

Artículos

RESPUESTA DIFERENCIAL DE LA LECHUCITA VIZCACHERA (*Athene cunicularia*) A VOCALIZACIONES HETEROESPECÍFICAS

DIFFERENTIAL RESPONSE OF THE BURROWING OWL (*Athene cunicularia*)
TO HETERO SPECIFIC CALLS

Alejandro V. Baladrón^{1*}, Matilde Cavalli¹, María Susana Bó¹, Juan Pablo Isacch¹

¹Grupo Vertebrados, Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras (IIMyC), Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata - Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Funes 3350, Mar del Plata (B7602AYJ), Argentina

*abaladro@mdp.edu.ar

RESUMEN. Para muchas especies de aves las señales auditivas de coespecíficos representan una importante fuente de información sobre la calidad del hábitat, la presencia de recursos, y los riesgos potenciales en su entorno. Algunas especies tienen la capacidad de reconocer e interpretar también las señales de heteroespecíficos, mejorando así su percepción del ambiente. Este es el caso de la Lechucita Vizcachera (*Athene cunicularia*) que utiliza las vocalizaciones de alarma del Tero (*Vanellus chilensis*) como indicador de riesgo potencial. Diseñamos un estudio experimental de campo para determinar si las lechucitas responden diferencialmente al sonido de los teros en relación a otras aves simpátricas. Expusimos a individuos de lechucita a una secuencia aleatoria de sonidos que incluía tres tratamientos: llamadas de alarma de Tero, Cotorra (*Myiopsitta monachus*) y Hornero (*Furnarius rufus*), y registramos su respuesta como comportamientos de alerta o relajado. Encontramos una respuesta diferencial de las lechucitas a las vocalizaciones de los teros respecto a las de cotorras y horneros. Esta respuesta se verificó en un mayor tiempo de duración del estado de alerta, un incremento en la frecuencia de eventos de vigilancia, y un mayor tiempo de recuperación hacia el estado relajado después del tratamiento con sonido de Tero. La asociación Lechucita Vizcachera-Tero podría responder a una relación de mutuo beneficio, en la cual las lechucitas podrían mejorar su percepción del riesgo de depredación al contar con una alerta temprana y los teros obtendrían un mayor nivel de protección al asociarse con un depredador tope.

PALABRAS CLAVE. *Athene cunicularia*, comportamiento, riesgo de depredación, *Vanellus chilensis*, vocalizaciones de alarma

ABSTRACT. For many bird species, auditory signals of conspecifics represent a valuable source of information about habitat quality, resource availability, and potential risks in their environments. Some species can also recognize and interpret signals from heterospecifics, thus improving their perception of the environment. Such is the case of the Burrowing Owl (*Athene cunicularia*), which uses the alarm vocalizations of the Southern Lapwing (*Vanellus chilensis*) as an indicator of potential risk. We carried out an experimental field study to determine if burrowing owls differentially respond to lapwing sounds when compared to other sympatric birds. We exposed burrowing owl individuals to a random sequence of sounds that included three treatments: alarm calls from Southern Lapwing, Monk Parakeet (*Myiopsitta monachus*), and Rufous Hornero (*Furnarius rufus*), and recorded their responses as alert or relaxed behaviors. We found a differential response of burrowing owls to lapwings' vocalizations over those of parakeets and horneros. This response was verified by a longer duration of the alert state, an increase in the frequency of vigilance events, and a longer recovery time towards the relaxed state after the lapwings' sound treatment. The Burrowing Owl-Lapwing association could respond to a mutually beneficial interaction: owls could improve their perception of predation risk by relying on lapwings' alarm calls as an early warning of danger, and lapwings might obtain a higher level of protection by associating with a top predator.

KEYWORDS. alarm calls, *Athene cunicularia*, behavior, predation risk, *Vanellus chilensis*

La mayor parte de los animales son susceptibles a la depredación, por lo que el desarrollo de estrategias antidepredatorias es una respuesta adaptativa bajo una importante presión de selección (Ferrari et al. 2007). Esta respuesta suele manifestarse como un reconocimiento innato del riesgo de depredación, pero también puede ser una respuesta resultante del aprendizaje (Haff y Magrath 2012, 2013, Magrath y Bennet 2012). Para responder de manera eficiente a una amenaza potencial, los animales deben interpretar correctamente las señales del entorno que frecuentemente se presenta en la forma de “información pública” (Danchin et al. 2004, Jones et al. 2011). Esta información consiste en señales acústicas o visuales que son transmitidas de manera involuntaria de una especie a otra y que pueden ser utilizadas para valorar la calidad del hábitat (Goodale et al. 2010). Así, la capacidad de utilizar información pública incrementa la percepción del entorno, mejorando la posibilidad de evitar la depredación y, por lo tanto, implicaría beneficios para la supervivencia y el éxito reproductivo (Meise et al. 2018).

La emisión de vocalizaciones de alarma es un comportamiento antidepredatorio habitual de la mayor parte de las aves. Mediante estas vocalizaciones, el emisor brinda información acerca de un peligro inminente, permitiendo al receptor una respuesta temprana ante una potencial amenaza (Magrath et al. 2015). Esta respuesta suele manifestarse por un cambio rápido hacia comportamientos antidepredatorios típicos, tales como incrementar la vigilancia, moverse hacia un refugio o quedarse inmóvil (Magrath et al. 2020). La mayor parte de las especies responden efectivamente ante las vocalizaciones de alarma emitidas por miembros de su propia especie (coespecíficos), pero algunas especies tienen también la capacidad de reconocer las vocalizaciones de otras especies con las que comparten el mismo hábitat (heteroespecíficos) (Magrath et al. 2015). Las vocalizaciones coespecíficas pueden contener información más detallada para el receptor, como por ejemplo acerca de la proximidad de la amenaza o la dirección desde la cual proviene y suelen ser más confiables que las heteroespecíficas (Getschow et al. 2013). Las vocalizaciones heteroespecíficas, por su parte, pueden brindar información adicional sobre amenazas que no pueden ser detectadas por coespecíficos, o complementarlas (Fletcher Jr y Sieving 2010). La utilización de estas señales permite también que el receptor optimice el tiempo que invierte en vigilancia, pudiendo así dedicar más tiempo a otros comportamientos como forrajeo o cuidados parentales (Waterman y Mai 2020). Sin embargo, para

que una comunicación heteroespecífica sea estable requiere que tanto el emisor como el receptor se beneficien (o al menos no sean perjudicados) por esta relación (Danchin et al. 2004, Magrath et al. 2020).

Trabajos previos han demostrado que la Lechucita Vizcachera (*Athene cunicularia*) utiliza vocalizaciones de otras especies como señales auditivas de alarma. En Norteamérica este tipo de asociación se ha registrado con mamíferos con los cuales comparte los sitios de nidificación, como perritos de las praderas (*Cynomys ludovicianus*) y las ardillas terrestres (*Otospermophilus beecheyi*), cuyas cuevas utilizan las lechucitas para nidificar (Bryan y Wunder 2013, Henderson y Trulio 2019). En Sudamérica, hasta ahora, solo se ha encontrado una relación similar con un ave, el Tero (*Vanellus chilensis*), especie con la que suele nidificar en simpatria en la Región Pampeana (Cavalli et al. 2018a; Fig. 1). En un trabajo previo, se encontró que las lechucitas respondieron diferencialmente a las vocalizaciones de los teros (permaneciendo más tiempo en alerta) cuando se lo contrastó con ruidos ambientales naturales y artificiales. Esta respuesta, además, fue similar para ambientes rurales y urbanos y entre periodos reproductivo y no reproductivo (Cavalli et al. 2018a). Estos resultados indican que existe una importante consistencia en la asociación Lechucita Vizcachera-Tero. Si esta asociación fuera una relación consistente y consolidada, entonces podría esperarse que existiera una respuesta específica de las lechucitas a las vocalizaciones de alarma de los teros, diferenciada de la respuesta a vocalizaciones de alarma de otras especies de aves simpátricas.

Siguiendo los procedimientos y el diseño experimental de trabajos anteriores (Bryan y Wunder 2013, Cavalli et al. 2018a), en el presente trabajo expusimos



Figura 1. Lechucitas vizcacheras compartiendo el parche de nidificación con teros en un área periurbana del sudeste de la Provincia de Buenos Aires (Camet Norte, Partido de Mar Chiquita. Foto: AVB).

a individuos de Lechucita Vizcachera a tratamientos de vocalizaciones de tres especies de aves: Tero, Cotorra (*Myiopsitta monachus*) y Hornero (*Furnarius rufus*). La hipótesis de trabajo fue que la Lechucita Vizcachera responde de manera diferencial a las vocalizaciones de Tero respecto de las de Cotorra y Hornero. Esta respuesta se verificaría por un incremento en los comportamientos de alerta y antidepredatorios cuando son expuestas a vocalizaciones de Tero, respecto a los tratamientos restantes. El argumento subyacente es que la relación heteroespecífica está basada en las características de las especies asociadas y las similitudes entre ellas. El Tero se caracteriza por ser una especie particularmente territorial y agresiva y por sus vocalizaciones estridentes (Canevari et al. 1991), y dedica gran parte de su actividad diaria a vigilar y repeler intrusos (Costa 2002), por lo que constituye un buen "centinela" para otras aves. Esta especie comparte varias características con la Lechucita Vizcachera, presenta similitudes en cuanto a sus hábitos tróficos (ambos consumen principalmente insectos; Isacch 2001, Gantz et al. 2009, Cavalli et al. 2014) y de nidificación (nidos en el suelo; Canevari et al. 1991, Baladrón et al. 2021), tamaño corporal (Tero 200-280 g vs Lechucita Vizcachera 200-220 g; Baladrón et al. 2015, de la Peña 2016) y potenciales depredadores (Delibes et al. 2003, Vargas et al. 2007, Idoeta y Roesler 2012, Sade et al. 2012, Cavalli et al. 2016, Rebolo-Ifrán et al. 2017). Si bien la Cotorra y el Hornero son dos especies ubicuas, vocalmente activas y comparten ambiente con la Lechucita Vizcachera al igual que el Tero, es presumible que su relación no sea tan estrecha. Esto es porque a diferencia del Tero, estas especies nidifican en árboles, pasan menos tiempo en el suelo, tienen menor tamaño corporal y son poco agresivas. Por esto también es probable que tengan depredadores diferentes a los de las lechucitas y consecuentemente sus vocalizaciones de alarma respondan a otros estímulos. En consecuencia, esperamos encontrar una respuesta diferencial por parte de la Lechucita Vizcachera al ser expuestas a las diferentes vocalizaciones de aves simpátricas, la cual se verificaría por un incremento en los comportamientos de alerta y antidepredatorios cuando son expuestas a vocalizaciones de Tero, respecto a los tratamientos restantes.

MÉTODOS

Área de estudio

El trabajo fue realizado en el sudeste de la Región Pampeana (Provincia de Buenos Aires, Argentina).

Históricamente el paisaje de esta región estuvo dominado por pastizales (Soriano et al. 1991), pero actualmente se encuentra muy modificado por la agricultura, ganadería y otras actividades humanas (Bilenca y Miñarro 2004). Como resultado de esto, el paisaje actual se presenta como un mosaico de usos de la tierra, que incluye una diversidad de ambientes naturales, tales como pastizales, marismas, dunas costeras y bosques nativos, combinados con ambientes modificados, tales como cultivos, campos de pastoreo y zonas urbanas (Isacch et al. 2016). Dado que la actividad ganadera es predominante en el sudeste de la Región Pampeana, cerca del 80% del uso de la tierra corresponde a campos de pastoreo para ganado (Baladrón et al. 2016). Los cultivos, dominados por soja, maíz, y trigo, están limitados a los suelos altos de mayor calidad para la agricultura (Zelaya et al. 2016). Las zonas urbanas utilizadas en el estudio comprendieron principalmente áreas periurbanas compuestas por pequeñas localidades turísticas con baja densidad de población (menos de 800 habitantes), así como también áreas suburbanas de la ciudad de Mar del Plata.

Diseño de muestreo

Durante 2015 realizamos la búsqueda de lechucitas vizcacheras en el área de estudio, mediante recorridos en vehículo a través de rutas y caminos vecinales. Los ensayos se concentraron en el mes de octubre (inicio del periodo reproductivo), dado que es cuando todas las especies estudiadas presentan actividad de defensa activa de los nidos. Una vez que localizamos al individuo, identificamos y geoposicionamos el sitio y esperamos 5 min antes de comenzar el experimento. Realizamos un total de 15 experimentos sobre 15 individuos diferentes de nidos distintos, cada experimento se realizó por única vez. Siguiendo los procedimientos descritos por Bryan y Wunder (2013), expusimos al individuo a tres tratamientos: vocalizaciones de Tero (T), Cotorra (C) y Hornero (H). Estas vocalizaciones fueron grabadas previamente en el ambiente natural de cada especie y luego editadas digitalmente con el programa libre Audacity (Audacity Team 2014) para combinar las vocalizaciones y crear las secuencias. Los tratamientos finales comprendieron una sucesión de sonidos típicos de cada especie, incluyendo vocalizaciones de alarma. A éstos se agregó un cuarto tratamiento, consistente en sonido ambiente que fue usado para separar los tratamientos T-C-H, y considerado como tratamiento control (Silencio, S). En consecuencia, durante cada ensayo expusimos al individuo focal a una secuencia aleatoria de los tratamientos T-C-H (30 s cada tratamien-

to) separados entre sí por un tratamiento S (60 s). El tiempo total registrado fue el mismo en todos los ensayos. Paralelamente, registramos el comportamiento del individuo focal con una videocámara HD montada dentro del vehículo a unos 50 m de distancia (Manning y Kaler 2011, Bryan y Wunder 2013). Posteriormente, observamos los videos obtenidos durante este muestreo en una computadora portátil y registramos los comportamientos de respuesta de los individuos focales durante los experimentos. Categorizamos los diferentes estados (comportamiento extendido en el tiempo) y eventos (comportamientos puntuales) como “relajado” y “alerta” (Martin y Bateson 1993, Gaibani y Csermely 2007). Consideramos que los individuos focales estaban en estado de alerta cuando realizaban vigilancia (ojos abiertos, observación atenta, cabeza erguida). Asimismo, registramos como eventos alerta cuando realizaban movimientos repentinos de la cabeza (para mirar hacia arriba y los costados), o cuando escapaban (huían volando o se metían en la cueva). Consideramos que los individuos estaban en estado relajado cuando se encontraban en descanso o reposo (cabeza retraída, ojos cerrados o semicerrados, escaso movimiento). Asimismo, registramos como eventos relajados cuando forrajeaban, caminaban cerca del nido, o se acicalaban. Usando el programa libre BORIS v.2.2 (Friard y Gamba 2016), registramos la duración de cada estado de comportamiento (2 estados: alerta, relajado) y la frecuencia de cada evento (5 eventos: mueve cabeza, escapa, forrajea, camina, se acicala). Posteriormente, calculamos el tiempo total que los individuos focales estuvieron alerta durante cada ensayo y para cada tratamiento. Los estados se expresan como proporción del tiempo total para cada actividad y los eventos como frecuencia (número de eventos por min). Como medidas complementarias, calculamos también la latencia de respuesta y el tiempo de recuperación. Medimos la latencia de respuesta a cada tratamiento como el tiempo (seg) desde el inicio del tratamiento sonoro hasta que el individuo focal pasaba de estado relajado a alerta. Para cuantificar la latencia tomamos en cuenta solamente los casos en que el individuo estaba en estado relajado antes de iniciar el tratamiento correspondiente. Finalmente, medimos la recuperación como el tiempo (seg) que tardaba el individuo en volver al estado relajado, después del estado de alerta en cada tratamiento. Para cuantificar la recuperación tomamos en cuenta solamente los casos en que el individuo retornó al estado relajado antes del inicio del siguiente tratamiento.

Análisis de datos

Utilizamos ANOVA de medidas repetidas de una vía para comparar el efecto del tratamiento sobre el tiempo que los individuos permanecieron en alerta, y comparaciones múltiples de Bonferroni para determinar diferencias entre tratamientos (Zar 2010). Realizamos una serie de análisis preliminares sobre los datos para determinar las variables redundantes o con bajo poder explicativo. En consistencia con lo informado por Cavalli et al. (2018a), encontramos que el tipo de ambiente, el sexo del individuo focal y la cantidad de individuos presentes durante el ensayo no influyeron de manera significativa en la respuesta del individuo focal. En base a esto, excluimos dichas variables de los análisis finales. Utilizamos la prueba de Kruskal-Wallis para comparar la latencia y recuperación entre los diferentes tratamientos, y comparaciones múltiples de Dunn para determinar diferencias entre tratamientos (Zar 2010). Finalmente, utilizamos la prueba de Kruskal-Wallis para comparar la frecuencia de cada tipo de evento entre los diferentes tratamientos y comparaciones múltiples de Dunn para determinar diferencias entre tratamientos (Zar 2010). Todos los análisis fueron realizados utilizando el programa R (R Development Core Team 2018).

RESULTADOS

Realizamos un total de 15 ensayos a individuos diferentes de Lechucita Vizcachera pertenecientes a 15 nidos distintos al inicio del periodo reproductivo (octubre). Si bien el tamaño muestral fue modesto, el patrón fue muy marcado: las lechucitas vizcacheras mostraron una mayor respuesta a las vocalizaciones de teros (tratamiento T) que a las de horneros (H) y cotorras (C). Los individuos focales cambiaron desde un estado relajado a estado de alerta en el 91.6% de los ensayos para el tratamiento T, y en 66.6% y 31.7% de los ensayos para los tratamientos H y C, respectivamente. Asimismo, los resultados muestran que las lechucitas aumentaron significativamente el tiempo que permanecieron alerta en respuesta al tratamiento T, en comparación con los tratamientos H, C y S, que no mostraron diferencia entre sí (ANOVA/Bonferroni: $F_{3,14} = 9.19, P = 0.001$; Fig. 2). No encontramos diferencias significativas en el tiempo de latencia desde el inicio del tratamiento hasta el inicio del estado de alerta del individuo focal (Kruskal-Wallis: $H_{2,26} = 3.898, P = 0.142$; Fig. 3a). Sin embargo, los individuos tardaron más tiempo en recuperar el estado relajado después de entrar en estado de alerta en el tratamiento T respecto a los restantes tratamientos (Kruskal-Wallis/

Tabla 1. Frecuencia con la que las lechucitas realizaron diferentes tipos de actividades puntuales, como caminar, forrajear, acicalarse, escapar y mover la cabeza (vigilancia). Los valores son expresados como número de eventos min-1 (±EE). Letras diferentes indican diferencias significativas dentro de cada tipo de evento.

Trata- miento	Camina		Forrajea		Se acicala		Escapa		Mueve cabeza	
C	0.00	±0.00 A	0.28	±0.28 A	0.12	±0.12 A	0.00	±0.00 A	6.36	±0.81 A
H	0.13	±0.13 A	0.11	±0.11 A	0.11	±0.11 A	0.00	±0.00 A	8.43	±0.97 AB
T	0.27	±0.26 A	0.00	±0.00 A	0.14	±0.13 A	0.27	±0.18 A	13.57	±1.76 B
S	0.25	±0.13 A	0.13	±0.13 A	0.83	±0.35 B	0.13	±0.06 A	06.04	±0.67 A

Dunn: $H_{2,20} = 9.486, P = 0.009$; Fig. 3b).

Las lechucitas frecuentemente realizaron movimientos de cabeza para vigilar el entorno, siendo mayor la frecuencia de este tipo de evento durante el tratamiento T, respecto de los tratamientos C y S (Kruskal-Wallis/Dunn: $H_{3,59} = 17.11, P < 0.001$); la frecuencia de este comportamiento fue intermedia para el tratamiento H (Tabla 1). Los eventos de acicalado fueron más frecuentes durante los periodos de silencio (S) que durante los tratamientos con sonido (Kruskal-Wallis/Dunn: $H_{3,59} = 8.55, P < 0.01$). No se registraron diferencias en la frecuencia con la cual los individuos focales realizaron eventos de caminata, forrajeo y escape entre los diferentes tratamientos ($P > 0.05$), estos tres tipos de eventos presentaron una baja frecuencia (Tabla 1).

DISCUSIÓN

En este trabajo estudiamos de qué manera la Lechucita Vizcachera responde y hace uso de vocalizaciones de tres especies de aves con las que comparte hábitat: el Tero, la Cotorra y el Hornero. Nuestros resultados indican que las lechucitas reconocen y responden diferencialmente a las vocalizaciones de los teros respecto a las de horneros y cotorras. Esto quedó evidenciado por la alta proporción de respuesta de alerta de los individuos focales ante las vocalizaciones de teros, así como también por el aumento en la proporción del tiempo que permanecieron en estado de alerta ante este estímulo sonoro. Si bien se observó una tendencia a cierta respuesta intermedia a los sonidos de horneros, las diferencias no fueron significativas. Las lechucitas también incrementaron la frecuencia de eventos de vigilancia activa frente a la reproducción de vocalizaciones de los teros en comparación con los restantes tratamientos. Estos resultados van en línea con los antecedentes sobre la especie en otras partes de su distribución. Por ejemplo, Bryan y Wunder (2013) mostraron que en Colorado (EEUU) las lechucitas responden más rápido e incrementan su estado alerta ante las vocalizaciones de perritos de las praderas, mientras que Henderson y Trulio (2019) encontraron una relación similar con las ardillas terrestres en California (EEUU). En Norteamérica la capacidad de la Lechucita Vizcachera para interpretar sonidos de mamíferos podría explicarse por una consecuencia lógica resultante de la fuerte asociación entre las lechucitas y estos mamíferos cavadores que les proveen las cuevas para nidificar. En Sudamérica, no se han encontrado este tipo de relaciones entre mamíferos excavadores y la Lechucita Vizcachera. La Vizcacha (*Lagostomus maximus*) es el principal mamífero excavador al que se asocian las lechucitas vizcacheras en el extremo sur de su distribución (Villarreal et al. 2005) y del cual deriva el nombre

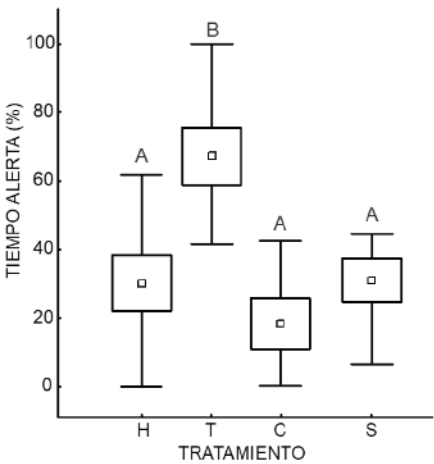


Figura 2. Porcentaje de tiempo que las lechucitas vizcacheras permanecieron en estado de alerta en respuesta a los diferentes tratamientos sonoros en el sudeste de la Región Pampeana. Los individuos fueron expuestos a tres tratamientos: vocalizaciones de Hornero (H), Tero (T), y Cotorra (C), intercalados con sonido ambiente (S). Los gráficos representan las medias, los errores estándar (EE) y los rangos para cada tratamiento. Letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.001$).

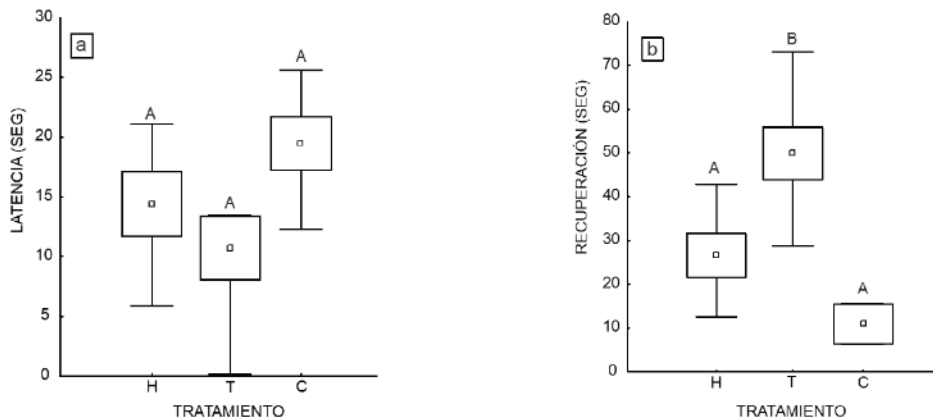


Figura 3. Tiempo de latencia (a) y recuperación (b) de las lechucitas vizcacheras en respuesta a las vocalizaciones de Hornero (H), Tero (T), y Cotorra (C). La latencia es el tiempo (seg) desde el inicio del tratamiento sonoro hasta que el individuo pasa de estado relajado a alerta. La recuperación es el tiempo (seg) que tarda el individuo en volver al estado relajado, después del estado de alerta en cada tratamiento. Los gráficos representan las medias, los errores estándar (EE) y los rangos para cada tratamiento. Letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.001$).

vulgar de la especie en Argentina. Al ser considerada plaga para la agricultura, las poblaciones de vizcachas han sido diezgadas durante décadas conduciendo a su desaparición en amplias zonas de Argentina (Machicote et al. 2004). De este modo, la mayoría de las poblaciones de lechucitas han perdido su asociado natural, debiendo obtener sus cuevas de otras especies o construyéndolas ellas mismas (Martínez et al. 2017). Estos factores limitan nuestra capacidad para saber si las lechucitas responden a los sonidos de su asociado natural, lo cual es un aspecto que merece evaluación considerando además que a diferencia de los perritos de las praderas y las ardillas, la Vizcachera es una especie eminentemente nocturna.

Es probable que la asociación Lechucita Vizcachera-Tero esté vinculada con la similitud entre estas especies en relación a sus requerimientos de hábitat y sitio de nidificación, pero el uso de la información provista por los teros por parte de las lechucitas aparecería como un factor derivado. La estabilidad de esta comunicación dependerá de que ambas especies obtengan beneficios de la misma (mutualismo) o que al menos no sean perjudicados por la actividad de la otra especie (Danchin et al. 2004, Magrath et al. 2020). La factibilidad de que exista una relación mutualista entre la Lechucita Vizcachera, que es un depredador tope, y el Tero, una presa potencial, estaría regulada por las características de estas especies que determinan que puedan nidificar en simpatria, con frecuencia utilizando el mismo parche de nidificación. Por un lado, los teros serían vulnerables a la depredación de lechucitas ocasionalmente en el estadio de pichones (Poulin et al. 2020), pero los adultos

estarían prácticamente exentos de sufrir depredación por esta rapaz. Esto es porque los teros adultos tienen un peso corporal similar o incluso superior al de una lechucita adulta (200-280 g vs 200-220 g respectivamente; Baladrón et al. 2015, de la Peña 2016) y, además, porque los teros presentan un comportamiento antidepredatorio muy agresivo que incluye, además de las vocalizaciones de alarma, vuelos rasantes y ataques directos valiéndose de los espolones de sus alas (Oniky 1986). Muchas veces estos comportamientos defensivos son llevados a cabo por varios individuos (mobbing), incrementando así su poder disuasivo contra eventuales atacantes (Costa 2002). Por otro lado, el consumo de aves por parte de la Lechucita Vizcachera es bastante infrecuente, dado que numéricamente su principal presa son los artrópodos del suelo, en especial coleópteros de tamaño medio a grande que consumen en las proximidades del nido (Cavalli et al. 2014) y los roedores en cuanto al aporte de biomasa (Bó et al. 2007). Los teros también consumen artrópodos terrestres, pero principalmente presas de pequeño tamaño y larvas que toman del suelo (Gantz et al. 2009). Este aspecto podría ser importante en la relación Lechucita Vizcachera-Tero, ya que compartirían el mismo tipo de dieta y áreas de forrajeo, pero manteniendo un bajo solapamiento trófico.

El riesgo de depredación emerge entonces como un factor clave para que una relación mutualista de este tipo se establezca, siendo una condición decisiva que las especies involucradas tengan depredadores comunes. Los huevos y pichones de los teros son presas habituales de perros domésticos, zorros y rapaces (Marín 2014), que también serían depredado-

res potenciales de pichones de las lechucitas (Cavalli 2017, Rebolo-Ifrán et al. 2017). Las lechucitas se beneficiarían de la presencia de los teros, ya que las vocalizaciones de alarma de esta especie servirían como una alerta temprana de un peligro inminente o potencial (Cavalli et al. 2018a). Al contar con esta alerta temprana las lechucitas podrían relajar su vigilancia y dedicar su tiempo y energía a otras actividades como el forrajeo. Del mismo modo, los teros podrían beneficiarse de las vocalizaciones de alarma de las lechucitas, pero también de la protección que puede brindar un depredador tope nidificando en el mismo parche (Quinn y Ueta 2008). Asimismo, al ser la Lechucita Vizcachera una especie que está activa de noche y que suele utilizar perchas para forrajear y vigilar, podría servir al Tero como un respaldo en su vigilancia, en especial durante el periodo nocturno de mayor vulnerabilidad. En este sentido, parece plausible que las lechucitas respondan y reaccionen de manera más efectiva frente a las vocalizaciones de teros que a las de especies que nidifican en lugares altos o más protegidos como horneros y cotorras. Más estudios son necesarios para comprender si la respuesta de la Lechucita Vizcachera frente a sonidos de alarma de los teros son aprendidas durante su desarrollo ontogénico (ver Magrath et al. 2015) o si se trata de una respuesta innata resultado de una historia coevolutiva de ambas especies en el sur de su distribución. Asimismo, sería importante profundizar en comparaciones para determinar si esta relación tiene variaciones entre las distintas etapas del ciclo reproductivo, como también si se produce habituación de las lechucitas ante el estímulo reiterado de vocalizaciones de teros (Cavalli et al. 2018b). Por otro lado, la tendencia observada de una mayor respuesta a los horneros que a las cotorras sugieren que las características de las vocalizaciones podrían también influir en la respuesta de las lechucitas, un aspecto que debería abordarse en futuros estudios.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue solventado mediante un subsidio de la Universidad Nacional de Mar de Plata para el Laboratorio de Vertebrados (EXA 15-E317).

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- AUDACITY TEAM (2014) Audacity: free audio editor and recorder. Version 2.1.0 (URL: <https://www.audacityteam.org>)
- BALADRÓN AV, CAVALLI M, BÓ MS E ISACCH JP (2021) Nest dimensions, burrow-lining, and decoration behavior of burrowing owls in the Pampas. *Journal of Raptor Research* 55:255–266
- BALADRÓN AV, CAVALLI M, BÓ MS, ISACCH JP, MARTÍNEZ G Y MADRID EA (2015) Body size and sexual dimorphism in the southernmost subspecies of the Burrowing Owl (*Athene cunicularia cunicularia*). *Journal of Raptor Research* 49:479–485
- BALADRÓN AV, ISACCH JP, CAVALLI M Y BÓ MS (2016) Habitat selection by burrowing owls *Athene cunicularia* in the Pampas of Argentina: a multiple-scale assessment. *Acta Ornithologica* 51:137–150
- BILENCA D Y MIÑARRO F (2004) *Identification of valuable grassland areas in Pampas and Campos of Argentina, Uruguay and South Brazil*. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires
- BÓ MS, BALADRÓN AV Y BIONDI LM (2007) Ecología trófica de Falconiformes y Strigiformes: tiempo de síntesis. *El Hornero* 22:97–115
- BRYAN RD Y WUNDER MB (2013) Western burrowing owls (*Athene cunicularia hypugaea*) eavesdrop on alarm calls of Black-Tailed Prairie Dogs (*Cynomys ludovicianus*). *Ethology* 119:1–9
- CANEVARI M, CANEVARI P, CARRIZO R, HARRIS G, RODRÍGUEZ MATA J Y STRANECK RJ (1991) *Nueva guía de las aves argentinas*. Fundación Acindar, Buenos Aires
- CAVALLI M (2017) *Respuesta comportamental y adaptativa de la Lechucita Vizcachera (Athene cunicularia) frente al avance de la urbanización*. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Mar del Plata, Mar del Plata
- 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
- CAVALLI M, BALADRÓN AV, ISACCH JP Y BÓ MS (2018a) Burrowing Owls eavesdrop on Southern Lapwings' alarm calls to enhance their antipredatory behaviour. *Behavioural Processes* 157:199–203
- CAVALLI M, BALADRÓN AV, ISACCH JP, MARTÍNEZ G Y BÓ MS (2014) Prey selection and food habits of breeding Burrowing Owls (*Athene cunicularia*) in natural and modified habitats of Argentine pampas. *Emu – Austral Ornithology* 114:184–188
- CAVALLI M, BALADRÓN AV, ISACCH JP, BIONDI LM Y BÓ MS (2018b) The role of habituation in the adjustment to urban life: an experimental approach

- with Burrowing Owls. *Behavioural Processes* 157:250–255
- COSTA LCM (2002) O comportamento interespecífico de defesa do Quero-quero, *Vanellus chilensis* (Molina, 1782) (Charadriiformes, Charadriidae). *Revista de Etología* 4:95–108
- DANCHIN E, GIRALDEAU LA, VALONE TJ Y WAGNER RH (2004) Public information: from noisy neighbours to cultural evolution. *Science* 305:487–491
- DELIBES M, TRAVAINI A, ZAPATA SC Y PALOMARES F (2003) Alien mammals and the trophic position of the Lesser Grison (*Galictis cuja*) in Argentinean Patagonia. *Canadian Journal of Zoology* 81:157–162
- FERRARI MC, GONZALO A, MESSIER F Y CHIVERS DP (2007) Generalization of learned predator recognition: an experimental test and framework for future studies. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274:1853–1859
- FLETCHER JR RJ Y SIEVING KE (2010) Social-information use in heterogeneous landscapes: a prospectus. *Condor* 112:225–234
- FRIARD O Y GAMBA M (2016) BORIS: a free, versatile open-source event-logging software for video/audio coding and live observations. *Methods in Ecology and Evolution* 7:1325–1330
- GAIBANI G Y CSERMELY D (2007) Behavioral studies. Pp. 117–128 en: Bird DM y Bildstein KL (eds) *Raptor Research and Management Techniques*. Hancock House Publishers, Blaine
- GANTZ A, SADE S Y RAU J (2009) Winter diet and feeding preferences of the Southern Lapwing (*Vanellus chilensis*, Molina 1782) in pastures of southern Chile. *Boletín Chileno de Ornitología* 15:87–93
- GETSCHOW CM, RIVERS P, STERMAN S, LUMPKIN DC Y TARVIN KA (2013) Does Gray Squirrel (*Sciurus carolinensis*) response to heterospecific alarm calls depend on familiarity or acoustic similarity? *Ethology* 119:983–992
- GOODALE E, BEAUCHAMP G, MAGRATH RD, NIEH JC Y RUXTON GD (2010) Interspecific information transfer influences animal community structure. *Trends in Ecology and Evolution* 25:354–361
- HAFF TM Y MAGRATH RD (2012) Learning to listen? Nestling response to heterospecific alarm calls. *Animal Behaviour* 84:1401–1410
- HAFF TM Y MAGRATH RD (2013) Eavesdropping on the neighbours: fledgling response to heterospecific alarm calls. *Animal Behaviour* 85:411–418
- HENDERSON LA Y TRULIO LA (2019) Can California ground squirrels reduce predation risk to burrowing owls? *Journal of Raptor Research* 53:172–179
- IDOETA FM Y ROESLER I (2012) Presas consumidas por el Carancho (*Caracara plancus*) durante el período reproductivo, en el noreste de la provincia de Buenos Aires. *Nuestras Aves* 57:79–82
- ISACCH JP (2001) *Ecología de aves migratorias (Charadrii) durante la invernada en pastizales del sudeste de la provincia de Buenos Aires, Argentina*. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata, La Plata
- ISACCH JP, BÓ MS, VEGA LE, FAVERO M, BALADRÓN AV, PRETELLI MG, STELLATELLI OA, CARDONI DA, COPELLO S, BLOCK C, CAVALLI M, COMPARTORE V, MARIANO-JELICICH R, BIONDI LM, GARCÍA GO Y SECO PON JP (2016) Diversidad de Tetrapodos en un mosaico de ambientes del sudeste de la ecorregión Pampas como herramienta para planificar en conservación. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 18:211–233
- JONES P, PAGE R, HARTBAUER M Y SIEMERS B (2011) Behavioral evidence for eavesdropping on prey song in two Palearctic sibling bat species. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65:333–340
- MACHICOTE M, BRANCH LC Y VILLARREAL D (2004) Burrowing owls and burrowing mammals: are ecosystem engineers interchangeable as facilitators? *Oikos* 106:527–535
- MAGRATH RD Y BENNETT TH (2012) A micro-geography of fear: learning to eavesdrop on alarm calls of neighbouring heterospecifics. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279:902–909
- MAGRATH RD, HAFF TM, FALLOW PM Y RADFORD AN (2015) Eavesdropping on heterospecific alarm calls: from mechanisms to consequences. *Biological Reviews* 90:560–586
- MAGRATH RD, HAFF TM E IGIC B (2020) Interspecific communication: gaining information from heterospecific alarm calls. Pp. 287–314 en: Aubin T y Mathevon N (eds) *Coding strategies in vertebrate acoustic communication*. Springer, Cham
- MANNING JA Y KALER RSA (2011) Effects of survey methods on Burrowing Owl behaviors. *Journal of Wildlife Management* 75:525–530
- MARÍN M (2014) Distribución, fenología reproductiva, e historia natural del Queltehue (*Vanellus chilensis*)

- en la zona central de Chile. *Boletín Museo Nacional de Historia Natural* 63:119–126
- MARTIN P Y BATESON P (1993) *Measuring Behavior: An Introductory Guide*. Second ed. Cambridge University Press, Cambridge
- MARTÍNEZ G, BALADRÓN AV, CAVALLI M, BÓ MS E ISACCH JP (2017) Microscale nest-site selection by the Burrowing Owl in the Pampas of Argentina. *Wilson Journal of Ornithology* 129:62–70
- MEISE K, FRANKS DW Y BRO-JØRGENSEN J (2018) Multiple adaptive and non-adaptive processes determine responsiveness to heterospecific alarm calls in African savannah herbivores. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 285:20172676
- ONIKY Y (1986) Nesting of the Southern Lapwing *Vanellus chilensis* in São Paulo, Brazil. *Avicultural Magazine* 92:151–156
- DE LA PEÑA MR (2016) Aves argentinas: descripción, comportamiento, reproducción y distribución. Charadriidae a Trochilidae. *Comunicaciones del Museo Provincial de Ciencias Naturales* (Nueva Serie) 19:1–436
- POULIN RG, TODD LD, HAUG EA, MILLSAP BA Y MARTELL MS (2020) Burrowing Owl (*Athene cunicularia*). Birds of the World. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca
- QUINN JL Y UETA M (2008) Protective nesting associations in birds. *Ibis* 150:146–167
- R DEVELOPMENT CORE TEAM (2018) R: a language and environment for statistical computing. R foundation for statistical computing, Vienna (URL: <http://www.R-project.org>)
- REBOLO-IFRÁN N, TELLA JL Y CARRETE M (2017) Urban conservation hotspots: predation release allows the grassland-specialist Burrowing Owl to perform better in the city. *Scientific Reports* 7:1–9
- SADE S, RAU JR Y ORELLANA JI (2012) Dieta del Quique (*Galictis cuja*, Molina 1782) en un remanente de bosque valdiviano fragmentado del sur de Chile. *Gayana* 76:112–116
- SORIANO A, LEÓN RJ, SALA OE, LAVADO RS, DEREGIBUS VA, CAUHÉPÉ MA, SCAGLIA OA, VELÁSQUEZ CA Y LEMCOFF JH (1991) Río de la Plata grasslands. Pp. 367–407 en: Coupland RT (ed) *Natural Grasslands*. Elsevier, New York
- VARGAS RJ, BÓ MS Y FAVERO M (2007) Diet of the Southern Caracara (*Caracara plancus*) in Mar Chiquita Reserve, Southern Argentina. *Journal of Raptor Research* 41:113–121
- VILLARREAL D, MACHICOTE M, BRANCH LC, MARTÍNEZ JJ Y GOPAR A (2005) Habitat patch size and local distribution of burrowing owls (*Athene cunicularia*) in Argentina. *Ornitología Neotropical* 16:529–537
- WATERMAN JM Y MAI M (2020) Eavesdropping of an African ground squirrel on the heterospecific alarm calls of a noisy ground-nesting bird. *Ethology* 126:1122–1130
- ZAR JH (2010) *Biostatistical analysis*, 5th edn. Prentice Hall, Englewood Cliffs
- ZELAYA K, VAN VLIET J Y VERBURG PH (2016) Characterization and analysis of farm system changes in the Mar Chiquita basin, Argentina. *Applied Geography* 68:95–103