

ORNITOLOGIA NEOTROPICAL 18: 209–222, 2007
© The Neotropical Ornithological Society

HISTORIA NATURAL Y COMPORTAMIENTO SOCIAL DEL CRESTUDO (*CORYPHISTERA ALAUDINA*)

Juan I. Areta^{1,2} & Alejandro Bodrati^{2,3}

¹CICyTTP-CONICET, Materi y España, Diamante (3105), Entre Ríos, Argentina.
E-mail: esporofila@yahoo.com.ar

²Grupo FALCO, El Coronillo, Reserva Natural Punta Lara, Ensenada (1915), Buenos Aires, Argentina.

³Proyecto Selva de Pino Paraná, Fundación de Historia Natural Félix de Azara, Departamento de Ciencias Naturales y Antropología CEBBAD – Universidad Maimónides, Valentín Virasoro 732 (C1405BDB), Ciudad Autónoma de Buenos Aires, República Argentina. *E-mail:* alebodrati@yahoo.com.ar

Abstract. – Natural history and social behavior of the Lark-like Brushrunner (*Coryphistera alaudina*). – The Lark-like Brushrunner is perhaps the most social species in the Furnariidae. Despite the theoretical and evolutionary interest of its behavior, to date there is no detailed study of its basic characteristics. We distinguish two types of individuals based on plumage features (Dark and light individuals) and three types based on behavioral patterns (Vigía or putative male, Aleteadora or putative female, and helpers). Groups ranged in size from 2 to 14 individuals. Most group members contribute to nest-building and nestling provisioning. Nests are built very rapidly (1–4 days). Apparently, only a single pair lays eggs in a nest. Lark-like Brushrunners roost communally in the nest while breeding, and also in former nests. Nest defense is also communal. Clutch size mode is four eggs, coinciding with patterns of group-size changes. Groups of Lark-like Brushrunners are probably families.

Resumen. – El Crestudo (*Coryphistera alaudina*) es tal vez la especie más social dentro de la familia Furnariidae. Pese al interés teórico y evolutivo de su comportamiento, no existen estudios detallados que den cuenta de sus características básicas. Distinguimos dos tipos de individuos por su pigmentación (Claros y oscuros) y tres tipos en base a su comportamiento (Vigía o supuesto macho, Aleteadora o supuesta hembra, y ayudantes). El tamaño de los grupos varió entre 2 y 14 individuos. Varios individuos alimentan a los pichones y construyen el nido. La construcción del nido es muy rápida (entre 1 y 4 días). Aparentemente sólo una pareja pone huevos en el nido. Los Crestudos duermen en grupos en el nido en uso reproductivo y en nidos previos. La defensa del nido también es realizada por el grupo. La moda de tamaño de puesta es de cuatro huevos y coincide con los cambios en el tamaño de grupos de Crestudos a lo largo del tiempo. Los grupos de Crestudos posiblemente sean grupos familiares. *Aceptado el 5 de Enero de 2007.*

Key words: Lark-like Brushrunner, *Coryphistera alaudina*, communal breeding, social behavior, roosting.

INTRODUCCIÓN

El Crestudo (*Coryphistera alaudina*) es un Furnariinae sedentario que se distribuye desde el SE de Bolivia, SO de Brasil y O de Paraguay

hasta el centro de Argentina y O de Uruguay. Es un conspicuo habitante de los bosques de la Provincia Chaqueña, Provincia del Espinal y Provincia del Monte (Short 1975, Cabrera & Willink 1980, Ridgely & Tudor 1994).

Tradicionalmente emparentado con el Leñatero (*Anumbius annumbi*) y colocado cerca de él en las clasificaciones (Vaurie 1980, Zyskowski & Prum 1999, Remsen 2003), presenta no obstante marcadas diferencias en su comportamiento y es tal vez el furnárido más social entre aquellos que viven habitualmente en grupos.

La información disponible sobre la historia natural de la especie es escasa a pesar de la facilidad con que se encuentran las aves y sus nidos en el campo. Pese al interés que presenta su comportamiento, no existen datos concretos de la forma en que su socialidad se manifiesta más allá de reportes ocasionales, poco detallados y muy generales sobre el forrajeo grupal, la construcción del nido o el uso de sus nidos como dormitorio (Fraga 1979, Narosky *et al.* 1983, Ridgely & Tudor 1994, Sick 1997, Remsen 2003).

El presente trabajo tiene por objetivo contribuir al conocimiento de la historia natural del Crestudo y delinear, a partir de observaciones de campo y datos tomados de la literatura, los elementos que conforman su complejo sistema social, compararlo con especies cercanamente emparentadas y promover el desarrollo de estudios detallados que puedan profundizar en su descripción y comprensión.

METODOLOGÍA

Entre 1997 y 2003 hallamos 40 nidos de Crestudo, 38 de ellos en Parque Nacional Chaco (26°48'S, 59°36'W) e inmediaciones, departamentos Sargento Cabral y Presidencia de la Plaza, en el Chaco húmedo de la Provincia de Chaco, uno en Pozo Cercado (23°03'S, 62°19'W) y uno en El Cantor (23°27'S, 62°15'W), departamento Ramón Lista, en el Chaco seco de la Provincia de Formosa. Obtuvimos información detallada sobre tres de estos nidos (Nidos 1, 2 y 3) e información complementaria de los restantes.

El primer nido (Nido 1) fue hallado en la comunidad indígena wichí de Pozo Cercado el 4 de Enero de 2003 en etapa de construcción y fue estudiado sólo durante ese día por un total de 4 h. Se tomaron datos de frecuencia de visitas al nido con y sin material duro de construcción, comportamiento de construcción, relevo de individuos en el nido, y comportamientos particulares de los individuos para comprender su estructura social. El mecanismo y criterio de elección de los palitos para la construcción del nido fue observado y cuantificado. Las medidas de los nidos y su crecimiento fueron estimados en cuatro intervalos y a partir de la referencia del tamaño constante entre dos núcleos de espinas de los cactus utilizados como sustrato para el nido. Se calculó el tiempo entre dos visitas de construcción de un mismo individuo ($n = 2$) como aproximación del tiempo necesario para volar desde el nido hacia el sitio de recolección de material, escoger el material y volver al nido. También, para cada período de observación, se registraron los tiempos máximos y mínimos entre dos visitas sucesivas al nido por distintos individuos. Las tasas de construcción (= visitas con palito) y de visitas (= visitas con palito y visitas sin palito) fueron calculadas en función de los datos obtenidos en seis intervalos de 5 min de duración (i.e., 30 min), y también en función de únicamente los cinco intervalos de la mañana (i.e., 25 min), ya que el intervalo de la tarde casi no presenta actividad y su efecto en las tasas es muy marcado.

El segundo nido (Nido 2) fue encontrado en un estado más avanzado de construcción que el anterior, el día 5 de Enero de 2003 en El Cantor. Fue estudiado durante 1,5 h ese día y durante un breve período de 2 min el día 7 de Enero de 2003. Las tasas de construcción y de visitas con material blando fueron calculadas en función de los datos obtenidos durante 85 min de observación continua entre las 10:10 h y las 11:35 h.

El tercer nido (Nido 3) fue hallado en construcción en el Parque Nacional Chaco y observado durante 6,5 h durante los días 19 y 20 de Octubre de 1997. En este mismo nido se realizaron 7 h de observación de alimentación de pichones durante los días 7, 9, 10 y 12 de Noviembre de 1997, y un total de 2,5 h de observación una vez que los pichones abandonaron el nido durante los días 18, 19 y 20 de Noviembre de 1997. La tasa de construcción con material blando se calculó en base a un intervalo de 35 min de observación.

Se tomaron notas sobre el uso de nidos como dormitorio de 17 grupos de Crestudos, a lo largo de seis temporadas distintas (1997–2003) en el Parque Nacional Chaco y sus inmediaciones. Se consignó la cantidad de individuos que pernoctaban en 25 nidos y se obtuvieron datos de comportamiento de los individuos al entrar al nido.

El tamaño y frecuencia de tamaño de puestas de huevos se analizó a partir de datos extraídos de la literatura con el fin de analizar las posibles contribuciones de más de una hembra a un mismo nido.

Las diferencias en la distribución e intensidad de los colores del plumaje de los Crestudos permitieron identificar a distintos individuos sin necesidad de recurrir a métodos de marcado. Las diferencias en plumajes fueron fundamentales para poder asociar comportamientos a individuos y destacar sus diferencias en contextos sociales. Este enfoque tiene dos desventajas: 1) Permite trabajar con un número mínimo de individuos, ya que existe la posibilidad de que algunos de los pájaros sean indistinguibles a simple vista, y 2) No se puede seguir el comportamiento de los individuos a largo plazo (ver Skutch 1935).

En los tres nidos más estudiados se pudieron distinguir individuos de dos intensidades de color: a) Oscuros (i.e., con colores intensos y un fuerte contraste entre los rufos, blancos y negros del cuerpo), y b) Claros (i.e., con colores no tan intensos y menos contraste entre

los rufos, blancos y negros del cuerpo). La existencia de tres patrones de comportamiento (comportamiento de vigilancia, comportamiento de aleteo y comportamiento de ayuda) permitieron distinguir tres tipos de individuos: Vigía (supuesto macho), Aleteadora (supuesta hembra) y ayudantes.

Comportamiento de vigilancia. El comportamiento de vigilancia consiste en pararse en el ápice de uno de los brazos del mismo cardón en que se construye el nido, o en una rama cercana u otro cardón aledaño (pero siempre por encima del nido) y posarse con el cuerpo erguido en actitud atenta de observación. Este comportamiento fue observado en los Nidos 1 y 3, y lo realizaba solamente uno de los dos individuos oscuros en cada uno de los nidos. Por este motivo y por el comportamiento de la supuesta hembra cuando este llegaba al nido (ver abajo), se trataría aparentemente del macho dominante dueño del nido. Utilizaremos el término “Vigía” para referirnos específicamente al único individuo que realizaba el comportamiento de vigilancia en cada nido.

Comportamiento de aleteo. El comportamiento de aleteo es similar a la solicitud de cópula de muchas aves, y consiste en estar posado en el nido e inclinar la cabeza y el torso hacia adelante, levantar la cola y agitar las alas rápidamente sin elevarlas como para volar. Este comportamiento fue observado en los Nidos 1 y 3, y lo realizaba solamente uno de los dos individuos oscuros en cada uno de los nidos. Por este comportamiento se presume que se trata de la hembra dueña del nido. Utilizaremos el término “Aleteadora” para referirnos específicamente al único individuo que realizaba el comportamiento de aleteo en cada nido.

Comportamiento de ayuda. El comportamiento de ayuda consiste en la colaboración en la construcción del nido y alimentación de los

pichones. Este comportamiento fue observado en los tres nidos estudiados en detalle, y siempre lo realizaron individuos claros. No distinguimos individuos en particular en cada nido, y nos referiremos a ellos genéricamente con el término ayudantes.

En el Nido 1 pudieron distinguirse seis individuos: dos oscuros (Vigía y Aleteadora) y cuatro claros (ayudantes). El Vigía del Nido 1 era más oscuro que el resto de los pájaros y su cola en vista dorsal presentaba, como marca individual, una faja sub-apical completa rufa y la punta de la cola toda negra. Aleteadora era poco menos intensa que Vigía en su coloración, pero compartía el patrón de colores con los individuos claros que, en vista dorsal, tenían la cola negra clara y los bordes laterales pre-apicales de la cola rufos. En el Nido 2 se distinguieron tres individuos: dos oscuros (no distinguimos Vigía y Aleteadora) y uno claro (ayudante). En el Nido 3 se distinguieron siete individuos: dos oscuros (Vigía y Aleteadora) y cinco claros (ayudantes).

RESULTADOS

Construcción del nido: Aspectos generales

El voluminoso nido (c. 30–35 cm x 45–50 cm) de forma ahusada es colocado verticalmente, habitualmente con la base en contacto con el sustrato, y con su entrada en la parte superior y mirando hacia arriba (Narosky *et al.* 1983, Skutch 1996, Di Giácomo 2005, observ. pers.). Los palitos de la parte superior del huso son más pequeños que los que forman el cuerpo del nido y esto permite más sutileza en la forma de la entrada de la que permitirían palos más grandes. Externamente cerca de la boca de entrada e internamente en toda la cámara de cría, los nidos son decorados con materiales brillantes y coloridos de diversa naturaleza. El túnel de entrada tiene forma helicoidal al igual que los nidos de Leñatero. La construcción comienza por la base y se continúa hacia arriba, pasando por un estadio

con forma de taza grande, hasta alcanzar la forma y el tamaño definitivos. El proceso entero de la construcción externa puede llegar a durar tan sólo un día (ver más abajo).

Los dos nidos estudiados en el Chaco seco (Nidos 1 y 2) se hallaban sobre los cactus arborescentes conocidos como cardón (*Stetsonia coryne*) y la base de ambos se anclaba entre las ramas verticales del cactus, en ambientes que responden a la fisonomía de un “peladal” (i.e., con suelo desnudo, cardones, ausencia de árboles o árboles muy alejados entre sí y escasos arbustos). El Nido 1 fue hallado cuando tenía unos 25 cm de alto y forma de taza grande; se ubicaba a 4,5 m de altura. Por lo menos seis individuos contribuyeron a su construcción, pero sólo se observó un máximo de cinco aves trabajando simultáneamente. Todos trabajaban en absoluto silencio y, si emitían alguna voz de contacto, ésta era tan leve que no se oía a 6–8 m de distancia del nido. En el tiempo de observación, solamente un individuo emitió un sonido raspado muy tenue al abandonar el nido. El Nido 2 se hallaba a 3,5 m del suelo y fue descubierto cuando ya había alcanzado su tamaño definitivo. Tres individuos trabajaban silenciosamente en él y solo se oyó una vez una voz tenue.

El Nido 3 comenzó a ser construido por el Grupo Nido 3 el 19 de Octubre de 1997 en un algarrobo (*Prosopis* sp.), a 6,7 m del suelo y trabado en una horqueta triple horizontal del centro del árbol. A las 09:30 h, el nido era una plataforma desordenada de menos de 10 cm de alto. Al día siguiente, a las 13:30 h, la estructura de palitos estaba terminada y los Crestudos llevaban material blando al nido. La construcción de este nido estuvo a cargo de seis individuos, y demandó poco más de 24 h. El 21 de Octubre no se observó acarreo de materiales de ningún tipo.

La durabilidad de los nidos es cercana a un año, ya que, en Septiembre de 1998, un nido construido aproximadamente en

TABLA 1. Tasas de construcción (n = 38) y tasas de visitas (n = 40) para todos los individuos y por individuo en el Nido 1.

	Tasa de construcción (visitas/hora)		Tasa de visitas (visitas /hora)	
	Solo mañana	Mañana y tarde	Solo mañana	Mañana y tarde
Todos los individuos	88,8	76,0	96,0	80,0
Por individuo	14,8	12,7	16,0	13,3

Septiembre de 1997 estaba destruido y el Nido 3, construido en Octubre de 1997, estaba muy deteriorado.

Construcción del nido: material duro

Nido 1- Pozo Cercado

Tasa de crecimiento, tasa de construcción y tasa de visitas. El incremento en tamaño del nido fue medido en cuatro intervalos: 1) 10:15–11:25 creció 10 cm, 2) 11:25–12:25 creció 6 cm, 3) 12:25–14:35 creció 8 cm, y 4) 14:35–17:20 creció 2 cm. Entre las 10:15 y las 14:35, el nido duplicó su tamaño inicial, alcanzando un tamaño cercano al definitivo de c. 50 cm. Durante el intervalo 10:15–14:35, la tasa de crecimiento fue de 5,54 cm/h. Sin embargo, para el intervalo 14:35–17:20, fue de sólo 0,73 cm/h. La tasa de construcción obtenida a partir de la totalidad de los datos es altísima y se incrementa al excluir el dato de la tarde (Tabla 1). La tasa de visitas es levemente mayor, ya que 2 de las 40 visitas fueron hechas sin palitos (Tabla 1).

El tiempo entre dos visitas de construcción de un mismo individuo (n = 2) fue de 02:08 y 01:05 min y es una aproximación del tiempo necesario para volar desde el nido hacia el sitio de recolección de material, escoger el material y volver al nido. El máximo intervalo entre dos visitas sucesivas por individuos distintos fue de 01:35 min, y el mínimo de 0:00 min (i.e., cuando dos individuos llegaban juntos).

Lugar de búsqueda del material de construcción. El sitio de búsqueda de los palitos se hallaba

unos 25 m al sur del nido. Todos los constructores aterrizaban en el mismo área de unos 5 m de radio, y luego comenzaban a examinar los palitos caídos en el suelo. El método de elección consiste en levantar el palito con el pico y dejarlo caer. La operación se repite dos o tres veces hasta que el palito es aceptado y llevado al nido o es rechazado, en cuyo caso se lo deja donde cayó (no se “limpia” el sector de búsqueda de aquellos palos que fueron rechazados). Se registraron 15 elecciones de palitos. Los palos abandonados (3/15) tenían las siguientes características: eran más cortos que los habituales, sin espinas y menos densos (o más livianos) debido al avanzado grado de descomposición. Los palitos escogidos (12/15) eran los que tenían espinas y cuya longitud era similar a la longitud del individuo y también, aunque en menor medida, algunos notablemente más largos (1,5 o más veces la longitud del individuo).

Manipulación de los palitos. De acuerdo a la longitud y a la forma en que se disponen en el nido, los palitos pueden ser separados en dos categorías: estándar y largos.

Los palos estándar son de longitud similar al individuo y que se acomodan siguiendo el perímetro del nido, en forma perpendicular al eje mayor. Estos palitos eran depositados rápidamente y, en general, no implicaban mayores complicaciones para el constructor; sin embargo, cuando había varios individuos (3–4) trabajando en el nido los contribuyentes esperaban a que alguno volara para realizar su contribución.

Los palos largos son de longitud notablemente mayor al individuo y eran trabajados de dos formas diferentes. Se colocaban verticalmente en forma paralela al eje mayor del nido o eran acumulados en algún ángulo del nido constituyendo una suerte de depósito lateral de donde eran luego removidos hacia su posición vertical. Para colocar estos palitos, el constructor esperaba a que el nido quedara vacío o a que solo hubiera un individuo en el nido. Nunca observamos una contribución al nido de este tipo de palitos mientras había más individuos en el nido. Estos palitos implicaban una serie de comportamientos: espera prolongada hasta la aparición de un momento adecuado, habilidad para depositar el palo y, a menudo, un segundo individuo que daba la posición definitiva al palito.

El nido nunca quedó solo. Incluso cuando no había individuos trayendo material de construcción, siempre estaba presente al menos un individuo (muchas veces invisible desde abajo) que acomodaba, ajustaba y cambiaba de lugar los palitos que se habían acumulado o aquellos que no encajaban armónicamente en la estructura.

Nido 3- Parque Nacional Chaco

En líneas generales, el comportamiento del Grupo Nido 3 es como el descrito para el grupo del Nido 1 (ver arriba). En la construcción de la estructura dura del nido participaron seis individuos: todos los claros y uno de los oscuros (Aleteadora). Los individuos llegaban hasta el nido y dejaban lo que portaban sin acomodarlo, siendo principalmente Aleteadora quien se dedicaba a trabar y acomodar el material traído. Otro individuo claro colaboraba escasamente en esta actividad.

Exteriormente, el nido estaba compuesto en su mayoría por palos de algarrobo (*Prosopis* spp.) y abundantes palos de aromitos o tuscas (*Acacia* spp.). Contenía también pocos palitos de guayacán (*Caesalpinia paraguariensis*), árbol

elegido por varias especies para realizar nidos colgantes en sus extremos por su llamativa flexibilidad y resistencia a quebrarse [e.g., el Picochato (*Tolmomyias sulphurescens*) y el Caci-que Ala Amarilla (*Cacicus chrysopterus*) las prefieren como soporte donde colgar sus nidos].

Otros datos con material duro

Un nido avanzado en un 25% de su construcción fue hallado el 1 de Noviembre de 1997 en el Parque Nacional Chaco sobre un espina corona (*Gleditsia amorphoides*). El grupo estaba integrado por cuatro individuos y les demandó al menos 3 días de construcción ya que recién estuvo completo el día 4 de Noviembre. Es probable que el número de individuos constructores sea decisivo en la rapidez de la construcción ya que de los cuatro individuos sólo tres, y principalmente dos, aportaban material. En otro nido hallado el 25 de Febrero de 1997, cuatro individuos de un total de cinco aportaban palitos al nido. Todos los nidos observados en el Chaco húmedo contenían mayormente palitos espinosos en buen estado y en tres nidos se hallaron también palitos sin espinas (ver Di Giácomo 2005).

Construcción del nido: material blando

Nido 2- El Cantor

Tasa de construcción y tasa de visitas. La tasa de construcción (5,6 visitas/h) fue idéntica a la de visitas ya que no hubo visitas sin material de construcción. En el lapso estudiado se registraron ocho visitas al nido. Siete visitas fueron hechas con material de recubrimiento interno (cuatro con pelo de cabra, una con un trozo de tela roja, y dos con material no identificado), y una sola con un palito muy delgado y corto para la entrada del nido. Los aportes fueron realizados sólo por un individuo oscuro y el individuo claro. La tasa individual de construcción y visitas fue de 2,8 visitas/h. Dos días más tarde, en dos observaciones casuales, se observó a los tres indivi-

duos llevando palitos pequeños también hacia la boca del nido.

Comportamientos individuales. El individuo claro y uno de los oscuros llevaban el material hacia el nido e inmediatamente lo abandonaban, evidentemente sin acomodarlo en su interior. Este hecho curioso tomó sentido recién cuando otro individuo oscuro (inadvertido previamente) se asomó por la entrada. Este tercer Crestudo hubiera estado presumiblemente acomodando el material traído por los otros dos individuos, lo que explicaría su instantánea salida del nido luego de acercar el material. Luego de unos 20 min, el individuo oculto se asomó nuevamente y emitió una voz suave. No se oyó respuesta alguna y el pájaro abandonó el nido volando hasta perderse de vista.

Nido 3-Parque Nacional Chaco

Tasa de construcción y tasa de visitas. El elemento más utilizado fue lana de oveja que extraían de los alambrados en muy pequeños trozos. Sólo dos ayudantes realizaban continuos viajes hasta el alambrado. El tramo del alambrado elegido por estos Crestudos estaba a 30–35 m del nido y era donde había más lana enganchada. Realizaron 20 viajes con material hasta el nido durante las observaciones. Los viajes hacia el nido eran casi simultáneos la mayor parte de las veces y raramente uno de los dos no llevaba material cuando volaban juntos hacia el nido. Otros tres individuos realizaban vuelos en busca de material en dirección opuesta a los que recolectaban lana. Estos iban más lejos y tardaban mucho más en regresar; hicieron sólo ocho viajes con material en el intervalo estudiado. Estos traían plumas, estiércol y algodón del fruto del palo borracho (*Ceiba chodatti*). También trajeron un cordón de zapatos y pelos que parecían ser crines. Otro de los elementos principales eran plumas. Pudieron reconocerse plumas de gallinas coloradas, aunque había también

blancas y con otros matices, plumas aparentemente de Zorzal Colorado (*Turdus rufiventris*) y de Yerutí (*Leptotila verreauxi*). También traían plumas más pequeñas que parecían de otros furnáridos. Otro elemento común fue el estiércol de vaca y caballo que traían en pequeños pedazos secos. La tasa de construcción fue de 48 visitas/h para todo el grupo y de 8 visitas/h por individuo.

Comportamientos individuales. Aleteadora permaneció en el nido durante las 2 h de observación. Sólo se asomaba a recibir el material o lo recibía dentro del nido cuando los que llegaban introducían la cabeza por la boca o ingresaban por completo el cuerpo y le entregaban su carga. Pocas veces los constructores ingresaron al nido y permanecieron junto a Aleteadora por un lapso de c. 1 min.

Alimentación de pichones

Nido 3- Parque Nacional Chaco

El 7 de Noviembre de 1997, 16 días luego de que el nido estuviera terminado, notamos por primera vez que el Grupo Nido 3 alimentaba a los pichones que estaban en el nido. Los pichones eran alimentados por los cinco individuos claros y uno de los oscuros (Aleteadora) participaba minoritariamente a razón de 1 aporte cada 3–4 de los claramente pigmentados. En 1,5 h de observación, los individuos realizaron 32 visitas con alimento al nido: 21,3 visitas/h para todo el grupo y 3,6 visitas/h por individuo. Las polillas grandes y de color blanco con que alimentaban a los pichones eran buscadas en un pastizal situado a unos 100–150 m del nido.

El 10 de Noviembre de 1997, el grupo aprovechó una eclosión de efímeros al atardecer luego de una tormenta breve para alimentarse ellos mismos y a los pichones. Todo el grupo participaba de la captura pero solamente Vigía no efectuaba aportes al nido de este alimento. Aleteadora efectuaba varias capturas y se dirigía al nido donde suponemos

regurgitaba los insectos colectados. Llamativamente, el número de viajes con alimento en el resto de los individuos claros era de aproximadamente 1 cada 4 de Aleteadora. Los ayudantes viajaban hasta el nido portando efímeros sólo cuando estaba Aleteadora en el nido, o cuando Aleteadora también se dirigía con su carga.

Los cinco pichones fueron observados fuera del nido por primera vez el 18 de Noviembre, 11 días luego de los primeros eventos de alimentación observados.

Otros nidos. En otro nido hallado el 24 de Noviembre de 1998, el grupo estaba compuesto por ocho individuos de los cuales siete alimentaban a los pichones. Había tres individuos oscuros, pero uno de ellos no hacía aportes a la alimentación de los pichones sino que se limitaba a forrajear solitariamente cerca del nido.

Estructura social del Crestudo

En este apartado detallamos los comportamientos propios de las tres categorías etológicas y sociales (Vigía, Aleteadora y ayudantes) en los grupos de Crestudo estudiados.

Nido 1- Pozo cercado

Comportamiento de vigía. Registramos el comportamiento de vigilancia en cinco ocasiones durante la construcción del nido. Su duración osciló entre 1 min 10 s y 3 min 20 s (i.e., 01:10, 01:30, 01:30, 02:00 y 03:20).

Comportamiento de aleteadora. El comportamiento de aleteo pudo observarse dos veces durante la construcción del nido, y solamente lo realizaba Aleteadora cuando Vigía llegaba al nido.

Comportamiento de ayudantes. Solamente se los vio realizando las tareas de construcción y no pudieron encontrarse diferencias notables entre ellos.

Nido 3- Parque Nacional Chaco

Comportamiento de vigía. El nido parecía solitario cuando uno de nosotros comenzó a subir hacia éste pero, al instante, se pudo observar a Vigía en comportamiento de vigilancia posado en un árbol lejano. Al notar su presencia comenzó a acercarse y emitió repetidamente durante cerca de un minuto una voz de alarma corta “*ii-iké*”. Estas voces atrajeron al resto de los individuos del grupo que fueron llegando en forma independiente desde el mismo lugar. Todo el grupo se mostraba alterado y los individuos emitían la voz característica grupal en forma algo más acelerada y casi sin interrupciones.

Vigía no realizaba aportes a la alimentación de los pichones, aunque en una ocasión se le observó entregar efímeros recolectados a Aleteadora (ver abajo). Vigía participaba activamente de la supervisión de los pichones cuando estos comenzaban a forrajear en el suelo con el resto del grupo al poco tiempo de abandonar el nido. En lapsos breves de no más de 5 min Aleteadora se alejó, quedando Vigía casi como único adulto acompañante de los volantones. Mientras el nido tuvo pichones Vigía permaneció en el sector sin nunca alejarse demasiado.

Comportamiento de aleteadora. Se observó el comportamiento de aleteo solamente en presencia de Vigía, a menudo cuando este llegaba al nido y una vez durante una eclosión de efímeros. En esta ocasión, Vigía había atrapado un efímero y Aleteadora se acercó y, posándose a su lado, efectuó el comportamiento de aleteo. Vigía respondió entregando la presa a Aleteadora. Cuando el grupo forrajeara en el suelo, generalmente los dos individuos oscuros eran los que permanecían más cerca; sin embargo, sólo Aleteadora alimentaba a los volantones.

Comportamiento de ayudantes. Los ayudantes contribuyeron a la construcción del nido

aportando material y alimentaron a los pichones.

Forrajeo

Los Crestudos forrajean en bandadas laxas que se desplazan caminando sobre el suelo pelado, con los individuos habitualmente distantes unos 5–10 m entre sí, y a veces más lejos. Cada uno se alimenta independientemente levantando palitos, cortezas o bosta de animales con el pico y también con las patas y revisando debajo en busca de alimento. Al contrario que los raspahojas (*Sclerurus*) y los fafaos (*Premnoplex*) que utilizan el pico para alzar y arrojar hojas y otros elementos del suelo para buscar alimento, los Crestudos lo utilizan como palanca para empujar y voltear objetos. Esto les permite tener libre el pico al momento de atrapar su presa.

Un evento destacable pudo observarse en el Nido 2, cuando el individuo oscuro que estaba fuera del nido alimentó al ayudante claro una vez. Pese a un prolongado período de observación no pudo volver a observarse este comportamiento.

En una ocasión se observó al grupo del Nido 3 alimentarse de efímeros aprovechando su eclosión luego de una lluvia. Los individuos no parecían tener mucha habilidad para atrapar a estos insectos. La táctica consistía en posarse en ramas bajas o medias y siempre exteriores de los algarrobos alrededor del nido, y lanzarse lateralmente hacia un insecto para luego dejarse caer hasta el suelo. En pocas ocasiones se elevaban cuando uno de estos insectos caía hacia la posición en que el Crestudo estaba, nunca elevándose más de un metro. Dos individuos capturaban a los efímeros cuando éstos llegaban hasta el suelo donde los esperaban, efectuando cortas carreras o saltos cortos de 20–30 cm.

Distancia entre territorios y densidad

El Crestudo es un ave generalmente común en el hábitat adecuado, prefiriendo sectores

con árboles dispersos y suelo desnudo. En un tramo de 3 km entre Capitán Solari y el Parque Nacional Chaco, hallamos 6 grupos conformados como máximo por 5–6 individuos. En un tramo de 700–750 m, hallamos tres nidos activos, aproximadamente equidistantes y que involucraban a 17 individuos adultos (un grupo de cuatro construyendo, uno de seis con huevos, y uno de siete con pichones).

Los nidos sucesivos pueden construirse a distancias diversas, en un rango que va desde el árbol adyacente al nido viejo hasta unos 100 m. En los tres años de estudio intensivo, el Grupo Nido 3 construyó seis nidos. Las distancias entre los nidos sucesivos fueron de aproximadamente 75 m, 10 m, 15 m, 10 m y 4 m, respectivamente. Un mismo grupo construyó dos nidos distantes 50 m entre sí.

El tamaño del Grupo Nido 3 fue variando de acuerdo a la tasa de natalidad y disgregación en el lapso 1997–1999. Eran 4 individuos en Febrero de 1997, 7 en Octubre de 1997, 12 en Noviembre de 1997, 14 en Agosto de 1998, 16 en Mayo de 1999, 12 en Diciembre de 1999 y 17 en Diciembre de 1999. Estos cambios en el tamaño de los grupos influyen claramente en cualquier estimación de densidad de la especie.

Interacciones con otras especies

Los Crestudos son aves poco agresivas. La presencia de especies como la Tacuarita azul (*Poliophtila dumicola*), el Piojito Pardo (*Phaeomyias murina*), el Piojito Silbón (*Camptostoma obsoletum*), la Monjita Blanca (*Xolmis irupero*), la Tijereta (*Tyrannus savana*), el Suirirí Común (*T. melancholicus*), el Churrinche (*Pyrocephalus rubinus*) y el Suirirí Enano (*Suirirí suiriri*) fue tolerada en cercanías de los nidos, sin agresiones y sin generar cambios visibles en la conducta de los Crestudos. Asimismo, parejas de Leñatero, Monjita Blanca, Chotoy (*Schoeniophylax phryganophila*) y Espinero Chico (*Phacellodomus sibilatrix*) nidificaron en cercanías de nidos de Crestudo (0–30 m) sin que tampoco se obser-

TABLA 2. Frecuencia de tamaños de grupos que utilizaron nidos como dormitorios (n = 17 grupos y 25 nidos).

Individuos/nido	Frecuencia	%
4	4	16
5	1	4
6	2	8
7	4	16
8	5	20
9	3	12
10	2	8
11	1	4
12	0	0
13	2	8
14	1	4
Total	25	100

varan agresiones. La única interacción agresiva durante las observaciones resultó el repetido ataque de un Benteveo (*Pitangus sulphuratus*) sobre uno de los Crestudos (Vigía) que atrapaba efímeros desde la parte media exterior de un algarrobo contiguo al del Nido 3. Este ataque se repitió hasta que el Crestudo decidió atrapar efímeros desde el suelo. Dos Picabueyes (*Machetornis rixosus*) se situaron cerca del Nido 3 lo que ocasionó un principio de persecución por parte de dos de los Crestudos, aunque los Picabueyes no parecieron interesarse demasiado en el nido. Es interesante destacar que el enfrentamiento con el Benteveo era evidentemente por alimento, y que el Picabuey forrajea fundamentalmente en el suelo como el Crestudo y que nidifica habitualmente dentro de nidos de palitos de furnáridos.

Cercanos a algunos nidos observamos posar, e incluso usar como percha para detectar presas, a especies rapaces como el Aguilucho Colorado (*Buteogallus meridionalis*), Aguilucho Cola Blanca (*Buteo albicaudatus*), Halconcito Colorado (*Falco sparverius*) y Halcón Negro Chico (*Falco rufifigularis*). Nunca notamos que a los Crestudos les inquietara la

presencia o cercanía de estas especies, aunque Di Giácomo (2005) señala al Crestudo como presa aportada a un nido de Halcón Negro Chico. Los Crestudos estaban adicionando material blando al interior del Nido 3 cuando un Halcón Plomizo (*Falco femoralis*) realizó algunos vuelos rasantes sobre el campo sin que éstos se alteraran por su presencia.

Dormideros

Se observaron 17 grupos de Crestudo utilizando un total de 25 nidos como dormitorio. El mínimo número de individuos que usaron como dormitorio un nido fue 4 y el máximo 14. La Tabla 2 detalla la frecuencia de tamaños de grupos en dormitorios. Todas las observaciones coinciden en que todos los individuos llegan al árbol del nido prácticamente juntos tardando entre 2 min (mínimo) y 5 min (máximo) entre el ingreso del primer individuo y el último al nido. En varias ocasiones se observó que uno de ellos ingresó al nido ni bien llegó al árbol (por la escasa luz nunca pudimos determinar si el primer Crestudo era oscuro o claro) mientras que el resto permaneció esperando (tal vez una señal) para ingresar, y luego entraban uno tras otro. En casi todos los casos se observó que los grupos utilizaron un único nido para pernoctar. Sólo el grupo más estudiado (Grupo Nido 3) utilizó en dos temporadas dos nidos simultáneamente para pernoctar como producto de la subdivisión de un grupo inicial más grande. En la primera temporada, el nido viejo fue utilizado como dormitorio por siete individuos mientras construían el nido nuevo (Nido 3) donde criaron cinco pichones. Del grupo final de 12 individuos, 9 pernoctaban en el Nido 3 y los restantes 3 individuos usaban el nido viejo, ubicado en un algarrobo vecino (usado aparentemente ese mismo año unos pocos meses antes). En la segunda temporada un número inicial de cuatro pájaros utilizaba otro nido viejo para dormir mientras que los restantes ocho utilizaban el nuevo. Luego de

TABLA 3. Tamaño de puesta y frecuencia de tamaños de puesta en el Crestudo [Moda 4, media 4, rango 2-7, (n = 24). Datos tomados de Narosky et al. (1983) y Di Giacomo (2005)].

Tamaño de puesta	Frecuencia
7	1
5	2
4	17
3	3
2	1

haber criado 5 pichones en el nido nuevo, se dividió el grupo final de 17 individuos, y mientras 10 individuos dormían en el nido nuevo, 7 individuos lo hacían en el nido viejo. Es posible que los individuos segregados en la división del grupo sean ayudantes de edad avanzada mientras que los que permanecen en el nido más reciente sean los padres con las crías más jóvenes y ayudantes de menor edad.

Di Giacomo (2005) señala que los nidos son utilizados como dormitorios fuera de la época reproductiva. Sin embargo, nuestras observaciones demuestran que también los utilizan para pernoctar incluso cuando tienen pichones.

Puestas y tamaño de nidada

La moda del tamaño de puesta del Crestudo es de cuatro huevos (Tabla 3), al igual que en el Leñatero. La media, la moda y el rango son algo mayores a lo esperable para una especie de furnárido de ambientes similares con menor estructura social (ver Hudson 1920, Fraga 1980, Narosky et al. 1983, Nores & Nores 1994, Sick 1996, Skutch 1996). Solamente se ha reportado un nido en el que el número de huevos fue tan elevado (siete huevos en un mismo nido) como para suponer fuertemente que dos hembras habían puesto sus huevos en ese mismo nido (Masramón 1971, Narosky et al. 1983). Esto sugiere entonces que no existirían hembras cooperati-

vas salvo ocasionalmente y que, por lo tanto, es muy factible que las puestas de 4 ± 1 huevos correspondan a una única hembra. Sería muy interesante poder relacionar el tamaño de la puesta con el grado de colaboración de los ayudantes durante la cría de los pichones y con la edad de la pareja reproductiva. Nosotros no revisamos el interior de ningún nido cuando éstos contenían huevos ni pichones. Sin embargo, los Crestudos del Grupo Nido 3 criaron dos veces cinco pichones. También se observaron en seis ocasiones grupos que se habían incrementado en cuatro individuos y en tres ocasiones el crecimiento del grupo fue de tres individuos, lo que concuerda con los datos de tamaño de puesta compilados.

DISCUSIÓN

En la familia Furnariidae la participación de ambos sexos en la construcción del nido, incubación y atención de los pichones es la regla habitual (Skutch 1996, Remsen 2003). El Crestudo es, en este sentido, parecido a otros miembros de la familia. Dentro de los furnáridos se han reportado ayudantes de construcción en Leñateros, Horneros (*Furnarius rufus*), Espinero Liso [*Phacellodomus rufifrons* (= *Phacellodomus inornatus*)] y Cacholotes (*Pseudoseisura lophotes*) (Skutch 1969b, 1969b, 1996; Fraga 1979, 1980; Nores & Nores 1994), pero la frecuencia con que se observan ayudantes y las contribuciones de los ayudantes al nido son notablemente menores que en el Crestudo. Zyskowski & Prum (1999) separan en un clado especial (Clado H) a los dos géneros monotípicos *Anumbius* y *Coryphistera* ya que ambos no sólo hacen su nido cerrado con palitos (Carácter 11) y recubren toda la cámara de cría con material suave (Carácter 15), sino que además agregan como adornos en su techo y en la entrada elementos conspicuos y habitualmente de colores brillantes (Carácter 17). Recientemente, Fjeldsã et al. (2005) encuentran soporte para un clado

Anumbius + *Coryphistera* analizando secuencias genómicas. La cercanía filogenética y las estrechas similitudes en la estructura de sus nidos contrastan con las diferencias en el comportamiento social de ambos (al menos en las localidades para las que se cuenta con información al respecto). Es posible que los Crestudos y Leñateros sean parte de un mismo linaje que ha mantenido la estructura básica del nido, mientras alteraba drásticamente su conducta social.

El tamaño de nidada de los Crestudos es habitualmente cuatro y esto sugiere que sólo es una pareja la que pone huevos en el nido construido de forma comunal. El único nido encontrado con siete huevos sugiere que al menos dos hembras contribuyeron a la nidada. El tamaño habitual de puesta en el Leñatero es también de cuatro huevos, aunque se han reportado hasta seis huevos en un mismo nido sugiriendo que más de una hembra participó en la puesta (Narosky *et al.* 1983).

Los datos aportados sugieren fuertemente la existencia de roles bien diferenciados en al menos tres categorías (Vigía o supuesto macho, Aleteadora o supuesta hembra y ayudantes) y por lo tanto una estructura social compleja en el Crestudo. De acuerdo con lo observado, los individuos oscuros podrían ser la pareja reproductiva, mientras que los claros serían los ayudantes. Esto permitiría explicar parcialmente, en términos funcionales, la gran variación en los plumajes de los Crestudos descripta en la literatura (Contreras 1980).

Al igual que en otros furnáridos con ayudantes de construcción (Skutch 1969a, 1969b; Fraga 1979), existirían lazos familiares entre los miembros de grupos de Crestudos. Tres hechos avalan esta idea: 1) un individuo claro que asistía en la construcción a dos individuos oscuros fue alimentado por éstos, 2) cuando un grupo se divide los individuos que se alejan del núcleo mayor pernoctan en un nido anteriormente usado por el mismo grupo, y 3)

el reclutamiento de individuos a lo largo de las sucesivas reproducciones de un grupo.

De acuerdo con las categorías propuestas por Brown (1978) para clasificar aves con sistemas de cría comunal, el Crestudo correspondería al grupo 'TS' (T = Territorial, S = una única pareja reproductiva en el nido) y, posiblemente también D (D = primer reproducción de los ayudantes retardada, a partir del 2 año de vida).

La rapidez en la construcción del nido (1 a 4 días) es elevada cuando se la compara con el Leñatero (el tiempo mínimo de construcción de un nido fue de 6 días para una pareja, R. Fraga com. pers.) y especies emparentadas que también construyen sus nidos con palitos (Nores & Nores 1994, Skutch 1996) o sin ellos (Fraga 1980). Incluso cuando se controla por el efecto del número de individuos, la contribución por individuo sigue siendo mayor (ver Skutch 1996, Nores & Nores 1994). El decremento observado en la tasa de construcción del Nido 1 pudo deberse tanto a un efecto de la hora del día como a una disminución natural debido al grado de avance del nido (i.e., a más grado de avance menor tasa de construcción).

El Leñatero desmantela nidos viejos para construir un nuevo nido (R. Fraga com. pers.). Sin embargo, aunque nosotros no observamos a los Crestudos tomar palitos o material blando de nidos en desuso para construir nidos nuevos, es posible que este comportamiento dependa de la disponibilidad de material apto para nidificar. Por otro lado, es posible que los nidos viejos no sean desmantelados con el propósito de ser usados como dormitorio por los miembros que abandonan el grupo principal.

Los Horneros no duermen en el nido, sino afuera de éstos e incluso fuera de sus territorios (Fraga 1979). Los Cacholotes construyen algunos nidos exclusivamente para dormir (Nores & Nores 1994). Los Leñateros utilizan nidos viejos, nuevos e incluso nidos

abandonados de otras parejas para dormir (R. Fraga com. pers.). Los Crestudos utilizan sus nidos para pernoctar a lo largo de todo el año, llegando incluso a hacerlo en grupos (aparentemente familiares) de hasta 14 individuos. Nunca se observó la construcción de una estructura exclusivamente para pernoctar, sino que siempre las estructuras son primero nidos donde además se pernocta y luego solamente dormitorios. De acuerdo a la clasificación de dormitorios de Skutch (1961a) el Crestudo, el Leñatero y ambas especies de Cacholote pertenecen a la categoría 2d (i.e., el nido es ocupado por los padres y jóvenes independientes a lo largo de todo el año) (Hudson 1920, Nores & Nores 1994).

Los Crestudos son muy interesantes desde la perspectiva teórica, ya que su sistema de reproducción presenta todas las condiciones necesarias para testear hipótesis sobre selección familiar. Independientemente de si la presencia de ayudantes aumenta o no el éxito reproductivo de una pareja en cada camada, podría repercutir incrementando la frecuencia de cada evento reproductivo y la longevidad de la pareja reproductiva debido a un menor esfuerzo de desgaste en cada reproducción; constituyéndose de esta forma en una ventaja selectiva a largo plazo (Brown 1978). ¿Puede la rapidez en la construcción del nido tener algún rol aptativo? ¿Qué es lo que permite, en términos próximos y evolutivos, que el nido del Crestudo sea tan conspicuo? ¿Con qué frecuencia puede criar un grupo? ¿Influye la cantidad de individuos que construyen un nido en la tasa de construcción individual y en la grupal del nido? ¿Y en la tasa de alimentación de los pichones? ¿Es una sola pareja la que pone huevos en el nido? ¿Son los ayudantes de construcción hijos de la pareja reproductiva? ¿Es el primer individuo en entrar al nido al pernoctar oscuro o claro? ¿Es este comportamiento exclusivo de Vigía? Para responder estas preguntas y poder comprender cabalmente la estructura social del Crestudo,

su origen y sus consecuencias, es necesario desarrollar estudios detallados con individuos marcados a campo. Sigue siendo válido lo que destacara Skutch (1996) sobre el estudio de los nidos en la Argentina: los naturalistas han invertido mucho tiempo en describir los nidos, pero prácticamente nada en ver que sucede en ellos.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Kristina Cockle, Kini Roesler y Kaspar Delhey los aportes realizados al manuscrito, a Alexander Skutch por la inspiración y la enseñanza mediante sus escritos para la apreciación de importantes sutilezas en el comportamiento de las aves Neotropicales. A Rosendo Fraga, Raymond McNeil y un revisor anónimo por los aportes al trabajo. JIA agradece especialmente a Diego Meier por la grata compañía en el chaco formoseño.

REFERENCIAS

- Brown, J. L. 1978. Avian communal breeding systems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 9: 123–155.
- Cabrera, A. L., & A. Willink. 1980. *Biogeografía de América Latina*. Colección de Monografías Científicas N° 13, OEA, Washington, DC.
- Contreras, J. R. 1980. *Furnariidae argentinos V. *Coryphistera alaudina* Burmeister, 1860, y sus supuestas subespecies*. *Hist. Nat. (Corr.)* 1: 69–72.
- De la Peña, M. 1995. *Ciclo reproductivo de las aves argentinas*. Centro de Publicaciones, Universidad Nacional del Litoral, Santa Fé, Argentina.
- Di Giacomo, A. G. 2005. Aves de la Reserva El Bagual. Pp. 201–465 *in* Di Giacomo, A. G., & S. Krapovickas (eds.). *Historia natural y paisaje de la Reserva El Bagual, Provincia de Formosa, Argentina*. Temas de Naturaleza y Conservación, Monografía de Aves Argentinas 4, Buenos Aires, Argentina.
- Fjeldsã, J., M. Irestedt, & P. G. P. Ericson. 2005. Molecular data reveal some major adaptational shifts in the early evolution of the most diverse

- avian family, the Furnariidae. *J. Ornithol* 146: 1–13.
- Fraga, R. 1979. Helpers at the nest in Passerines from Buenos Aires Province, Argentina. *Auk* 96: 606–608.
- Fraga, R. 1980. The breeding of Rufous Horneros (*Furnarius rufus*). *Condor* 82: 58–68.
- Hudson, W. H. 1920. *Birds of La Plata*. E. P. Dutton, New York, New York.
- Masramón, D. O. de. 1971. Contribución al estudio de las aves de San Luis. *Hornero* 2: 113–123.
- Narosky, S., R. Fraga, & M. De la Peña. 1983. Nidificación de las aves argentinas (Dendrocolaptidae y Furnariidae). Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires, Argentina.
- Nores, A., & M. Nores. 1994. Nest building and nesting behavior of the Brown Cacholote. *Wilson Bull.* 106: 106–120.
- Remsen, J. V. 2003. Family Furnariidae (Ovenbirds). Pp. 162–357 *in* del Hoyo, J., A. Elliot, & D. A. Christie (eds.). *Handbook of the birds of the world*. Volume 8: Broadbills to tapaculos. Lynx Edicions, Barcelona, Spain.
- Ridgely, R. S., & G. Tudor. 1994. *The birds of South America: The Suboscine Passerines*. Volume 2. Univ. of Texas Press, Austin, Texas.
- Short, L. L. 1975. A zoogeographic analysis of the South American Chaco avifauna. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 154: 165–352.
- Sick, H. 1997. *Ornitologia Brasileira*. Ed. Nova Fronteira, Rio de Janeiro, Brasil.
- Skutch, A. F. 1935. Helpers at the nest. *Auk* 52: 257–273.
- Skutch, A. F. 1961a. The nest as a dormitory. *Ibis* 103: 50–70.
- Skutch, A. F. 1961b. Helpers among birds. *Condor* 63: 198–226.
- Skutch, A. F. 1969a. A study of the Rufous-fronted Thornbird and associated birds. I. *Wilson Bull.* 81: 5–43.
- Skutch, A. F. 1969b. A study of the Rufous-fronted Thornbird and associated birds. II. *Wilson Bull.* 81: 123–139.
- Skutch, A. F. 1996. *Antbirds and ovenbirds*. Univ. of Texas Press, Austin, Texas.
- Vaurie, C. 1980. Taxonomy and geographical distribution of the Furnariidae (Aves, Passeriformes). *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 166: 1–357.
- Zyskowski, K., & R. O. Prum. 1999. Phylogenetic analysis of the nest architecture of Neotropical ovenbirds (Furnariidae). *Auk* 116: 891–911.