between alert distances and flight distances for birds in forested habitats. *Canadian Journal of Zoology* 80(7): 1212-1220. DOI: 10.1139/z02-104
- FULLER RA, WARREN PH, ARMSWORTH PR, BARBOSA O Y GASTON KJ (2008) Garden bird feeding predicts the structure of urban avian assemblages. *Diversity and Distribution*, 14(1): 131-137. DOI: 10.1111/j.1472-4642.2007.00439.x
- GARAMSZEGI LZ Y MØLLER AP (2011) Nonrandom variation in within-species sample size and missing data in phylogenetic comparative studies. *Systematic Biology* 60(6): 876-880. DOI: 10.2307/41316585
- GARCÍA-ARROYO M Y MACGREGOR-FORS I (2020) Tolerant to humans? Assessment of alert and flight initiation distances of two bird species in relation to sex, flock size, and environmental characteristics. *Ethology Ecology & Evolution* 32(5): 445-456
- GARDENER M (2017) *Statistics for ecologists using R and Excel: Data collection, exploration, analysis and presentation*. Pelagic Publishing Ltd.
- GRANT JW Y NOAKES DL (1987) Escape behaviour and use of cover by young-of-the-year Brook Trout, *Salvelinus fontinalis*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 44(8): 1390-1396
- GRAHAM MH (2003) Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. *Ecology* 84(11): 2809-2815. DOI: 10.1890/02-3114
- GRIFFIN AS (2004) Social learning about predators: a review and prospectus. *Animal Learning & Behavior* 32(1): 131-140
- IBÁÑEZ-ÁLAMO JD Y SOLER M (2010). Does urbanization affect selective pressures and life-history strategies in the Common Blackbird (*Turdus merula L.*)? *Biological Journal of the Linnean Society* 101(4): 759-766. DOI: 10.1111/j.1095-8312.2010.01543.x
- IBÁÑEZ-ÁLAMO JD, RUBIO E, BENEDETTI Y Y MORELLI F (2017) Global loss of avian evolutionary uniqueness in urban areas. *Global change biology* 23(8): 2990-2998. DOI: 10.1111/gcb.13567
- KULLBERG C Y LAFRENZ M (2007) Escape take-off strategies in birds: the significance of protective cover. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61(10): 1555-1560
- LEVEAU LM (2018) Urbanization, environmental stabilization and temporal persistence of bird species: a view from Latin America. *PeerJ* 6 e6056. DOI: 10.7717/peerj.6056
- LEVEAU LM (2021) Big cities with small green areas hold a lower species richness and proportion of migrant birds: A global analysis. *Urban Forestry & Urban Greening* 57, 126953. DOI: 10.1016/j.ufug.2020.126953
- LIMA SL (1993) Ecological and evolutionary perspectives on escape from predatory attack: a survey of North American birds. *The Wilson Bulletin* 1-47
- LIMA SL Y DILL LM (1990) Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian journal of zoology* 68(4): 619-640. DOI: 10.1139/z90-092
- LÜDECKE D (2018) Ggeffects: Tidy data frames of marginal effects from regression models. *Journal of Open Source Software* 3(26): 772. DOI: 10.21105/joss.00772
- MCCLEERY RA (2009) Change in Fox Squirrel anti-predator behaviors across the urban-rural gradient. *Landscape Ecology* 24: 483-493. DOI: 10.1007/s10980-009-9323-2
- MIKULA P (2014) Pedestrian density influences flight distances of urban birds. *Ardea* 102(1): 53-60. DOI: 10.5253/078.102.0105
- MØLLER AP (2008) Flight distance of urban birds, predation, and selection for urban life. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 63(1): 63-75. DOI: 10.1007/s00265-008-0636-y
- MØLLER AP (2015) *Escaping from predators: an integrative view of escape decisions*. Cambridge University Press
- MØLLER AP Y LIANG W (2013) Tropical birds take small risks. *Behavioral Ecology* 24(1): 267-272. DOI: 10.1093/beheco/ars163
- MØLLER AP, GRIM T, IBÁÑEZ-ÁLAMO JD, MARKÓ G Y TRYJANOWSKI P (2013) Change in flight initiation distance between urban and rural habitats following a cold winter. *Behavioral Ecology* 24(5): 1211-1217. DOI: 10.1093/beheco/art054
- MØLLER AP Y TRYJANOWSKI P (2014) Direction of approach by predators and flight initiation distance of urban and rural populations of birds. *Behavioral Ecology* 25(4): 960-966. DOI: 10.1093/beheco/aru073
- MORELLI F, MIKULA P, BENEDETTI Y, BUSSIÈRE R, JERZAK L Y TRYJANOWSKI P (2018) Escape behaviour of birds in

- urban parks and cemeteries across Europe: evidence of behavioural adaptation to human activity. *Science of the total environment* 631: 803-810. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2018.03.118
- MORELLI F, BENEDETTI Y, DÍAZ M, GRIM T, IBÁÑEZ-ÁLAMO JD, JOKIMÄKI J Y MØLLER AP (2019) Contagious fear: escape behavior increases with flock size in European gregarious birds. *Ecology and evolution* 9(10): 6096-6104. DOI: 10.1002/ece3.5193
- MORELLI F, MIKULA P, BLUMSTEIN D, DÍAZ M, MARKÓ G, JOKIMÄKI J, KAIANLAHTI-JOKIMÄKI M, FLOIGL K, ABOU ZEID F, SIRETCKAIA A Y BENEDETTI Y (2022) Flight initiation distance and refuge in urban birds. *Science of The Total Environment*. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2022.156939
- NUEVO CLA (2004) El riesgo de depredación en paseriformes: factores determinantes y estrategias para minimizar su efecto. Doctoral dissertation, Universidad Complutense de Madrid
- OYARZABAL, M., CLAVIJO, J., OAKLEY, L., BIGANZOLI, F., TOGNETTI, P., BARBERIS, I., ... & LEÓN, R. J. (2018). Unidades de vegetación de la Argentina. *Ecología austral*, 28(1), 40-63
- PAPOUCHIS CM, SINGER FJ Y SLOAN WB (2001) Responses of desert bighorn sheep to increased human recreation. *Journal of Wildlife Management* 65(3): 573-582. DOI: 10.2307/3803110
- PARRIS K Y SCHNEIDER A (2008) Impacts of traffic noise and traffic volume on birds of roadside habitats. *Ecology and Society* 14(1): 29. DOI: 10.5751/ES-02761-140129
- PIRATELLI AJ, FAVORETTO GR Y MAXIMIANO MF (2015) Factors affecting escape distance in birds. *Zoología* (Curitiba) 32: 438-444
- PRESTES TV, MANICA LT Y DE GUARALDO AC (2018) Behavioral responses of urban birds to human disturbance in urban parks at Curitiba, Paraná (Brazil). *Revista Brasileira de Ornitología* 26(2): 77-81
- REBOLO-IFRÁN N, CARRETE, M, SANZ-AGUILAR A, RODRÍGUEZ-MARTÍNEZ S, CABEZAS S, MARCHANT TA Y TELLA JL (2015) Links between fear of humans, stress and survival support a non-random distribution of birds among urban and rural habitats. *Scientific Reports* 5(1): 1-10
- ROBERTS G (1996) Why individual vigilance declines as group size increases. *Animal behaviour* 51(5): 1077-1086. DOI: 10.1006/anbe.1996.0109
- RODRIGUEZ-PRIETO I, FERNÁNDEZ-JURICIC E Y MARTÍN J (2008) To run or to fly: low cost versus low risk escape strategies in blackbirds. *Behaviour* 145(8): 1125-1138. DOI: 10.1163/156853908784474489
- ROSENBERG MS (2010) A generalized formula for converting chi-square tests to effect sizes for meta-analysis. *PloS one* 5(4): e10059. DOI: 10.1371/journal.pone.0010059
- SAMIA DS Y BLUMSTEIN DT (2015) Birds flush early and avoid the rush: an interspecific study. *PLoS One* 10(3): e0119906. DOI: 10.1371/journal.pone.0119906
- SAMIA DS, BLUMSTEIN DT, DÍAZ M, GRIM T, IBÁÑEZ-ÁLAMO JD, JOKIMÄKI J Y MØLLER AP (2017) Rural-urban differences in escape behavior of European birds across a latitudinal gradient. *Frontiers in Ecology and Evolution* 5: 66. DOI: 10.3389/fevo.2017.00066
- SANTOS EG, DIAS CO Y CORREA H (2022) Does habitat suitability affect flight-initiation distance in Burrowing Owls? *Heringeriana* 16: e917967-e917967
- SCHLESINGER MD, MANLEY PN Y HOLYOAK M (2008) Distinguishing stressors acting on land bird communities in an urbanizing environment. *Ecology* 89(8): 2302e2314. DOI: 10.1890/07-0256.1
- SERVICIO METEOROLÓGICO NACIONAL (s.f.). Estadísticas de largo plazo. <https://www.smn.gob.ar/estadisticas>
- SHOCHAT E, WARREN PS, FAETH SH, McINTYRE NE Y HOPE D (2006) From patterns to emerging processes in mechanistic urban ecology. *Trends in ecology & evolution* 21(4): 186-191. DOI: 10.1016/j.tree.2005.11.019
- SIROT E (2006) Social information, antipredatory vigilance and flight in bird flocks. *Animal Behaviour* 72(2): 373-382. DOI: 10.1016/j.anbehav.2005.10.028
- SPINDLER DÍAZ VL (2021) Percepción del riesgo de depredación y comportamiento de evitación en aves urbanas. Bachelor's thesis
- SRIDHAR H, BEAUCHAMP G Y SHANKER K (2009) Why do birds participate in mixed-species foraging flocks? A large-scale synthesis. *Animal Behaviour* 78(2): 337-347. DOI: 10.1016/j.anbehav.2009.05.008
- STANKOWICH T Y BLUMSTEIN DT (2005) Fear in animals: a meta-analysis and review of risk assessment. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 272: 2627-2634. DOI: 10.1098/rspb.2005.3251
- TÄTTE K, MØLLER AP Y MÄND R (2018) Towards an integrated view of escape decisions in birds: relation between flight initiation distance and distance fled. *Animal behaviour* 136: 75-86. DOI: 10.1016/j.anbehav.2017.12.008
- TÄTTE K (2020) Towards an integrated view of escape decisions in birds under variable levels of predation risk (Doctoral dissertation, Tartu University)
- R DEVELOPMENT CORE TEAM (2017) R: A Language and Environment for Statistical Computing
- THORNTON A Y LUKAS D (2012) Individual variation in cognitive performance: developmental and evolutionary perspectives. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 367(1562): 20110332

- of the Royal Society B: Biological Science, 367(1603): 2773-2783. DOI: 10.1098/rstb.2012.0214
- TISDALE V Y FERNÁNDEZ-JURICIC E (2009) Vigilance and predator detection vary between avian species with different visual acuity and coverage. *Behavioral Ecology* 20(5): 936-945. DOI: 10.1093/beheco/arp080
- TRYJANOWSKI P, MORELLI F, MIKULA P, KRIŠTÍN A, INDYKIEWICZ P, GRZYWACZEWSKI G Y JERZAK L (2017) Bird diversity in urban green space: a large-scale analysis of differences between parks and cemeteries in Central Europe. *Urban Forestry & Urban Greening* 27: 264-271. DOI: 10.1016/j.ufug.2017.08.014
- UCHIDA K, SUZUKI, K, SHIMAMOTO T, YANAGAWA H Y KOIZUMI I (2016) Seasonal variation of flight initiation distance in Eurasian red squirrels in urban versus rural habitat. *Journal of Zoology* 298(3): 225-231. DOI: 10.1111/jzo.12306
- WEI T Y SIMKO V (2017) R package “corrplot”: Visualization of a Correlation Matrix (Version 0.84)
- WESTON MA, MCLEOD EM, BLUMSTEIN DT Y GUAY PJ (2012) A review of flight-initiation distances and their application to managing disturbance to Australian birds. *Emu-Austral Ornithology* 112(4): 269-286. DOI: 10.1071/MU12026
- YDENBERG RC Y DILL LM (1986) The economics of fleeing from predators. In *Advances in the Study of Behavior* 16: 229-249. Academic Press. DOI: 10.1016/S0065-3454(08)60192-8
- ZHOU D Y CHU LM (2012) How would size, age, human disturbance, and vegetation structure affect bird communities of urban parks in different seasons? *Journal of Ornithology* 153(4): 1101-1112. DOI: 10.1007/s10336-012-0839-x