

## ANÁLISIS EXPERIMENTAL DE LA FUNCIÓN ANTIDEPREDADORA DEL AGRUPAMIENTO EN AVES QUE VISITAN UNA FUENTE DE ALIMENTO

### EXPERIMENTAL ANALYSIS OF THE ANTIPREDATOR ROLE OF GROUPING IN BIRDS THAT VISIT A FOOD SOURCE

*Cristina Sainz-Borgo<sup>1</sup> y Luis E. Levín<sup>2</sup>*

<sup>1</sup> *Departamento de Biología de Organismos, Laboratorio de Ecología Química del Comportamiento, Universidad Simón Bolívar, Caracas, Venezuela; E-mail: cristinasainzb@gmail.com.*

<sup>2</sup> *Instituto de Biología Experimental, Laboratorio de Comportamiento Animal, Escuela de Biología, Universidad Central de Venezuela; E-mail: luislevin@gmail.com*

#### RESUMEN

Se ha propuesto que las presas y los depredadores han co-evolucionado en una carrera armamentista. Para ello debe existir, sin embargo, una correlación temporal entre los movimientos del depredador y la presa. En este trabajo evaluamos el efecto de un depredador artificial sobre la agrupación de aves silvestres que visitan un comedero. Se aplicaron dos tratamientos: uno en el cual se correlaciona la aparición del depredador y la llegada de aves al comedero (tratamiento contingente) y otro en el cual éste se hace aparecer a intervalos regulares de tiempo (tratamiento no contingente). En ambos casos se registraron las llegadas de las aves antes y después de accionar el depredador. Se encontró que el estímulo del depredador aumentaba la frecuencia de visitas al comedero y la agrupación de las mismas en el tiempo. Ambos efectos fueron mayores en el tratamiento contingente en relación al no contingente. Estos resultados apoyan la hipótesis de que la correlación entre sus movimientos y los del depredador constituye una señal utilizada por las aves para agruparse como mecanismo de defensa frente al riesgo de depredación

**Palabras clave:** alimentador artificial, comportamiento de agrupación, depredador/presa, interacciones interespecíficas, parche de bosque urbano

#### ABSTRACT

It has been hypothesized that preys and predators have coevolved in an arm race in which they traits that made one evident to the other have progressively vanished. There is, however, a trait that is difficult to concealed: the temporal correlation of the movements of preys and predators associated with hunting and avoidance. In this study we evaluate the effect of a simulated predator on the grouping behaviour of wild birds visiting an artificial feeder. We applied two treatments: one in which the simulated predator showed every time the birds arrive (contingent treatment), and one in which it showed at regular intervals (non-contingent treatment). In both cases we registered the times of arrival of birds before and after the treatment was applied. We found that the predator stimulus increased the frequency of bird arrivals at the feeder and their concentration in time. Both effects were stronger in the contingent than in the non-contingent treatment. Our results are consistent with the hypothesis that the correlation between their movement and the predators' constitute a signal for birds to group as a defence against predation.

**Key words:** artificial feeder, grouping behavior, interspecific interactions, predator/prey, urban patch forest

## INTRODUCCIÓN

La probabilidad individual de depredación es generalmente menor en un grupo que fuera de él (Myers *et al.* 1979, Seghers 1974, Clutton-Brock *et al.* 1999); dicha disminución puede deberse al efecto de dilución (Krebs 1977, Dehn 1990, Bednekoff y Lima 1998), al efecto de confusión (Hamilton 1971, Jeskche y Tollrian 2007, Ioannou *et al.* 2008), a una mayor tasa de vigilancia (Lack 1954, 1968, Goss-Custard 1970, Caraco *et al.* 1980, Gluck 1987, Popp 1988), o al amedrentamiento al depredador (Krebs y Davies 1993, Vallin *et al.* 2005). En algunos organismos como las arañas, se ha reportado una menor tasa de depredación mientras aumenta el tamaño del grupo (Uetz *et al.* 2002). Por otro lado, se ha observado una disminución de la conducta de agrupación en aves, en ausencia de depredadores (Wcislo y Danforth 1997, Beauchamp 2004). Considerando que la conformación de grupos puede tener también costos individuales asociados a la competencia entre los individuos que los conforman (Ekman 1987) se establece una situación de compromiso en la que las presas potenciales se agrupan sólo en presencia del depredador.

Cualquier señal emitida por el depredador que ayude a sus presas a identificarlo, reducirá su éxito de caza y, por lo tanto, ésta tenderá a desaparecer. Lo mismo ocurre con las señales que hacen a la presa detectable por el depredador. Esto conduce a un “mundo ciego” entre los depredadores y sus presas, en el que las pautas de reconocimiento son escasas, debido a que a lo largo de la evolución de ambos, las señales que hacían más conspicua la presencia del otro desaparecieron. En estas circunstancias, el reconocimiento se limita a aquellas señales que difícilmente pueden ser ocultadas.

Hay dos elementos inevitablemente asociados a la dinámica de la caza: la “contingencia” y el “signo” (Levin 1997). El primer elemento, la contingencia, se deriva de la percepción de correlación temporal entre los movimientos ocurridos en el entorno con los propios. Al moverse, un animal se hace mucho más visible. La mayor parte de los recursos de la cripticidad se basan en la inmovilidad (Merilaita 2001). Así que de todos los movimientos presentes en el entorno, aquellos que siguen a los movimientos

propios, pueden revelar la presencia de otro animal interesado en el sujeto, que es detectado al éste moverse. El segundo elemento asociado a la dinámica de la caza es el signo que resulta del hecho de que para atacar hay que acercarse, y para huir, hay que alejarse.

Los objetivos de este trabajo son: 1) determinar si la presencia de un depredador artificial altera el patrón de agrupación de los individuos que llegan a un comedero, 2) evaluar el efecto de la contingencia (correlación temporal) de los movimientos del depredador con las llegadas de las aves al comedero, sobre dicha agrupación.

En este trabajo se evaluaron dos hipótesis: 1) el depredador artificial altera el patrón de agrupación de las aves que visitan el comedero, la predicción corresponde a un aumento en la agrupación temporal de la llegada de los individuos al comedero, 2) el depredador que presenta movimientos contingentes con la llegada de las aves al comedero, produce un mayor efecto en la agrupación de las aves que un depredador sin una correlación temporal, la predicción consiste en que el depredador contingente producirá una mayor agrupación temporal de las aves que el depredador no contingente.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Se estudiaron las visitas de aves a un comedero ubicado en la Estación Experimental Arboretum-IBE-UCV (1100 msnm, 10° 28' N, 66° 53' O), que se encuentra en un parche de bosque premontano deciduo en la ciudad de Caracas (Venezuela), al comienzo del sendero principal de la estación experimental, en un claro del bosque. El comedero fue provisto de pan y bananas de forma periódica durante un lapso de aproximadamente tres años previos al estudio. El comedero, de 1,5 m de altura, contenía dos recipientes circulares de 20 cm de diámetro, en donde se colocaban diariamente, a las 7 am, 650 g de pan mojado en agua y dos bananas en uno de ellos, y 800 ml de agua en el otro. Desde la ventana (18 x 25 cm) de una caseta de observación situada a 6 m del comedero, se registraron las llegadas de las aves con una cámara de video (Handycam Sony), colocada sobre un trípode. Para la realización de las filmaciones se descartaron los días lluviosos.

El depredador artificial fue instalado a 50 cm del comedero y estaba conformado por un círculo

blanco de madera de 20 cm de diámetro y 0,8 cm de espesor, con dos manchas negras dispuestas en forma de ojos (Figura 1). El círculo presentaba dos prolongaciones, una servía de pivote y la otra se encontraba atada a un hilo de nylon amarrado en su otro extremo a la caseta de observación. El modelo de depredador se ocultaba entre dos láminas de madera paralelas separadas por dos trozos de madera de 1 cm de espesor. Al ser halado el nylon desde la caseta de observación, el círculo se descubría y dejaba ver el par de manchas negras, a manera de depredador saliendo de su escondite, permaneciendo descubierto de dos a tres segundos. El círculo se volvía a ocultar al soltar el nylon.

El modelo de depredador se aplicó según tres tratamientos:

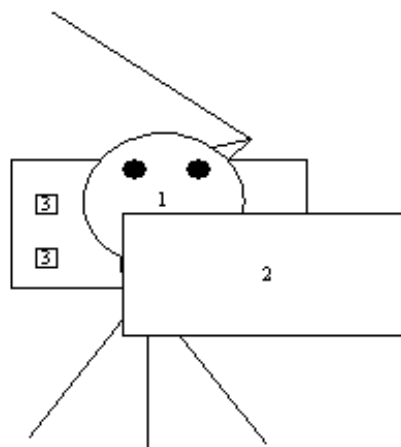
1) *contingente*, que consistía en activar el depredador cada vez que un ave se posaba en el comedero. 2) *no contingente*, que consistía en activar el depredador el mismo número de veces que se activó el contingente contados en la sesión inmediatamente anterior, pero a intervalos regulares, independientemente de la presencia o ausencia de aves en el comedero. 3) *condición pre o post depredador*, en que el depredador estaba inactivo y oculto.

El depredador contingente se activaba cada vez que un ave se posaba en el comedero, durante un periodo de media hora. El depredador no contingente se activaba un número de veces igual a las que se activaba la sesión contingente inmediatamente anterior, pero a intervalos regulares de tiempo, durante media hora, independientemente de la llegada de aves al comedero. Las sesiones contingentes y no contingentes se realizaban en días alternos.

Cada experimento consistía de cuatro condiciones de media hora de duración cada una: 1.- pre-depredador. 2.- depredador activo (contingente o no contingente). 3.- post-depredador 1 (0-30'). 4.- post-depredador 2: (30'-60').

Se realizaron un total de 20 sesiones, 10 contingentes y 10 no contingentes, comenzando a las 7 am, entre los meses de Enero y Abril del año 2000.

A partir de los registros en video, se cuantificó la duración de los "Intervalos Inter Llegadas sucesivas" al comedero (I.I.L.), que es el tiempo transcurrido entre la llegada de un ave al comedero y la llegada de la siguiente. Se calculó



**Figura 1.** Modelo de depredador artificial: círculo blanco (1), láminas en frente y detrás del círculo (2), trozos de madera que separan ambas láminas (3).

la distribución de frecuencias de dichos intervalos para cada una de las condiciones del experimento, utilizando sólo los intervalos menores de 40 segundos, ya que estos son los que pueden indicar un aumento de la agrupación durante el tratamiento contingente, porque reflejan la proximidad en el tiempo de las llegadas sucesivas de los individuos al comedero. También se calculó el número de visitas en grupo e individuales. Una visita en grupo correspondía a la llegada de un ave al comedero cuando hay presentes uno o más individuos de la misma o diferente especie. Se consideró como una visita individual, aquella en la que un ave se encontraba sola en el comedero más de un 70% de la duración de su visita. Las ráfagas se definen como visitas de las aves al comedero de forma contagiosa precedida por un intervalo de vacío previo (Levin *et al.* 2000), el cual es indicado por la curva de Logaritmo de Supervivencia (Martin y Bateson 1997), que permite definir cuando una conducta es repetida con una frecuencia mayor que la esperada por azar y cuales son las duraciones mínimas de los intervalos que las separan. Dichos intervalos se calculan graficando la duración de los vacíos (cuando no hay aves presentes en el comedero) en orden creciente en el eje de las abscisas versus el logaritmo del número de vacíos en el eje de las ordenadas. Si esta curva presenta un cambio abrupto de pendiente, ese punto de inflexión corresponde al tiempo mínimo de separación entre ráfagas.

Se cuantificó el número de agresiones por condición, que se definían como el acercamiento brusco de un ave hacia otra mientras emitía una llamada, durante una visita en grupo, la especie que realizaba una mayor cantidad de agresiones se consideraba la dominante. También se cuantificó el número de ráfagas y el número promedio de visitas por ráfaga en cada sesión.

Para comparar las variaciones de la cantidad de visitas en grupo entre las diferentes condiciones, se elaboró un índice de agrupación, el cual consistió en dividir el número de visitas en grupo entre el número de visitas totales. También se calculó un índice para las visitas individuales, dividiendo el número de visitas individuales entre el total de las visitas.

## RESULTADOS

Durante el experimento, 10 especies de aves visitaron el comedero: *Thraupis episcopus* (Azulejo de jardín), *Turdus nudigenis* (Paraulata ojo de candil), *Tiaris bicolor* (Tordillo común), *Pitangus sulphuratus* (Cristofué), *Saltator coerulences* (Ajicero-Lechocero), *Columbina talpacoti* (Tortolita rojiza), *Tachyphonus rufus* (Chocolatero), *Tangara cyanoptera* (Tángara copino), *Melanerpes rubricapilus* (Carpintero habado) y *Ortalis ruficauda* (Guacharaca del norte).

Se estimó la agrupación de los individuos a través de los I.I.L., donde intervalos breves indicarían agregación, encontrándose una mayor cantidad

de I.I.L. para la categoría 0 - 40 segundos en la condición post-depredador 1 con respecto a la pre-depredador para el tratamiento contingente (Chi cuadrado, 116.77,  $p < 0.01$ ) (Figura 2) y no contingente (Chi cuadrado, 37.51,  $p > 0.01$ ). Este resultado indica que las aves se agruparon más después de la aplicación del depredador.

El número de visitas en grupo es mayor que el número de visitas individuales en la condición pre y post-depredador 1 (0-30'), contingente y no contingente (Wilcoxon, T:0, Z:2.52,  $p < 0.05$ ). No se encontraron diferencias significativas entre las tres condiciones para el índice de visitas en grupo e individuales (Wilcoxon,  $p > 0.05$ ).

Se encontró un mayor número de visitas por ráfaga en la condición post-depredador 1 del tratamiento contingente, con respecto a la condición pre y post depredador 2 (30-60') (Prueba de Wilcoxon, T:8, Z:2.22,  $p < 0.05$ ) (Tabla 1), mientras que para el tratamiento no contingente no encontramos diferencias. El número de ráfagas por condición fue mayor en la post-depredador contingente (0-30') (Wilcoxon, T:2.5, Z:2.36,  $p < 0.05$ ) que en la pre-depredador y la post-depredador 2. No se encontraron diferencias significativas en la duración de las ráfagas entre las diferentes condiciones (Wilcoxon,  $p > 0.05$ ).

El índice de agresividad no presentó diferencias significativas para ninguna de las condiciones. (Wilcoxon,  $p > 0.05$ ). Tampoco se encontraron diferencias significativas (Wilcoxon,  $p > 0.05$ ) al comparar el índice de agresiones inter-específicas e intra-específicas para las diferentes condiciones.

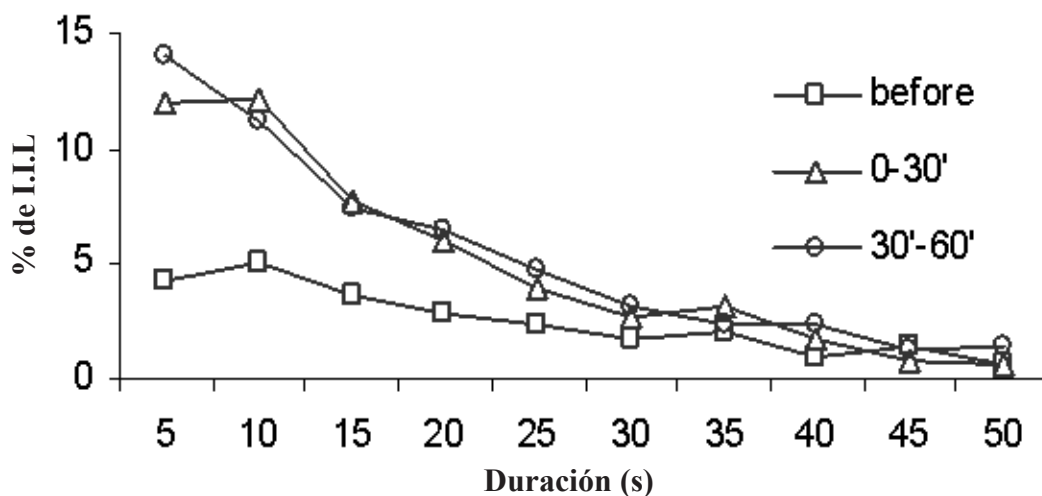


Figura 2. Distribución de frecuencia de los I.I.L. para el tratamiento contingente.

**Tabla 1.** Llegadas promedio por ráfaga.

|                | pre        | 0-30'      | 30'-60'    |
|----------------|------------|------------|------------|
| Contingente    | 11 ± 11,67 | 24 ± 31,45 | 17 ± 16,13 |
| No contingente | 14 ± 11,94 | 9 ± 9,06   | 13 ± 12,96 |

Para el tratamiento contingente, la especie dominante para la condición pre-depredador fue *T. nudigenis*, mientras que para la condición post-depredador, la especie dominante fue *M. rubricapillus*, y en segundo lugar *T. nudigenis*. Para el tratamiento no contingente, se encontró que la condición post-depredador 1, *T. nudigenis* fue la dominante, mientras que en la condición post-depredador 2, no se observó una especie dominante.

Por último, no se encontraron diferencias significativas en el tiempo de vigilancia promedio entre las diferentes condiciones, ni tampoco para las visitas en grupo o individuales.

## DISCUSIÓN

La depredación ha sido considerada como un factor que promueve la agrupación en aves (Moynihan 1962, Morse 1970, Pulliam 1973, Cresswell 1994) y otros animales como gacelas (Fitzgibbon 1990), coatis (Hass y Valenzuela 2002) y arañas (Uetz *et al.* 2002). El aumento de la frecuencia de los I.I.L. pequeños (entre 0 y 40 segundos) de la condición post-depredador contingente y no contingente con respecto a la condición pre-depredador, indica un aumento en la agrupación temporal de los individuos frente a la amenaza del depredador, con lo que se cumpliría la predicción de la hipótesis 1.

El número de visitas por ráfaga aumentó para la condición post-depredador contingente, lo cual indica que el tratamiento contingente produce una mayor alarma en las aves, cumpliéndose la predicción de la hipótesis 2. Estos resultados coinciden con los obtenidos por Ekman (1987) y Suhonen (1993), donde el tamaño medio del grupo resultó mayor en el hábitat más inseguro. En nuestro caso, el momento más inseguro es después de que aparece el depredador. Esperábamos también que la duración de las ráfagas fuese más corta en las condiciones post-depredador que en la condición pre-depredador, como consecuencia del aumento de la cantidad de I.I.L. cortos, sin

embargo, no se observó tal diferencia; a pesar de que las aves visitaban el comedero de forma más próxima en el tiempo.

En una situación de peligro, la especie dominante invierte más energía en mantener su posición que en una situación de bajo riesgo. En este caso habría dos recursos que defender, el acceso a la fuente de alimento y el momento más seguro para alimentarse. Ekman (1987) encontró que la especie dominante *Parus montanus* excluye a los subordinados de las áreas seguras. En el presente estudio, la especie reportada como dominante fue *T. nudigenis*, pero para la condición post-depredador fue *M. rubricapillus*, lo cual indica que la presencia del depredador altero las interacciones sociales entre las diferentes especies. Levin *et al.* (2000), reporto que *M. rubricapillus* era la especie dominante, mientras que *T. nudigenis* se reporto como subordinada.

Una de las desventajas de la agrupación consiste en provocar un incremento de la competencia entre los componentes del grupo (Murton *et al.* 1971, Lima *et al.* 1999, Blumstein *et al.* 2002). Por esto, se esperaba un aumento en las agresiones para la condición post-depredador 1 con respecto a la pre-depredador, porque al aumentar la agrupación aumentaría también la competencia y por consiguiente, las agresiones. Al aumentar las agresiones los individuos se vuelven más conspicuos y vulnerables ante el ataque de un depredador. En una situación de peligro, como sería la condición post-depredador 1, resulta poco adaptativo un comportamiento agresivo, mientras que en situaciones de baja peligrosidad, como es el caso de la condición post-depredador 2, un aumento en las agresiones no podría tener consecuencias tan graves para el individuo.

Los resultados obtenidos en este estudio indican que las aves se agrupan más en el tiempo como respuesta a la aplicación de un depredador contingente que a uno no contingente. Es importante resaltar que en este estudio siempre se ha trabajado con contagiosidad temporal y no espacial, ya que medimos el tiempo transcurrido entre las llegadas sucesivas de los individuos, lo cual no brinda información sobre la estructura espacial del grupo. La contagiosidad temporal no asegura que los individuos se mantengan en grupo, ya que pudieran llegar con mucha proximidad en el tiempo, pero abandonando tan rápidamente el comedero que el efecto confusión y de dilución no se dan. Sin embargo, el hecho de que se

encontraran para todas las condiciones una mayor cantidad de visitas en grupo que individuales, indica se presenta contagiosidad temporal y espacial, que produciría un efecto de dilución y confusión, conduciendo a una disminución en la probabilidad de depredación.

## AGRADECIMIENTOS

A Natalia Ceballos por sus sugerencias en el manejo y análisis de los datos. A Pedro A. Borges L. y a Carlos Bosque por las sugerencias realizadas al manuscrito.

## LITERATURA CITADA

- BEAUCHAMP, G. 2004. Reduced flocking by birds on islands with relaxed predation. *Proceedings of Royal Society of London B* 271: 1039-1042.
- BEDNEKOFF, P.A. y S. L. LIMA 1998. Randomness, chaos and confusion in the study of antipredator vigilance. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 284-287.
- BLUMSTEIN, D.T., J.C. DANIEL, J.G ARDRON y C.S. EVANS 2002. Does feeding competition influence tammar wallaby time allocation? *Ethology* 108: 937-945.
- CARACO, T., S. MARTINDALE y H. R. PULLIAM. 1980. Flocking: advantages and disadvantages. *Nature* 285: 400-401.
- CLUTTON-BROCK, T. H., M. J. O'RIAIN, P. N. BROTHERTON, D. GAYNOR, R. KANSKY, A. S. GRIFFIN, M. MANSER. 1999. Selfish Sentinels in Cooperative Mammals. *Science* 284: 1640-1644.
- CRESSWELL, W. 1994. Flocking is an effective antipredator strategy in redshanks, *Tringa totanus*. *Animal Behaviour* 47: 433-442.
- DEHN, M. M. 1990. Vigilance for predators: detection and dilution effects. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 26: 337-342.
- EKMAN, J. 1987. Exposure and time use in Willow tit flocks: the cost of subordination. *Animal Behaviour* 35: 445-452.
- FITZGIBBON, C. D. 1990. Mixed-species grouping in Thomson's and Grant's gazelles: The antipredator benefits. *Animal Behaviour* 39: 1116-1126.
- GOSS-CUSTARD, J. 1970. Feeding dispersion in some overwintering wading birds. Pp. 3-35 in J.H. Crook (ed.), *Social behaviour in Birds and Mammals*. Academic Press, New York, EEUU.
- GLUCK, E. 1987. An experimental study of feeding, vigilance and predator avoidance in a single bird. *Oecologia (Berl.)*, 71: 268-272.
- HAMILTON, W. D. 1971. Geometry for the selfish herd. *Journal of Theoretical Biology* 31:295-331.
- HASS, C. y VALENZUELA, D. 2002. Anti-predator benefits of group living in white-nosed coatis (*Nasua narica*). *Behavioural Ecology and Sociobiology* 51: 570-578.
- IOANNOU, C.C.; C.R TOSH, L. NEVILLE y J. KRAUSE. 2008. The confusion effect-from neural networks to reduced predation risk. *Behavioral Ecology* 19: 126-130.
- JESCHKE J. M. y R. TOLLRIAN. 2007. Prey swarming: which predators become confused and why? *Animal Behaviour* 74: 387-393
- KREBS, J. R. 1977. Colonial nesting and social feeding strategies for exploiting food resources in the great blue heron (*Ardea herodias*). *Behaviour*, 51: 99-134.
- KREBS, J. R. y N. B. DAVIES. 1993. An introduction to behavioral ecology. 3ra ed. Blackwell Scientific Publications. Oxford:
- LACK, D. 1954. The natural regulation of animal numbers. Clarendon Press, Oxford. 343 pp.
- LACK, D. 1968. *Ecological Adaptations for Breeding in Bird*. Methuen, London.
- LEVIN, L. E. 1997. Kinetic dialogs in predator-prey recognition. *Behavioral Proceedings* 40: 113-120.
- LEVIN, L. E., L. FAJARDO y N. CEBALLOS. 2000. Orden de llegada y agresiones en aves en una fuente de alimento controlada. *Ecotrópicos* 13: 75-80.
- LIMA, S. L., ZOLLNER, P. A. y BEDNEKOFF, P. A. 1999. Predation, scramble competition, and the group size effect in antipredator vigilance. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 46:110-116.
- MARTIN, P. y P. BATESON. 1993. *Measuring behaviour. An introductory guide*. 2da ed. Cambridge University Press.
- MERILAITA, S., M. LYYTINEN y J. MAPPES. 2001. Selection for cryptic coloration in a visually heterogeneous habitat. *Proc. R. Soc. B: Biol. Sci.* 268: 1925-1929.
- MORSE D. H. 1970. Ecological aspect of some fixed-species foraging flocks of birds. *Ecological Monograph*. 40: 119-168.
- MOYNIHAN, M. 1962. The organization and probable evolution of some mixed species flocks of

- neotropical birds. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 143: 1-140.
- MURTON, R. K. 1971. Why do some bird species feed in flocks? *Ibis*, 113: 534-536.
- MYERS, J. P., P. G. CONNORSS y F. A. PITELKA. 1979. Territory size in wintering sanderlings: the effect of prey abundance and intruder density. *Auk* 96: 551-561.
- POPP, J. W. 1988. Scanning behavior of finches in mixed-species groups. *Condor* 90: 510-512.
- PULLIAM, H. R. 1973. On the advantages of flocking. *Journal of Theoretical Biology* 30: 405-422.
- SEGHERS, B. H. 1974. Schooling behaviour in the guppy *Poecilia reticulata*: an evolutionary response to predation. *Evolution* 28: 486-489.
- SUHONEN, J. 1993. Predation risk influences the use of foraging sites by tits. *Ecology* 74: 1197-1203.
- UETZ, G. W., J. BOYLE, C. S. HIEBER y S. WILCOX. 2002. Antipredator benefits of group living in colonial web-building spiders: the 'early warning' effect. *Animal Behaviour* 63: 445-452.
- VALLIN, A., S. JAKOBSSON, J. LIND y C. WIKLUND 2005. Prey survival by predator intimidation: an experimental study of peacock butterfly defence against blue tits. *Proceedings of Biological Science* 272: 1203-1207.
- WCISLO, W. T. y B. N. DANFORTH. 1997. Secondly solitary: the evolutionary loss of social behavior. *Trends in Ecology and Evolution* 12: 468-474.

---

Recibido 15 de diciembre de 2011; revisado 15 de mayo de 2012; aceptado 12 de octubre 2012