



¿Cómo localizan las aves a las hormigas arrieras *Eciton burchellii*? El caso del seguidor obligatorio de hormigas arrieras *Phaenostictus mcleannani* (Ocellated Antbird)

Johel Chaves-Campos

Council on International Educational Exchange

Tropical Ecology and Conservation study abroad program in Monteverde, Costa Rica

JohelChaves@gmail.com

Resumen

En este artículo describo como Phaenostictus mcleannani, un ave seguidora obligatoria de hormigas arrieras Eciton burchellii, encuentra los enjambres de estas hormigas todos los días. Primero, estas aves defienden un territorio para vivir con su pareja, anidar y dormir. Este territorio es exclusivo para efectos de dormitorio y anidación, pero no es exclusivo para efectos de alimentación, pues varias parejas adultas de P. mcleannani se alimentan en el mismo enjambre de hormigas simultáneamente. Sin embargo, los individuos dominan a otros cuando los hormigueros están dentro de sus áreas de dormitorio, lo que se traduce en mayor acceso a las presas en el enjambre de hormigas. Segundo, las aves establecen tratos de tolerancia recíproca con las parejas que tienen territorios de dormitorio/anidación al lado de los suyos para aumentar la cantidad de días en que pueden comer cuando las hormigas están en un territorio vecino adyacente. Tercero, estas aves visitan solamente un enjambre de hormigas por día si el enjambre está ubicado en su área de dormitorio, pero visitan varios hormigueros cuando no hay ninguno en su área de dominancia. Cuarto, P. mcleannani sigue a otros individuos de la misma especie para aprovechar el conocimiento



colectivo sobre donde se encuentran los hormigueros de las hormigas arrieras E. burchellii en el vecindario, cuando así lo necesitan. La similitud entre algunos de los comportamientos de P. mcleannani y el comportamiento de otras especies seguidoras obligatorias de hormigas arrieras E. burchellii, sugiere que todas estas especies abandonaron el comportamiento territorial ancestral para poder explotar esta fuente de recursos alimenticios. Phaenostictus mcleannani parece ser la especie más especializada en alimentarse de enjambres de la hormiga arriera E. burchellii.

Palabras claves: hormigas arrieras, enjambre, *Eciton burchellii*, *Phaenostictus mcleannani*, ocellated antbird, Estación Biológica La Selva, Costa Rica

Introducción

Más de 100 especies de aves tropicales, tanto de los trópicos Africanos como Americanos, se observan siguiendo enjambres de hormigas arrieras (llamadas también guerreras, de ejército, marabuntas, entre otros) para capturar los insectos y otros artrópodos que tratan de escapar de estas hormigas depredadoras (Willis y Oniki 1978, Peters *et al.* 2008, Obando Calderón y Chaves-Campos 2008, Chaves-Campos 2011). En su cacería, las hormigas obligan a diversos artrópodos a salir de sus escondites y volverse visibles a las aves. Los saltamontes, cucarachas, arañas, entre otros corren o saltan para tratar de escapar de las hormigas arrieras, convirtiéndose así en presas fáciles para las aves. Se vuelven comida fácil.

La mayoría de estas especies de aves son oportunistas y se alimentan en enjambres de hormigas arrieras ocasionalmente, solamente cuando los encuentran por casualidad. Unas pocas especies son observadas con mucha regularidad en estos enjambres de hormigas, por lo que son consideradas especialistas (Willis y Oniki 1978, Swartz 2001, Willson 2004, Peters *et al.* 2008). Se cree que las especies especialistas siguen a las hormigas constantemente, por lo que son denominadas como “seguidoras obligatorias”. Seguir a estas hormigas no es tarea fácil. La especie americana más seguida es *Eciton burchelli*, pues a diferencia de otras especies sus nidos no son subterráneos y sus enjambres son grandes. Por esta razón son predecibles. Las hormigas de la especie *E. burchelli* son nómadas, y mueven sus nidos durante la noche, hasta 300

¿Cómo localizan las aves a las hormigas arrieras *Eciton burchellii*?



Phaenostictus mcleannani (Ocellated Antbird), Elidier Vargas, fotógrafo



metros, mientras las aves duermen (Willis 1967, Franks y Fletcher 1983, Vidal-Riggs y Chaves-Campos 2008). Además, solamente forman enjambres en alrededor del 40% de los días de su ciclo reproductivo. Más específicamente, tienen un ciclo reproductivo de cinco semanas, y forman enjambres durante dos de esas cinco semanas (Willis 1967, Franks y Fletcher 1983).

En este artículo pretendo informar cómo es que las aves seguidoras obligatorias de hormigas arrieras *E. burchellii* han resuelto estos problemas y logran encontrar sus enjambres todos los días. Para una descripción más detallada del comportamiento de las hormigas arrieras ver Obando Calderón y Chaves-Campos (2008) y las referencias citadas en dicho artículo.

***Phaenostictus mcleannani* como especie modelo de estudio**

Este artículo se refiere a la especie de ave *Phaenostictus mcleannani* (Ocellated Antbird), pues es la especie que he estudiado con mayor detalle. Esta especie parece ser muy común en los enjambres de la hormiga arriera *E. burchellii* en Costa Rica (Chaves-Campos 2003; 2005) y se sospechaba que solamente se alimentaba en enjambres de hormigas arrieras (Willis 1973, Willis y Oniki 1978). La biología básica de esta especie está relativamente bien descrita para ser un ave tropical americana (ver Willis 1973, Class y Chaves-Campos 2009, Cornell Lab of Ornithology 2010) pero no se conocía

exactamente de qué manera esta especie, ni ninguna otra, encontraba a las hormigas *E. burchellii* todos los días. Tampoco se sabía si los mismos individuos seguían a las hormigas todos los días o si eran individuos diferentes.

Estudios anteriores solamente proponían como las aves se organizaban para explotar las hormigas. Uno de estos estudios sugería que en la Isla Barro Colorado en Panamá los individuos de la especie *P. mcleannani* vivían en familias patriarcales (o sea, en la que sólo los machos son parientes) que se adueñan de un territorio comunal grande y exclusivo en el que hay varios hormigueros o colonias de *E. burchellii* (Willis 1973). Sin embargo, este estudio no indicaba de que manera las aves encontraban a las hormigas dentro de este territorio comunal. Otros estudios indican cómo esto podía ocurrir. Estos estudios proponen la posibilidad de que las especies seguidoras obligatorias de hormigas arrieras (que de ahora en adelante llamaré simplemente “seguidoras obligatorias”), siguen los cantos de otras especies también seguidoras obligatorias para encontrar los enjambres de hormigas. Esta idea se basaba en el hecho de que estas aves son atraídas a las grabaciones de cantos de especies de aves que regularmente son encontradas en enjambres de *E. burchellii* (Willis 1967, Chaves-Campos 2003). La idea es que cuando un individuo de una de especie seguidora obligatoria necesita encontrar un enjambre para alimentarse, el individuo se

desplaza por el bosque poniendo atención a los cantos de otras aves. Cuando escucha el canto de una especie de ave seguidora obligatoria, ya sea de su misma especie o de otra especie, el individuo se dirige al sitio de donde proviene el canto pues asume que ahí hay un enjambre de hormigas arrieras.

Otro estudio propone que las especies seguidoras obligatorias podían asegurar que iban a encontrar al menos un enjambre diario si cada ave seguía tres colonias u hormigueros de hormigas diarias (Willson 2004). Esta idea viene del cálculo de cuantos hormigueros hay que seguir simultáneamente para encontrar uno activo (o sea formando un enjambre) dado que los hormigueros de *E. burchellii* solo forman enjambres durante el 40% de los días en un ciclo de cinco semanas (ver Willson 2004 para detalles). Observaciones preliminares indicaban que las aves seguidoras obligatorias se mueven entre hormigueros durante el día (Willis 1973, Willson 2004), pero nadie había seguido ninguna de estas aves durante días enteros y durante varios días para verificar si visitaban los mismos hormigueros durante varios días seguidos, y si visitaban tres por día. Mis investigaciones se centraron en evaluar las tres ideas mencionadas anteriormente: 1) que las aves forman grupos familiares patriarcales en territorio comunal, 2) que siguen el canto de otras aves seguidoras obligatorias para encontrar enjambres de hormigas, y 3) que le

siguen el rastro a tres colonias diariamente.

Sitio de estudio y métodos

El estudio de campo fue llevado a cabo en la vertiente Caribe de Costa Rica, en La Estación Biológica La Selva de la Organización de Estudios Tropicales (OET) en Puerto Viejo de Sarapiquí, Heredia, ya que existe evidencia de que *P. mcleannani* es común en los enjambres de *E. burchellii* en este sitio (Chaves-Campos 2003). También porque este sitio ofrecía ventajas logísticas indispensables para la realización de este estudio. Para poder evaluar las tres ideas mencionadas anteriormente, era necesario seguir individuos de *P. mcleannani* a través del bosque durante todo el día y delimitar sus territorios en un mapa, lo cual solamente es posible en un lugar donde el bosque tuviera poca pendiente y contara con abundantes puntos geográficos de referencia. El bosque de La Selva está completamente marcado con postes metálicos al menos cada 100 metros en dos direcciones, formando una cuadrícula. Esta cuadrícula está digitalizada, al igual que el mapa de senderos, ríos y quebradas, relieve, linderos y tipos de bosque. Esta información permite ubicar en un mapa, con bastante precisión, los sitios donde las aves eran observadas. Además, gran parte del bosque está ubicado en zonas con poca pendiente.

Más de 80 individuos de *P. mcleannani* fueron capturados con redes de niebla entre



los años 2004 y 2007 para marcarlos con una combinación única de anillos de colores que permitía identificar cada individuo visualmente. Una minúscula muestra de sangre fue tomada de cada individuo para hacer el análisis genético necesario para determinar cuáles individuos eran parientes. Todos los análisis genéticos fueron realizados en Estados Unidos (Chaves-Campos y DeWoody 2008). Alrededor de 30 individuos fueron adicionalmente marcados con un pequeño radiotransmisor que permitiera detectarlos con un receptor de radio desde varios cientos de metros y así poder seguirlos continuamente y determinar donde se alimentaban y donde dormían. Cada transmisor tenía una frecuencia de radio distinta, y pesaba menos de 2 gramos (aproximadamente 4% del peso promedio de un individuo de esta especie que es de 50 gramos). Estos métodos permitieron contestar las preguntas arriba descritas.

Primera pregunta: ¿vive *P. mcleannani* en grupos familiares dentro de un gran territorio comunal exclusivo?

Esta pregunta es importante porque permite empezar a entender dónde buscan las aves estas hormigas. Si estas aves viviesen en un territorio familiar exclusivo, entonces la siguiente pregunta es: ¿los miembros de una misma familia se ayudan entre sí para ubicar y seguir a todas las colonias de hormigas *E.*

burchellii que hay dentro de este territorio? Para responder a esta pregunta, se mapearon los enjambres de hormigas donde estas aves se alimentaban durante el día así como los sitios donde dormían durante la noche. Si estas aves vivían en un territorio comunal, entonces debía haber grupos de individuos que compartían sitios de alimentación y de dormitorio dentro de un área específica no compartida con otros grupos de individuos. Además, cada grupo de individuos en un área específica debía estar genéticamente relacionado, o sea, debía ser una familia compuesta por machos emparentados entre sí, cada uno con su respectiva pareja. Los resultados, publicados en Chaves-Campos y DeWoody (2008) mostraron que este no es el caso para la población de *P. mcleannani* en La Selva.

En La Selva, los individuos adultos no vivían ni en familias ni en un territorio comunal. Cada pareja tiene su propio territorio exclusivo para dormir y para anidar, el cual era de la extensión esperada para aves de este tamaño (unas cinco hectáreas). El hecho de que sea un área relativamente grande, y no un sitio específico, indica que los individuos cambian de sitio exacto de dormitorio y anidación con frecuencia, pero siempre dentro de un área específica. El territorio de dormitorio de una pareja está rodeado por los territorios de dormitorio de otras parejas, los cuales a su vez están rodeados por los territorios de otras

parejas, formando vecindarios. Durante el día, cada pareja se desplaza a enjambres de *E. burchellii* localizados dentro de un gran área de 60 hectáreas alrededor de su sitio de dormitorio; esta área era compartida con parejas vecinas. Por esta razón, es común ver hasta 10 parejas de *P. mcleannani* (con sus crías durante la época reproductiva) alimentándose en un mismo enjambre de hormigas (Chaves-Campos 2005, Chaves-Campos y DeWoody 2008). Durante la noche, cada pareja regresaba a su territorio de dormitorio.

En resumen, los territorios de dormitorio de cada pareja son exclusivos solamente para dormir y para anidar. Durante el día, individuos de diferentes territorios de dormitorio se aglomeran donde sea que encuentren un enjambre de hormigas arrieras. Dado que la densidad de colonias u hormigueros de *E. burchellii* es baja (no más de seis colonias por cada 100 hectáreas de bosque según Vidal-Riggs y Chaves-Campos 2008), las aves de un vecindario deben compartir el área donde se alimentan pues no hay suficientes colonias de hormigas en su área de dormitorio para alimentarse todos los días. Debo reiterar que estas áreas de alimentación son compartidas durante el día con parejas vecinas para efectos de alimentación únicamente. Cada pareja tiene un área de dormitorio y anidación que no es compartida con otras parejas para estos propósitos. Las parejas vecinas no estaban

emparentadas genéticamente, y la gran mayoría de las aves que se encontraban alimentándose en un mismo enjambre de hormigas no estaban emparentadas tampoco. Estos resultados no explican cómo encuentran las aves seguidoras a las hormigas, pero muestran que la búsqueda de hormigas se limita a un área compartida con vecinos no emparentados, de alrededor de 60 hectáreas. Esta es el área requerida por una pareja para poder sobrevivir. Estudios de largo plazo han mostrado que una población de esta especie necesita más de 1500 hectáreas de bosque para poder persistir, aun cuando el número de colonias de hormigas *E. burchellii* en esa área no disminuya (Willis 1974). Las razones de la extrema sensibilidad al deterioro del bosque no son bien conocidas y no son tema de este artículo. Regresemos, por lo tanto, al tema principal: ¿cómo encuentran estas aves a las hormigas todos los días?

Segunda pregunta: ¿utiliza *P. mcleannani* el canto de otros individuos de su misma especie para encontrar los hormigueros?

Esta pregunta trataba de determinar si los individuos de esta especie utilizaban los cantos de otros individuos de su misma especie para encontrar a las hormigas. Para que este método de encontrar hormigas funcione es necesario que las aves solamente canten o produzcan vocalizaciones cuando están alimentándose en un hormiguero. Solo de esta manera se



podría asociar un canto con la presencia de un hormiguero. Además, era necesario determinar si estas aves viajan al azar dentro del bosque tratando de escuchar estas vocalizaciones. Para esto seguí 18 individuos de *P. mcleannani* marcados con radiotransmisores desde el amanecer hasta el anochecer durante 55 días. Esto me permitió averiguar cuándo cantan, dónde cantan, y si viajan al azar dentro del bosque hasta que escuchan un canto, o si descubren un hormiguero al azar. Los resultados de esta parte del estudio fueron claros: las aves nunca cantaron mientras se alimentaban. Este “nunca” se refiere a observaciones hechas en más de 200 enjambres de hormigas a lo largo de cuatro años.

Los individuos de *P. mcleannani* cantaban antes de irse hacia otro sitio, probablemente para indicarle a su pareja que los siguiera. Los individuos cantan antes de dejar el dormitorio en la madrugada y cantan antes de abandonar un enjambre de hormigas. Sin embargo, no cantan siempre que se van de un enjambre de hormigas. De las 84 ocasiones en que observé a individuos de esta especie abandonar un enjambre de hormigas arrieras durante el día, solamente en poco más de la cuarta parte los individuos emitieron algún sonido antes de salir. En ninguna de las 84 ocasiones las aves produjeron sonidos mientras se movían en el bosque. Además, las aves no se movían al azar sino que se movían en línea recta, con una

dirección determinada, entre su dormitorio y un enjambre, o entre enjambres. En otras palabras, ya sabían hacia donde iban. Por lo tanto, estas aves no utilizan cantos de otros individuos para localizar enjambres mientras se mueven en el bosque, ni tampoco buscan hormigueros al azar. Sin embargo, los individuos de ésta y otras especies seguidoras son atraídos por las grabaciones de estos cantos (Willis 1967, Chaves-Campos 2003). ¿Por qué? La razón la explicaré más adelante, utilizando como base la respuesta a la tercera pregunta.

Pregunta tres: ¿siguen estas aves tres colonias por día?

Esta idea está basada en probabilidades. Cada colonia de *E. burchellii* forma enjambres solamente en alrededor de 40% de los días en su ciclo reproductivo de cinco semanas. Cada colonia es independiente de las otras con respecto a cuándo forma enjambres. Por lo tanto, según esta idea, es necesario seguir al menos tres colonias todos los días para asegurarse que al menos una de esas tres va a formar un enjambre cada día (ver Willson 2004 para todos los detalles de cálculo). Si cada individuo o pareja hiciera esto se podría asegurar su alimentación diaria sin depender de otros individuos para encontrar enjambres. Los datos para evaluar esta idea vinieron de los 18 individuos que seguí durante todo el día durante 55 días. Durante esos días, conté el número de colonias de hormigas visitadas por cada individuo de *P. mcleannani*.

Resultó que la gran mayoría de los días (más del 75%) los individuos visitaron solamente una o dos colonias de hormigas. Los individuos marcados visitaron tres colonias por día alrededor del 10% de los días que fueron seguidas. El resto del tiempo visitaron cuatro y hasta cinco colonias por día. Así que la respuesta a la pregunta es no. La mayoría del tiempo estas aves no siguen tres colonias por día. Pero ¿por qué varía el número de colonias que visitan por día? La respuesta tiene que ver con dos factores. Primero, si la colonia estaba activa, o sea formando un enjambre, o inactiva. Segundo, si la colonia estaba dentro del territorio de dormitorio del ave o no. Para poder entender bien el efecto de ambos factores es necesario explicar por qué importa si una colonia de *E. burchellii* se encuentra dentro o fuera del territorio de dormitorio de un individuo o pareja de *P. mcleannani*. Esto tiene que ver con la forma en que estas aves defienden sus territorios.

Dominancia territorial en *P. mcleannani*

Para poder determinar el área de territorio defendida por cada individuo, hice experimentos con grabaciones de cantos con la colaboración de Yimen Araya-Ajoy. Los individuos de *P. mcleannani* se aglomeran en enjambres de hormigas arrieras todos los días (Chaves-Campos y DeWoody 2008) así que si existía alguna forma de defensa territorial

debía ocurrir en los enjambres. Utilizamos grabaciones de canto para determinar cuáles de los individuos presentes en un enjambre de hormigas respondían a los cantos agresivos de otros individuos. Cada individuo de *P. mcleannani* tiene su propio canto, lo que sugería que los individuos podían reconocerse por medio del mismo (Araya-Ajoy et al. 2009). Las grabaciones de individuos diferentes fueron reproducidas en días diferentes, y tuvimos el cuidado de nunca reproducir el canto de un individuo que estuviera presente en ese momento. Encontramos que por lo general solamente un individuo responde a los cantos. El individuo que responde no es siempre el mismo, sino que corresponde al individuo que está alimentándose dentro de su área de dormitorio.

Como mencioné arriba, las hormigas arrieras *E. burchellii* son nómadas, por lo que sus hormigueros cambian constantemente de lugar. Por el contrario, los territorios de los *P. mcleannani* son fijos y estables a través del tiempo (Chaves-Campos y DeWoody 2008). Las aves se tienen que aglomerar donde sea que haya un enjambre de hormigas, por lo que cada día algún enjambre va a estar dentro del área de dormitorio de alguna pareja de *P. mcleannani*, pero el enjambre se moverá al área de dormitorio de una pareja vecina en pocos días (Chaves-Campos et al. 2009). Esto provoca que una pareja tenga la suerte



de no tener que moverse de su territorio de dormitorio para comer, pues las hormigas amanecieron en su territorio en ese día. Las parejas que tienen los dormitorios al lado de esta, tampoco se tienen que desplazar mucho, mientras que otras parejas cuyos dormitorios están alejados tienen que desplazarse mayores distancias para alimentarse en ese hormiguero en particular. Algunas parejas se desplazan más de un kilómetro para revisar su primer hormiguero del día. Ahora bien, resulta que no todos los individuos tienen igual acceso al alimento; el acceso está determinado por la distancia del dormitorio de un ave al enjambre de hormigas. La pareja de *P. mcleanmani* que se alimenta en un enjambre de hormigas que está en su propio dormitorio domina a los demás individuos que tuvieron que venir de más lejos a alimentarse a ese dormitorio. Además, el macho domina a la hembra de su territorio. Por esta razón, cuando se hace un experimento con grabaciones, solamente el macho que está alimentándose en su territorio de dormitorio responde a las grabaciones. Ningún otro macho adulto responde (excepto sus hijos juveniles si están presentes). Debido a este resultado, las áreas de dormitorio pueden también llamarse áreas de dominancia.

Esta dominancia se traduce en acceso prioritario a los artrópodos que tratan de escapar de las hormigas arrieras. El macho que se alimenta en su área de dominancia, que se

puede denominar el macho “local”, se ubica en el frente del enjambre de hormigas, pues es ahí donde hay más presas que capturar (Willis 1967). El macho local no permite que ningún otro individuo se acerque a donde él está ubicado, excepto su hembra y las parejas que tienen sus dormitorios colindantes con el suyo. Todos los demás individuos son excluidos del frente del enjambre, pero se les permite alimentarse en otras partes del mismo. Por esta razón, la pareja local y las parejas vecinas adyacentes (los vecinos de al lado) comen 60% más presas que las aves que vienen de más lejos, aunque todas estas aves se encuentren al mismo tiempo en el mismo enjambre de hormigas (estos resultados están detallados en Chaves-Campos et al. 2009). Este comportamiento sugiere que existen “tratos” entre los vecinos colindantes en un vecindario que les permite aprovechar mejor a las hormigas. El trato es algo así: si usted, que es hoy el macho local dominante, me deja comer en el frente del enjambre hoy, yo, que seré el macho local dominante en los próximos días cuando las hormigas muevan su nido a mi área de dominancia, lo dejaré comer a usted en el frente del enjambre.

Esto explica porque las aves prefieren alimentarse en su propio dormitorio, o en el de vecinos adyacentes en vez de ir a buscar otros hormigueros a sitios más lejanos. Este fue el tema por el que empecé a referirme a la dominancia. Debo especificar que estas

observaciones fueron hechas en bosques de la Estación Biológica La Selva, y en casos en que solamente un enjambre se encontraba en el área de dominancia de una pareja. No tengo observaciones sobre lo que pasaría con las relaciones de dominancia cuando las hormigas salen del bosque, o cuando más de un enjambre de hormigas se encuentra en el área de dominancia de una pareja. Investigaciones adicionales son necesarias para determinar que sucede en estos casos. Por ahora, volvamos al tema de cuales factores determinan cuántos hormigueros por día visitan los individuos de *P. mcleannani*.

¿Cuántas colonias visitar por día?

Como indiqué algunos párrafos arriba, el número de colonias de *E. burchellii* que un individuo de *P. mcleannani* visita por día depende de la distancia de la colonia más cercana a su área de dominancia o territorio de dormitorio, y de si esta colonia más cercana esta activa o no. Activa significa, en este contexto, que está formando un enjambre. Después de seguir 18 individuos de *P. mcleannani* durante todo el día por varios meses descubrí el comportamiento típico de búsqueda de hormigas de estas aves. Cada individuo canta al amanecer inmediatamente antes de abandonar el sitio de dormitorio, para indicarle a su pareja que lo siga. Luego se desplazan en línea recta hacia el hormiguero más cercano que visitó en días anteriores. Si el hormiguero está

formando un enjambre, y si está dentro del área de dominancia del individuo o en la de sus vecinos adyacentes, entonces el individuo y su pareja se quedan ahí comiendo todo el día hasta el anochecer. Por lo tanto este individuo no va a revisar donde están los otros hormigueros que había visitado en días anteriores; deliberadamente les pierde el rastro (Chaves-Campos 2011). ¿Por qué? Porque así aprovecha que puede comer 60% más que si estuviera comiendo en un sitio más lejano donde las aves locales le son hostiles (Chaves-Campos et al. 2009). La situación es distinta si alguna de estas dos condiciones no se cumple.

Si la primera colonia visitada durante el día no está activa obviamente el ave debe ir a buscar otra para poder alimentarse. El ave se desplaza en línea recta a la siguiente colonia de la que tiene conocimiento, o sea, que haya visitado con anterioridad. Si la colonia está activa y está en su área de dominancia o en el área de dominancia de un vecino adyacente el ave se queda ahí todo el día hasta el anochecer sin visitar otras colonias. Si no está activa el ave se mueve en línea recta a otra colonia de la que tenga conocimiento (una vez seguí una pareja de aves que visitó cinco colonias, o los sitios exactos donde hubo una colonia en días anteriores, para encontrar una colonia activa. Esto implicó un desplazamiento de alrededor de 10 kilómetros antes de encontrar un enjambre para alimentarse).



Cuando un ave encuentra una colonia activa que no está en su área de dominancia o en la de un vecino adyacente, el ave se alimenta en ese enjambre por unas horas y luego va a revisar el estado de otras colonias de las que tenga conocimiento. ¿Por qué razón va a revisar otras? Probablemente porque estas aves siempre están tratando de encontrar otros hormigueros más cercanos a su área de dominancia o a las áreas de dominancia de sus vecinos adyacentes. Entre más colonias revise es más probable que encuentre una activa alrededor de su área de dominancia. El número total de colonias u hormigueros visitados por día al parecer tiende a aumentar según la suerte que tengan las aves en encontrar hormigueros activos y a que tan lejos se encuentren estos hormigueros del área de dominancia del ave. Entre más lejos estén es mayor la cantidad de hormigueros revisados por día (estos datos se encuentran en Chaves-Campos 2011). Este comportamiento deja una interrogante, ¿qué pasa cuando las aves no revisan el estado y localización de otros hormigueros durante varios días por estar comiendo en un hormiguero ubicado en su área de dominancia? ¿Qué pasa si ese hormiguero de repente entra en inactividad? Esta parte de la historia es quizás la más interesante.

Phaenostictus mcleannani pierde la ubicación de las colonias de hormigas arrieras si no revisa constantemente donde están. Debido a que las colonias de *E. burchellii* son nómadas,

y a que pueden mover su nido cientos de metros por noche mientras las aves duermen, no es inusual que las aves pierdan su ubicación. Por esta razón, las aves revisan durante el día la localidad de varios hormigueros y regresan al día siguiente a tratar de encontrarlos para no perderles el rastro. Según pude observar, estas aves no son muy buenas encontrando colonias de hormigas arrieras si no saben exactamente donde están. En el proceso de seguir aves durante todo el día por varios días llegué a saber donde estaban varios hormigueros de *E. burchellii*, pues las aves me llevaban a ellos. Mis asistentes de campo también me ayudaban a localizar otros hormigueros mientras ellos seguían otras aves simultáneamente. Con esta información pude constatar que cuando un individuo de *P. mcleannani* no sabe exactamente donde está un hormiguero no lo encuentra ni aun estando a 50 metros de distancia del mismo. De hecho, observé individuos fracasar en encontrar varios hormigueros en un mismo día, aun y cuando les pasaran prácticamente a la par (Chaves-Campos 2011). Eso significa que no pueden detectar las hormigas ni por sonido ni por olfato. Deben encontrarlos por vista o al azar. Una opción más segura es seguir a otras aves que sí saben donde hay otros hormigueros activos.

Búsqueda comunal de hormigas

Mis datos muestran que individuos de *P.*

mcleannani que no saben exactamente dónde están otros hormigueros, siguen a individuos que sí saben, para que los guíen a estos hormigueros. El requisito para que esto funcione es que los individuos que necesitan encontrar un hormiguero deben llegar a un lugar donde haya otros individuos de *P. mcleannani*, para poder seguirlos. Estos son los lugares donde hubo recientemente hormigueros, o donde hay un hormiguero inactivo, y que se espera sean visitados por varios individuos de *P. mcleannani* durante el día. Cuando algunos individuos se van del hormiguero o del sitio donde estuvo el hormiguero, los individuos que no saben hacia donde dirigirse por sí mismos siguen a uno de estos individuos que acaban de salir. El seguimiento ocurre hasta que el grupo de aves que va viajando juntos llega hasta un nuevo sitio, que es siempre otro hormiguero o el sitio donde estuvo un hormiguero. Tarde o temprano el comportamiento de seguir individuos da sus frutos, y las aves que no conocían donde había hormigueros activos ese día logran ser guiadas a un enjambre. Por esta razón es común observar a las aves viajando en grupos y en línea recta entre hormigueros. De las 84 ocasiones en que seguí individuos de *P. mcleannani* entre hormigueros, en al menos la mitad de las ocasiones había dos o más parejas viajando juntas. En unos pocos casos tuve suficiente información para demostrar que individuos desinformados sobre el hormiguero hacia el que iban estaban siguiendo individuos

que sí habían visitado estos sitios el día anterior y por lo tanto sabían exactamente hacia dónde dirigirse (los datos en detalle se encuentran en Chaves-Campos 2011). Probablemente este comportamiento ocurre más frecuentemente de lo que yo pude demostrar, pero se necesitaría un equipo grande de investigadores siguiendo individuos marcados simultáneamente y por varios días para tener suficiente información y así descubrir la frecuencia con que ocurren estos eventos. En cualquier caso, el comportamiento observado explica porque estas aves son atraídas a los cantos que otros individuos hacen antes de abandonar un enjambre.

Un canto de *P. mcleannani* en un hormiguero significa “ya me voy para otro hormiguero”, así que para un ave en necesidad de encontrar otro hormiguero vale la pena seguir a ese individuo. Los *P. mcleannani* en La Selva nunca se alimentaron en lugares que no fueran enjambres de *E. burchellii* y siempre que se movían lo hacían en línea recta sin parar, y solamente entre su dormitorio y hormigueros, o entre hormigueros. Durante el día, cada vez que un individuo abandonó un enjambre se dirigió hacia otro, excepto durante la época reproductiva en que regresaban al nido a alimentar a sus pichones, para después regresar nuevamente al enjambre (Class y Chaves-Campos 2009). Solamente alrededor de las 4-5 pm las aves finalmente se dirigen de vuelta a su área de dormitorio. Por lo tanto, cualquier



canto producido antes de las 4 pm significa, con una alta probabilidad, que el ave se dirige hacia otro hormiguero. Por eso vale la pena seguirlas.

Debido a este comportamiento, las aves que tienen la suerte de tener un enjambre en su área de dominancia/dormitorio o en la de sus vecinos adyacentes (o sea, los vecinos de al lado) no tienen que preocuparse por seguirle la pista a otras colonias de hormigas en caso de que el hormiguero en que están comiendo hoy no esté activo mañana. Estas aves afortunadas pueden pasar días comiendo en las cercanías de su área de dominancia sin perder el tiempo revisando otros sitios, pues las aves que vienen de lejos a comer a este hormiguero saben donde hay otros hormigueros. En el momento que ese hormiguero amanezca inactivo o que salga del área de dominancia de los vecinos adyacentes, las aves que no saben dónde ir simplemente esperan a que lleguen otras aves a este hormiguero para seguirlas hacia otros hormigueros. El bosque de La Selva es muy denso y no necesariamente es fácil ver a otras aves en un enjambre que puede tener más de 10 metros de ancho (Willis 1967). Por lo tanto, en algunas ocasiones las aves se guían por los cantos para ubicar a otra ave que está a punto de irse hacia otro hormiguero. Para mayor información ver Chaves-Campos (2011). Con la información que he presentado, es posible especular cómo evolucionó el comportamiento de seguir hormigas en estas especies de aves.

Evolución del comportamiento de seguir hormigas

En resumen, el mecanismo que permite que individuos de *P. mcleannani* se hayan especializado en alimentarse únicamente de los artrópodos que encuentra en enjambres de hormigas arrieras *E. burchellii* se compone de tres comportamientos complejos. Primero, defender un territorio para vivir ahí con su pareja, anidar, dormir y para dominar a otros individuos cuando los enjambres de hormigas están en ese territorio y así comer más. Segundo, establecer tratos de tolerancia recíproca con los vecinos adyacentes para aumentar la cantidad de días en que pueden comer más. Tercero, seguir a otros individuos para aprovechar el conocimiento colectivo sobre donde se encuentran los hormigueros de la hormiga arriera *E. burchellii* en el vecindario. El tercer comportamiento implica que todos los individuos se deben poder seguir entre sí, pero siempre es posible que algunos individuos “hagan trampa” y no hagan su parte. Los tramposos solamente se dedicarían a seguir a otros y nunca buscarían hormigueros por sí mismos para contribuir al conocimiento colectivo. Esto podría no fomentar la evolución del comportamiento de buscar hormigueros cada día. Sin embargo, es ventajoso para los individuos encontrar hormigueros lo más cerca posible de su área de dominancia para poder comer más, lo cual los obliga a buscar hormigueros al menos en

su área de dominancia y en la de sus vecinos en vez de seguir a otras aves lejos de estas áreas todo el tiempo. Esto probablemente ha fomentado que evolutivamente se mantengan estos comportamientos en *P. mcleannani*. La siguiente pregunta es si otras especies de aves seguidoras obligatorias se comportan como *P. mcleannani*.

Ninguna especie de ave seguidora obligatoria se ha estudiado en tanto detalle cómo *P. mcleannani*, con respecto a cómo encuentra las hormigas, sin embargo estudios preliminares sugieren que se podrían comportar en forma similar. Varias especies seguidoras obligatorias son atraídas a los cantos de individuos de su misma especie y de otras especies seguidoras obligatorias (Willis 1967, Chaves-Campos 2003), posiblemente por las mismas razones que *P. mcleannani*. Además, otras especies seguidoras obligatorias también visitan varias colonias de hormigas arrieras por día (Willis 1967, 1972, Willson 2004). En al menos otra especie se ha comprobado que defienden áreas donde anidan, duermen y dominan a otros individuos, en forma similar a *P. mcleannani* (Willis 1967). Esto podría indicar que estas especies evolucionaron comportamientos similares a *P. mcleannani* a partir de un comportamiento ancestral común. El comportamiento de las especies seguidoras oportunistas probablemente refleja el comportamiento de la(s) especies ancestrales

de *P. mcleannani* evolutivamente hablando, por lo que podría ser útil compararlo con el de *P. mcleannani*.

Las aves que se alimentan en forma oportunista en enjambres de hormigas arrieras defienden un territorio exclusivo en el que duermen, anidan y se alimentan, como cualquier otra ave insectívora. No permiten que individuos de su misma especie entren a su territorio a alimentarse. También tratan de evitar que individuos de otras especies entren a su territorio a quitarles alimento, siempre y cuando su tamaño les permita expulsar a estas especies invasoras. Por lo tanto, las especies oportunistas solamente capturan artrópodos en enjambres de hormigas arrieras cuando las hormigas están de casualidad dentro de sus territorios. Hay razones de peso para que las aves modifiquen este comportamiento para sacar ventaja de las hormigas, pero también hay costos grandes. El alimento en los enjambres es abundante pero las hormigas atraen muchas aves, lo cual implica competencia. Debe haber un costo grande en términos de energía y tiempo asociado con tratar de sacar a aves intrusas que tratan de explotar este recurso alimentario, lo cual es un problema que se debe resolver. Además, en el momento en que las hormigas se van, se acaba la comida fácil. Un ejemplo de una especie oportunista con este tipo de comportamiento es *Myrmeciza exsul* (chestnut-backed antbird). Es posible



que una especie similar a *M. exsul* cambiara su comportamiento a través del tiempo para aprovechar el abundante recurso que producen los enjambres de hormigas arrieras como *E. burchellii* sin pagar un costo excesivamente alto.

Un escenario posible, descrito con más detalle en Chaves-Campos et al. (2009), es que en el pasado, una o varias especies territoriales típicas, como *M. exsul*, haya(n) disminuido su agresividad territorial para poder seguir a las hormigas arrieras nómadas fuera de sus territorios. Las aves dejaron de defender las fronteras de su territorio, permitiendo que otros individuos de su misma especie y otras especies se alimentaran en su territorio cuando un enjambre de hormigas estaba en él. Esto lo hicieron para que otros individuos las dejaran alimentarse en sus territorios cuando las hormigas estaban en el territorio de esos otros individuos. Cada individuo conservó la dominancia en su territorio, sin embargo, para poder comer más cuando se alimentaba en su propio territorio. Este estatus de dominancia les permitió establecer tratos con los individuos que veían más a menudo, sus vecinos adyacentes, y que por lo tanto les podían devolver el favor de dejarlos comer lo que quisieran cuando fuera necesario. Finalmente, estas aves aprendieron a seguirle diariamente la pista a varios hormigueros por día, y a seguirse entre sí para encontrar enjambres todos los días.

Las aves que evolucionaron todo

estos comportamientos son tan buenas en encontrar enjambres de hormigas arrieras que prácticamente sólo capturan artrópodos en estos enjambres. Por la misma razón, probablemente han perdido la habilidad de encontrar suficiente alimento en ausencia de las hormigas. Este es el caso de *P. mcleannani* (Chaves-Campos 2011). Otras especies consideradas obligatorias al parecer no se alimentan en los enjambres de hormigas todo el tiempo (Willis 1967, 1972, 1992). Esto sugiere que representan estadios intermedios en un proceso evolutivo en el que *P. mcleannani* es quizás la especie más especializada y la única que muestra todos los comportamientos arriba mencionados. Se debe investigar si los mecanismos descritos aquí son utilizados por todas o al menos algunas de las especies consideradas seguidoras obligatorias de hormigas arrieras. Estas especies son altamente sensibles a la degradación del bosque, y desaparecen rápidamente cuando el bosque es fragmentado, aun cuando las hormigas persistan (Willis 1974). Estudios adicionales son necesarios para determinar si esta sensibilidad está relacionada a los comportamientos que les permiten encontrar hormigas arrieras exitosamente.

Agradecimientos

Gracias a Kerry Rabenold, Peter Waser, Jeff Lucas, Andrew DeWoody y Yimen Araya-Ajoy por sus sugerencias durante el desarrollo de este proyecto. A Claudia Lizana-Moreno y a

Yimen Araya-Ajoy por su ayuda en el campo. También a Gerardo Obando Calderón por sus sugerencias y comentarios a una versión preliminar de este artículo.

Referencias

Araya-Ajoy Y-M, J.Chaves-Campos, E.K.V Kalko, J.A. DeWoody. 2009. High-pitched notes signal genetic diversity during vocal contests in ocellated antbirds. *PLoS ONE* 4(12): e8137.

Chaves-Campos J. 2003. Localization of army-ant swarms by ant-following birds on the caribbean slope of Costa Rica: Following the vocalization of antbirds to find the swarms. *Ornitol Neotrop* 14:289-294.

Chaves-Campos J. 2005. Bare-necked umbrellabird (*Cephalopterus glabricollis*) foraging at an unusually large assemblage of army ant-following birds. *Wilson Bull* 117:418-420.

Chaves-Campos J., Y. Araya-Ajoy, C.A. Lizana-Moreno, K.N. Rabenold. 2009. The effect of local dominance and reciprocal tolerance on feeding aggregations of ocellated antbirds. *P R Soc B* 276:3995-4001.

Chaves-Campos J., J.A. DeWoody. 2008. The spatial distribution of avian relatives: Do obligate army-ant-following birds roost and feed near family members? *Mol Ecol* 17:2963-2974.

Class, A.M, J.Chaves-Campos. 2009. Additional notes on the nest location and parental care of

ocellated antbirds (*Phaenostictus mcleannani*). *Ornitol Neotrop* 20:445-459.

Cornell Lab of Ornithology. 2010. Ocellated Antbird (*Phaenostictus mcleannani*), Neotropical Birds Online (T. S. Schulenberg, ed.). Ithaca: Cornell Lab of Ornithology; retrieved from Neotropical Birds Online: http://neotropical.birds.cornell.edu/portal/species/overview?p_p_spp=694736.

Franks N.R., C.R. Fletcher. 1983. Spatial patterns in army ant foraging and migration: *Eciton burchelli* on Barro Colorado Island, Panama. *Behav Ecol Sociobiol* 12:261-270.

Obando-Calderon, G, J.Chaves-Campos. 2008. Hormigas arrieras: Cómo encontrarlas y aumentar la observación de aves “hormigueras”. *Zeledonia* 12: 1-13.

Peters M.K, S. Likare, M. Kraemer. 2008. Effects of habitat fragmentation and degradation on flocks of african ant-following birds. *Ecol Appl* 18:847-858.

Swartz, M.B. 2001. Bivouac checking, a novel behavior distinguishing obligate from opportunistic species of army-ant-following birds. *Condor* 103:629-633.

Vidal-Riggs J.M, J.Chaves-Campos. 2008. Method review: Estimation of colony densities of the army ant *Eciton burchellii* in Costa Rica. *Biotropica* 40:259-262.

Willis, E.O. 1967. The behavior of bicolored



antbirds. *Univ Calif Publ Zool* 79:1-132.

Willis, E.O. 1972. Behavior of plain-brown woodcreepers, *Dendrocincla fuliginosa*. *Wilson Bull* 84:377-420.

Willis, E.O. 1973. The behavior of ocellated antbirds. *Smithsonian Contrib Zool* 144:1-57.

Willis, E.O. 1974. Populations and local extinctions of birds on Barro Colorado Island, Panama. *Ecol Monographs* 44: 153-169.

Willis, E.O. 1992. Comportamento e ecologia do arapacu-barrado *Dendrocolaptes certhia* (Aves: Dendrocolaptidae). *Bol. Mus. Para. E.*

Goeldi Ser. Zool. 8: 151-216.

Willis, E.O., Y. Oniki. 1978. Birds and army ants. *Ann Rev Ecol Syst* 9:243-263.

Willson, S.K. 2004. Obligate army-ant-following birds: A study of ecology, spatial movement patterns, and behavior in Amazonian Peru. *Ornithol Monogr* 55:1-67.

Wrege, P.H., M. Wikelski, J.T. Mandel, T. Rassweiler, I.D. Couzin. 2005. Antbirds parasitize foraging army ants. *Ecology* 86:555-559.