

**INFLUENCIA DEL TAMAÑO DE LA BANDADA SOBRE EL
COMPORTAMIENTO DE ALIMENTACIÓN Y VIGILANCIA EN
BANDURRIA (*Theristicus melanopis* Gmelin 1789)**

**Flock size influence on feeding and vigilance behavior of Black-faced Ibis
(*Theristicus melanopis* Gmelin 1789)**

ALBERTO GANTZ¹, ROBERTO SCHLATTER² & MIGUEL YAÑEZ³

¹Laboratorio de Ecología, Universidad de los Lagos, Casilla 933. Osorno, Chile.

²Instituto de Zoología, Universidad Austral de Chile, Casilla 567. Valdivia, Chile.

³Departamento de Estadística, Universidad del Bío-Bío, Casilla 5-C. Concepción, Chile.

✉: A. Gantz, agantz@ulagos.cl

RESUMEN. Entre septiembre y diciembre de 1989 analizamos el efecto del tamaño de la bandada sobre las tasas de alimentación y vigilancia de la bandurria (*Theristicus melanopis*). La bandurria formó bandadas de tamaños pequeños durante el período de estudio. Bandadas de 5 a 6 integrantes representaron la mayor proporción de tamaños del total de observaciones. Nuestros resultados señalaron que las variables de alimentación y vigilancia en la bandurria son independientes del tamaño de la bandada. Sólo la tasa de picoteos y la tasa de vigilancia mostraron una correlación positiva significativa con el tamaño de la bandada. Sin embargo, la varianza explicada por el tamaño de la bandada fue mínima para todas las variables analizadas. Concluimos que la bandurria probablemente ha desarrollado sistemas eficientes de vigilancia, que le aportan a las bandadas pequeñas una mayor protección contra los depredadores y eventualmente les permitiría adquirir mayores beneficios tróficos.

ABSTRACT. Between September and December 1989 we analyzed the effect of flock size on feeding and vigilance behaviors of the Black-faced Ibis (*Theristicus melanopis*). The Black-faced Ibis formed small sized flocks during the study period. Flocks of 5 to 6 individuals represented the higher proportion of all observations. Our results show that feeding and vigilance variables were independent of flock size. Only pecking and vigilance rate showed positive significant correlations with flock size. However, the explained variance of the flock size for all variables analyzed was minimal. We concluded that the Black-faced Ibis has probably developed efficient vigilance systems which provide small flocks a greater protection against predators and eventually greater trophic benefits.

INTRODUCCIÓN

Los beneficios de vivir en grupos sociales han sido estudiados extensivamente teórica y experimentalmente (Krebs & Barnard 1980, Greig-Smith 1981, Knight & Knight 1986, Keys & Dugatkin 1990). Un beneficio de vivir en grupos es la habilidad de los individuos para reducir su vigilancia al incrementar el tamaño de la bandada, el llamado «efecto del tamaño del grupo» (Pulliam & Millikan 1982, Pulliam *et al.* 1982, Blumstein 1996, Fernández *et al.* 2003). Este efecto sugiere que al incrementar el tamaño de la bandada, cada individuo puede reducir su propio nivel de vigilancia por los depredadores, porque el nivel total de vigilancia de todos los miembros de la bandada permanece alto (Hogstad 1988, Stinson 1988). Otro beneficio sugiere que al reducir el tiempo individual dedicado a la vigilancia los individuos pueden dirigir sus actividades a incrementar su eficiencia alimentaria (Bertram 1980, Elgar & Catterall 1981, Pulliam *et al.* 1982, Benkman 1997). Pero alimentarse en bandadas puede involucrar un incremento en la competencia intra-específica reduciendo la eficiencia de consumo de presas por los integrantes individuales del grupo (Krebs & Barnard 1980, Metcalfe & Furness 1987, Petit & Bildstein 1987, Hogstad 1989, Blumstein 1996). Sin embargo, los resultados de numerosos estudios empíricos, que intentaron demostrar el efecto del tamaño del grupo han llegado a resultados opuestos (Fleisher 1983). Por ejemplo, algunos investigadores han demostrado que algunas aves reducen el tiempo dedicado a la vigilancia e incrementan la tasa individual de consumo de presas (*Parus*

major, Krebs *et al.* 1972, *Junco phaeonotus*, Caraco *et al.* 1980, *Saxicola rubetra*, Draulans & Van Veesen 1982, *Parus montanus*, Hogstad 1989). En otros estudios, la reducción del tiempo de vigilancia por los miembros de la bandada no afectó el éxito de forrajeo comparado con individuos solitarios (Fleisher 1983, Petit & Bildstein 1987, Keys & Dugatkin 1990, Blumstein 1996).

El tiempo dedicado a alimentarse (i.e., la eficiencia de forrajeo) puede aumentarse o reducirse cuando aumenta el tamaño de la bandada (Clark & Mangel 1984). Un aumento de la eficiencia se verifica cuando el tamaño de la bandada reduce los niveles individuales de vigilancia mientras que un decremento de la eficiencia puede ocurrir si al incrementar el tamaño de la bandada, se incrementan los niveles de competencia por interferencia. Esto implica que la eficiencia de la alimentación y vigilancia podrían ser dos eventos mutuamente excluyentes.

Sin embargo, existen otros factores que pueden afectar el compromiso entre la eficacia de la alimentación, la vigilancia individual y el tamaño de la bandada como la posición jerárquica de los individuos al interior de la bandada, la disponibilidad de presas, el clima y la visibilidad del hábitat (Keys & Dugatkin 1990, Pravosudov & Grubb 1995).

En este estudio estudiamos el comportamiento de alimentación y vigilancia de la bandurria, una especie adecuada para este tipo de estudio dado que puede formar bandadas de más de 200 individuos que forrajean sobre praderas agrícolas y son de fácil observación debido a su gran tamaño (ca.

1500 g). El objetivo de este estudio fue determinar el efecto del tamaño de la bandada sobre la tasa de alimentación y tiempo de vigilancia de las bandurrias.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de Estudio

El área de estudio correspondió a praderas destinadas a la alimentación del ganado bovino ubicadas en el fundo Forrahue (45° 25' S 72° 56' W), 10 km al sur de Río Bueno, sur de Chile. Las praderas tienen una superficie media de aprox. 10 ha. La estructura vegetal de las praderas, consiste en diversas asociaciones antropogénicas de gramíneas pertenecientes a la familia Poaceae (*Agrotis tenuis*, *Holcus lanatus*, *Lotus oliginosus*) y la presencia de árboles dispersos principalmente *Nothofagus obliqua* y *Laureliopsis sempervirens*. La altura del pasto durante el periodo de observación fue ca. < 8 cm lo que permitió una mayor visibilidad de las aves. El área de estudio está localizada en el centro de la distribución geográfica de *T. melanopsis*, donde sus poblaciones son más abundantes (Johnson 1965).

Métodos

Las observaciones se realizaron entre septiembre y diciembre de 1989, durante y al término del periodo reproductivo. Las observaciones se dividieron en dos periodos de dos horas durante la mañana (8:30-10:30; 10:45-12:15), mientras durante la tarde se realizaron en forma continua desde las 12:30 hasta las 20:00 hrs. Todas las observaciones

se realizaron desde un escondrijo con un telescopio 20-60 x 70 y distanciadas de las bandadas entre 100 a 500 m. Los análisis conductuales se basaron en individuos focales elegidas por muestreo instantáneo (Altman 1974; Martin & Bateson 1986, Lehner 1998). Las observaciones se detuvieron cuando la bandada fue perturbada por cualquier actividad en el campo (presencia de tractor, jinete, perros, etc.), el ave focal quedó fuera de la vista del observador y por el arribo o retirada de individuos de la bandada bajo observación. Las observaciones se reiniciaron 10 minutos después que la perturbación desapareció. Todos los registros incompletos fueron descartados para los análisis.

Las bandadas de bandurrias fueron seleccionadas por su tamaño al momento de comenzar las observaciones. *T. melanopsis* forma, en ocasiones bandadas dispersas, lo que dificultó la «determinación» de un tamaño discreto de las bandadas. Por ello definimos arbitrariamente como una bandada independiente a aquella separada de otra por más de 60 m. Los diferentes tamaños de bandada las agrupamos en 10 categorías: 1-2, 3-4, 5-6, 7-8, 9-10, 11-12, 13-14, 15-16, 17-18, 19-20 individuos; sin embargo, para los análisis estadísticos consideramos la marca de clase de cada tamaño de bandada (i.e., rango 1-2 = 1,5...etc.) porque consideramos que este valor representa mejor dicho intervalo.

Definimos el comportamiento de alimentación como el descenso de la cabeza cerca del suelo y la introducción del pico en el sustrato. En cada individuo focal evaluamos la tasa de picoteos y de consumo, entendido

como el número de «tientas» en el sustrato y de presas consumidas (degluciones) por minuto, respectivamente. Asimismo, consideramos un ave en actitud de vigilancia cuando detiene su marcha y alza la cabeza con el pico paralelo al suelo, explorando el ambiente y ocasionalmente emite un llamado de alarma. Cuantificamos la tasa de vigilancia, número de eventos de vigilancia en un minuto y la duración de la vigilancia individual de los miembros del grupo (expresado en segundos). Los periodos de un minuto fueron registrados en una cinta de grabación y utilizada como cronómetro acústico (Petit & Bildstein 1987). El número de picoteos, tasa de consumo y los eventos de vigilancia se registraron con un contador manual y la duración de la vigilancia con un cronómetro digital. Todas las observaciones comenzaron 10 minutos después de arribar al puesto de observación, para registrar sólo actividades sin perturbación.

Análisis estadístico

En este estudio hemos tratado el tamaño de la bandada como variables continuas y para estudiar los efectos del tamaño de la bandada sobre las variables conductuales (alimentación y vigilancia), aplicamos el coeficiente de correlación producto-momento de Pearson (R) y el cuadrado del coeficiente de correlación ajustado (R^2 según Blumstein (1996), esta prueba es una medida que facilita la interpretación de la robustez de la asociación entre las variables a tratar. El cuadrado del coeficiente de correlación, ajustado, es equivalente a la variación de una variable

explicada por la alteración de otra variable (corregido por el tamaño de muestra y número de variables independientes), expresada como porcentaje. Así un $R = 0,567$ (R^2 ajustado = 0,322) es equivalente al 32% de la variación de una variable respecto a otra (Blumstein 1996).

Para probar la significancia de la variación de las variables conductuales con el tamaño de las bandadas de bandurrias se aplicó el test no paramétrico de Kruskal-Wallis para muestras múltiples independientes (Siegel & Castellan 1988). Para todos los análisis estadísticos empleamos una probabilidad de significancia $p < 0,05$.

RESULTADOS

La bandurria formó bandadas de tamaños relativamente pequeños en el área de estudio. El 15,7% de las bandadas observadas estaban formadas por 5-6 individuos, seguidos por 3-4 individuos (14,0%) y 7-8 individuos (13,6%). Los mayores tamaños observados (17-18 y 19-20 integrantes) representaron el 1,8 y 4,7% respectivamente. Los menores tamaños (1-2 individuos) sólo representaron el 9,0%.

La tasa de picoteos mostró una tendencia a reducirse (Figura 1) pero no varió significativamente con el tamaño de los grupos de aves (Kruskal-Wallis, $Z = 14,713$; $P = 0,099$; $n = 10$). Si bien mostró una correlación significativa positiva con el incremento del tamaño de la bandada (Pearson, $R = 0,105$; $P = 0,018$), sólo el 1,1% de la variación de la tasa de picoteos fue explicada por la variación en el tamaño de la

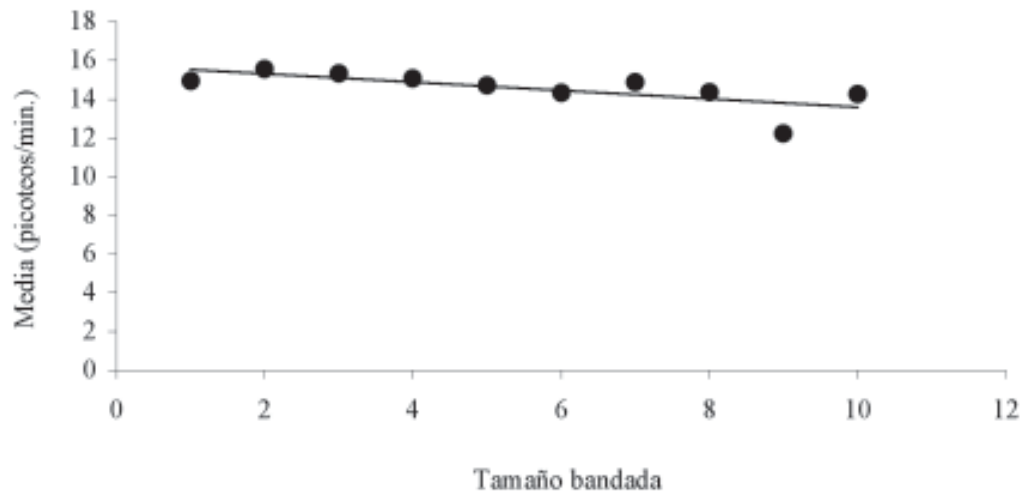


Figura 1. Variación media de la tasa de picoteos respecto a la variación del tamaño de las bandadas de Bandurrias observadas en praderas agrícolas del fundo Forrahue, Río Bueno, 1989.

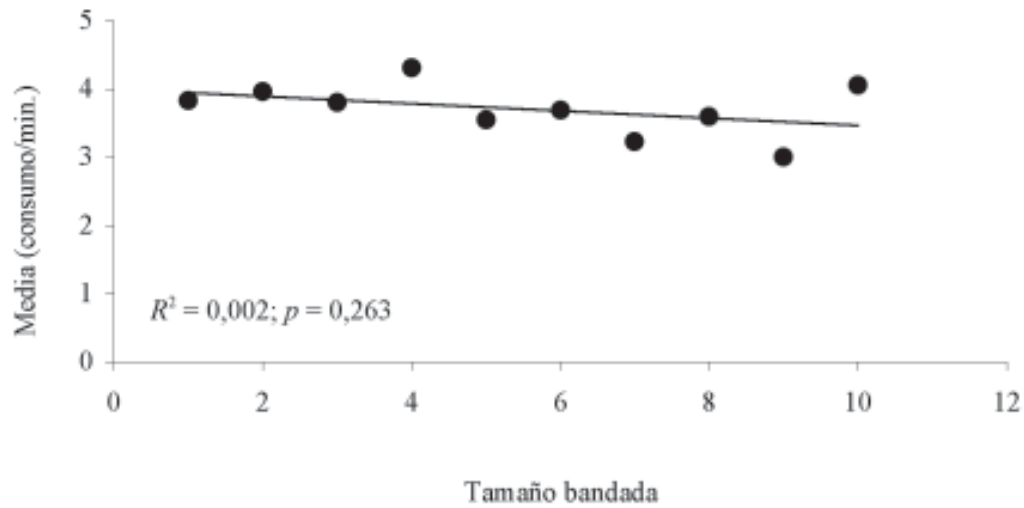


Figura 2. Variación media de la tasa de consumo de presas en relación a la variación del tamaño de las bandadas de Bandurrias observadas en praderas agrícolas del fundo Forrahue, Río Bueno, 1989.

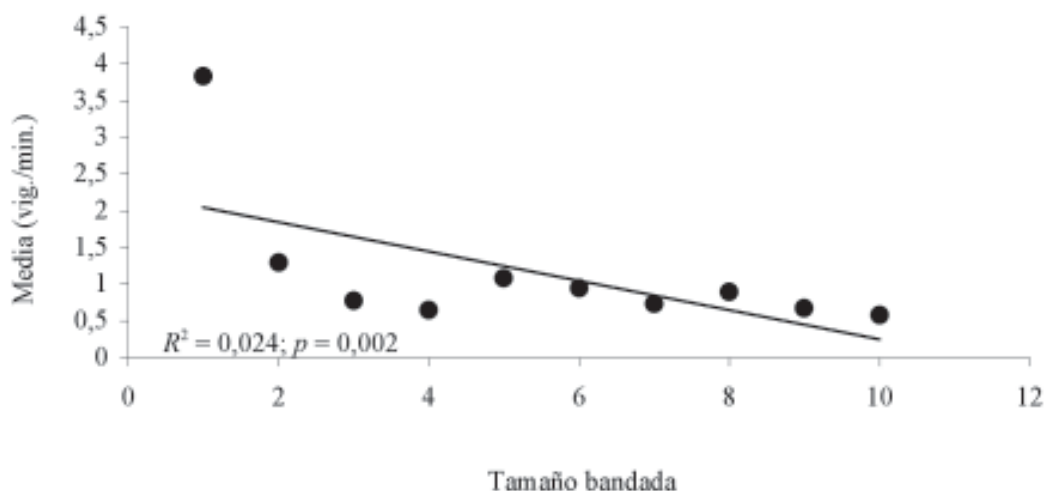


Figura 3. Variación media de la tasa de vigilancia respecto a la variación del tamaño de las bandadas de Bandurrias observadas en praderas agrícolas del fundo Forrahue, Río Bueno, 1989.

bandada. El consumo de presas por minuto (Figura 2), no difirió significativamente entre las bandadas (Kruskal-Wallis, $Z = 8,589$; $P = 0,476$; $n = 10$) y no se redujo al aumentar el número de integrantes a la bandada (Pearson, $R = 0,049$; $P = 0,263$; $n = 10$). Sólo el 0,2% en la variación de la tasa de consumo puede explicarse con la variación en el número de integrantes de las bandadas.

En general, nuestros resultados señalaron que la bandurria destinó mayor tiempo a la alimentación que a la vigilancia. El número de eventos de picoteo por minuto superó significativamente al número de eventos de vigilancia (Wilcoxon, $z = -19,099$; $P = 0,001$).

La tasa de vigilancia individual varió significativamente entre los diferentes tamaños de la bandada (Kruskal-Wallis, $Z = 23,019$; $P = 0,006$). La variación significativa de la tasa individual de vigilancia fue

determinada por los tamaños de bandada pequeños. Bandadas de 1-2 y 3-4 individuos, no difieren estadísticamente entre sí (Kruskal-Wallis, $P > 0,05$), pero se diferenciaron significativamente de todas las demás categorías de tamaños, siendo en promedio mayores sus tasas de vigilancia. Los restantes tamaños grupales no mostraron diferencias estadísticamente significativas entre ellos (Kruskal-Wallis, $P > 0,05$). La tasa de vigilancia mostró una correlación negativa significativa al incrementar el tamaño del grupo de aves (Pearson, $R = -0,156$; $P = 0,002$; $n = 10$). Sin embargo, sólo el 2,4% de la variación de la tasa de vigilancia puede explicarse por el aumento del tamaño de la bandada (Figura 3).

La duración de la vigilancia no varió significativamente entre bandadas con diferente número de integrantes (Kruskal-Wallis, $Z = 14,663$; $P = 0,101$) y no mostró

una correlación estadísticamente significativa con el tamaño del grupo (Pearson, $R = 0,058$; $P = 0,256$; $n = 10$). La variación de la duración de la vigilancia individual es explicada por el 0,3% de la variación del tamaño de la bandada (Figura 4).

DISCUSIÓN

Si bien existe una asociación estadísticamente significativa entre algunas variables evaluadas (tasa de vigilancia y de picoteos) con el tamaño de la bandada, el reducido poder explicativo (R^2 ajustado) del tamaño de la bandada sobre estas variables, señala que el número de integrantes de las bandadas de bandurrias no afectan la variación de la totalidad de las variables conductuales analizadas.

Nuestros resultados son discordantes con diversos estudios realizados en diversas especies de aves, que demuestran que la tasa de vigilancia y de alimentación son dos comportamientos mutuamente excluyentes (Krebs *et al.* 1972, Bertram 1980, Barnard 1980, Caraco *et al.* 1980, Krebs & Barnard 1980, Elgar & Catterall 1981, Draulans & van Vesseem 1982, Elcavage & Caraco 1983, Byrkjedall 1989, Hogstad 1989, Ekman 1989, Vásquez 1997). Estos autores, han demostrado que una reducción de la vigilancia provoca un incremento el tiempo de búsqueda por alimentos y un aumento de la eficiencia de forrajeo de los integrantes de las bandadas de mayor tamaño (Pulliam 1973, Keys & Dugatkin 1990), proceso denominado efecto de los ojos múltiples («*many eyes effect*») (Powell 1980). Otros autores demostraron (en especies de aves

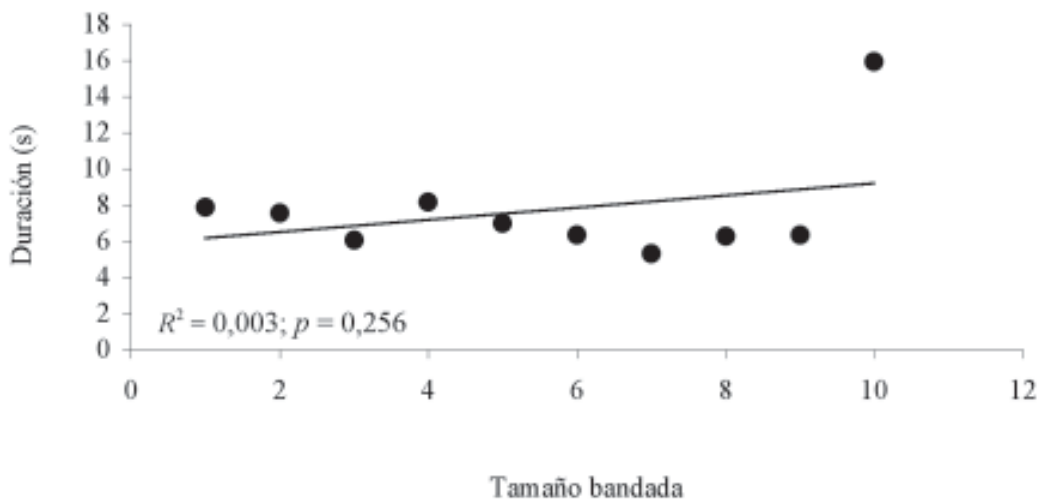


Figura 4. Variación de la duración de la vigilancia respecto a la variación del tamaño de las bandadas de Bandurrias observadas en praderas agrícolas del fundo Forrahue, Río Bueno, 1989.

morfológicamente similares), que los individuos periféricos mostraron tasas de alimentación constantes independientes del tamaño de la bandada, mientras la tasa de vigilancia se redujo significativamente en bandadas grandes al confrontarlas con las de menor tamaño (e.g., *Eudocimus albus*, Petit & Bildstein 1987, *Tringa totanus*, Cresswell 1994).

De acuerdo a nuestros resultados, consideramos que la independencia del tamaño de la bandada de los beneficios tróficos y los costos de vigilancia observada, probablemente se debe a las diversas tácticas de detección de depredadores que utilizan las bandurrias. Según Blumstein (1996), la alimentación y vigilancia pueden ser variables independientes si los individuos están vigilantes mientras forrajean. Así, los individuos ante una amenaza, podrían responder rápidamente al llamado de alarma de un conespecífico (Blumstein 1996). Las bandurrias cuando detectan una amenaza emiten un llamado de alarma característico y de gran intensidad (Housse 1945; Johnson 1965) al cual responden, alzando la cabeza, los integrantes de la bandada y aquellos en bandadas adyacentes (A. Gantz, obs. pers.). Si las llamadas de alarma pueden afectar los patrones individuales de vigilancia (Blumstein 1996, Milligan & Brigham 1992, South & Pret-Jones 2000) probablemente les confiere, a los integrantes de la bandada o a los grupos adyacentes, un «nivel de seguridad» cuyo umbral de vigilancia individual incrementa los beneficios tróficos de los individuos de las bandadas pequeñas. Además, si esto es así, el llamado de alarma podría determinar que las

bandadas de bandurrias formen bandadas dispersas («*loose flock*» (Housse 1945, Fjeldsa & Krabbe 1990) ocupando una escala espacial mayor en las praderas agrícolas, así los grupos observados probablemente son subgrupos que conforman una bandada de mayor tamaño. Esto provocaría un sesgo en las categorías de tamaños de bandadas consideradas en el presente análisis.

A su vez, la ausencia de exclusión entre las variables de comportamiento, también puede ser consecuencia de las estrategias de vigilancia de la bandurria. Alzamientos breves e irregulares de la cabeza durante la alimentación permiten una alta probabilidad de detectar una amenaza (Bertram 1980). La detección será siempre exitosa si el tiempo entre dos vigilancias sucesivas es menor que el tiempo requerido por un depredador para alcanzar una presa (Lendrem 1986). Los eventos de vigilancia son realizados frecuentemente durante la alimentación. La bandurria alza la cabeza en actitud vigilante y emite un llamado de alarma cuando la amenaza es detectada, y solo en esas condiciones la alimentación y vigilancia pueden considerarse eventos mutuamente excluyentes.

Nuestros resultados sugieren que las bandurrias al asociarse en bandadas grandes se benefician al adquirir una mayor protección contra los depredadores, pero probablemente las estrategias de vigilancia y su llamado de alarma confiere a las bandadas pequeñas mayores beneficios tróficos al confrontarlos con los beneficios individuales de los integrantes de las bandadas grandes.

Tabla 1.- Variación media (\pm DE) y tamaño de muestra (n) de las 4 categorías conductuales analizadas en relación al tamaño de los grupos sociales de bandurrias observadas en el fundo Forrahue, Río Bueno, sur de Chile, 1989.

	Tamaño bandada									
	1-2	3-4	5-6	7-8	9-10	11-12	13-14	15-16	17-18	19-20
Tasa picoteos	15,1 \pm 3,3 (n = 43)	15,3 \pm 3,2 (n = 70)	15,4 \pm 3,6 (n = 77)	15,7 \pm 3,4 (n = 55)	14,5 \pm 3,7 (n = 64)	14,3 \pm 3,4 (n = 49)	14,8 \pm 4,7 (n = 64)	14,5 \pm 3,2 (n = 31)	12,1 \pm 2,7 (n = 8)	15,3 \pm 3,7 (n = 24)
Tasa consumo	4,0 \pm 2,3 (n = 43)	4,0 \pm 2,1 (n = 70)	3,9 \pm 1,9 (n = 77)	4,5 \pm 2,5 (n = 55)	3,8 \pm 1,9 (n = 64)	3,6 \pm 2,7 (n = 49)	3,2 \pm 1,9 (n = 64)	3,7 \pm 2,3 (n = 31)	3,0 \pm 2,1 (n = 8)	4,3 \pm 3,0 (n = 24)
Tasa vigilancia	1,0 \pm 1,0 (n = 51)	1,1 \pm 1,2 (n = 70)	0,6 \pm 0,9 (n = 77)	0,7 \pm 1,0 (n = 55)	0,8 \pm 1,1 (n = 64)	0,6 \pm 1,0 (n = 49)	0,5 \pm 0,9 (n = 64)	0,8 \pm 1,1 (n = 31)	0,5 \pm 0,8 (n = 8)	0,5 \pm 0,8 (n = 24)
Duración vigilancia(s)	8,5 \pm 12,3 (n = 45)	7,8 \pm 21,9 (n = 76)	6,2 \pm 10,8 (n = 48)	8,8 \pm 28,2 (n = 40)	6,6 \pm 13,7 (n = 54)	6,3 \pm 4,9 (n = 30)	5,3 \pm 8,3 (n = 33)	6,2 \pm 7,6 (n = 24)	6,0 \pm 4,0 (n = 4)	25,8 \pm 38,6 (n = 13)

AGRADECIMIENTOS. Agradecemos al Sr. Bernardo Pinninghoff por permitirnos el acceso a su predio y al Sr. Erwin Nahuelpan por su invaluable aporte a la revisión del manuscrito.

LITERATURA CITADA

- ALTMANN, J. 1974. Observational Study of Behavior: Sampling Methods. *Behaviour* 49:227–267.
- BARNARD, C.J. 1980. Flock Feeding and Time Budgets in House Sparrow (*Passer domesticus*). *Animal Behavior* 28:295–309.
- BENKMAN, C.W. 1997. Feeding behavior, flock-size dynamics, and variation in sexual selection in crossbills. *The Auk* 114: 163–178.
- BERTRAM, B.C. 1980. Vigilance and Group Size in Ostriches. *Animal Behavior* 28:278–286.
- BLUMSTEIN, D.T. 1996. How does social group size influence golden marmot vigilance? *Behaviour* 133: 1133–1151.
- BYRKJEDALL, I. 1989. Time Constraint and Vigilance: breeding season diet of the Dotterel (*Charadrius morinellus*). *Journal für Ornithologie* 130:293–302.
- CARACO, T., S. MARTINDALE & H. R. PULLIAM. 1980. Avian Flocking in the Presence of Predator. *Nature* 285:400–401.
- CLARK, C.W. & M. MANGEL. 1984. Foraging and flocking strategies: information in an uncertain environment. *The American Naturalist* 123:626–641.
- CRESSWELL, W. 1994. Flocking is an effective anti-predation strategy in redshanks, *Tringa totanus*. *Animal Behaviour* 47: 433–442.
- DRAULANS, D. & J. VAN VESSEN. 1982. Flock Size and Feeding Behavior of Migrating Whinchats (*Saxicola rubetra*). *Ibis* 124:347–351.
- EKMAN, J. 1989. Ecology of Non breeding Social Sistem of Parus. *Wilson Bulletin* 101:263–288.
- ELCAVAGE, P. & T. CARACO. 1983. Vigilance behavior in House Sparrow flocks. *Animal Behavior* 31:303–312.

- ELGAR, M. & C. CATTERALL. 1981. Flocking and Predator Surveillance in House Sparrow: test of an hypothesis. *Animal Behavior* 29:868–872.
- FERNÁNDEZ, G. J. A. F. CAPURRO & J. C. REBORDA. 2003. Effect of group size on individual and collective vigilance in the Greater Rheas. *Ethology* 109:413–425.
- FJELDSÚ, J. & N. KRABBE. 1990. Birds of the high Andes. Zoological Museum, University of Copenhagen and Apollo Books. Stenstrup, Denmark.
- FLEISHER, R. C. 1983. Relationship between tidal oscillations and ruddy turnstone flocking, foraging, and vigilance behavior. *Condor* 85: 22–29.
- GRIEG-SMITH, P. 1981. Responses to Disturbance in Relation to Flock Size in Foraging Groups of Barred Ground Doves (*Geopelia striata*). *Ibis* 123:103–106.
- HOGSTAD, O. 1988. Advantages of Social Foraging of Willow Tits (*Parus montanus*). *Ibis* 130:275–283.
- HOGSTAD, O. 1989. Subordination in mixed-age bird flocks: a renewal study. *Ibis* 130:128–134.
- HOUSSE, R. P. 1945. Las aves de Chile y su clasificación moderna. Su vida y sus costumbres. Ed. Universidad de Chile, Santiago.
- JOHNSON, A.W. 1965. The birds of Chile and adjacent regions of Argentina and Peru. Vol.1 Editorial Buenos Aires, Argentina.
- KEYS, G.C. & L. A. DUGATKIN. 1990. Flock size and position effect on vigilance, aggression, and prey capture in the european starling. *Condor* 92: 151–159.
- KNIGHT, S. & R. KNIGHT. 1986. Vigilance Patterns of Bald Eagles Feeding in Groups. *The Auk* 103:263–272.
- KREBS, J.R., H.M. MACROBERTS & J. M. CULLEN. 1972. Flocking and Feeding in the Great Tit (*Parus major*): an experimental study. *Ibis* 114:507–530.
- KREBS, J.R. & C. J. BARNARD. 1980. Comments of Function on Flocking in Birds. En: Actis XVII Congressus Internationalis Ornithologici. (Ed. Nohring, R.), pp.795–799. Deutsche Ornithologen-Gesellschaft, Berlin.
- LEHNER, P. N. 1998. Handbook of ethological methods. Cambridge University Press, Cambridge.
- LENDREM, D. 1986. Modelling in Behavioural Ecology: An Introductory Text. Croom Helm Ltd., Kent, UK.
- MARTIN, P. & P. BATESON. 1986. Measuring behaviour, an introductory guide. Cambridge. University Press, Cambridge, England.
- METCALFE, N. & R. FURNESS. 1987. Aggression in shorebirds in relation to flock density and composition. *Ibis* 129: 553–563.
- MILLIKAN, B. N. & R. N. BRIGHAM. 1992. The influence of group size on vigilance in captive-raised ring-necked pheasants. *Condor* 94: 787–790.
- PETIT, D. R. & K. L. BILDSTEIN. 1987. Effect of group size and location within the group on the foraging behavior of white ibises. *Condor* 89:602–609.
- POWELL, V. N. 1980. Mixed Species Flocking as a Strategy for Neotropical Residents. En: Actis XVII Congressus Internationalis Ornithologici (Ed.

- Nohring, R.), pp.813-819. Deutsche Ornithologen-Gesellschaft, Berlin.
- PRAVOSUDOV, V. V. & T. C. GRUBB. 1995. Vigilance in the tufted titmouse varies independently with air temperature and conspecific group size. *Condor* 97: 1064–1067.
- PULLIAM, H.R. 1973. On the Advantages of Flocking. *Journal of Theoretical Biology* 38:419–422.
- PULLIAM, H. R. & G. C. MILLIKAN. 1982. Social Organization in the Nonreproductive Season. En: *Avian Biology* (Eds. Farner, D.S. y King, J.R.), pp.169–197. Vol.VI. Cap.3.
- PULLIAM, H. R., G.H. PYKE & T. CARACO. 1982. The Scanning Behavioral of Juncos: a game theoretical approach. *Journal of Theoretical Biology* 95:89–103.
- SIEGEL, S. & N. J. CASTELLÁN. 1988. *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. Second Edition. McGraw Hill International Editions, Singapore.
- SOUTH, J. M. S. & PRUETT-JONES. 2000. Patterns of flock size, diet, and vigilance of naturalized monk parakeets in Hyde Park, Chicago. *Condor* 102: 848–854.
- STINSON, C. 1988. Does Mixed Species Flocking Increase Vigilance or Skittishness? *Ibis* 130:303–304.
- VÁSQUEZ, R. A. 1997. Vigilance and social foraging in *Octodon degus* (Rodentia: Octodontidae) in central Chile. *Revista Chilena Historia Natural* 70: 557–563.