

Tesis de Posgrado

Parasitismo de cría del tordo renegrado sobre el varillero de ala amarilla

Massoni, Viviana

2002

Tesis presentada para obtener el grado de Doctor en Ciencias Biológicas de la Universidad de Buenos Aires

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en digital.bl.fcen.uba.ar. Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in digital.bl.fcen.uba.ar. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:

Massoni, Viviana. (2002). Parasitismo de cría del tordo renegrado sobre el varillero de ala amarilla. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.
http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_3427_Massoni.pdf

Cita tipo Chicago:

Massoni, Viviana. "Parasitismo de cría del tordo renegrado sobre el varillero de ala amarilla". Tesis de Doctor. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2002.
http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_3427_Massoni.pdf

EXACTAS UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



UBA

Universidad de Buenos Aires

UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

PARASITISMO DE CRÍA DEL TORDO
RENEGRIDO SOBRE EL VARILLERO DE ALA
AMARILLA

POR

VIVIANA MASSONI

Director:

JUAN CARLOS REBOREDA

LUGAR DE TRABAJO:
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA, FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS
Y NATURALES, UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

TESIS PRESENTADA EN CUMPLIMIENTO PARCIAL DE LOS
REQUISITOS PARA OPTAR AL TÍTULO DE DOCTOR EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS

2002

Parasitismo de cría del tordo renegrado *Molothrus bonariensis* sobre el varillero de ala amarilla *Agelaius thilius*.

Resumen:

Se estudió la interacción entre un parásito de cría generalista, el tordo renegrado *Molothrus bonariensis*, y uno de sus hospedadores, el varillero de ala amarilla *Agelaius thilius*. El 26.5 % de los nidos fue parasitado; el 80.6 % de estos nidos contenía un solo huevo parásito, mientras que el 19.4 % contenía dos huevos puestos por distintas hembras de tordo. Los varilleros no rechazaron ninguno de los casos de parasitismo natural. Tampoco rechazaron huevos introducidos experimentalmente. El 70 % de los eventos de parasitismo ocurrieron durante el período de puesta del hospedador. Los períodos de incubación fueron de 12.4 y 11.6 días para el varillero y el parásito, respectivamente. Debido a la sincronización en la puesta y al menor tiempo de incubación, el 84.2 % de los pichones de tordo nacieron antes o junto con el primer pichón del hospedador. Pese a ello, la presencia de pichones parásitos no afectó el éxito de cría del hospedador y no se registró reducción de nidada. En cambio, los nidos con pichones parásitos sí tuvieron una mayor probabilidad de ser predados durante ese estadio. Los mayores costos de parasitismo se asociaron con la ruptura de huevos asociada a los parásitos. Las picaduras de huevos afectaron por igual a nidos parasitados y no parasitados, y causaron una alta proporción de abandono de huevos durante el estadio de huevos. Se cuantificó el costo de las picaduras de huevos en nidos parasitados y no parasitados, y éste se comparó entre los nidos de una colonia utilizada por el tordo renegrado y otra colonia no utilizada ni visitada por ellos. Los nidos sin picaduras ni parasitismo tuvieron un éxito de nidificación del 21.7 %, los nidos sólo parasitados del 14.3 %, los nidos con picaduras pero no parasitados tuvieron un éxito de nidificación del 12.5 %, y los nidos con picaduras y parasitismo del 4 %. La nidificación colonial de los varilleros redujo significativamente las probabilidades de que sus nidos reciban picaduras y sean parasitados; también estuvo asociada con un aumento en su éxito de nidificación. Las picaduras de huevos les permitirían a los tordos renegrados evaluar el grado de incubación de los huevos del hospedador y decidir si conviene parasitar esos nidos. La picadura de huevos de varillero sólo fue seguida de parasitismo en aquellos nidos donde los huevos picados estaban en sus primeros días de incubación y, por lo tanto, podían proveer suficiente tiempo de incubación a los huevos de tordo renegrado.

Palabras clave: parasitismo de cría, *Molothrus bonariensis*, hospedador, *Agelaius thilius*, costos del parasitismo, picaduras de huevos, colonias, mecanismos de sincronización de la puesta.

Brood parasitism of the shiny cowbird *Molothrus bonariensis* on the yellow-winged blackbird *Agelaius thilius*.

Abstract: I studied the interaction between the shiny cowbird *Molothrus bonariensis*, a generalist brood parasite, and one of its hosts, the yellow-winged blackbird, *Agelaius thilius*. The frequency of parasitism was 26.5 %; 80.6 % of these nests received single parasitism and 19.4 % of them received two parasitic eggs laid by different females. The host did not reject parasitic eggs naturally laid or experimentally introduced at their nests. Seventy percent of the parasitic events occurred during the host's laying stage. The incubation periods of the host and the parasite were 12.4 and 11.6 days, respectively. As a result, 84.2 % of the cowbird chicks hatched in advance or the same day the first host chick hatched. In spite of this headstart, parasitized hosts did not suffer a reduced fledgling success or brood reduction. However, the presence of the cowbird chick did increase the probability of nest predation during the nestling stage. The main cost of parasitism was due to punctures inflicted by parasitic females to host eggs, which equally affected parasitized and non parasitized nests, and caused a high rate of nest desertion during the egg stage. The cost of egg punctures was quantified at parasitized and non parasitized nests, and compared among the nests belonging to a colony used by the parasites and another one, neither used nor visited by them: not punctured - unparasitized nests had a nesting success of 21.7 %, not punctured- parasitized nests had a 14.3 %, punctured-unparasitized nests had a nesting success of 12.5 %, and punctured-parasitized nests had a 4 %. Yellow-winged blackbird colonial nesting significantly reduced the daily probability of egg punctures and parasitism at the nests, and was associated with higher nesting success. Egg punctures would allow shiny cowbirds to assess host egg development and suitability for parasitism. Host egg punctures were followed by parasitism only when the host eggs were at an early stage of the incubation period and, therefore, the nest would provide enough incubation time for the parasitic egg to hatch.

Key words:

brood parasitism, *Molothrus bonariensis*, host, *Agelaius thilius*, costs of brood parasitism, egg punctures, colonial nesting, mechanisms of egg laying synchronization.

A mis hijos Paula y Bruno

y a Daniel

Agradecimientos

En el ambiente de trabajo:

Durante la realización de esta Tesis recibí apoyo financiero a través de beca del Fondo para el Mejoramiento de la Calidad Universitaria (FOMEUC).

Quiero agradecer a mi Director, el Dr. Juan Carlos Reboreda, por su disposición para enseñarme cuanto sabe, su comprensión, generosidad y por su excelente buen humor que lo hace capaz de sólo decir "caramba" cuando su computadora portátil está literalmente hechando humo.

A mis compañeros de laboratorio Gustavo Fernández y Myriam Mermoz por las útiles discusiones, por haberme transmitido sus experiencias y por transportarme durante parte de la primer campaña. A Gustavo por haber dado mis clases durante mi embarazo.

A todos los integrantes del laboratorio Gustavo Fernández, Myriam Mermoz, Fabián Rabuffetti, Vanina Fiorini, Valentina Ferreti, Paulo Llambías, Andrea Astié y Dolores May, por el muy agradable ambiente de trabajo y cooperación.

A Mario Beade, por proveer apoyo logístico durante la primer campaña.

Al Sr. Altieri, que me permitió trabajar en su propiedad, "El Campillo".

A mis suegros Carlos y Paca, por alojarme en su casa de Santa Teresita durante varios meses mientras yo andaba por los bañados.

En el ambiente familiar:

A Daniel Tomsic, por el amor, por ser tan buen padre de nuestros hijos y buen compañero, por su confianza, por el futuro.

A mis padres, José y Lucrecia, por su incondicionalidad para acompañarme en la vida y por ser tan padres.

A Laura, Fabio, Lucía, Ana y Vera, un ramillete de gente linda y enormemente querida.

A Graciela, por haber llevado mi casa y cuidado de mis chicos como si fueran suyos.

A Mariel, por haber cuidado a mis chicos tan profesional y amorosamente.

A mis hijos, Bruno y Paula, dos soles en mi vida que me hacen vivir en permanente asombro y alegría.

Indice

Capítulo I: Introducción General

<i>1.1 Cuidado parental y parasitismo de cría</i>	1
<i>1.2 El Parasitismo de Cría</i>	3
<i>1.3 Breve descripción de los parásitos de cría interespecíficos</i>	5
<i>1.4 Comparación entre los dos sistemas más conocidos: cucos y tordos</i>	7
<i>1.5 Los tordos parásitos</i>	9
<i>1.6 Objetivos Generales</i>	12

Capítulo II: Introducción al sistema parásito-hospedador y al área de estudio

<i>2.1 El parásito</i>	14
<i>2.1.1 Taxonomía</i>	14
<i>2.1.2 Distribución geográfica</i>	17
<i>2.1.3 Descripción morfológica y biología general</i>	17
<i>2.2 El hospedador</i>	19
<i>2.2.1 Taxonomía</i>	19
<i>2.2.2 Distribución geográfica</i>	19
<i>2.2.3 Biología general y descripción morfológica</i>	20
<i>2.3 Area de Estudio</i>	22

Capítulo III: Biología reproductiva del hospedador y el parásito

<i>3.1 Introducción</i>	33
<i>3.1.1 El hospedador</i>	33
<i>3.1.2 El parásito</i>	34
<i>3.1.3 Exito de los tordos parásitos en los nidos de sus hospedadores</i>	36
<i>3.2 Materiales y Métodos</i>	38
<i>3.2.1 Recolección de Datos</i>	38
<i>3.2.2 Experimentos de Parasitismo Artificial</i>	39
<i>3.2.3 Análisis de datos</i>	39
<i>3.2.4 Tamaños muestrales</i>	40
<i>3.2.5 Exito de los nidos: abandono y predación</i>	41
<i>3.3 Resultados</i>	43
<i>3.3.1 Biología reproductiva del hospedador</i>	43
<i>3.3.2 Ausencia de rechazo de huevos parásitos</i>	45
<i>3.3.3 Biología reproductiva del tordo renegrido</i>	46
<i>3.4 Discusión</i>	49
<i>3.4.1 Biología reproductiva del varillero en nidos no parasitados</i>	49
<i>3.4.2 Interacciones entre el hospedador y el parásito</i>	51
<i>3.4.3 Biología reproductiva del tordo renegrido en este hospedador</i>	53

Capítulo IV: Costos del Parasitismo de cría del tordo renegrado sobre el varillero

4.1	<i>Introducción</i>	60
4.1.1	<i>Costos del parasitismo de cría</i>	60
4.2	<i>Materiales y Métodos</i>	63
4.2.1	<i>Recolección de datos</i>	63
4.2.2	<i>Análisis de datos</i>	63
4.2.3	<i>Incidencia de parasitismo, abandono y predación</i>	65
4.3	<i>Resultados</i>	67
4.3.1	<i>Incidencia de parasitismo</i>	67
4.3.2	<i>Efecto del parasitismo sobre huevos y pichones</i>	67
4.3.3	<i>Crecimiento de los pichones de varillero en presencia y en ausencia del parásito</i>	68
4.3.4	<i>Efecto del parasitismo sobre la predación</i>	69
4.3.5	<i>Efecto directo del parasitismo sobre el abandono de nidos</i>	70
4.3.6	<i>Efecto del parasitismo sobre el éxito de nidificación</i>	70
4.3.7	<i>Incidencia de las picaduras de huevos realizadas por los tordos</i>	71
4.3.8	<i>Efecto de las picaduras sobre el abandono de nidos</i>	71
4.3.9	<i>Efecto de la adición natural del huevo parásito en nidos picados</i>	72
4.3.10	<i>Efecto combinado del parasitismo y las picaduras de huevos</i>	72
4.4	<i>Discusión</i>	73
4.4.1	<i>Incidencia de parasitismo</i>	73
4.4.2	<i>Costos del parasitismo de cría del tordo renegrado sobre los varilleros</i>	74
4.4.3	<i>Predación y parasitismo</i>	75
4.4.4	<i>Abandono y parasitismo</i>	76
4.4.5	<i>Parasitismo y éxito de nidificación</i>	77
4.4.6	<i>Costo de las picaduras de tordos renegrados en nidos de varilleros</i>	77
4.4.7	<i>Exito de nidificación y presencia de parásitos</i>	78

Capítulo V: Un costo adicional del parasitismo de cría

5.1	<i>Introducción</i>	82
5.1.1	<i>Costos del parasitismo de cría en nidos parasitados y no parasitados</i>	82
5.2	<i>Métodos</i>	85
5.2.1	<i>Áreas de estudio</i>	85
5.2.2	<i>Recolección de datos</i>	86
5.2.3	<i>Análisis de datos</i>	86
5.2.4	<i>Análisis estadístico</i>	87
5.3	<i>Resultados</i>	88
5.3.1	<i>Nomenclatura</i>	88
5.3.2	<i>Tamaño de puesta (H1)</i>	88
5.3.3	<i>Número de huevos al final de la incubación (H2)</i>	89
5.3.4	<i>Número de pichones que nacieron</i>	89
5.3.5	<i>Número de volantones que se independizaron del nido</i>	89
5.3.6	<i>Supervivencia de huevos</i>	90
5.3.7	<i>Exito de eclosión</i>	91

5.3.8	<i>Éxito de cría</i>	91
5.3.9	<i>Éxito reproductivo</i>	91
5.3.10	<i>Predación, abandono y éxito de nidificación</i>	92
5.3.11	<i>Comparación entre nidos no picados ni parasitados</i>	93
5.3.12	<i>Comparación entre los nidos no picados del Canal 2</i>	94
5.3.14	<i>Comparación entre los tres grupos de nidos no parasitados</i>	95
5.4	<i>Discusión</i>	97
5.4.1	<i>Destrucción de huevos por los tordos renegridos</i>	97
5.4.2	<i>Destrucción de huevos por otras especies de tordos parásitos</i>	99
5.4.3	<i>Riesgo potencial de las picaduras para los hospedadores de los tordos parásitos</i>	100

Capítulo VI: Beneficios de la nidificación colonial en el varillero

6.1	<i>Introducción</i>	103
6.2	<i>Métodos</i>	106
6.2.1	<i>Recolección de datos</i>	106
6.2.2	<i>Análisis temporal</i>	106
6.2.3	<i>Análisis espacial</i>	108
6.2.4	<i>Análisis estadístico</i>	109
6.3	<i>Resultados</i>	110
6.3.1	<i>Efectos de la agregación temporal y espacial sobre las picaduras de huevos</i>	110
6.3.2	<i>Efectos de la agregación temporal y espacial sobre el parasitismo</i>	110
6.3.3	<i>Efectos de la agregación temporal y espacial sobre el abandono de nidos</i>	111
6.3.4	<i>Efectos de la agregación temporal y espacial sobre la predación de nidos</i>	111
6.3.5	<i>Efectos de la agregación temporal y espacial sobre el fracaso de nidos</i>	112
6.4	<i>Discusión</i>	113
6.4.1	<i>Efecto de la agregación temporal y espacial de nidos de varillero en las picaduras y el parasitismo del tordo renegrado</i>	113
6.4.2	<i>Efecto de la agregación temporal y espacial de nidos de varillero en el abandono de nidos</i>	115
6.4.3	<i>Efecto de la agregación temporal y espacial de nidos de varillero en la predación</i>	115
6.4.4	<i>Efecto de la agregación temporal y espacial en el éxito y fracaso de los nidos de varillero</i>	117
6.4.5	<i>Conclusiones</i>	118

Capítulo VII: Función de las picaduras de huevos en el tordo renegrado

7.1	<i>Introducción</i>	128
7.1.1	<i>Condiciones para el parasitismo exitoso</i>	128
7.1.2	<i>Destrucción de huevos en nidos parasitados</i>	129
7.1.3	<i>Destrucción de huevos en nidos no parasitados</i>	130
7.1.4	<i>Testeo de huevos del hospedador y sincronización de la puesta</i>	130

7.2 <i>Métodos</i>	132
7.2.1 <i>Análisis de datos</i>	132
7.2.2 <i>Número de eventos</i>	132
7.2.3 <i>Picaduras y desaparición de huevos</i>	133
7.2.4 <i>Análisis estadístico</i>	133
7.3 <i>Resultados</i>	134
7.4 <i>Discusión</i>	136
7.4.1 <i>Destrucción de huevos en nidos parasitados</i>	136
7.4.2 <i>Destrucción de los huevos en nidos no parasitados</i>	137
7.4.2.a <i>Reseteo del hospedador</i>	138
7.4.2.b <i>Testeo del grado de incubación de los huevos del hospedador</i>	140
7.4.3. <i>Sincronización de la puesta con el hospedador</i>	141
Capítulo VIII: Conclusiones	145
Bibliografía	147

Capítulo I

Introducción General

1.1 Cuidado parental y parasitismo de cría:

En el libro más influyente en la historia de la biología Darwin (1859) afirmó que el éxito de los individuos consiste en ganar la batalla por la supervivencia y dejar el máximo posible de descendientes. Si bien no ha variado sustancialmente, el concepto de "fitness" se modificó con el descubrimiento de los genes y el desarrollo de la genética de poblaciones, y ahora se lo considera como el éxito diferencial de los individuos en pasar genes a las generaciones futuras.

Un modo eficaz de incrementar el "fitness" es realizar algún tipo de cuidado parental. El cuidado parental se define como cualquier comportamiento que aumente la probabilidad de supervivencia de la cría y en distintas especies varia desde el simple cuidado de los huevos hasta el apoyo social a hijos ya maduros en mamíferos sociales (Clutton-Brock 1991).

Entre los vertebrados terrestres, los reptiles, por ser ectotérmicos, se diferencian bastante de las aves y mamíferos. En su mayor parte no cuidan ni incuban sus huevos y su cuidado parental es muy reducido. Generalmente las crías eclosionan bastante tiempo después de que los huevos fueron enterrados y abandonados, aunque algunas pocas lagartijas y serpientes cuidan de sus huevos y las pitones los incuban (Shine 1988 a,b). Incluso los jóvenes de serpientes ovovivíparas no reciben otro cuidado parental luego de

que han nacido. Sólo algunas pitones y los cocodrilos cuidan de sus crías (Shine 1988 a,b).

Tanto las aves como los mamíferos en cambio, por ser organismos endotérmicos, tienen el doble problema de mantener la temperatura de su cría y de proveerlas de alimento (Clutton-Brock 1991). Las restricciones energéticas de los mamíferos, sin embargo, son diferentes a las de las aves por dos razones: primero, con excepción de los monotremas, llevan el o los embriones en desarrollo dentro del cuerpo, comparten su temperatura corporal con ellos y pueden alimentarse libremente durante la gestación. Segundo, pueden almacenar una mayor cantidad de reservas en su cuerpo para enfrentar las demandas energéticas inmediatas del nacimiento y transformarlas en leche.

Las aves, por el contrario, mantienen sus embriones fuera del cuerpo y sólo mediante la incubación pueden transferir calor a sus huevos o pichones; no pueden buscar alimento e incubar simultáneamente por lo que deben abandonar periódicamente los nidos para forrajear, a menos que los machos asistan a las hembras con presas mientras dura la incubación. Las aves, especialmente los pequeños paseriformes, almacenan reservas mínimas de grasas porque el beneficio de almacenar mayores cantidades no superaría el costo de cargar con el exceso de peso, y en cambio limitaría su capacidad de vuelo y habilidad para escapar de predadores (Blern 1990). El gasto en la transferencia de calor de los paseriformes a sus huevos se estima que constituye entre un 16 y un 25 % de la producción diaria de energía (Gill 1990). La mayoría de las aves consume sus reservas durante la incubación o depende de la provisión de alimento de su pareja. Además, la alimentación de los pichones tiene costos energéticos que pueden cuadruplicar la tasa metabólica basal en algunas especies (Clutton-Brock 1991). Así, mientras están alimentando a los pichones los padres están frecuentemente próximos a su máxima tasa metabólica y su habilidad para encontrar y coleccionar comida normalmente restringe el número de crías que pueden tener (Clutton-Brock 1991).

El grado de cuidado parental varía mucho entre las aves. En las especies nidífugas los pichones nacen bastante maduros, con capacidad de regular rápidamente su temperatura y alimentarse por sí mismos y pueden abandonar el nido en poco tiempo. Los padres en estas especies, con la excepción de los megapódidos que confían la incubación

de sus huevos al calor de la vegetación en putrefacción y no asisten a sus pichones luego del nacimiento, incuban sus huevos, cuidan a sus pichones de los predadores y los protegen mientras éstos aprenden qué pueden comer. Los padres de especies nidícolas, en cambio, tienen una mayor inversión parental. Al final de la incubación sus pichones nacen sin plumas y sin capacidad de regular su temperatura corporal, ciegos y sin posibilidades de alimentarse por sí mismos. Además de la protección, entonces, los padres de especies nidícolas deben proveer calor y alimento durante un período relativamente largo, que continúa luego de que los pichones abandonan el nido (Gill 1990). Esta combinación de completa dependencia de los padres y de alta restricción energética es, aparentemente, la explicación de por qué la casi totalidad de las aves nidícolas necesitan de ambos padres (cuidado biparental; Oring 1983) y más del 90 % de las más de 9000 especies vivientes de aves tienen ese tipo de cuidado de la cría (Lack 1968).

La inversión parental involucra una disminución del "fitness" de los progenitores en cualquiera de sus componentes: una disminución de la probabilidad de supervivencia (Askemo 1979; Nur 1984), de la capacidad de reproducción futura (Fink et al. 1987), de la habilidad para encontrar pareja, etc. Sin embargo, pese a estos costos, la enorme mayoría de las especies de aves realizan cuidado parental y lo hacen porque así aumentan la cantidad de crías o genes que pasan a la siguiente generación, es decir, maximizan su "fitness" total.

Unas pocas especies - casi todas nidícolas -, sin embargo, son extraordinarias en cuanto han proliferado exitosamente pese a una ausencia casi total de cuidado parental. No sólo no protegen, alimentan, o dan calor a sus pichones sino que tampoco incuban sus huevos: son los parásitos de cría.

1.2 El Parasitismo de Cría:

Los parásitos de cría colocan sus huevos en los nidos de otros individuos para que éstos se ocupen de su incubación y crianza, librándose así de todo cuidado parental posterior a la

producción y ubicación de sus huevos. Los destinatarios del parasitismo pueden ser miembros de la misma especie - parasitismo intraespecífico- o pertenecer a otra especie - parasitismo interespecífico -. Estos últimos son clasificados en parásitos generalistas o especialistas según la cantidad de especies hospedadoras que utilicen (Rothstein y Robinson 1998).

El parasitismo de cría intraespecífico se da necesariamente en especies que no han perdido la capacidad de incubar y criar a sus pichones, sino que ejercen este comportamiento de modo facultativo. O bien algunos individuos crían sus propios pichones y otros no o todos los individuos practican de forma opcional ambas estrategias reproductivas. Este tipo de parasitismo de cría es más común en aves acuáticas y nidífugas (Yom-Tov 1980; Rohwer y Freeman 1989; Sorenson 1992; Lyon 1993a) o en aves que nidifican en cavidades (Yom-Tov et al. 1974; Brown 1984; Evans 1988; Eadie et al. 1998) que en otros grupos de aves y existe cada vez un mayor número de estudios que reportan este comportamiento (Davies 2000).

En contraste, todos los parásitos de cría interespecíficos son parásitos obligados, es decir, no pueden ya incubar sus huevos o criar a sus pichones y dependen completamente de otra u otras especies para su existencia (Rothstein y Robinson 1998). Con la excepción de los patos de cabeza negra (Weller 1968; Lyon y Eadie 1998) que son nidífugas, todos los parásitos de cría obligados tienen pichones nidícolas. En efecto, el parasitismo provee grandes beneficios a las especies parásitas con pichones nidícolas precisamente porque evitan el alto costo del cuidado parental (Lyon y Eadie 1991). Como, además, las especies nidícolas ponen huevos pequeños y de bajo contenido calórico (Gill 1995), pueden invertir la energía ahorrada en aumentar varias veces su fecundidad. Las especies nidífugas, en cambio, no obtienen una ganancia tan grande por cambiar de hábitos. Sus huevos son costosos de producir y el cuidado parental que requieren los pichones no es muy alto. Sólo los patos de cabeza negra han abandonado por completo la nidificación, lo que sugiere que las ganancias del parasitismo de cría obligado son mucho mayores para las especies nidícolas (Lyon y Eadi 1991).

El parasitismo de cría interespecífico es una estrategia reproductiva relativamente poco común, presente en alrededor del 1 % de las aves. Este tipo de parasitismo de cría ha evolucionado en forma independiente en los 5 taxones reconocidos actualmente (se han agrupado los dos taxones de la Familia Cuculidae y dos taxones de pinzones africanos, ver más abajo). Estos grupos están distribuidos por todo el mundo y comprenden las 90 a 95 especies parásitas obligadas (Davies 2000).

1.3 Breve descripción de los parásitos de cría interespecíficos:

1) Los "indicadores de miel" *Indicatoridae*, con 17 especies, así llamados porque algunas especies señalan la ubicación de panales a humanos y otros mamíferos para acceder a la cera que consumen luego de que los panales han sido abiertos (Isack et al. 1989). Los principales hospedadores son carpinteros *Picidae* y chaboclos *Capitoninae*, que nidifican en cavidades (Friedmann 1964). Ponen generalmente un solo huevo blanco en el nido, luego de remover uno o más huevos del hospedador; sus pichones nacen con un pico ganchudo, que se asemeja al de las aves rapaces, con el que lastiman y matan a los pichones del hospedador, quedando como únicos ocupantes del nido. La biología y los hospedadores de varias de estas especies son totalmente desconocidos (Friedmann 1960; Rothstein y Robinson 1998).

2) Los pinzones parásitos, que incluyen las 19 especies del género *Vidua* y el pinzón cuco *Anomalospiza imberbis*. Este último ha sido tradicionalmente incluido dentro de la familia de los tejedores, *Ploceidae*, pero estudios recientes indican que están cercanamente emparentados con los *Vidua* y debe ser incluido junto con ellos. El parasitismo se habría originado entonces una sola vez en los pinzones africanos (Sorenson y Payne 1998).

Los *Vidua* no remueven huevos del hospedador y ponen un huevo blanco, semejante al de sus hospedadores. Sus pichones no agreden a los del hospedador, con quienes se crían, y son singularmente miméticos con ellos en la coloración del interior de la boca. El pinzón cuco, en cambio, aparentemente remueve huevos de sus hospedadores y coloca un huevo mimético. Sus pichones no se parecen a los del hospedador ni los agreden, pero éstos

mueren por inanición ante la competencia con el parásito de mayor tamaño (Friedmann 1960; Vernon 1964; Payne 1977b). Los *Vidua* han sido intensamente estudiados por Payne (1973, 1973a, 1976, 1977b), Klein y Payne (1998) y Nicolai (1974). En cambio, muchos aspectos de la biología son desconocidos en el pinzón cuco (Friedmann 1960; Rothstein y Robinson 1998).

3) El pato de cabeza negra, *Heteronetta atricapilla*, es el único pato de las 150 especies de la familia *Anatidae* que es parásito obligado. No remueve huevos de sus hospedadores y coloca un solo huevo por nido; el pichón es extremadamente nidífugo y abandona el nido al día de nacer, por lo que lo único que esta especie parasita es la incubación (Weller 1968; Lyon y Eadie 1998).

4) Los cucos, cuya taxonomía es fuente de controversia, están agrupados aquí en la familia *Cuculidae*, siguiendo a Payne (1997a). De las seis subfamilias que comprende este grupo, dos son parásitas: *Cuculinae*, o cucos del Viejo Mundo, con 54 especies distribuidas por el mundo excepto en América, y *Neomorphinae*, o cuclillos del Nuevo Mundo, con 3 especies en Sudamérica.

Los cucos del Viejo Mundo parasitan pocas especies de passeriformes de pequeño a mediano tamaño. Suelen remover un huevo antes de poner un huevo parásito, generalmente mimético, que eclosiona antes que los del hospedador. Sus pichones, con apenas horas de vida, suelen expulsar a los huevos o pichones del hospedador del nido y quedar como sus únicos ocupantes, aunque esto no ocurre en todos los géneros. Algunos de sus integrantes han sido extensamente estudiados (Rothstein y Robinson 1998, ver más abajo).

Los cuclillos del Nuevo Mundo parasitan algunas pocas especies pequeñas, con nidos cerrados. Ponen huevos de distintos colores, aunque se desconoce si hay mimetismo (Morton y Farabaugh 1979; Rothstein y Robinson 1998; Davies 2000). Sus pichones nacen con un pico ganchudo con el cual causan la muerte de los pichones del hospedador y quedan como únicos ocupantes del nido (Morton y Farabaugh 1979). Son especies muy poco conocidas (Davies 2000).

5) Los tordos, familia *Icteridae*, con 5 especies parásitas; 2 de ellas parasitan pocos hospedadores ictéridos de tamaño semejante a ellas y las otras 3 especies son generalistas y parasitan hospedadores de varios tamaños. Suelen remover uno o más huevos antes de poner un único huevo en los nidos, miméticos a los del hospedador en las 2 especies especialistas (Hudson 1920; Smith 1968; Fraga 1983b; Fleischer y Smith 1992), y no mimético en las generalistas (Hudson 1920; Post y Wiley 1977b). Sus pichones no agreden a los del hospedador y, salvo que éstos mueran en la competencia por alimento, se crían junto con ellos. La mayor cantidad de información, como se discute más abajo, proviene de una de las especies, el tordo de cabeza marrón *Molothrus ater* (Rothstein y Robinson 1998).

Además de los costos relacionados a la pérdida de huevos o pichones, o incluso el abandono de nidos parasitados, en muchos casos el efecto del parasitismo es más importante que el de la predación. Esto se debe a las diferentes respuestas comportamentales de los hospedadores ante estos dos eventos. La mayoría de las especies de hospedadores no renidifican luego de haber criado exitosamente pichones, aún tratándose únicamente de pichones parásitos. Por el contrario, si el nido es predado, la mayoría de los hospedadores intenta renidificar. De esta forma, el impacto del parasitismo sobre la población de hospedadores puede ser más importante que la predación aún siendo su frecuencia menor (Rothstein 1990).

1.4 Comparación entre los dos sistemas más conocidos: cucos y tordos

Los cucos:

La mayoría de la información acopiada sobre los cucos proviene del cuco común *Cuculus canorus*, aunque lentamente se está incorporando información sobre otras especies. Los cucos encuentran la mayoría de los nidos vigilando el comportamiento de sus hospedadores desde una percha cercana (Oien et al. 1996). Se acercan sigilosamente al nido durante la ausencia de sus dueños (Gill 1998), toman un huevo del hospedador en el pico, y ponen el suyo en sólo 10 segundos (Chance 1940; Arias de Reyna 1998); luego parten llevando el huevo del hospedador que es tragado entero (Wyllie 1975).

Estos parásitos defienden territorios y excluyen a otras hembras de ellos, lo cual reduce la probabilidad de parasitismo múltiple (Payne 1977). Ponen un promedio de 8 huevos por temporada (Davies y Brooke 1988), aunque también se reportan entre 16 y 25 huevos (Rothstein y Robinson 1998), pero siempre más que lo que ponen sus hospedadores quienes sí llevan a cabo las tareas parentales. Aunque la especie sea generalista y parasite a varios hospedadores, grupos de hembras (llamados *gentes*) se especializan en unos pocos hospedadores y ponen huevos relativamente pequeños y miméticos con ellos (Brooke y Davies 1988; Davies y Brooke 1998), y con cáscara más gruesa (Brooker y Brooker 1991). Al nacer, aún ciego y sin plumas, el pichón de cuco suele expulsar a todos los huevos o pichones que hayan nacido del nido y monopoliza totalmente el cuidado parental (Payne y Payne 1998b; Davies y Brooke 2000), excepto en aquellos géneros que parasitan especies de mayor tamaño (Gosper 1964; Davies y Brooke 1988; Soler et al. 1998) donde los pichones del hospedador no son excluidos. En estos casos, los cucos nacen más temprano, piden alimento con mayor intensidad y/o frecuencia que los pichones del hospedador, imitan las llamadas de pedido de alimento de los hospedadores y se desarrollan más rápido que éstos, por lo que igualmente monopolizan el alimento, causando frecuentemente la muerte por inanición de los pichones del hospedador (Redondo y Arias de Reyna 1988; Arias de Reyna 1998; Soler et al. 1998).

Los hospedadores, por su parte, han desarrollado defensas antiparasitarias, que a su vez generaron nuevas adaptaciones en los parásitos, en un proceso de verdadera coevolución o carrera de armamentos (Janzen 1980). Una de estas defensas es el abandono del nido, más frecuente en hospedadores pequeños que son incapaces de eliminar el huevo del cuco (Davies y Brooke 1989a). Otra defensa posible es la protección del nido ante la aparición de un cuco adulto. Sin embargo, la defensa activa también puede ser utilizada por los cucos para localizar los nidos a parasitar (McLean 1987). La principal ventaja de responder agresivamente a la presencia del parásito sería que esta conmoción favorece la ejecución de otra defensa en el hospedador: el rechazo o eyección del huevo parásito (Davies y Brooke 1988). Los hospedadores con historias coevolutivas más largas con el

parásito tienen mayores habilidades discriminatorias (Rothstein y Robinson 1998) y distinguen los huevos propios de los del parásito, aún cuando estos últimos logren un buen mimetismo con los primeros; las hembras de especies hospedadoras aprenden a reconocer sus propios huevos y la tendencia a rechazar huevos parásitos aumenta con la edad (Lotem et al. 1992, 1995).

Estas complejas adaptaciones y contradaptaciones entre los parásitos y sus hospedadores han coevolucionado desde la aparición de los cucos hace unos 64 a 144 millones de años (Sibley y Ahlquist 1990; Davies 2000) y en el presente sólo el 25 % de los hospedadores de los cucos aceptan huevos que son disímiles a los propios; la mayoría los rechaza (Davies 1999). Muchos de estos antiguos sistemas de parásito-hospedador habrían alcanzado un equilibrio evolutivo (Brooker y Brooker 1989a; Lotem et al. 1995), aunque otros continúan coevolucionando (Davies y Brooke 1988; Soler y Moller 1990; Higuchi 1998).

Debido al desarrollo de defensas efectivas contra los parásitos, o a que los cucos son intrínsecamente menos abundantes, la frecuencia de parasitismo no suele superar el 5 % y, si bien los individuos parasitados sufren altos costos en su éxito reproductivo, los cucos suelen producir un impacto pequeño en las poblaciones de sus hospedadores (Payne 1977; May y Robinson 1985; Davies y Brooke 1989a; Rothstein 1990) y rara vez ponen en peligro a poblaciones locales (Brooke y Davies 1987). Finalmente, como las hembras del cuco se especializan en una o pocas especies, sus poblaciones están limitadas por su propio éxito ya que al disminuir la densidad de los hospedadores preferidos, disminuye la oferta de nidos para parasitar (Davies 2000).

1.5 Los tordos parásitos:

Los tordos buscan nidos observando a sus hospedadores, realizando búsquedas activas o espantándolos de los nidos (Norman y Robertson 1975; Wiley 1988). Poseen un mayor hipocampo (área del cerebro asociada con procesos de memoria espacial) que especies

emparentadas y no parásitas (Sherry et al. 1993; Reboreda *et al.* 1996), que les permitiría recordar la ubicación de los nidos que podrían ser parasitados en el futuro. Normalmente se acercan a los nidos sigilosamente, por la mañana, y ponen sus huevos rápidamente, en menos de 1 minuto (Scott 1991; Neudorf y Sealy 1994; Sealy et al. 1995). Las hembras de tordos son agresivas entre sí (Darley 1982; Rothstein et al. 1986), pero no pueden excluir a otras hembras de sus territorios y el parasitismo múltiple es muy frecuente (Friedmann 1963; Lyon 1997). Suelen remover uno o más huevos de los nidos parasitados (Hoy y Ottow 1964; Sealy 1992; Clotfelter 1995) y colocan un huevo no mimético con los del hospedador.

Son altamente fecundos; el tordo de cabeza marrón pone unos 40 huevos en la corta temporada reproductiva de las zonas templadas donde se reproduce (Scott y Ankney 1983) y tordo renegrado llega a poner 100 huevos en la larga temporada reproductiva ecuatorial. Estos tienen cáscara más gruesa que los huevos de especies no parásitas (Blankespoor et al. 1982; Spaw y Rohwer 1987; Rahn et al. 1988), son más redondeados (Picman 1989), se desarrollan más rápidamente que lo esperable por su masa (Brisky y Sealy 1990; Kattan 1995) y eclosionan tempranamente. Los pichones de los tordos no agreden a los del hospedador (pero ver Deaborn 1996), aunque piden alimento intensamente (Hudson 1874; Gotchfeld 1979a; Lichtenstein 1997; Lichtenstein y Sealy 1998) y crecen rápidamente (Wiley 1986; Kattan 1996), lo que puede causar la muerte por inanición de los pichones del hospedador (Best y Stauffer 1980; Marvil y Cruz 1989), aunque frecuentemente éstos crecen normalmente (Weatherhead 1989; Ortega 1991; Eckerle y Breitwisch 1997). Los pichones del tordo de pico corto *Molothrus rufoaxillaris* son fuertemente miméticos con los de su principal hospedador el tordo músico *Molothrus badius* (Fraga 1979; Fraga 1998), pero es una excepción; en general los pichones de tordo son muy diferentes que los de sus hospedadores.

Las defensas de los hospedadores pueden clasificarse según a) impidan el acceso del parásito al nido, o b) rechacen el huevo parásito (Rothstein 1990b), lo cual no evita los costos asociados al parasitismo en sí (Robertson y Norman 1976). La defensa activa del nido es frecuente (Robertson y Norman 1977; Graham 1988; Neudorf y Sealy 1992),

aunque ocasionalmente puede causar el efecto contrario y atraer a los parásitos hacia el nido (McLean 1987). El rechazo de huevos es realizado por los hospedadores utilizando el pico como una pinza y retirando el huevo parásito del nido (Rohwer y Spaw 1988), picándolo (Sealy y Neudorf 1995; Sealy 1996), enterrándolo (Friedmann 1963; Clark y Robertson 1981; Sealy 1995) o abandonando el nido (Rothstein 1976).

Los tordos parásitos de cría habrían surgido hace relativamente poco tiempo, unos 2.8 a 3.8 millones de años, y las dos especies más abundantes y con mayor número de hospedadores, el tordo de cabeza marrón y el tordo renegrido, hace solo un millón de años (Rothstein et al. inédito, en Davies 2000). En contraposición con los cucos, el 80 % de los hospedadores de los tordos aceptan los huevos no miméticos en Norteamérica y el 60 % en Sudamérica (Rothstein 1992, en Davies 2000), pese a que la frecuencia de parasitismo suele ser muy alta, frecuentemente mayor del 50 % (Trine et al. 1998; Fraga 1978, 1985; Lichtenstein 1998b; Mermoz y Reboresda 1998, 1999). La mayoría de los hospedadores no habría desarrollado todavía las variantes genéticas necesarias para rechazar los huevos parásitos (hipótesis de demora evolutiva, Rothstein 1982) o, alternativamente, los costos de ejecutar alguna defensa serían mayores que los de aceptar el parasitismo, y por ello lo toleran (hipótesis de equilibrio evolutivo, Rohwer y Spaw 1988), tal como aparentemente ocurre con el carricero común *Acrocephalus scirpaceus*, uno de los hospedadores del cuco común (Davies et al. 1996). Rothstein (2001), sin embargo, provee un análisis de las evidencias en favor de una y otra hipótesis, y concluye que los datos de todas las especies estudiadas hasta ahora apoyan la hipótesis de que hay una demora evolutiva en la aparición de defensas en los hospedadores.

Un problema adicional es que los tordos generalistas son muy abundantes, más que la mayoría de las especies hospedadoras (Rothstein y Robinson 1998), y han sido beneficiados por la transformación del hábitat asociada a la expansión de la población humana (Rothstein 1994; Robinson *et al.* 1995a; Rothstein y Robinson 1998). Además, el generalismo a nivel poblacional también ocurre a nivel individual; las hembras de tordo de cabeza marrón no se especializan en una especie hospedadora (Fleisher 1985) y utilizan a

varias especies en una misma temporada reproductiva (Alderson et al. 1999). Por lo tanto, pueden resultar una seria amenaza para las especies de hospedadores poco comunes o preferidas ya que no se ven afectadas por la reducción de la población de los hospedadores poco comunes o preferidos (May y Robinson 1985; Trine et al. 1998). Sólo la disminución de sus hospedadores más frecuentes o de varias especies hospedadoras podría causar una reducción de las poblaciones de estos parásitos (Rothstein y Robinson 1998).

De las cinco especies parásitas la más intensamente estudiada es el tordo de cabeza marrón *Molothrus ater* (Rothstein y Robinson 1998). Es, como dijimos, una especie generalista y parasita a 226 especies, 114 de las cuales son hospedadores efectivos, i.e. logran criar exitosamente a sus pichones. Se distribuye por casi toda Norteamérica. El tordo renegrado *Molothrus bonariensis*, que es objeto de este estudio, es la otra especie generalista y parasita a 212 especies, 59 de las cuales son hospedadoras efectivas (Mermoz 1996). Es la especie de mayor distribución geográfica: originalmente confinado a Sudamérica y el Caribe, está invadiendo Norteamérica. El tordo bronceado *Molothrus aeneus* parasita 81 especies, 32 como hospedadoras efectivas (Ortega 1998), en América Central y sur de Norteamérica, y ha sido escasamente estudiado (Carter 1986; Clotfelter 1995; Lowther 1995; Peer y Sealy 1999). El tordo gigante *Scaphidura oryzivora* habita el centro-norte de Sudamérica y parte de América Central y se especializa en sólo 7 especies de ictéridos (caciques y oropéndolas; Smith 1968; Friedmann y Kiff 1985; Fleisher y Smith 1992). Por último, el tordo de pico corto *Molothrus rufoaxillaris*, en el sur de Sudamérica, es el más especialista y parasita a sólo tres especies, todas ellas como hospedadoras efectivas, pero su hospedador principal es el tordo músico *Molothrus badius* (Hudson 1874, 1920; Fraga 1979,1983; Sick 1985; Fraga 1996; Mermoz y Reboreda 1996).

1.6 Objetivos Generales:

El objetivo general de esta Tesis es analizar los costos del parasitismo de cría del tordo renegrado *Molothrus bonariensis*, un parásito generalista relativamente poco estudiado, sobre un hospedador prácticamente desconocido como tal, el varillero de ala amarilla

Agelaius thilius. Se buscará también analizar algunas posibles defensas antiparasitarias de esta especie y adaptaciones del parásito a su estrategia de vida.

En el capítulo 2 se presenta la información bibliográfica existente sobre la biología general de las especies y una descripción del área de estudio, mientras que en los siguientes capítulos (3 a 7) se presentan los resultados obtenidos en la realización de esta Tesis.

En el capítulo 3 se describe la biología reproductiva del varillero de ala amarilla en los nidos no parasitados y la biología reproductiva de los tordos renegridos en los nidos del varillero.

En el capítulo 4 se analizan los costos del parasitismo del tordo renegrido mediante una comparación de distintas variables reproductivas en nidos de varilleros parasitados y no parasitados.

En el capítulo 5 se analiza un costo impuesto por los tordos a sus hospedadores que ha sido ignorado en los estudios anteriores, el de las picaduras de huevos del hospedador en nidos que no son parasitados.

En el capítulo 6 se analiza si la nidificación colonial de los varilleros de ala amarilla afecta las probabilidades de que los nidos sean parasitados o sus huevos picados por el tordo renegrido.

En el capítulo 7 se analiza la función del comportamiento de picadura de huevos del hospedador por parte de los tordos renegridos como una adaptación a la vida parásita.

En el capítulo 8 se resumen las conclusiones generales de este estudio.

Capítulo II

Introducción al sistema parásito-hospedador y al área de estudio

2.1 El parásito

2.1.1 Taxonomía:

El tordo renegrado *Molothrus bonariensis* pertenece a un grupo de especies tradicionalmente clasificado en la familia *Icteridae*; la vulgarización de este nombre - ictéridos- está ampliamente difundida en la literatura y así serán mencionados en este trabajo. Los ictéridos constituyen un grupo de reciente radiación evolutiva formado por 93 especies, nucleadas en 23 géneros, que ocupan casi todo el continente americano (Blake 1968; Beletsky 1996). Sus integrantes muestran alta diversidad en el uso de hábitats y presas, morfología y comportamiento.

Esta radiación se habría originado, aparentemente, en una característica distintiva del grupo usada por Beecher (1951) en una de las primeras clasificaciones taxonómicas: el modo en que insertan el pico en hendiduras o entre la vegetación y lo abren para exponer las presas allí escondidas. Así capturan insectos que son inaccesibles para la mayoría de las aves, lo que probablemente ha facilitado su adaptación a nuevos ambientes (Orians 1985). Todos los ictéridos poseen a este efecto un pico generalmente largo, puntiagudo y cónico, el cráneo elongado y músculos especialmente adaptados; la posición de los ojos les permite ver las presas expuestas por el pico mediante este método de búsqueda. Beecher utilizó la morfología de los músculos del cráneo y mandíbulas para clasificarlos

dentro de la familia Icteridae y sigue siendo una característica distintiva del grupo (Beletsky 1996).

Posteriormente Raikow (1978) realizó un trabajo morfológico sobre la musculatura de las alas y concluyó que todos los ictéridos muestran un estrechamiento del músculo flexor del ala *digitorum profundus* en el borde de su extremo caudal. La consistencia de este hallazgo en todos los especímenes estudiados hace que este carácter sea confiable, hoy en día, para definir la familia Icteridae (Lanyon y Omland 1999).

Luego se incluyó a la Familia Icteridae como una Subfamilia de la Familia Emberizidae (AOU Checklist of North American Birds, 1983) y, más recientemente, la filogenia basada en hibridación de secuencias de ADN de Sibley y Ahlquist (1990) relegó los ictéridos a la Tribu Icterinii, Subfamilia Emberizinae, Familia Fringillidae.

La información más reciente sobre estas especies proviene de una filogenia basada en la secuenciación del gen mitocondrial Citocromo-b (Lanyon y Omland 1999). Estos autores no encontraron pruebas de que el grupo sea monofilético - i.e., con un único antepasado común cercano- lo que dificulta su ubicación taxonómica definitiva. Lanyon y Omland concluyeron que el hallazgo de Raikow (1978) sobre la musculatura de las alas permite seguir definiendo en forma confiable a los integrantes de la Familia Icteridae e, igual que otros investigadores en sistemática molecular, se refieren a estas especies como miembros de esa Familia (Dunn et al.2001; Lanyon y Omland 1999; Johnson y Lanyon 2000).

La familia estaría compuesta por los siguientes cinco linajes: quiscales y aliados, caciques y oropéndolas, oriolas, loicas y aliados, y el linaje del cacique de pico amarillo *Amblycercus holosericeus*. El tordo renegrado *Molothrus bonariensis* está incluido inequívocamente dentro del grupo de los quiscales y aliados (Fig. 2.1).

El género *Molothrus*, que en latín significa "intruso" y alude al hábito de sus integrantes de entrar y dejar sus huevos en los nidos de otras especies, incluye a cinco especies de tordos, cuatro de ellos parásitos de cría: el tordo de cabeza marrón *Molothrus ater*, el tordo bronceado *Molothrus aeneus*, el tordo de pico corto *Molothrus rufoaxillaris* y el tordo renegrado *Molothrus bonariensis*, que es objeto de este estudio. La quinta

especie, no parásita, es el tordo músico *Molothrus badius*. Estudios recientes basados en la secuenciación de ADN mitocondrial recomiendan la separación del tordo músico del género *Molothrus* y, en cambio, que el otro tordo parásito, el tordo gigante *Scaphidura oryzivorus*, sea incorporado como *Molothrus oryzivorus* (Johnson y Lanyon 1999; Lanyon y Omland 1999). Todos los parásitos de cría de esta familia se habrían originado, entonces, de un ancestro común (Fig. 2.2).

El tordo renegrado posee una amplia distribución geográfica y actualmente se reconocen 7 subespecies a lo largo de ella (Blake 1968). La lista de subespecies y su distribución geográfica original es la siguiente:

M. b. minimus, América Central, Antillas, noreste de Brasil

M. b. cabanisii, en el noreste de Sudamérica: Colombia, y en Panamá

M. b. venezuelensis, norte de Sudamérica: Venezuela

M. b. aequatorialis, noroeste de Sudamérica: Colombia, Ecuador, Perú

M. b. occidentalis, centro oeste de Sudamérica: Perú

M. b. riparius, centro de Sudamérica: Brasil, Perú

M. b. bonariensis, en el sur del continente: SE de Brasil, Bolivia, Paraguay, Argentina, Uruguay

2.1.2 Distribución geográfica:

Se presume que los tordos renegridos han aumentado su densidad poblacional en el área de distribución histórica y, además, la especie ha expandido recientemente su distribución geográfica. Estos tordos estaban históricamente restringidos a los pastizales y bosques abiertos de Sudamérica (Fig. 2.3.a), pero la transformación de bosques en tierras para agricultura y ganadería favoreció su establecimiento en nuevas áreas. En la actualidad, *M. b. bonariensis* se ha expandido hacia el sur del Río Colorado en la Patagonia y ha sido introducida en Chile donde se expande siguiendo el avance de la frontera agropecuaria (Friedmann 1929; Hellmayr 1932; Johnson 1967) (Fig. 2.4.b). La subespecie *M. b. minimus* ha colonizado las Antillas, donde es responsable de la casi extinción de uno de sus hospedadores (Wiley et al.1991), y también el estado de Florida en Estados Unidos (Post et al.1993) (Fig. 2.3.c).

Los tordos renegridos poseen algunas características que los hacen buenos colonizadores: a) son flexibles en la selección de hábitat, b) pueden subsistir en base a una amplia dieta, c) son generalistas en la utilización de hospedadores, d) son gregarios y, por lo tanto, es probable que invadan nuevas áreas en grupos y no como individuos solitarios, y e) tienen alta fecundidad, lo que les permite explotar rápidamente nuevas áreas (Cruz et al.1989).

Molothrus bonariensis habita áreas abiertas o semiabiertas. Son comunes en áreas de cultivos, plantaciones, bañados, montes y bordes de bosques. Les atraen las áreas disturbadas, mientras que son poco frecuentes en zonas de selvas o bosques cerrados (Cavalcanti y Pimentel 1988).

2.1.3 Descripción morfológica y biología general:

Es una especie con dimorfismo sexual en tamaño corporal y en coloración del plumaje. Los machos son completamente negros, relucientes, con iridiscencia púrpura en el cuerpo, excepto las alas y cola, cuyo brillo es azul verdoso. Tienen mayor brillo en la cabeza, cuello y pecho; las patas y pico son negro brillante (Fig. 2.4.a). Las hembras son color

marrón ceniciento, con el vientre más pálido. Pueden tener una banda postocular clara en el rostro; sus patas y pico son marrón negruzco (Fig. 2.4.b). Ambos sexos tienen los ojos color marrón oscuro. En Argentina el peso de los machos es de aproximadamente 52 g durante todo el año; las hembras pesan 40.5 g en temporada no reproductiva y 46.5 en *temporada reproductiva* (Clayton et al.1997).

Se alimentan en bandadas, en el suelo, y están frecuentemente asociados al ganado, que al caminar espanta los insectos que constituyen su dieta habitual (Friedmann 1929). Los tordos renegridos también recogen insectos de la bosta de ganado y de los lomos de vacas y caballos. También consumen los granos con que se alimenta intensivamente al ganado y también consumen granos en las zonas de cultivo, principalmente en los arrozales (Friedmann 1929). Durante el invierno suele formar bandadas mixtas de alimentación con otros ictéridos (Sclater y Hudson 1898; Friedmann 1929; Weller 1967). También se agrupan para pasar la noche en dormideros, grandes congregaciones de individuos en árboles u otras estructuras que sirven de soporte, a veces en compañía de otras especies (Post y Wiley 1977a; Cruz et al.1990; Post et al.1993). Las bandadas, que pueden contar con decenas de miles de individuos (Hudson 1874, 1920), suelen tener mayor tamaño fuera de la temporada reproductiva (Fraga 1978).

2.2 El hospedador

2.2.1 Taxonomía:

La clasificación taxonómica del varillero de ala amarilla, *Agelaius thilius*, dista de estar resuelta. Esta especie (varillero, de aquí en adelante), al igual que el tordo renegrido, pertenece a la familia *Icteridae*. También pertenecen al mismo linaje dentro de la familia, el de los quiscales y aliados (Fig. 2.1).

La ubicación del varillero dentro de ese linaje es, sin embargo, incierta. Comparte el nombre genérico con el varillero de ala roja *Agelaius phoeniceus* la especie más estudiada de Norteamérica. Sin embargo, Lanyon (1994) advirtió que el género *Agelaius* tampoco es monofilético; probablemente las especies han sido agrupadas en base a su parecido exterior y a su tendencia a nidificar en bañados (Johnson y Lanyon 1999).

En este último trabajo, Johnson y Lanyon (1999) determinaron la existencia de dos grandes grupos dentro del linaje de los quiscales y aliados. El género *Agelaius* queda separado en dos grupos: uno se distribuye en América del Sur (Grupo 1, Fig. 2.5) y otro ocupa el Caribe, América Central y del Norte (Grupo 2, Fig. 2.5). Además, los autores advierten que las cinco especies de *Agelaius* del sur, donde se ubica *Agelaius thilius*, son también un grupo polifilético cuyas relaciones restan dilucidar.

2.2.2 Distribución geográfica:

El varillero se encuentra en zonas bajas e inundables de los altiplanos del sur de Perú y oeste de Bolivia hasta los 4000 m de altura, en los bajos de la porción central de Chile, en Uruguay, sur de Brasil (hasta Rio grande do Sul) y en gran parte de la Argentina (Fig. 2.6). Aquí su distribución ocupa desde el este de Jujuy, sur de Chaco y Corrientes hasta el sur de Chubut, con excepción de los Andes en el noroeste (Ridgely y Tudor, 1990). Al sur de la Provincia de Buenos Aires es el único ictérico que nidifica en bañados (Orians 1980)

2.2.3 *Biología general y descripción morfológica:*

Esta especie se desplaza cómodamente por los bañados clavando sus uñas en la vegetación blanda. Es frecuente verlos posados con sus patas en tallos separados, apuntando en direcciones opuestas (Orians 1980) y en las más variadas posiciones, en modo semejante al varillero de ala roja *Agelaius phoenicius* (Beletsky 1996). Los bañados están compuestos mayormente por extensiones de vegetación usualmente monoespecífica, blanda y de rápido crecimiento anual, que provee buena cobertura para los nidos. Estos ambientes suelen tener una productividad más alta que otros hábitats en términos de disponibilidad de alimentos (Orians 1980). Para los ictéridos constituyen un reservorio de insectos emergentes cuya fase larvaria transcurre en el agua, tales como los Efemerópteros, Anisópteros, Zygópteros, etc. (Orians 1980).

El varillero es un forrajeador acuático generalizado que busca alimento en pastos inundados, en el borde de bañados, entre la vegetación flotante o entre las hojas de totora *Thypha* sp. del año anterior que abre insertando su pico y exponiendo las presas ocultas (Orians 1980). Además de alimento, los bañados proveen un sustrato y buena cobertura para nidificar, perchas para vigilar y realizar despliegues sexuales o agonísticos, y sitios para dormir, frecuentemente en grandes grupos de individuos (obs.pers.)

El nombre científico de su género caracteriza un comportamiento típico de la especie; proviene del griego "agelaios" y significa "rebaño", que forma bandadas. Durante el invierno grandes grupos se desplazan juntos (Hudson 1923; Weller 1967) y aún en plena temporada reproductiva enormes bandadas de varios cientos de individuos se reúnen en dormideros, a pocos metros o dentro mismo de las colonias reproductivas de su especie, donde descansan a un metro del nivel del agua, sumergidos en parches de vegetación densa (obs. pers.).

Agelaius thilius mide 18 cm de largo y presenta dimorfismo sexual en el color del plumaje. El macho es negro reluciente y posee contrastantes epaulets (cobertoras menores de la parte superior e inferior del ala) amarillas (Fig. 2.7.a). Los machos subadultos asemejan hembras aunque a veces muestran el plumaje un poco más oscuro.

Probablemente no adquieren el plumaje negro de los adultos hasta el segundo año de vida. Las hembras son de color marrón claro, fuertemente estriado de marrón oscuro o negro en la parte superior y ligeramente estriado en el pecho que es de color crema o ceniciento. En la cabeza se distinguen las cejas blancuzcas o color crema y también poseen epaulets amarillas. Estas epaulets son lo único que comparten machos y hembras ya que su coloración es por lo demás totalmente diferente.

La presencia de epaulets y/o de parches de coloración amarilla o roja en el plumaje de los ictéridos está, aparentemente, asociada con el hábito de nidificar en bañados (Johnson y Lanyon, 2000), aunque no se ha logrado establecer una relación causal entre las variables. La nidificación en bañados ha evolucionado independientemente varias veces en los ictéridos y, aparentemente, esas especies muestran una convergencia de caracteres asociados al cambio de hábitat (Johnson y Lanyon 1999).

Se considera al varillero sexualmente monomórfico en tamaño (Orians 1980). En este estudio, sin embargo, se encontraron diferencias significativas en todas las medidas morfométricas tomadas a machos y hembras.

2.3 Area de Estudio

2.3.1: Descripción general del área y los bañados:

El área de estudio pertenece a la subregión fitogeográfica de la Pampa Deprimida o Pampa Inundable. Con una altura inferior a los 4 m sobre el nivel del mar, una pendiente muy reducida y pobre drenaje, posee ambientes de suelos saturados de agua o inundados (Soriano et al.1990). Debido al clima templado y húmedo y a sus características topográficas esta región sufre prolongadas inundaciones durante períodos de abundante lluvia que ocurren entre 3 y 6 veces por centuria. La temperatura media anual es de 15°C, y las temperaturas medias mensuales son de 23 °C en verano y 13 °C en invierno. La precipitación anual promedio es de 1000 mm., sus máximos ocurren en otoño y primavera y los mínimos a fines del invierno y en Enero. Los meses de la estación reproductiva tienen generalmente cielos limpios de nubes con vientos moderados, predominantemente del Este (Soriano et al.1990).

Los bañados son grandes extensiones deprimidas permanentemente inundadas, de baja profundidad y baja o nula corriente de agua. En estas zonas se establecen plantas blandas de crecimiento anual, rápida renovación y alta densidad que proveen a los varilleros de sitios para dormir, refugiarse de predadores y, fundamentalmente, buena cobertura para los nidos. La vegetación típica de los bañados está compuesta, en suelos limosos o arcillosos, por cortaderas o paja brava *Scirpus giganteus*; en zonas de agua permanente por las totoras *Typha dominguensis* y *Typha latifolia*; y en zonas más salobres por juncos *Scirpus californicus*. También se encuentran ejemplares de duraznillo blanco *Solanum glaucophyllum* que sobresalen en altura y son utilizados por el Varillero para posarse y realizar despliegues o vigilancia. Sobre el agua flotan abundantes *Lemna* sp. y *Azolla* sp. Los bañados están rodeados por tierras altas utilizadas como pasturas naturales donde abundan las gramíneas como *Bromus* sp., *Lolium* sp., *Paspallum* sp., etc.

2.3.2 Descripción de las áreas de estudio:

En particular, el estudio se realizó cerca del pueblo de General Lavalle en la Provincia de Buenos Aires, Argentina, en dos áreas separadas por 10 km. de distancia y conectadas por una casi ininterrumpida secuencia de bañados y zonas bajas (Fig. 2.8). Estas fueron a) los bañados que bordean un canal de regado artificial, Canal 2 (36°25'S, 56°55'W), y b) una zona baja e inundable de bañados interconectados en la Estancia “El Campillo” (36° 32' S, 56° 55' W) (Fig. 2.9). La vegetación de los bañados de Canal 2 estaba compuesta predominantemente por totoras, con escasos parches de juncos. La vegetación de “El Campillo” estaba casi exclusivamente compuesta por paja brava *Scirpus giganteus*.

En el próximo capítulo se describe la biología reproductiva del varillero en los nidos no parasitados y la biología reproductiva de los tordos renegridos en los nidos del varillero.

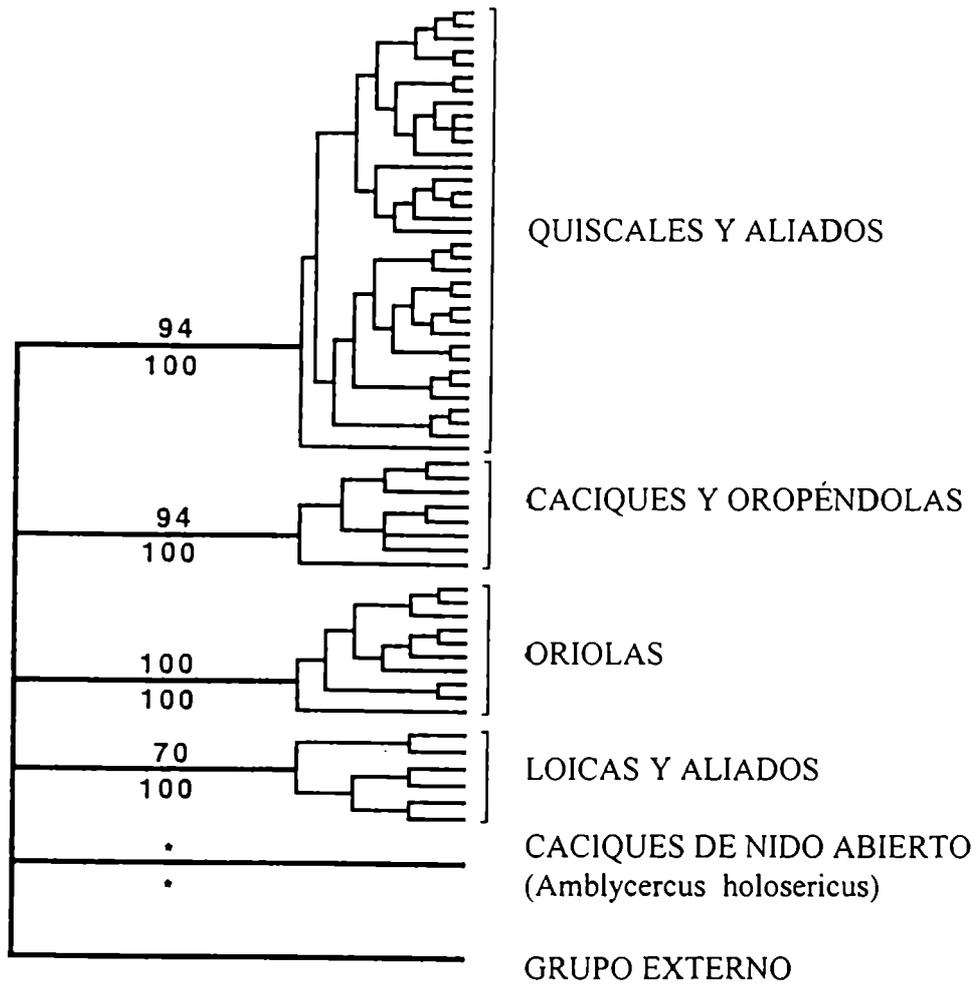


Figura 2.1: Filogenia de la Familia *Icteridae* obtenida mediante la secuenciación del citocromo b (Lanyon y Omland 1999). Se distinguen 5 linajes: caciques de nido abierto (*Amblycercus holosericus*), loicas y aliados, oriolas, caciques y oropéndolas, y los quiscales y aliados. A este último grupo pertenecen *Molothrus bonariensis* y *Agelaius thilius*.

QUISCALES Y ALIADOS

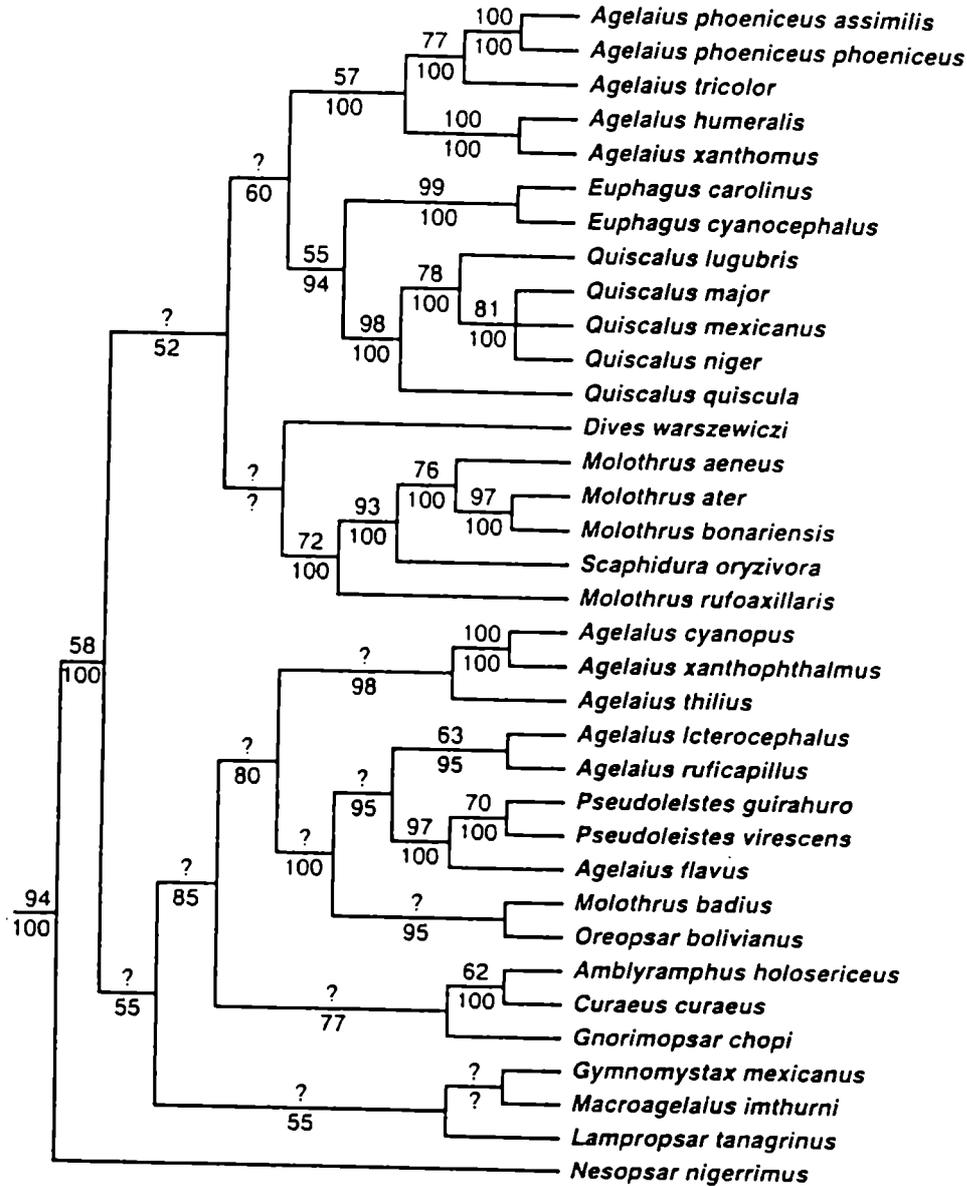


Figura 2.2: Detalle de las relaciones filogenéticas dentro del linaje de los quiscales y aliados obtenidas mediante la secuenciación del citocromo b (Lanyon y Omland 1999). Se observa que todos los tordos parásitos forman un grupo monofilético (ver texto). Arriba y debajo de las ramas se indica la confianza estadística obtenida mediante métodos de bootstrap y jackknife, respectivamente. Los nodos con valores de confianza inferiores al 50 % se indican con signo de interrogación.

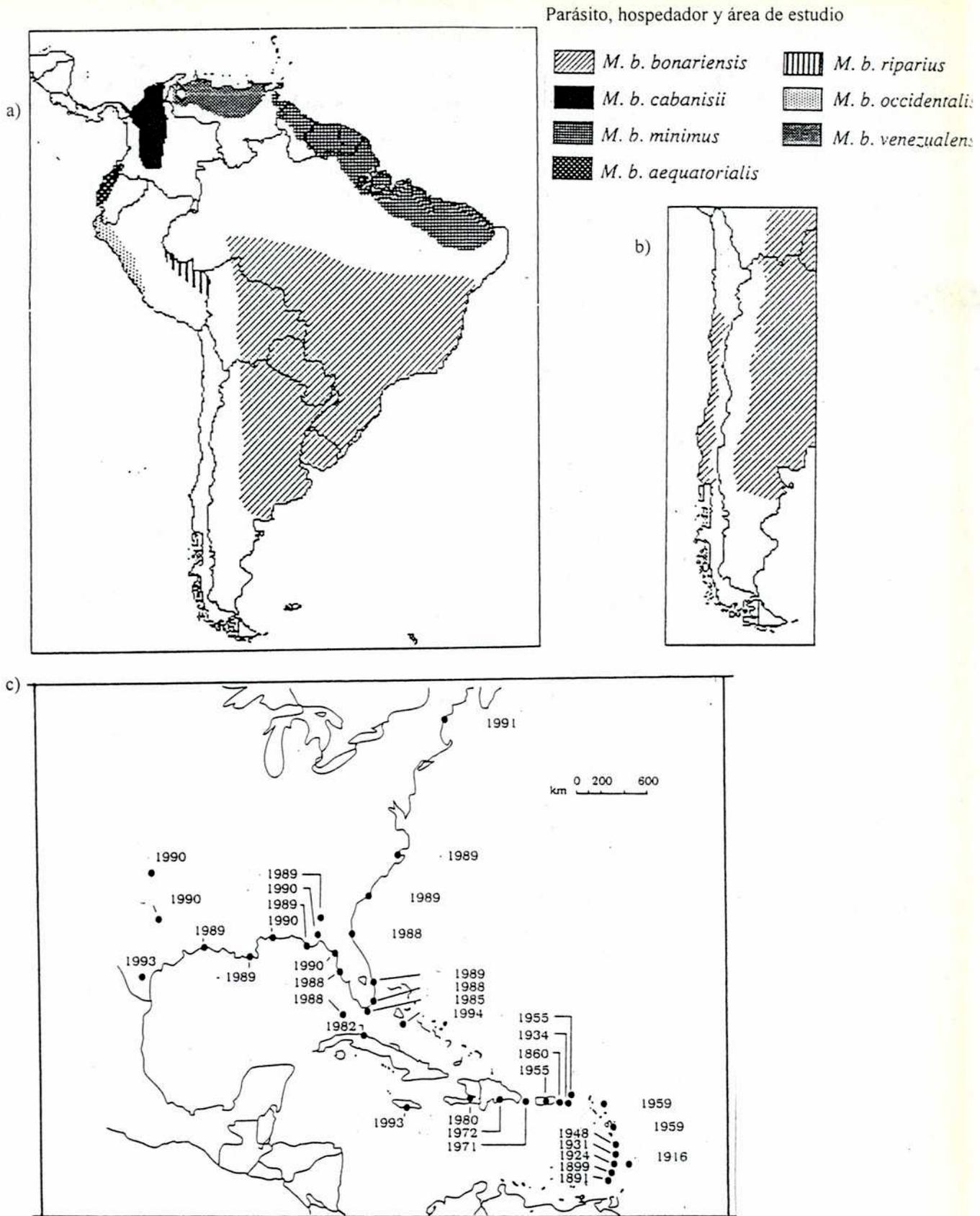


Figura 2.3: a) Distribución histórica de las 7 subespecies de tordo renegrido *Molothrus bonariensis* (Mermoz 1996). b) Expansión de *M. b. bonariensis* en Chile. c) Expansión de *M. b. minimus* en el Caribe y Estados Unidos (Cruz et al. 1998).



Figura 2.4: Macho (a) y hembra (b) de tordo renegrado *Molothrus bonariensis*.

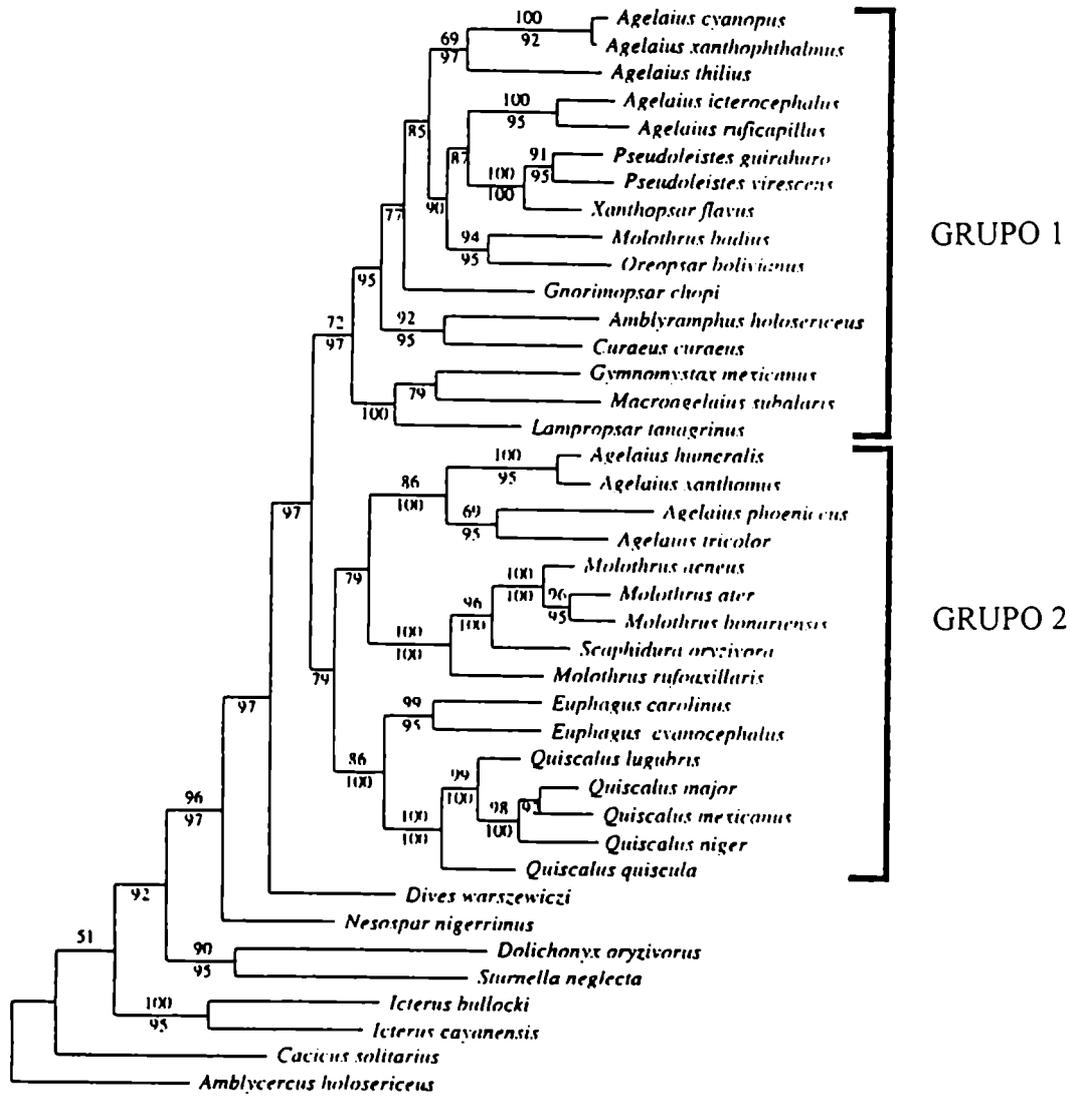


Figura 2.5: Relaciones filogenéticas entre 34 especies integrantes del linaje de los quiscales y aliados obtenidas mediante la secuenciación del citocromo b y el gen ND2 (Johnson y Lanyon 1999). Se observa que las especies del género *Agelaius* no forman un grupo monofilético (ver texto). *Agelaius thilius* se ubica con otros miembros del grupo sudamericano (Grupo 1).

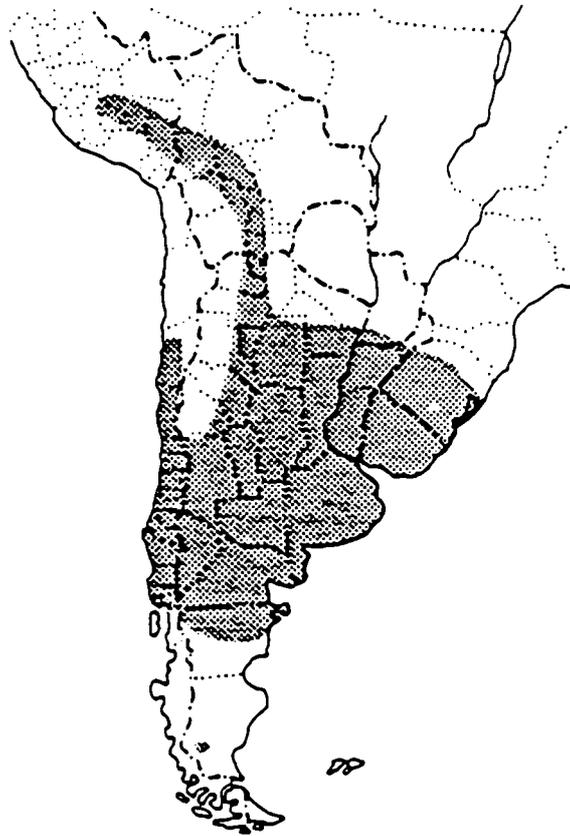


Figura 2.6: Distribución geográfica del varillero *Agelaius thilius* (Ridgely y Tudor 1989)



Figura 2.7: Macho de varillero *Agelaius thilius*

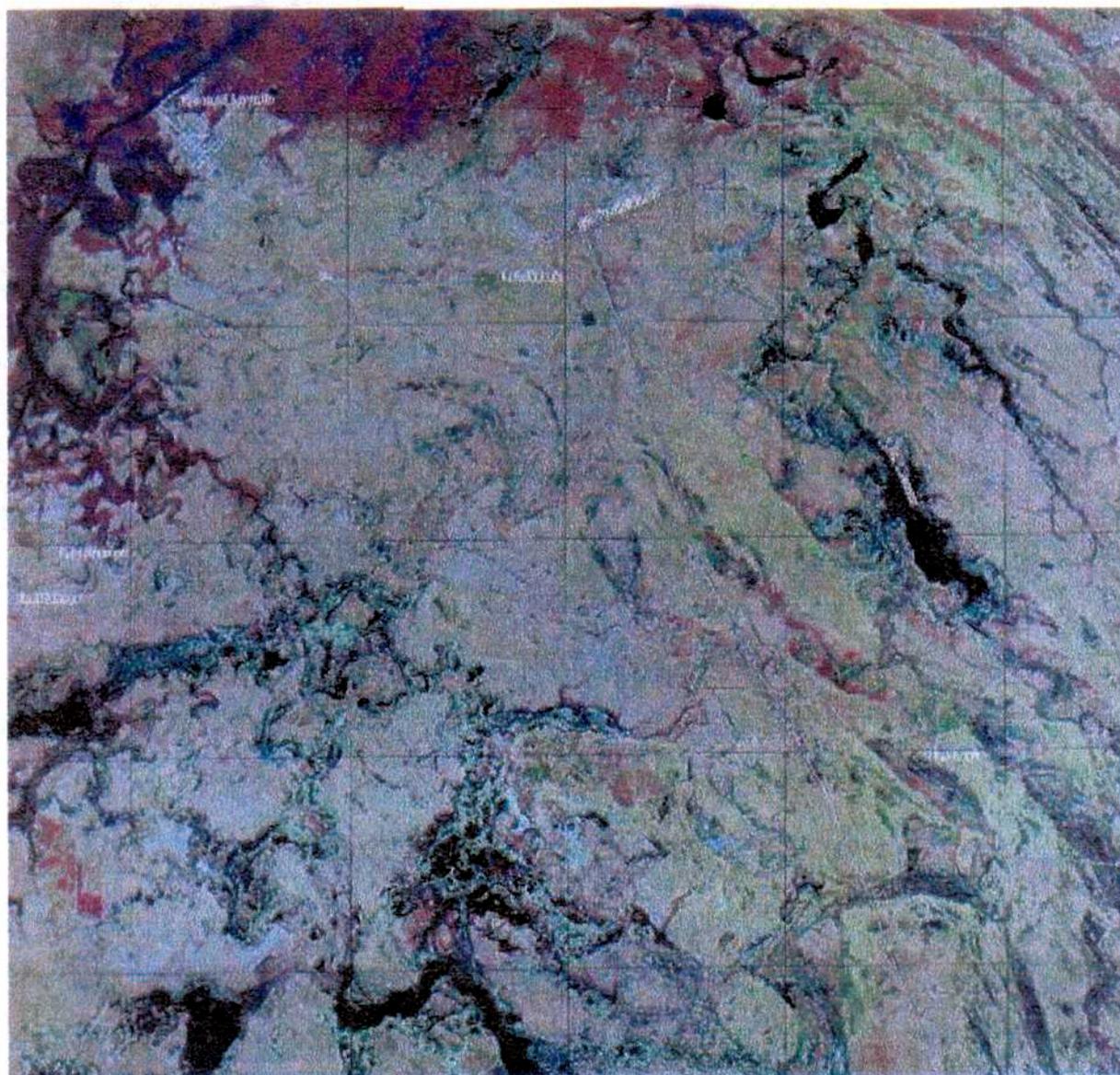


Figura 2.8: Foto satelital de la zona de estudio. Se observa la profusión de bañados interconectados y el Canal 2 de riego artificial.



Figura 2.9: Foto panorámica del aspecto de los bañados donde fueron ubicados los nidos de varillero

Capítulo III

Biología reproductiva del hospedador y el parásito

3.1 Introducción

3.1.1 *El hospedador:*

El varillero de ala amarilla *Agelaius thilius* habita las zonas bajas e inundables en el cono sur del continente; su distribución en Argentina abarca el centro y norte del país, con excepción de los Andes áridos y la Patagonia (Ridgely y Tudor 1989), y es el único icterido que nidifica en bañados al sur de la Provincia de Buenos Aires (Orians 1980).

Es un forrajeador acuático generalista (Orians 1980) y durante el año se lo encuentra formando grandes grupos (Hudson 1923; Weller 1967). A principios de Octubre estos grupos ya se han disuelto y comienza la temporada reproductiva que se extiende hasta fines de Noviembre (Hudson 1923; Orians 1980). Los varilleros nidifican en agregaciones poco densas y no defienden territorios de sus conespecíficos; las disputas de los machos jamás se refieren a espacio, ni siquiera en la cercanía de los nidos, sino a las hembras (Orians 1980). La especie sería monógama pese al fuerte dimorfismo en la coloración del plumaje (Orians 1980), frecuentemente asociado con sistemas poligínicos (Martin y Badyaev 1996, Cuervo y Moller 2000).

Los nidos, ubicados en parches de totoras *Typha* spp. o paja brava *Cortaderia selloana*, o en los pastos altos de las zanjas, son construidos por las hembras (Orians 1980). Para realizarlos, mojan largas hojas de totora o cortadera del año anterior, y las entretejen estrechamente con varios tallos cercanos de la totora o paja brava que les sirve de sustrato. El interior está tapizado por pastos más finos. Los nidos se ubican a una altura de 60 cm de la base de la planta, cerca o sobre el agua, preferentemente cerca de perchas de duraznillo blanco *Solanum glaucophyllum*, que utilizan para vigilar (obs. pers.).

La incubación de los huevos también queda a cargo de las hembras. El tamaño de puesta es de 3 huevos y el período de incubación dura 13 días (Orians 1980). Estos son de color blanco, crema o tiza, con escasas líneas delgadas y retorcidas, de coloración marrón o negra, distribuidas más frecuentemente en su polo mayor (obs. pers.).

Los pichones tienen la piel amarillenta al nacer, con un levísimo plumón gris oscuro. Ambos padres alimentan a los pichones, pero el trabajo de alimentación no es equitativo; las hembras duplican la frecuencia de entrega de los machos, que probablemente dividen su tiempo entre alimentar y realizar despliegues (Orians 1980). Las crías son alimentadas mayormente con insectos acuáticos; los odonatos representan casi el 50 % del total de presas que reciben. Completan la dieta en menor medida arañas, hemípteros, dípteros, coleópteros y lepidópteros (Orians 1980).

3.1.2 El parásito:

De los cinco tordos parásitos de cría, el tordo renegrido *Molothrus bonariensis* es una de las especies más generalistas; sus huevos han sido encontrados en los nidos de 214 especies, 59 de las cuales pueden criar exitosamente a sus pichones. La mayoría de sus hospedadores efectivos pertenecen a las Familias Emberizidae e Icteridae y a la Subfamilia Tyranninae, con 14, 11, y 12 especies, respectivamente (Mermoz 1996; Ortega 1998).

Aunque estuvo originalmente confinado a los pastizales y bosques abiertos del centro-sur de Sudamérica hasta el norte de la Patagonia, y a las costas de Perú, Ecuador,

Venezuela y Colombia, las Guyanas y la isla Trinidad en el Caribe (Friedmann 1929), su expansión geográfica se ha visto favorecida por el avance de la frontera agropecuaria y en el presente sólo está ausente en los Andes de altura, sur de la Patagonia y áreas no explotadas de la selva amazónica (Ridgely y Tudor 1989). Recientemente ha invadido las Antillas (Post y Wiley 1977; Wiley 1985) e, ingresando por la península de Florida, continúa su expansión por el sudeste de los Estados Unidos (Post et al. 1993; Cruz et al. 1998).

Las hembras del tordo renegrado no son territoriales (Friedmann 1929; Fraga 1978; Wiley 1985; Lyon 1997) y es posible que, al igual que las hembras del tordo de cabeza marrón *Molothrus ater* (Alderson et al. 1999) utilicen más de una especie hospedadora en una misma temporada reproductiva.

Los tordos renegrados buscan nidos mediante a) la observación silenciosa del comportamiento de los hospedadores, b) realizando búsqueda activa, o c) espantando a los hospedadores en el área de nidificación para identificar la posición del nido (Wiley 1988). Las hembras realizan la búsqueda durante las horas de la mañana (Friedmann 1929; Hoy y Ottow 1964) y, aunque no evitan parasitar nidos ya parasitados, generalmente no colocan más de un huevo en un mismo nido (Lyon 1997; Mermoz y Reboreda 1999).

Las adaptaciones de *Molothrus bonariensis* a su estrategia de vida incluyen la presencia de un hipocampo - área del cerebro asociada con procesos de memoria espacial- mayor que el de especies no parásitas (Reboreda et al. 1996). Esta especialización les permitiría recordar la ubicación de nidos que encuentran en construcción y que podrían ser parasitados en el futuro. Es, además, una especie muy fecunda; pueden poner más de 100 huevos en la larga temporada reproductiva de Colombia, a razón de 0.66 huevos/día (Kattan 1993) y éstos son más redondeados y de cáscara más gruesa que los huevos de los hospedadores (Gibson 1918; Hudson 1920; Friedmann 1929; Fraga 1985). Los huevos tienen gran variabilidad en el color de fondo y manchado y se identifican tres morfos: manchados, intermedios y blanco-inmaculados (Mason 1986a), aunque las hembras no

buscan parasitar especies cuyos huevos sean miméticos con los propios (Mason 1986a; Mermoz y Reboresada 1999). Ponen sus huevos velozmente, en aproximadamente 40 segundos (Wiley y Wiley 1980), y usualmente pican o remueven huevos del hospedador en los nidos que parasitan (Hudson 1874; Fraga 1978; Lichtenstein 1998; Massoni y Reboresada 1998). El período de incubación de sus huevos es frecuentemente más corto que el de sus hospedadores (Kattan 1995). Al nacer sus pichones no agreden los huevos o pichones del hospedador, aunque sí piden alimento intensamente (Friedmann 1929; Payne 1977; Gotchfeld 1979^a; Lichtenstein 1997) y crecen rápidamente (Wiley 1986; Kattan 1996).

La distribución de los varilleros coincide casi en su totalidad con la distribución histórica del parásito (Ridgely y Tudor 1989). Si bien existen pocos datos sobre la interacción de estas especies, éstos indican que es un hospedador efectivo de los tordos, con una tasa de parasitismo cercana al 30 % (Friedmann et al. 1977).

3.1.3 Éxito de los tordos parásitos en los nidos de sus hospedadores:

El éxito de los tordos parásitos depende de la efectividad de sus especializaciones a la vida parasitaria y de las defensas que posean los hospedadores. La nidificación colonial puede proveer protección contra el parasitismo (Clark y Robertson 1979; Wiley y Wiley 1980; Freeman et al 1990; pero ver Robinson 1988; Webster 1994), pero no constituye una defensa antiparasitaria en cuanto no ha evolucionado exclusivamente en respuesta al parasitismo de cría (Rothstein 1990). La agresión a los tordos adultos puede resultar en una menor tasa de parasitismo (Briskie y Sealy 1987; Robinson 1988), aunque también el reconocimiento y hostilidad contra ellos puede resultar ineficaz para evitar ser parasitados (Arcese et al 1992; Mermoz 1996) e incluso puede aumentar las probabilidades de parasitismo (Banks y Martin 2001). Alternativamente, los hospedadores pueden abandonar los nidos visitados por tordos (Robertson y Norman 1976; Burhans, en prensa) o negarles el acceso sentándose prolongadamente en él (Gill y Sealy 1996).

Una vez que el nido ha sido parasitado, los hospedadores pueden rechazar los huevos del parásito mediante el abandono del nido (Friedmann 1963; Graham 1988), enterrando los huevos parásitos (Clark y Robertson 1981; Sealy 1995) o, más frecuentemente, eyectando los huevos (Rothstein 1975 a, 1990).

Si el hospedador no ha desarrollado ninguna defensa efectiva del nido y acepta los huevos parásitos, el éxito de los tordos depende todavía de uno o varios de los siguientes factores: su sincronización con la puesta del hospedador (Fraga 1985; Sealy 1992; Kattan 1997), el tiempo que tardan sus huevos en eclosionar comparado con el del hospedador (Kattan 1995; Mermoz 1996; Lichtenstein 1998; Mermoz y Reboreda, en prensa), que el alimento entregado por los hospedadores a sus pichones sea compatible con los requerimientos de los tordos (Middleton 1991; Kozlovic et al 1996) y del éxito de los pichones en la competencia con los otros ocupantes del nido (Fraga 1985; Mermoz y Reboreda 1994; Scott y Lemon 1996). Finalmente, aún si sus huevos son aceptados y los pichones crecen adecuadamente, la predación que afecta a los nidos del hospedador puede determinar que el éxito del parásito sea bajo.

En este capítulo se presentan datos sobre la biología reproductiva del hospedador y su éxito de nidificación en nidos no parasitados. Se describe también la biología reproductiva del parásito en nidos de varillero y el éxito global que obtienen, luego de cuantificar las pérdidas por predación y abandono de nidos, al parasitar este hospedador.

3.2 Materiales y Métodos

3.2.1 *Recolección de Datos:*

La búsqueda de nidos se centró en áreas donde se observaron adultos de ambos sexos en actitudes de despliegue y se utilizó su respuesta como indicador de la presencia de nidos porque suelen realizar defensa comunitaria (obs. pers.). También se registraron áreas aledañas en las que no se vieron adultos.

Los nidos fueron marcados doblemente: 1) se colocó una cinta de color atada a la vegetación a 2-3 m de distancia del nido, y 2) se colocó un rectángulo de acetato numerado con tinta indeleble, atado a la base de la planta que servía de sustrato y oculto entre las hojas emergentes.

Se asignó un número único a cada nido y se registró el estadio en que fue encontrado: construcción, puesta, incubación o con pichones. Se determinó su fecha de iniciación como la fecha en que apareció el primer huevo del hospedador. Para aquellos nidos que fueron encontrados luego de que la puesta se había iniciado, se estimó su fecha de inicio luego de conocer el tamaño de puesta, el largo de la incubación y las curvas de crecimiento de los pichones.

Los nidos fueron visitados diariamente hasta que los pichones abandonaron el nido o hasta que éste fracasó por predación o deserción. Se consideraron parasitados aquellos nidos en los que había algún huevo o pichón de tordo renegrido. En cada visita se registró el número de huevos del hospedador y del parásito y si existían picaduras o rajaduras en los huevos. Los huevos fueron numerados con tinta indeleble en forma consecutiva a medida que eran puestos por el hospedador o que aparecían en el nido (huevos parásitos). Todos los huevos fueron medidos, en largo y ancho, con un calibre de precisión con un error de ± 0.01 mm.

Luego de la eclosión los pichones fueron marcados en el tarso con tinta indeleble para su identificación. Los pichones fueron pesados diariamente con una Pesola de 50 g y

precisión de ± 0.5 g hasta el día 10 - 11 de vida, en que estaban por abandonar el nido, o hasta que el nido fue predado o abandonado.

3.2.2 Experimentos de Parasitismo Artificial:

Para evaluar si los varilleros rechazan los huevos del parásito se realizaron experimentos de parasitismo artificial en 14 nidos del hospedador. Los experimentos fueron realizados entre las 7 y las 11 de la mañana para simular el parasitismo natural del tordo renegrido (Hoy y Ottow 1964). En cada nido se agregó un huevo natural de tordo renegrido en el primer día (en 12 casos) o en el segundo día (2 casos) de la puesta de huevos del hospedador. Los huevos del parásito se recolectaron de nidos de varillero que habían sido abandonados y de nidos del pecho amarillo *Pseudoleistes virescens* que se encontraban en la vecindad.

Ocho de los nidos recibieron un huevo manchado (22.80 ± 0.22 mm de largo y 18.00 ± 0.27 mm de ancho, media \pm ES) y seis nidos recibieron un huevo blanco inmaculado (22.82 ± 0.30 mm de largo y 17.20 ± 0.33 mm de ancho, media \pm ES). Se consideraron aceptados aquellos huevos que permanecieron en el nido por lo menos 5 días desde la introducción experimental (Rothstein 1975) o si permanecieron 4 días y al quinto día el nido fue hallado predado (Sealy 1992). El criterio establecido por Rothstein (1975) de esperar 5 días para considerar un huevo aceptado es sesgado en favor de registrar rechazos (Rothstein 2001). En efecto, si el huevo es rechazado en el primer día se cuenta como rechazo, pero para que se considere aceptado el huevo debe sobrevivir intacto, sin eclosionar o ser predado, durante 5 días completos.

3.2.3 Análisis de datos:

La puesta de huevos se consideró completa cuando el número de huevos se mantuvo constante por lo menos durante dos días consecutivos. Como los tamaños de los huevos puestos por una misma hembra no son estadísticamente independientes, se calculó el

largo y ancho promedio de los huevos cada puesta completa y luego se promediaron estos valores entre los nidos.

El período de incubación del varillero se estimó desde el momento en que el último huevo fue puesto hasta que el último pichón nació, en aquellos nidos en los que todos los huevos eclosionaron (Nice 1954). De este modo se evitan potenciales sesgos en la estimación ocasionados por la incertidumbre sobre el momento en que se inicia la incubación. En efecto, la mayoría de las aves altriciales comienzan a incubar con la puesta del penúltimo huevo. Algunas especies, sin embargo, incuban desde el inicio de la puesta durante breves períodos que van aumentando en duración hasta que se establece claramente el comportamiento de incubación (Clark y Wilson 1981). El tiempo de incubación que necesita el último huevo puesto para eclosionar es un estimador no sesgado del tiempo que necesitan los embriones para desarrollarse desde el inicio de la incubación en forma sostenida.

El período de incubación del tordo renegrado se calculó como sigue. Si el huevo parásito fue puesto antes o el mismo día en que el hospedador puso su penúltimo huevo se consideró el tiempo transcurrido desde el inicio de la incubación del hospedador (normalmente luego del segundo huevo) hasta el nacimiento del parásito (Briskie y Sealy 1990). Si fue puesto con posterioridad a esa fecha, se consideró el tiempo transcurrido entre su puesta y su eclosión.

3.2.4 Tamaños muestrales:

Para cada test y categoría de datos, se hizo uso del máximo número de nidos posibles y, a la vez, se excluyeron aquellos nidos que podían sesgar los resultados. Así, para estimar el tamaño de puesta se utilizaron nidos que fueron encontrados exclusivamente durante la construcción y revisados diariamente hasta que terminaron el período de puesta de huevos sin predación. De este modo se evitó subestimar el número de huevos puestos ya que se pierden huevos durante la puesta e incubación temprana, aún en nidos no parasitados (Massoni y Reborada, en prensa). En cambio, para calcular el éxito de eclosión, i.e. el número de huevos que eclosionaron sobre el número de huevos que estaba por eclosionar,

también se incluyeron los nidos encontrados durante la incubación. El éxito de eclosión no se ve afectado por el estadio en que se encuentren los nidos siempre y cuando no se incluyan nidos con pichones. Con la misma lógica, en el cálculo del éxito de cría - número de volantones que se independizan sobre el número de pichones que nacieron en el nido- se usaron todos los nidos encontrados con anterioridad al nacimiento de los pichones ya que lo que pretende medir es la habilidad de los individuos para alimentar a su cría una vez que ésta ha nacido.

3.2.5 Exito de los nidos: abandono y predación

La probabilidad de que un nido sea predado, abandonado o parasitado depende del tiempo en que el nido está expuesto a esos factores y, por lo tanto, no es independiente del estadio en que es encontrado (Mayfield 1975). Un nido en que los pichones se están por independizar tiene altas probabilidades de ser exitoso porque ya sobrevivió a la etapa de huevo y casi superó la etapa de pichones en el nido. En cambio un nido que recién se inicia tiene altas probabilidades de fracasar antes de que la cría se emancipe. Para evitar una subestimación de la predación, el abandono y el parasitismo, se trabajó con una muestra de nidos encontrados exclusivamente durante su construcción y puesta temprana (N= 117), es decir, nidos que fueron seguidos desde su inicio hasta que fracasaron o terminaron exitosamente. Ochenta y seis de esos nidos no fueron parasitados y 36 sí lo fueron.

Se consideraron abandonados aquellos nidos en los que los huevos, intactos o picados, estaban fríos al tacto por dos días consecutivos y donde no había varilleros atendiendo el nido. Se consideraron también abandonados los nidos donde los pichones estaban muertos en el nido.

Se consideraron predados aquellos nidos en los que todos los huevos o pichones desaparecieron entre dos días consecutivos. Como se analizan el abandono y la predación, se consideraron exitosos todos los nidos que produjeron volantones, fueran éstos del hospedador o del parásito (Smith 1981).

La calidad de *Agelaius thilius* como hospedador de *Molothrus bonariensis* fue estimada en base al número de volantones del Tordo sobre el número total de huevos de Tordo puestos y por el peso de los pichones al momento de su independencia.

Todos los valores se expresan como medias \pm ES. Los test son a dos colas, a menos que se indique lo contrario.

3.3 Resultados

3.3.1 *Biología reproductiva del hospedador:*

En los bañados de Canal 2 la puesta de huevos de los varilleros se inició a mediados de Octubre (17/10) y finalizó en la tercera semana de Diciembre (20/12). La mayoría de los nidos se inició en Noviembre (un 60 %), un 16 % en Octubre y el 24 % restante en Diciembre. El inicio de la temporada reproductiva fue bastante sincronizado - no se encontraron nidos en la primera quincena de Octubre- y también lo fue el cese de intentos reproducidos (ver Capítulo VI).

En total se encontraron y siguieron 213 nidos activos de varillero. De ellos, 81 fueron encontrados durante su construcción, 42 durante la puesta de huevos, 80 durante la incubación y 10 luego de que los pichones habían nacido. Casi todos los nidos fueron encontrados en dos grandes colonias, de 72 y 120 nidos activos respectivamente, separadas entre sí por una distancia aproximada de 2 km. Ambas colonias comenzaron la puesta y finalizaron su actividad simultáneamente y, como sus tasas de parasitismo, deserción y éxito de nidificación no fueron distintas, los datos fueron analizados en conjunto. Dos pequeñas colonias, de 6 y 9 nidos, respectivamente, estaban ubicadas entre las dos colonias grandes y fueron rápidamente abandonadas luego de haber sufrido una alta incidencia de parasitismo, parasitismo doble y rotura de huevos (Capítulo VI). Se iniciaron a mediados de Octubre y para fines de Octubre habían cesado su actividad.

Las colonias se hallaron en extensiones de totoras *Typha* spp. que crecen paralelas al borde del Canal 2. Dispersos en la totora había también manchones de juncos *Scirpus californicus* y algunos ejemplares de duraznillo blanco *Solanum glaucophyllum*. Sin embargo, todos los nidos de varillero encontrados en Canal 2 estaban construidos entre los tallos de totora secos de la temporada anterior, a una altura desde la base de las plantas de 60.28 ± 1.23 cm ($n = 213$); los renovales de totora crecieron entre y sobre los nidos aumentando la cobertura vegetal al avanzar la temporada. Para su construcción

utilizaron hojas de totora viejas mojadas y tapizaron su interior con pastos más finos (Fig. 3.1).

El tamaño de la puesta del varillero, calculado en 36 nidos no parasitados seguidos diariamente desde la construcción fue, en promedio, de 3.42 ± 0.08 huevos. No hubo diferencias con el tamaño de puesta observado en nidos parasitados (3.41 ± 0.15 huevos, $n = 17$; test de Mann-Whitney, $z = 0.23$, $p = 0.73$). Treinta y dos nidos tuvieron 3 huevos, 20 tuvieron 4 huevos y 1 tuvo 5 huevos (3.41 ± 0.07 huevos, $n = 53$). Los huevos de varillero tenían una coloración de fondo tiza, crema o beige, con pequeñas y delicadas líneas retorcidas y manchas de color negro o marrón oscuro, semejando dibujos hechos con tinta china, casi exclusivamente distribuidas en el polo mayor (Fig. 3.2). Sus medidas fueron 21.87 ± 0.13 mm de largo y 16.03 ± 0.07 mm de ancho ($n = 53$ puestas). El tiempo promedio de incubación de los huevos de *A. thilius* fue de 12.4 días (12 días en 15 casos, 13 días en 9 casos, 14 días en 1 caso). En el 75% de los casos la incubación comenzó luego de la puesta del segundo huevo, en 12.5% de los casos luego del primer huevo y el 12.5% de los casos luego del tercer huevo.

El éxito de eclosión de los huevos en nidos no parasitados fue de $84 \pm 3 \%$ ($n = 50$). Al nacer, los pichones de varillero pesaron 2.2 ± 0.05 g ($n = 83$ pichones), tuvieron la piel amarillenta parcialmente cubierta con un ligero plumón gris oscuro más denso sobre la cabeza y espalda. Sus boqueras tenían un color amarillo y el interior es rojo. Como suelen iniciar la incubación luego de la puesta del segundo huevo, esos dos huevos eclosionan en el mismo día y el último huevo en el día siguiente (Fig. 3.3).

El éxito de cría del varillero en nidos no parasitados fue de $95 \pm 3 \%$ ($n = 31$ nidos exitosos encontrados antes de la eclosión de los huevos). Las diferencias de peso que la eclosión ligeramente sincrónica generó entre los pichones fueron muy menores y no se registraron casos de reducción de nidada. Los pichones abandonaron el nido luego de 10-11 días y permanecieron en los alrededores de éste mientras continúan dependiendo de los padres. Los nidos no parasitados, predados ni abandonados, tuvieron un éxito medido desde su inicio hasta que se independizaron los pichones cercano al 80 % ($78.7 \pm 4 \%$).

La predación, sin embargo, fue la principal causa de fracaso de los nidos no parasitados (ver Tabla 3.1). De los 86 nidos no parasitados seguidos desde su construcción y puesta, el 57 % fue predado, en un 81.2 % de los casos durante la puesta e incubación.

Otra causa importante de fracaso fue el abandono de nidos; el 25.6 % de los nidos no parasitados fueron abandonados. El abandono de los nidos estuvo relacionado con las picaduras de huevos de varillero realizadas por el parásito (ver Tabla 3.1 y capítulo IV).

Luego de contabilizar la predación y el abandono de nidos, el éxito de nidificación de los varilleros no parasitados fue del 17.4 % (15/86 nidos).

Tabla 3.1: Nidos no parasitados de varillero que fueron abandonados, predados y exitosos. En paréntesis se indica el número de nidos que recibieron picaduras de huevos.

	Puesta e incubación	Pichones	Total
Abandonados	20 (17)	2 (1)	22 (18)
Predados	40 (4)	9 (2)	49 (6)
Exitosos			15 (2)
Total			86 (26)

3.3.2 Ausencia de rechazo de huevos parásitos:

Ninguno de los 98 huevos parásitos encontrados en 78 nidos activos de varilleros (78 manchados y 20 blancos) fue rechazado por los hospedadores. Tampoco se registraron rechazos en los 14 nidos parasitados artificialmente. En 8 de estos nidos se colocó un huevo manchado; 7 de estos huevos fueron aceptados de acuerdo a los criterios establecidos y el huevo restante permaneció en el nido durante tres días antes de que éste fuera predado. De los 6 huevos blancos con los que se parásito artificialmente igual número de nidos, 5 fueron aceptados y el sexto subsistió sin signos de rechazo durante dos días y luego el nido fue predado.

3.3.3 Biología reproductiva del tordo renegrido:

El primer huevo de *Molothrus bonariensis* en nidos de *Agelaius thilius* apareció el 19 de Octubre, coincidiendo con los primeros intentos reproducidos del hospedador. La proporción de nidos de varillero parasitados fue mayor al inicio y al final de la temporada reproductiva (ver Capítulo VI).

De los 213 nidos activos encontrados en distintos estadios 78 fueron parasitados con 98 huevos de tordo renegrido. En este hospedador se detectaron dos de los tres morfos descritos por Mason (1986a), el manchado ($n = 78$ huevos, 79.6 %), y el blanco-inmaculado ($n = 20$ huevos, 20.4 %). No se detectaron huevos de morfo intermedio. Los huevos manchados tenían un fondo blanco, crema o grisáceo, con manchas de tamaño, coloración y densidad variables, pero generalmente rojizas. Estos huevos manchados eran similares en largo (22.66 ± 0.08 mm vs. 22.9 ± 0.14 mm), pero significativamente más anchos (18.14 ± 0.08 mm vs. 17.51 ± 0.17 mm) que los blancos (Mann-Whitney U-test, $z = -3.72$, $P = 0.0002$). El tamaño de los huevos de tordo renegrido fue significativamente mayor que el de los hospedadores, tanto en su largo (test de "t", $t = -6.7536$, $gl = 149$, $p < 0.001$) como en su ancho (test de "t", $t = -16.3079$, $gl = 149$, $p < 0.001$).

Se logró registrar la fecha de puesta de 60 huevos parásitos en nidos de varillero. El 70 % de estos huevos (42/60) fueron puestos durante el período de puesta del hospedador (días 0 a 3, ver Fig. 3.4) y su tiempo promedio de incubación fue de 11.6 días (11 días en 3 casos y 12 días en 5 casos). Como consecuencia de esta sincronización entre el parásito y el hospedador, y del menor período de incubación de los huevos del tordo renegrido, en 84.2% de los casos (16 of 19), los pichones del parásito eclosionaron antes o en el mismo día que los pichones del hospedador (Fig. 3.5).

Para el cálculo del éxito de eclosión se utilizaron todos los nidos parasitados encontrados en construcción, puesta e incubación que llegaron al estadio de pichones. El éxito de eclosión de los 22 huevos de tordo renegrido fue del 82.6 % (nacieron 19 pichones de los 23 huevos).

Al nacer, los pichones de tordo renegrado tuvieron la piel notoriamente más clara y rosada que los pichones de varillero y pesaron 3.58 ± 0.18 g ($n = 13$). El escaso plumón que los cubría era de color gris más claro que el plumón del hospedador, poseían boqueras amarillas o blancas y solicitaban alimento en forma muy activa.

El éxito de cría de pichones de tordo renegrado en nidos de varillero fue del 100 % (7 de 7 pichones). El tiempo que tardaron los parásitos en independizarse del nido fue de 10.28 ± 0.28 días (rango 8-13 días; $n = 7$), y partieron con un promedio de 40.07 ± 0.78 g (rango 33.5 - 47 g, $n = 7$). El tiempo que permanecieron en el nido no estuvo asociado a la presencia de uno o más hermanastros de varillero (3 casos sin varilleros, 2 casos con 1 hospedador, 1 caso con 2 y 1 caso con 3 hermanastros; Spearman $R = 0.33$, $p = 0.46$). El peso con que se fueron de los nidos tampoco dependió del número de pichones de varillero que competían por alimento (Spearman $R = -0.26$, $p = 0.57$). Los hospedadores de los nidos que llegaron a criar exitosamente pichones de tordo renegrado habían sido parasitados en las siguientes fechas: 19, 22 y 25 de Octubre, 1, 2 y 8 de Noviembre y 7 de Diciembre.

Las causas de fracaso y el éxito de los tordos renegrados en este hospedador se calcularon sobre los 31 nidos parasitados encontrados en construcción y puesta temprana (Tabla 3.2). La predación fue la principal causa de fracaso para los tordos. El 64.5 % de los nidos parasitados fueron predados (Tabla 3.2), el 45 % de ellos mientras había pichones en el nido. El abandono de nidos afectó al 32.2 % de los nidos parasitados. Si bien la mayoría de los nidos parasitados fueron picados (83.8 %), estas picaduras afectaron casi siempre a los huevos del hospedador y sólo se perdieron 4 de los 37 huevos de tordo renegrado (10.8 %).

El éxito global del parásito de cría en este hospedador fue bajo: de los 37 huevos de tordo renegrado puestos en los 31 nidos de varilleros parasitados, sólo se independizó un pichón del parásito (1 de 37 huevos = 2.7 %). Al momento de la independencia el pichón pesaba 43 g.

Tabla 3.2: Nidos parasitados de varillero que fueron abandonados, predados y exitosos. En paréntesis se indica el número de nidos que recibieron picaduras de huevos.

	Puesta e incubación	Pichones	Total
Abandonados	10 (10)	0 (0)	10 (10)
Predados	11 (9)	9 (7)	20 (16)
Exitosos	--		1 (0)
Total			31 (26)

3.4 Discusión

3.4.1 *Biología reproductiva del varillero en nidos no parasitados:*

La información existente sobre *Agelaius thilius* era, hasta ahora, fragmentaria y escasa (Friedmann et al. 1977; Orians 1980). Estudios previos sobre el varillero lo describen en pequeñas agregaciones de individuos y con sus nidos bastante separados (Orians 1980). Los varilleros que nidificaron en el Canal 2, en cambio, lo hicieron en colonias numerosas, compactas y bastante sincronizadas (ver Capítulo VI).

El éxito de nidificación de los varilleros fue notoriamente menor que el promedio que se reporta para 49 especies del hemisferio norte que nidifican en arbustos, pasturas y bañados (41 %, Martin 1995) y que el de especies con nidos abiertos en zonas húmedas neotropicales (40 %, Skutch 1985). Sin embargo, en estos trabajos las estimaciones están en su mayoría basadas en la proporción de nidos encontrados que fueron exitosos, sin discriminar el estadio en que fueron encontrados los nidos. Como ya se discutió, la probabilidad de éxito de un nido depende del tiempo de exposición a la predación, el parasitismo y el abandono (Mayfield 1975; Hensler y Nichols 1981) por lo que los valores reportados por esos autores pueden haber sido sobrestimados. Los datos aquí presentados pueden, a su vez, haber subestimado el éxito de los varilleros; algunas parejas que abandonaron sus nidos pueden haber intentado renidificar y no haber sido detectadas porque los individuos no fueron marcados y no son territoriales. Si estas parejas no exitosas están sobre representadas en esta muestra, el éxito de nidificación puede estar subestimado (Mermoz y Reborada 1998).

Sin embargo, el éxito de nidificación del 17 % en nidos no parasitados fue mayor al de otras dos especies de ictéridos que nidifican en la zona; los pecho amarillo *Pseudoleistes virescens* tuvieron un éxito del 10.9 % en nidos no parasitados que nidificaron junto al Canal 2 en el mismo año (Mermoz 1996) y que el 12.8 % de los federales *Amblyramphus holosericus* (Fernández y Mermoz 2000). El mayor éxito de

nidificación de los varilleros puede deberse a la menor predación sufrida por esta especie y a su nidificación colonial.

Estudios comparados sobre el éxito reproductivo de ictéridos que coexisten en las mismas áreas encuentran que las especies nidificantes en bañados suelen tener menor predación que las que se encuentran en zonas más elevadas (Case y Hewitt 1963; Robertson 1972; Picman 1988; pero ver Fernández y Mermoz 2000). Asimismo, se ha encontrado un efecto positivo de la nidificación colonial en cuanto ésta disminuye la probabilidad de predación de los nidos ya sea por efecto de dilución o por defensa grupal de los mismos (Robertson 1973; Robinson 1985; Westneat 1992; Beletsky y Orians 1996).

Los varilleros nidificaron sobre el agua, en densos manchones de totoras y formando grandes colonias; en contraste, la mayoría de los pecho amarillo (89 %) fueron contruidos sobre cardos que crecían al borde del terraplén que acompaña el Canal 2, el cual puede haber sido utilizado por los predadores terrestres durante la búsqueda de sus presas (Camp y Best 1994), y a más de 10 m de distancia unos de otros. La predación de nidos de pecho amarillo es mayor en cardos asociados a bordes de camino que en las cortaderas y juncos de zonas inundables (Mermoz y Reboreda 1998). Así, mientras la predación eliminó el 57 % de los nidos no parasitados de varillero, los pecho amarillo perdieron el 72 % de los nidos no parasitados por predación (Mermoz 1996). Aunque los federales también nidifican en bañados y realizan una fuerte vigilancia del nido (Mermoz y Fernández 1999), nidifican solitariamente y defienden grandes territorios (Orians 1980), por lo que no realizan defensa colectiva de los nidos. La predación observada en *A. thilius* es similar a los valores que se reportan para otra especie que nidifica en bañados, el varillero de ala roja, *Agelaius phoenicius* (53 %, Goddard y Borrad; 59 %, Langston et al. 1990; 64 %, Orians 1973), aunque el porcentaje de nidos que se pierden por predación varía mucho entre años aún en una misma localidad (Beletsky y Orians 1996).

Varios autores encuentran que los nidos con pichones son más predados que los nidos con huevos debido a los pedidos de alimentación de los pichones y los continuos viajes que realizan los padres para alimentarlos (Skutch 1949; Redondo y Castro 1992;

Schaub et al. 1992; Kelly 1993; cambiar citas si se puede). Los varilleros, en cambio, fueron más vulnerables a la predación durante la puesta e incubación de los huevos que durante el estadio de pichones, tanto en los nidos no parasitados como en los nidos con tordos. Este resultado concuerda con el encontrado para pecho amarillo (Mermoz y Reboveda 1998) y en esa especie está relacionado con la mayor atención al nido durante el estadio de pichones. En este trabajo no se midió la atención al nido pero es probable que también aumente una vez que han eclosionado los huevos. La incubación en los varilleros, como en la mayoría de los ictéridos (Orians 1985), es realizada exclusivamente por las hembras y no son asistidas por los machos con alimento (Orians 1980); deben entonces abandonar los nidos frecuentemente dejando los huevos expuestos a la acción de predadores; la alimentación de los pichones, en cambio, está a cargo de ambos padres (Orians 1980) y es más probable que se encuentre alguno de ellos para defender el nido. Algunos autores han encontrado mayor pérdida de nidos con pichones que con huevos (Roseberry y Klimstra 1970; Caccamise 1976; Best y Stauffer 1980; Roper y Goldstein 1997); ese efecto se ha atribuido a una mayor atención y defensa del nido a medida que aumenta la inversión de los padres en el mismo (Andersson et al. 1980).

Los varilleros abandonaron una alta proporción de los nidos no parasitados (25 %) como consecuencia de la pérdida de huevos (ver Capítulo IV). Este porcentaje es mayor que el reportado en pecho amarillo (16.8 %, Mermoz 1996) y puede deberse a que *A. thilius* posee menor tamaño de puesta (3.4 vs. 4.5 huevos), y pierde más huevos por picaduras de tordo que los pecho amarillo. El abandono de nidos no parasitados ocurre con frecuencia, en especial cuando éstos tienen huevos rotos (Hann 1937; Hofslund 1957; Nolan 1978; Arcese et al 1996; Scott y Lemon 1996) o su número de huevos ha cambiado significativamente (Rothstein 1982; 1986; Hill y Sealy 1994; Kus 1999).

3.4.2 Interacciones entre el hospedador y el parásito:

Friedmann et al. (1977) sugirieron que el varillero aceptaría los huevos blancos del tordo renegrido y rechazaría selectivamente los huevos de morfo manchado. Sin embargo, este

hospedador no rechazó ninguno de casos de parasitismo artificial o natural en los nidos; los huevos de tordo renegrido fueron incubados, independientemente del color de su cáscara.

Todos los hospedadores del tordo renegrido estudiados hasta hoy aceptan ambos morfos de huevos (Fraga 1978; Mason 1986a,b; Lyon 1997; Massoni y Reboreda 1998; Mermoz y Fernández 1999) o rechazan los huevos blancos (Fraga 1985; Mermoz y Reboreda 1994) pero no se ha encontrado ningún hospedador que acepte los huevos manchados y rechace los blancos.

La hipótesis de que el polimorfismo de huevos en los tordos renegridos es un caso de mimetismo, i.e. que las hembras con huevos blancos parasitan hospedadores con huevos blancos y las que ponen huevos manchados parasitan hospedadores con huevos manchados, no ha recibido apoyo empírico (Mermoz y Reboreda 1999). Es más, la frecuencia de huevos blancos puestos en nidos de pecho amarillo - que rechaza los huevos blancos pero acepta los manchados- fue del 20 % (Mermoz 1996), muy semejante al encontrado en este estudio (20.4%). Las hembras de *M. bonariensis* no evitaron poner sus huevos en nidos donde serían rechazados, i.e. no seleccionaron hospedadores por el color de sus huevos, por lo que el valor adaptativo de los huevos blancos de esta especie, si existe, es un enigma. Si las hembras que tienen huevos blancos no seleccionan hospedadores pero parasitan a varias especies a lo largo de su vida, las probabilidades indican que la mayoría de sus huevos serán colocados en nidos de especies que los aceptan (Mermoz y Reboreda 1999). Sin embargo, aunque sus huevos sean rechazados con baja frecuencia, el éxito en esos casos es nulo y se espera que la frecuencia del morfo blanco disminuya en la población. Alternativamente, Lyon (1997) ha propuesto que la subsistencia del morfo blanco podría carecer de valor adaptativo si las hembras que ponen huevos blancos son híbridos entre dos razas que ponen huevos manchados y muestran incompatibilidad genética entre los loci responsables de la pigmentación de los huevos.

3.4.3 *Biología reproductiva del tordo renegrado en este hospedador:*

La temporada de cría de los varilleros está incluida dentro de la del tordo renegrado. Los primeros intentos reproductivos de los varilleros - en la tercer semana de Octubre- ya fueron parasitados porque el parásito está activo en la zona desde principios de ese mes (Mermoz 1996).

El éxito de los tordos renegrados (2.7 %, 1/37) fue muy bajo en comparación con el 12.8 % que lograron en nidos de pecho amarillo (62/484, Mermoz 1996) y que el 20 % encontrado en el federal, *Amblyramphus holosericus*, (1/5, Mermoz y Fernández 1999). También es menor que el reportado para otros dos hospedadores que nidifican en General Lavalle, el chingolo, *Zonotrichia capensis* (6.7%, 4/59, Fraga 1978) y la calandria *Mimus saturninus* (5.9%, 6/102, Fraga 1985).

La baja calidad del varillero como hospedador puede haberse debido a una combinación de factores. Aunque los varilleros no rechazaron huevos de tordo renegrado, parasitar sus nidos puede no ser sencillo; la ventana temporal para parasitarlos es relativamente pequeña, limitada por un tamaño de puesta reducido (moda = 3 huevos) y el inicio temprano de la incubación luego del segundo huevo. Además, la sincronización espacial y temporal de los nidos de varillero disminuyó las probabilidades de parasitismo en las colonias tal vez debido a la efectividad de la defensa comunitaria (ver Capítulo VI), o a la dificultad de encontrar los nidos. Sin embargo, el bajo tamaño de muestra (1/31) impide sacar conclusiones.

Una de las causas principales de fracaso para *M. bonariensis* en nidos de varillero fue la fuerte tendencia de éstos a abandonar los nidos que han sufrido rotura de huevos, lo que ocurre frecuentemente en nidos parasitados. Muchos huevos de tordo renegrado fueron así abandonados. Sin embargo, la principal causa de fracaso fue la predación de nidos. Aunque la predación de nidos no parasitados de varillero fue menor que la de otras especies no parasitadas en la zona, la proporción de nidos perdidos por predación fue alta y afectó a la mayoría de los nidos parasitados durante el estadio de pichones (ver Capítulo IV).

En los nidos de varillero no fueron abandonados o predados antes de la eclosión, los pichones de tordo nacieron casi un día antes que los pichones del hospedador y

alcanzaron un buen peso final en el nido, similar al que llegan en los nidos de pecho amarillo (42 - 43 g, Mermoz 1996) y federal (42g, Mermoz y Fernández, 1999) y 10 g. mayor que el reportado en nidos de chingolos (King 1973; Fraga 1978) y calandrias (Fraga 1985). Pese a ello, las pérdidas por abandono y predación fueron altas y determinaron un bajo éxito de cría en este hospedador.

En el próximo capítulo se comparan los nidos parasitados y no parasitados de varillero y se describe como disminuye el éxito reproductivo y de nidificación del hospedador por efecto de los parásitos.



Figura 3.1: Nido de *Agelaius thilius* con pichones en su interior.



Figura 3.2: Nido con 4 huevos de varillero *Agelaius thilius*.

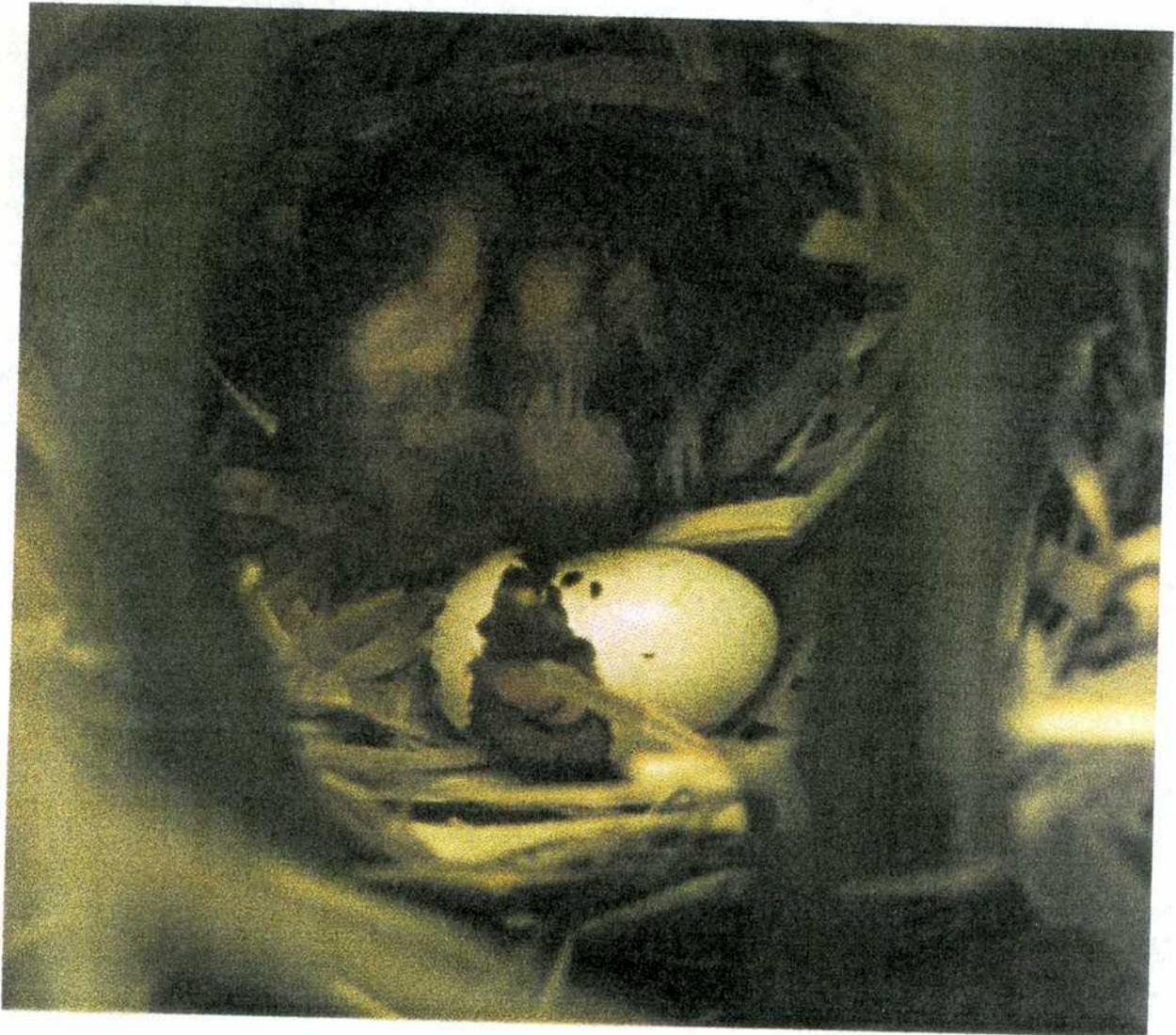


Figura 3.3: Eclosión de un huevo de varillero *Agelaius thilius*

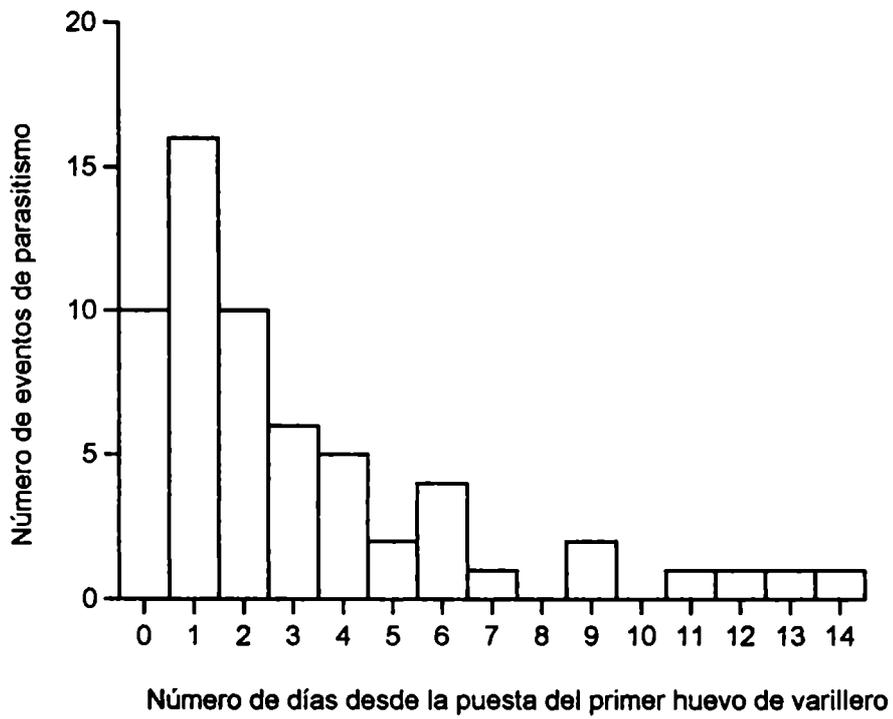


Figura 3.4: Distribución de frecuencias del día en que los torcos negridos pusieron sus huevos en nidos de varillero en función del primer día de puesta del hospedador (n = 60 eventos de parasitismo).



Figura 3.5: Distribución de frecuencias del intervalo de tiempo transcurrido entre la eclosión del pichón de tordo y el primer pichón del hospedador (n = 19 casos).

Capítulo IV

Costos del Parasitismo de cría del tordo renegrado sobre el varillero

4.1 Introducción

4.1.1 Costos del parasitismo de cría:

Los estudios realizados hasta el presente sobre la interacción de los tordos con sus hospedadores han detectado efectos negativos del parasitismo de cría (ver revisiones de Payne 1977; Rothstein 1990; Rothstein y Robinson 1998). Mientras en algunos casos el impacto es tan importante como para causar casi la extinción de la población hospedadora (Post y Wiley 1977; Wiley et al. 1991), en otros casos los costos para el hospedador son mínimos (Lorenzana y Sealy 1999). La variación de los costos sufridos por los distintos hospedadores refleja, en parte, la frecuencia con que son parasitados y ésta varía mucho aún entre especies que comparten un mismo hábitat (Mermoz 1996; Barber y Martin 1997; Briskie et al. 1990; Gochfeld 1979; Banks y Martin 2001).

Los costos que genera el parasitismo de tordos en aquellos nidos que fueron parasitados se manifiestan en una reducción del éxito reproductivo de los hospedadores (Rothstein & Robinson 1998; Ortega 1998), que puede ocurrir en distintas etapas del esfuerzo reproductivo.

Los huevos del hospedador son frecuentemente picados o removidos por los adultos parásitos (Hoy y Ottow 1964; Sealy 1992; Smith y Arcese 1994; Payne y Payne 1998), o tienen menor éxito de eclosión por la presencia de huevos o pichones de tordo (Carter 1986; Petit 1991; Kattan 1998).

Los pichones del hospedador suelen tener una menor tasa de crecimiento o una menor supervivencia en el nido debido a la presencia de pichones parásitos (Post y Wiley 1977; Fraga 1978; Marvil y Cruz 1989; Mermoz y Reboresda 1994; Payne y Payne 1998); los pichones de nidos parasitados también podrían tener menor supervivencia que los de nidos no parasitados durante su primer año de vida (Payne y Payne 1998).

El éxito de nidificación de los adultos parasitados también puede disminuir porque el parasitismo favorece la decisión de abandonar el nido (Petit 1991; Massoni y Reboresda 1998; Clotfelter y Yasukawa 1999; Hosoi y Rothstein 2000) dejando atrás a los huevos todavía viables. Si el nido no es abandonado y los tordos nacen junto con algún pichón del hospedador, el intenso pedido de alimento de los pichones parásitos (Gotchfeld 1979a; Lichtenstein 1997) o un aumento en las visitas de los padres al nido podría hacer más conspicuos los nidos parasitados y aumentar sus probabilidades de predación debido al aumento de actividad cerca de los nidos (Banks y Martin 2001).

Por último, el parasitismo podría afectar el éxito reproductivo futuro de los hospedadores (Rothstein y Robinson 1998), aunque el único estudio que midió este costo no encontró diferencias entre adultos que habían o no sido parasitados (Payne y Payne 1998).

Los costos de parasitismo de cría, aún si el parasitismo es poco frecuente, pueden superar a los costos por predación. En efecto, la mayoría de las aves renidifica cuando ha perdido una nidada por predación. Por el contrario, muchas especies no renidifican luego de criar exitosamente una nidada parasitada, aún cuando ésta esté compuesta por un único pichón parásito. El éxito reproductivo de esos individuos en esa temporada reproductivo es nulo (Rothstein 1990).

Los adultos de tordo renegrado tienen mayor tamaño corporal que los varilleros (40 - 50 g. en la subespecie *M. b. bonariensis* vs. 28-35 g. en los varilleros, respectivamente), lo que sugiere altos costos de parasitismo para el hospedador (Fraga 1978).

El abandono de nidos es frecuente en especies que, como los varilleros, no eyectan los huevos al ser parasitadas (Friedmann 1963; Hosoi y Rothstein 2000). Los varilleros, sin embargo, abandonaron nidos no parasitados en asociación con disturbios causados por el parásito (3.3.1); algunas especies abandonan los nidos ante la pérdida de huevos asociada al parasitismo de tordos renegrados (Wiley 1985; Mermoz 1996). Es de esperar, entonces, que los nidos parasitados también sean abandonados en alta proporción.

Muchos de los varilleros parasitados, sin embargo, no rechazaron los huevos de tordo (3.3.2) mediante el abandono de los nidos, y el aumento en el tamaño de puesta podría reducir el éxito de eclosión de los huevos del hospedador (Petit 1991; Sealy 1992). Además, los tordos sincronizaron bien la puesta con los varilleros (Fig. 3.4) y, aunque tienen huevos de mayor tamaño, su tiempo de incubación fue menor, por lo que la gran mayoría de sus pichones nacieron antes o junto con el primer pichón de varillero (Fig. 3.5) y con mayor peso. La crianza de los tordos en nidos de varillero fue exitosa y consiguieron un buen peso final en el nido (40 g. en promedio) independientemente del número de pichones del hospedador con los que compitieron.

Estos factores pueden propiciar, en el peor de los casos, la muerte por inanición de los pichones de varillero en su competencia con el parásito o, menos drásticamente, una disminución en la tasa de crecimiento del hospedador, de su peso al salir del nido, o una demora en independizarse, e igualmente afectar su supervivencia.

En este capítulo se analizan los costos del parasitismo del tordo renegrado sobre el varillero mediante la comparación de distintas variables reproductivas en nidos parasitados y no parasitados.

4.2 Materiales y Métodos

4.2.1 *Recolección de datos:*

Se realizó una búsqueda intensiva de nidos de varillero en áreas semejantes a la descritas para su nidificación (Friedmann et al.1977; Orians 1980). Los nidos fueron visitados diariamente hasta que los pichones se independizaron o hasta el que el nido fracasó por predación o deserción. Se consideraron parasitados aquellos nidos en los que había algún huevo o pichón de Tordo Renegrado. Los huevos fueron numerados con tinta indeleble y en cada visita se registró el número de huevos presentes y si éstos presentaban picaduras o rajaduras. Los pichones fueron marcados en el tarso con tinta indeleble para su identificación y pesados diariamente con una Pesola de 50 g y de precisión ± 0.5 g hasta que fueron predados o se independizaron.

4.2.2 *Análisis de datos:*

Se procuró utilizar el mayor número posible de nidos sin incluir aquellos que pudieran sesgar los resultados. Para estimar el tamaño de puesta de nidos parasitados y no parasitados se utilizaron nidos encontrados durante su construcción y que fueron revisados diariamente hasta que terminaron el período de puesta de huevos sin que hubiese indicios de predación parcial (i.e. desaparición de un huevo entre las visitas). No se utilizaron nidos encontrados durante la puesta o incubación temprana porque su inclusión podría subestimar la cantidad de huevos puestos por el hospedador ya que algunos huevos podrían haber sido rotos o removidos antes de que el nido fuera encontrado, incluso en los nidos no parasitados (ver Resultados). El número de huevos al final del período de incubación y el número de pichones que eclosionaron fueron estimados utilizando todos los nidos encontrados durante la construcción, puesta de huevos o incubación temprana y que llegaron al estadio de pichones. Por último, el

número de volantones del hospedador fue estimado a partir de nidos encontrados durante la construcción, puesta de huevos, incubación o durante el estadio de pichones y que lograron independizar volantones.

Los datos de crecimiento del hospedador se analizaron de acuerdo con la metodología propuesta por Ricklefs (1967, 1968) que consiste en ajustar los datos de crecimiento en peso a una curva logística. Esta curva describe el peso del ave en gramos (W) a la edad t como

$$W = A / (1 + e^{-k(t - t_{50})})$$

donde A es la aproximación a la asíntota de la curva de crecimiento, i.e. el peso final del pichón antes de abandonar el nido, K es la tasa de crecimiento promedio a la que la asíntota es alcanzada y t_{50} es la edad en días donde la tasa de crecimiento (incremento de peso/ día) alcanza su máximo, i.e. el punto de inflexión de la curva que ocurre a la mitad del peso asíntótico dado por la curva logística. Las curvas de crecimiento fueron linealizadas y sus pendientes, directamente proporcionales a la tasa de crecimiento (K), se compararon con un test de "t" de Student (Zar 1996).

Para construir las curvas de peso se utilizó el peso promedio de los pichones de nidos parasitados y no parasitados en cada día de vida. Solo se consideraron datos de aquellos pichones que se independizaron o que fueron predados. Se excluyeron dos casos en que los pichones fueron abandonados en el nido luego de un temporal porque se presume que sus curvas de crecimiento fueron atípicas. También se construyó la curva de crecimiento en peso de los pichones de tordo siguiendo la misma metodología.

La supervivencia de huevos en el nido se calculó como la proporción de huevos puestos por el hospedador que estaban presentes en el nido en el momento de la eclosión. Para este cálculo sólo se incluyeron los nidos cuyo tamaño de puesta se conocía con certeza. Para calcular el éxito de eclosión, i.e. la proporción de huevos que eclosionaron del total que estaba presente en el nido antes de la eclosión, también se incluyeron los

nidos encontrados en incubación ya que su valor no depende del estadio en que se haya encontrado el nido mientras éste no tenga pichones. Para la estimación del éxito de cría - proporción de los pichones nacidos que lograron dejar el nido- se usaron todos los nidos encontrados con anterioridad a la aparición de pichones porque lo que se pretende medir es el efecto de los pichones parásitos sobre los pichones del hospedador.

4.2.3 *Incidencia de parasitismo, abandono y predación*

Para estimar factores que pueden reducir el éxito reproductivo de los varilleros, tales como la incidencia de parasitismo, la deserción y la predación se debe considerar el estadio en que se encontraron los nidos ya que la probabilidad de que éstos se vean afectados por alguno de esos eventos depende del tiempo que hayan estado expuestos (Mayfield 1975). Por ejemplo, como a) la mayoría de los eventos de parasitismo del tordo renegrado ocurrieron durante la puesta de huevos del hospedador (Fig. 3.4); b) la deserción de nidos durante los estadios de huevos estuvo asociada al parasitismo (ver Resultados); c) los tordos picaron huevos del hospedador en nidos parasitados y también en nidos no parasitados (Tabla 3.1 y 3.2), y d) los huevos dañados por el parásito fueron removidos rápidamente del nido con lo que puede desaparecer todo vestigio del disturbio sufrido, la inclusión de nidos encontrados luego de la puesta podría resultar en una subestimación de la tasa de parasitismo y del abandono de nidos. Por ello se trabajó con 117 nidos encontrados exclusivamente durante su construcción y puesta temprana y que fueron seguidos hasta que fracasaron o terminaron exitosamente.

Se consideraron abandonados aquellos nidos en los que los huevos, intactos o picados, estaban fríos al tacto por dos días consecutivos y donde no había varilleros atendiendo el nido. Se consideraron también abandonados aquellos nidos en los pichones estaban desfallecientes o muertos en el nido. Se consideraron predados aquellos nidos en los que todos los huevos o pichones desaparecieron entre dos días consecutivos. Como se analizan deserción y predación, se consideraron exitosos los nidos que produjeron volantones del hospedador y/o del parásito (Smith 1981).

Todos los valores se expresan como medias \pm ES. Los test son a dos colas, a menos que se indique lo contrario.

4.3 Resultados

4.3.1 Incidencia de parasitismo:

La incidencia de parasitismo de cría en esta población de varilleros fue del 26.5 % (31 de 117 nidos). En 25 ocasiones los tordos parasitaron con un huevo (parasitismo simple, 80.6 %) y en 6 casos hubo parasitismo doble (19.4 %). En 5 de los 6 casos de parasitismo doble, el nido recibió un huevo blanco y uno manchado. El caso restante corresponde a un nido en que los dos huevos manchados se distinguieron fácilmente a simple vista, por lo que en todos los casos los huevos fueron probablemente puestos por distintas hembras de tordo (Collias 1993, Lyon 1997).

4.3.2 Efecto del parasitismo sobre huevos y pichones:

El tamaño de puesta de los varilleros fue igual en nidos parasitados y no parasitados (3.3.1), y el número promedio de huevos puestos fue de 3.41 ± 0.07 huevos por nido. Sin embargo, los nidos no parasitados tuvieron un mayor número de huevos al final de la incubación que los parasitados (2.72 ± 0.01 huevos, $n = 50$ vs. 2.14 ± 0.04 , $n = 21$; Mann-Whitney U- test, $z = 2.44$, $p = 0.015$, Fig. 4.1). Por lo tanto, la supervivencia de huevos fue mayor en los nidos no parasitados que en los parasitados ($87.5 \pm 4\%$ y $71 \pm 5\%$, respectivamente, Mann-Whitney U- test, $z = 2.274$, $p = 0.023$).

En los nidos no parasitados también nacieron más pichones que en los nidos parasitados (2.26 ± 0.01 vs. 1.43 ± 0.05 pichones; Mann-Whitney U- test, $z = -3.32$, $p = 0.001$, Fig. 4.1). Sin embargo, pese a que se independizaron más pichones en los nidos no parasitados que en los parasitados, estas diferencias no fueron significativas probablemente debido al reducido tamaño de muestra (2.16 ± 0.02 pichones, $n = 31$ nidos vs. 1.40 ± 0.23 pichones, $n = 5$; Mann-Whitney U- test, $z = -1.4866$, $p = 0.137$, Fig. 4.1)

El menor número de pichones y volantones en nidos parasitados podría deberse simplemente al menor número de huevos que llegaron al momento de la eclosión; alternativamente, podría deberse a un efecto adicional de la presencia del huevo o pichón parásito sobre la eclosión o el desarrollo de los pichones del hospedador. Para evaluar esta posibilidad se estimó el éxito de eclosión y el éxito de cría.

Efectivamente, el éxito de eclosión no fue significativamente mayor, aunque sí más alto, en nidos no parasitados que en parasitados. En los nidos no parasitados nacieron el 84 ± 3 % de los pichones y en los nidos parasitados nacieron el 66 ± 9 % (Mann-Whitney U- test, $z = -1.56$, $p = 0.12$). Tampoco hubo diferencias en el éxito de cría entre en los nidos no parasitados, donde se independizaron el 95 ± 3 % de los pichones ($n = 31$ nidos), y los parasitados donde el 80 ± 2 % de los pichones dejaron el nido ($n = 5$; Mann-Whitney U- test, $z = -0.57$, $p = 0.57$).

El éxito de los varilleros cuyos nidos no fueron predados ni abandonados, medido desde la puesta de huevos hasta la independencia de pichones, no fue significativamente distinto entre los nidos parasitados y no parasitados. Los nidos no parasitados tuvieron un éxito del 78.7 ± 4 % y los nidos parasitados del 80 ± 2 % (Mann-Whitney U- test, $z = -0.729$, $p = 0.466$).

4.3.3 Crecimiento de los pichones de varillero en presencia y en ausencia del parásito:

Los tordos pesaron más al nacer y durante todo el tiempo que pasaron en el nido. Tuvieron una tasa de crecimiento de 0.18, que alcanzó su máximo a los 6 días y dejaron el nido a los 10 días con un peso promedio de 40 g (Fig. 4.2).

El crecimiento de los varilleros en presencia del parásito fue ligeramente menor que en su ausencia. El máximo crecimiento ocurrió medio día más tarde (3.75 vs. 4.25 días) y demoraron un día y medio más en dejar el nido (7 vs. 8.6 días), aunque lo hicieron con un peso final semejante (21g. aproximadamente). Sin embargo, las pendientes de las curvas de crecimiento linealizadas no fueron significativamente distintas entre los

pichones de nidos parasitados y no parasitados (0.14 vs. 0.16, respectivamente; test de "t" de pendientes, $t = 0.16$, $gl = 16$, $P > 0.5$, Fig. 4.3).

4.3.4 Efecto del parasitismo sobre la predación:

En la Tabla 4.1 se observa que, en modo semejante a los nidos no parasitados donde se perdieron un 57 % de los nidos (49 de 86 nidos), la predación fue la principal causa de fracaso de los nidos parasitados, alcanzando un 64.5 % (20 de 31 nidos). Estas diferencias no fueron significativas ($X^2 = 0.54$, $p = 0.46$) por lo que, en apariencia, los tordos no afectaron la probabilidad de predación de los nidos en general.

Sin embargo, al analizar detenidamente la Tabla 4.1, se observa que durante el estadio de pichones los nidos parasitados sufrieron mayor predación que los nidos no parasitados, lo que sugiere que la presencia del pichón parásito aumentó la probabilidad de predación en los nidos que ocupó. Una explicación posible para esta asociación entre parasitismo y predación sería que los nidos parasitados hayan sido más detectables tanto para los tordos como para los predadores. Si esta fue la causa, la predación de nidos parasitados debió haber sido mayor también durante el estadio de huevos, pero no es lo que ocurrió.

Efectivamente, la proporción de nidos predados durante el estadio de huevos fue semejante en nidos parasitados y no parasitados (35.4 % y 46.5 %, respectivamente; $X^2 = 1.13$, $gl = 1$, $p = 0.29$, Tabla 4.1). En cambio, durante el estadio de pichones la proporción de nidos parasitados predados (90 %) fue mayor que la de nidos no parasitados predados (34.6 %) (test exacto de Fisher, $p = 0.004$). Como el tamaño de muestra de estos nidos seguidos desde construcción y puesta es relativamente bajo, se repitió el análisis de predación de pichones incluyendo los nidos hallados en incubación. También en este caso se encontró que la predación fue más alta en los nidos parasitados (69.6 %, 16 de 23 nidos) que en los no parasitados (36.8 %, 21 de 57 nidos), en forma significativa ($X^2 = 3.06$, $gl = 1$, $p = 0.008$).

Tabla 4.1: Número de nidos no parasitados y parasitados exitosos, abandonados o predados en los estadios de huevos o pichones. En paréntesis se indica el número de nidos que recibieron picaduras. Todos los nidos fueron encontrados durante la construcción y puesta temprana y fueron visitados diariamente hasta que fracasaron o independizaron pichones.

	Puesta e incubación		Pichones		Exitosos	Total
	Abandonados	Predados	Abandonados	Predados		
No parasitados	20 (17)	40 (4)	2 (1)	9 (2)	15 (2)	86 (26)
Parasitados	10 (10)	11 (9)	0 (0)	9 (7)	1 (0)	31 (26)
Totales	30 (27)	51 (13)	2 (1)	18 (9)	16 (2)	117 (52)

4.3.5 Efecto directo del parasitismo sobre el abandono de nidos:

El abandono fue una causa importante de pérdida de nidos durante la puesta e incubación y afectó al 25.6 % de los nidos (Tabla 4.1). Como se verá más adelante, el abandono está asociado con la rotura de huevos del hospedador picados por los tordos y ocurre, en un 90.9 % de los casos, durante los estadios de puesta e incubación. Sólo se registraron 2 casos de abandono de pichones, ambos luego de un temporal. Pese a la asociación entre el parasitismo y las picaduras en los huevos (4.3.7), y que los nidos con huevos picados son más abandonados (4.3.8), el abandono de nidos no es más frecuente en nidos parasitados (32.2 %) que en no parasitados (23.2 %) ($X^2 = 0.97$, $gl = 1$, $p = 0.33$).

4.3.6 Efecto del parasitismo sobre el éxito de nidificación

Luego de considerar las pérdidas por predación y abandono de nidos, en conjunto, los nidos de varillero (parasitados y no parasitados) tuvieron un éxito de nidificación del 13.7 %. Pese a que los nidos parasitados tuvieron un éxito de sólo el 3.2 % y los no parasitados llegaron al 17.4 % de éxito, estas diferencias no fueron significativas (test exacto de Fisher; $p = 0.07$).

4.3.7 Incidencia de las picaduras de huevos realizadas por los tordos:

Una alta proporción de los nidos de varillero seguidos desde su construcción y puesta sufrieron la picadura de sus huevos por los tordos. De 117 nidos, 52 recibieron picaduras (44.4 %), una proporción aún mayor de la que fueron parasitados (26.5 %).

La aparición de picaduras estuvo fuertemente asociada con el parasitismo. Veintiséis de los 31 nidos parasitados (83.9 %) tuvieron uno o más huevos del hospedador picados, mientras que sólo 26 de los 86 nidos no parasitados (30.2 %) tuvieron huevos picados ($\chi^2 = 26.55$, $gl = 1$, $p < 0.001$). La pérdida de huevos por picaduras en nidos no parasitados y parasitados fue similar. De un total de 80 huevos puestos en los nidos con picaduras y no parasitados, se perdieron 50 (62.5 %), un promedio de 1.92 ± 0.04 huevos de varillero por nido ($n = 26$ nidos). En los nidos picados y además parasitados se perdieron 54 de los 80 huevos puestos (67.5 %), un promedio de 2.07 ± 0.03 huevos por nido de varillero ($n = 26$ nidos). En resumen, los huevos de este hospedador son picados por igual sean o no parasitados sus nidos (test de "t", $t = -0.516$, $gl = 50$, $p = 0.608$).

4.3.8 Efecto de las picaduras sobre el abandono de nidos:

Los nidos que recibieron picaduras de huevos tuvieron una mayor probabilidad de ser abandonados. De los nidos seguidos desde su construcción y puesta que recibieron una o más picaduras el 51.9 % fue abandonado (Tabla 4.1). En cambio sólo 3 de los 65 nidos sin picaduras fueron abandonados (4.6 %; $\chi^2 = 33.9$, $gl = 1$, $p < 0.001$). Gracias a las visitas diarias a los nidos de varillero, en este trabajo se detectaron picaduras en un 70 % de los huevos que luego desaparecieron de los nidos.

La decisión de los varilleros de abandonar los nidos que recibieron picaduras parece haberse basado en una estimación del número de huevos que se habían perdido. Así, los nidos con huevos picados que fueron abandonados habían perdido más huevos (2.77 ± 0.16 huevos, $n = 22$ nidos) que aquellos nidos con huevos picados en donde los varilleros continuaron la incubación (1.15 ± 0.27 huevos perdidos, $n = 13$ nidos; Mann-Whitney U-test, $z = -3.98$, $p < 0.001$).

4.3.9 Efecto de la adición natural del huevo parásito en nidos picados:

Los huevos parásitos, que los varilleros parecen no distinguir de sus propios huevos (3.3.2), aparentemente reemplazan parte de la puesta del hospedador que fue dañada durante la picadura de huevos.

Tanto los nidos parasitados como los no parasitados perdieron aproximadamente 2 huevos del hospedador a causa de las picaduras (4.3.7). Pero los nidos con picaduras y parasitados recibieron en promedio 1.19 ± 0.07 huevos de tordo ($n = 31$ nidos), de los que sólo perdieron 0.17 ± 0.081 por picaduras ($n = 23$ nidos, 4 huevos de tordo). En promedio, luego del disturbio que sufren, estos nidos tienen un huevo más que los nidos con picaduras pero que no son parasitados. Debido a la tendencia de los varilleros a abandonar sus nidos si habían sufrido alta pérdida de huevos, y a la adición del huevo parásito que los hospedadores no rechazan, los nidos parasitados pueden haber tenido menores probabilidades de ser abandonados que los nidos no parasitados que experimentaron una fuerte rotura de su contenido. Esta es la razón por la que no se encuentra una asociación entre el parasitismo y el abandono de nidos (4.3.5).

4.3.10 Efecto combinado del parasitismo y las picaduras de huevos:

Para evaluar el impacto de los tordos sobre el éxito de nidificación de los varilleros se compararon los nidos que no mostraron evidencias de haber sido visitados por los tordos, i.e. sin huevos picados ni huevos parásitos, con los nidos con picaduras y/o parasitismo. Al contabilizar estos dos costos causados por los tordos se observa que éstos sí afectaron significativamente el éxito de nidificación de los varilleros. Los nidos que no fueron disturbados por tordos tuvieron aproximadamente cuatro veces más éxito que los nidos con picaduras y/o parasitismo. El éxito de los primeros fue del 21.7 %, mientras que el de los segundos fue de sólo el 5.6 % (13 de 60 nidos vs. 3 de 57 nidos; test exacto de Fisher, $p = 0.01$).

4.4 Discusión

4.4.1 Incidencia de parasitismo:

La información del parasitismo del tordo renegrido sobre el varillero de ala amarilla que existía con anterioridad a este estudio era muy reducida, casi anecdótica, pero coincidente en cuanto a la frecuencia de parasitismo (Friedmann et al. 1977). Esta incidencia de parasitismo del 26.5 % es baja en comparación el 60 - 78 % observado en otros hospedadores pertenecientes a la zona de distribución histórica del parásito (Sick 1985; King 1973; Fraga 1978; Salvador 1984; Fraga 1985; Cruz et al. 1990) y es más disímil que la encontrada en zonas de reciente expansión (Post y Wiley 1977a; Cruz et al. 1985; Wiley 1985; Post et al. 1990). Más interesante aún, la incidencia de parasitismo es baja con respecto a la encontrada en especies de ictéridos nidificantes en la zona de estudio y durante el mismo año: 48 % en el varillero común *Agelaius ruficapillus* (Lyon 1997) y 66 % en el pecho amarillo *Pseudoleistes virescens* (Mermoz 1996), excepto la de los federales *Amblyramphus holosericus* (14.2 %, Mermoz y Fernández 1999).

La variación en la incidencia de parasitismo encontrada entre especies que nidificaron a menos de 5 km. entre sí podría reflejar la dificultad de las hembras parásitas para acceder a los nidos de las distintas especies y, en el caso de los varilleros, a sus pobladas colonias construidas en vegetación densa (ver Capítulo VI). En efecto, si bien *A. ruficapillus* también nidifica en colonias, éstas fueron relativamente pequeñas (6, 9, 12, 24 y 29 nidos a lo largo de la temporada reproductiva), y establecidas invariablemente en parches abiertos de duraznillo blanco, *Solanum glaucophyllum*, (Lyon 1997) cuyas finas hojas y ramas no ocultan los nidos de un observador casual (obs. pers.). Por su parte, el 89 % de los nidos de pecho amarillo fueron construidos sobre cardos que se encontraban bastante espaciados entre sí y se presume que los adultos asociados a esos nidos no realizaban defensa colectiva de nidos ajenos. Además, la baja atención al nido del pecho

amarillo durante el estadio de mayor parasitismo (el 30 % del tiempo), aumentaría las probabilidades de su ocurrencia (Mermoz 1996). Finalmente, aunque los nidos de federal son iguales en forma, tamaño y detectabilidad que los de pecho amarillo, al menos uno de los padres permanece el 95 a 98 % del tiempo cerca de ellos (Mermoz y Fernández 1999) y también defienden enérgicamente amplios territorios de sus conespecíficos y de otras especies de aves nidificantes en la zona (Orians 1980); en este caso la atención al nido y su defensa serían efectivos en detener a las hembras de tordo (Mermoz y Fernández 1999; Fernández y Mermoz 2000). Los varilleros, en cambio, no defienden territorios de sus conespecíficos, ni siguiera cerca del nido (Orians 1980), pero es posible que la densidad de la vegetación donde nidifican y la posible defensa comunitaria, favorecida por la agrupación espacial y temporal de sus nidos (ver Capítulo VI), haya contribuido a la baja tasa de parasitismo encontrada.

4.4.2 Costos del parasitismo de cría del tordo renegrado sobre los varilleros:

El mayor costo sufrido por los varilleros fue la pérdida de huevos en los nidos parasitados, por la cual nacieron menos pichones y se independizaron menos volantones. Este resultado es similar al encontrado en la mayoría de los estudios hechos hasta el presente en los que se reporta pérdida de huevos o un menor tamaño de nidada en nidos parasitados (Sick 1958; King 1973; Post y Wiley 1977a; Fraga 1978, 1983; Salvador 1984; Fraga 1985; Wiley 1985; Mermoz y Reboreda 1994; Lichtenstein 1998). Esta disminución del éxito reproductivo es producto de la picadura de huevos por parte de la hembra parásita y no es atribuible a la presencia del huevo parásito.

Efectivamente, la presencia de huevos parásitos no redujo el éxito de eclosión de los huevos de varillero. Una disminución en el éxito de eclosión podría esperarse si el tamaño de puesta se ve aumentado por la adición de huevos parásitos (Petit 1991; Lerkelund et al. 1993) y la reducción de la eficiencia de incubación (Rothstein 1990; Lerkelund et al. 1993), tal como sucede en los casos de parasitismo múltiple (Mermoz 1996; Kattan 1998). Como los tordos picaron en promedio más huevos del hospedador que los

que pusieron en sus nidos, y los huevos picados fueron removidos dentro de las 24 has. (obs. pers.), el número total de huevos en nidos parasitados no fue mayor que el número original en el nido y el huevo parásito no afectó la eclosión del hospedador.

Llamativamente, los pichones de tordo tampoco disminuyeron el éxito de cría y la tasa de crecimiento de los pichones de varillero. Pese a que el 84 % de los tordos nacieron antes o junto con el primer pichón de varillero, pesaron más durante toda su permanencia en el nido (Fig. 4.4) y alcanzaron el doble del peso asintótico que los pichones del hospedador (40 g. vs 21 g.), todos los pichones de varillero de los nidos parasitados que no fueron predados fueron criados exitosamente y no se registraron casos de reducción de nidada, al igual que en los nidos no parasitados. Esta situación contrasta con la que se observa en muchos de los ictéridos estudiados, en los que sí se observa la muerte por inanición de uno o más pichones tanto en nidos parasitados como en los no parasitados (Beletsky 1996; Fraga 1986; Howe 1976; Mermoz 1996; Richter 1984; Wiley y Wiley 1980; Mermoz 1996; Fernández y Mermoz 2000).

4.4.3 Predación y parasitismo:

La presencia de pichones parásitos favoreció la predación de los nidos. Hasta ahora no se habían encontrado evidencias de que las tasas de predación fueran mayores en nidos parasitados (Gochfeld 1979a; Robinson et al. 1995b; Payne y Payne 1998), por lo que este es el primer estudio en que este costo del parasitismo es demostrado. Como los nidos con huevos de tordo no fueron más predados que los no parasitados, se puede afirmar que los nidos parasitados no eran simplemente más conspicuos para predadores y parásitos (Massoni y Reboreda 1998; Payne y Payne 1998).

Una posibilidad es que la predación diferencial de nidos parasitados se deba a que los pichones parásitos vocalizan más fuerte y con mayor intensidad que los pichones de otras especies (Gochfeld 1979; Briskie et al. 1994; Lichtenstein 1997), y esto aumente la probabilidad de detección del nido por parte de los predadores, tal como sugirió Hudson (1874), y como ocurre en otra especie (Redondo y Castro 1992). Es más, si los pichones

de tordo son detectados por una variedad de hospedadores podrían ser también advertidos por los predadores. Algunos autores han reportado que individuos distintos de los que fueron parasitados, incluso de otras especies, se acercan y alimentan a los pichones de tordo cuando éstos piden alimento (Friedmann 1963; Klein y Rosemberg 1986). Otra posibilidad es que la presencia del pichón parásito aumente la tasa de visita de los padres al nido, exponiéndolos a la detección de los predadores (Skutch 1949; Nice 1957; Schaub et al. 1992; Kelly 1993; Martin et al. 2000).

4.4.4 *Abandono y parasitismo:*

El abandono de nidos parasitados es frecuente en especies que aceptan los huevos parásitos, en particular cuando éstos han sido colocados demasiado temprano y el hospedador no puede eyectarlos (Rothstein 1975a; Graham 1988), cuando hay demasiados huevos parásitos (Friedmann 1963; Fraga 1988; Kattan 1988) o cuando además de agregar un huevo, el parásito ha causado la pérdida de muchos de los huevos del hospedador (Hill y Sealy 1994). Los varilleros no fueron parasitados antes de iniciar la puesta y sólo hubo 6 casos de parasitismo doble, pero la pérdida de huevos en nidos parasitados sí fue muy alta. Pese a esto, la presencia de huevos de tordo no favoreció el abandono de los nidos sino que probablemente redujo su ocurrencia.

Las aves no cuentan el número de huevos del nido sino que perciben el tamaño de puesta a través de la superficie o el volumen combinado de todos los huevos que se hayan presentes (Rothstein 1986). Aunque los varilleros parasitados hayan perdido muchos de sus huevos, los huevos de tordo son mayores en tamaño y probablemente compensan el volumen de la puesta normal de la especie. Así, los nidos parasitados probablemente tuvieron menos probabilidades de ser abandonados que aquellos no parasitados con un número semejante de huevos rotos. El abandono de nidos en esta especie no sería una verdadera defensa porque ocurre en contextos distintos del parasitismo (Goguen y Mathews 1996; Hosoi y Rothstein 2000).

4.4.5 Parasitismo y éxito de nidificación:

Aunque notoriamente menor, el éxito de nidificación de los varilleros en nidos no abandonados ni predados no fue diferente en presencia o en ausencia del parásito. Una forma de calcular el impacto del parasitismo es considerar que cada nido exitoso parasitado hubiera producido aproximadamente el mismo número de volantones que los no parasitados. Los 5 nidos parasitados exitosos produjeron 7 volantones y los 31 nidos no parasitados, 67. De no haber sido parasitados, esos nidos hubieran producido sólo 11 volantones ($5 \times 67 / 31$), apenas 4 volantones más de los que produjeron.

4.4.6 Costo de las picaduras de tordos renegridos en nidos de varilleros:

Hasta aquí se ha analizado los costos que causan los tordos renegridos a los varilleros que son parasitados. Pero las picaduras de huevos alcanzaron también a un 30 % de los nidos no parasitados, llevando al 44 % los nidos afectados por este comportamiento del parásito. La pérdida de huevos por picaduras fue similar en nidos parasitados y no parasitados; tanto unos como otros sufrieron un daño semejante, lo que determinó una respuesta similar. El 25 % de los nidos de varillero fueron abandonados durante la puesta o incubación de huevos, y este abandono estuvo fuertemente asociado a la pérdida de huevos por picaduras.

El abandono de nidos con picaduras puede deberse a la imposibilidad de rotar los huevos remanentes si éstos se han pegado al nido con el líquido liberado por los huevos rotos (Nice 1929; Post y Wiley 1977b; Kemal y Rothstein 1988), o al cambio en el tamaño de la puesta (Rothstein 1982; 1986; Hill y Sealy 1994). Estudios recientes en el tordo de cabeza marrón *Molothrus ater* reportan que el abandono rara vez ocurre ante la presencia del huevo parásito (Sealy 1995; Sealy y Lorenzana 1998), sino que depende de indicadores menos confiables tales como la presencia de tordos cerca del nido (Burhans, en prensa; Hosoi y Rothstein 2000). Si los varilleros presenciaron como los tordos picaban huevos en sus nidos podrían haberlos abandonado en respuesta al parásito. Sin embargo, los nidos que perdieron más huevos fueron abandonados en mayor proporción

que los que perdieron menos huevos, por lo que el abandono parece ser una respuesta a la pérdida parcial de la puesta (Rothstein 1982) y no una respuesta al parásito.

4.4.7 Éxito de nidificación y presencia de parásitos:

Los nidos que no mostraron signos de haber recibido visitas de tordos tuvieron un mayor éxito que los que tuvieron picaduras y/o huevos de tordos en el nido. El éxito de nidificación no fue significativamente distinto entre nidos parasitados y no parasitados, pero sí lo fue entre nidos afectados y no afectados por el parásito. Al estudiar la interacción entre un hospedador y el tordo renegrado, entonces, no basta con comparar nidos parasitados con los nidos no parasitados; el impacto del parásito sobre la especie hospedadora puede verse seriamente subestimado si no se consideran todos los costos de la presencia del parásito.

En el próximo capítulo se comparan estos datos con los de nidos de varillero pertenecientes a una colonia no visitada ni utilizada por tordos. El objetivo es demostrar la importancia de un costo generalmente ignorado en la literatura: el de las picaduras de tordos en nidos no parasitados.

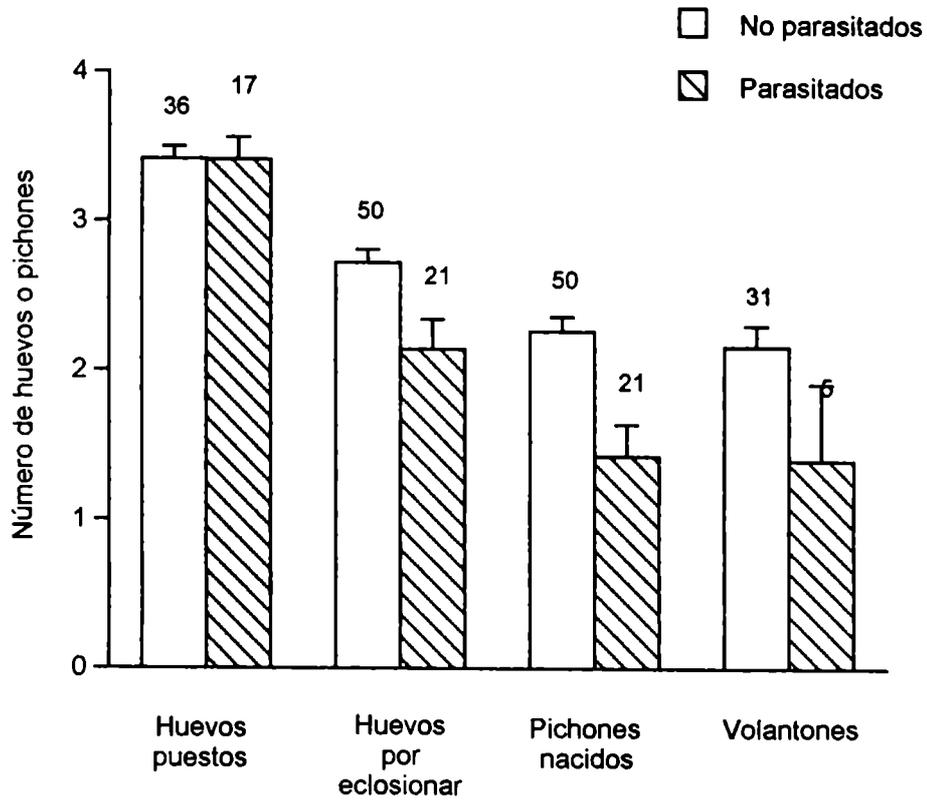


Figura 4.1: Número (media y error estándar) de huevos puestos, huevos en el nido al momento de la eclosión, pichones nacidos y volantones que se independizaron de nidos de varilleros no parasitados y parasitados. Sobre las barras se indica el tamaño de las muestras (nro. nidos).

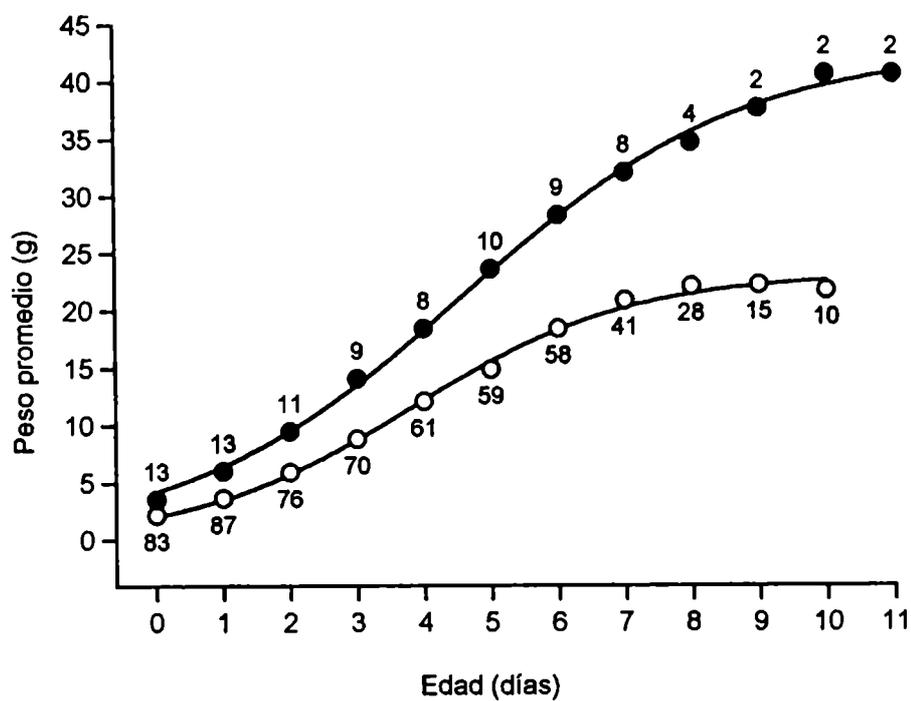


Figura 4.2: Curvas de crecimiento de los pichones de tordo renegrado (●) y de los pichones de varillero (○). Se indican los tamaños de muestra sobre y debajo de los símbolos correspondientes a cada especie.

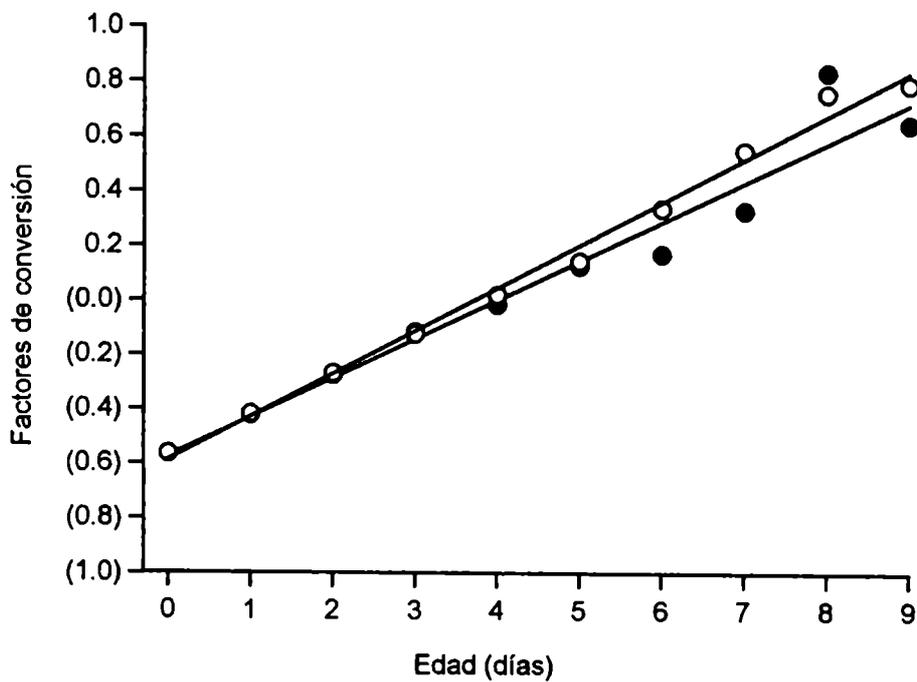


Figura 4.3: Curvas linealizadas del crecimiento de los pichones de varillero en nidos no parasitados (○) y parasitados (●) entre los días 0 y 9 de vida. Los tamaños muestrales para el grupo de nidos no parasitados fueron 62, 69, 65, 56, 50, 50, 47, 37, 24 y 12 pichones, mientras que para el grupo de nidos parasitados fueron 21, 18, 11, 14, 11, 9, 11, 4, 4 y 3 pichones.

Capítulo V

Un costo adicional del parasitismo de cría

5.1 Introducción

5.1.1 Costos del parasitismo de cría en nidos parasitados y no parasitados:

Los tordos parásitos hacen que otras especies incuben y alimenten a sus pichones, causando una reducción en el éxito reproductivo de sus hospedadores (Ortega 1988; Rothstein y Robinson 1998).

Los hospedadores que han sido parasitados suelen producir menos volantones (Marvil y Cruz 1989), su supervivencia puede ser menor luego de abandonar el nido (Payne y Payne 1998), y los adultos también podrían tener menor éxito reproductivo futuro (Rothstein y Robinson 1998). Además, el parasitismo de tordos puede aumentar la probabilidad de abandono de los nidos (Petit 1991; Payne y Payne 1998; Clotfelter y Yasukawa), y la presencia de pichones parásitos puede favorecer la predación (4.3.4).

La mayoría de los trabajos realizados sobre los costos que produce el parasitismo de cría de los tordos se ha centrado en determinar los costos que éstos producen en los nidos que parasitan, es decir, en los nidos en que ponen sus huevos. Unos pocos estudios, sin embargo, se han ocupado de los costos que causan los tordos en nidos en los que no ha habido parasitismo. Entre estos últimos Arcese et al. (1992, 1996) y Arcese y Smith (1999)

han reportado una reducción en el éxito de nidificación de los nidos no parasitados cuando el tordo de cabeza marrón *Molothrus ater* está presente o no ha sido removido de las áreas de estudio. En modo semejante, Clotfelter y Yasukawa (1999) encontraron que la proporción de nidos no parasitados del varillero de ala roja *Agelaius phoenicius* que son exitosos está asociada negativamente con la proporción de nidos parasitados por el tordo de cabeza marrón, i.e. a mayor frecuencia de parasitismo mayor es la proporción de los nidos no parasitados que fracasan. Arcese et al. (1996) propusieron que la remoción de huevos que hacen los tordos de cabeza marrón en nidos no parasitados busca forzar el abandono de esos nidos y la renidificación de los hospedadores para así ganar nuevas oportunidades de parasitismo. En una población insular de *Melospiza melodia* y en un área en el continente donde los tordos han sido removidos en algunos años pero no en otros Arcese et al. (1996) y Arcese y Smith (1999), encontraron evidencias en favor de su hipótesis. Otros autores (Rogers et al. 1997; Mc Laren y Sealy 2001), sin embargo, no encontraron apoyo en favor de esa idea ya que los tordos no destruyeron selectivamente los nidos no parasitados ni parasitaron a los hospedadores que renidificaron.

El tordo renegrado *Molothrus bonariensis* reduce el éxito reproductivo de los hospedadores a los que parasita (Post y Wiley 1977; Fraga 1978; 1985) y unos de los mayores costos del parasitismo es la picadura de huevos del hospedador en los nidos que parasita (Lichtenstein 1998; Mermoz y Reboresda 1999; este trabajo, 4.3.7). Sin embargo, las picaduras de huevos también son frecuentes en nidos no parasitados (Hudson 1874; Hoy y Ottow 1964; Mermoz y Reboresda 1994; este trabajo, Tabla 3.1); pese a ello, los estudios sobre este fenómeno son muy escasos (Nakamura y Cruz 1999; este trabajo, Capítulo VII).

Estudios previos sobre la interacción de *Molothrus bonariensis* con sus hospedadores no han considerado los costos del comportamiento exploratorio que realizan los tordos renegrados, por lo que el impacto de la presencia del parásito sobre el éxito reproductivo de las especies nidificantes en las áreas de estudio puede haber sido subestimado.

En el capítulo anterior se presentaron datos sobre el costo del parasitismo del tordo renegrado sobre los nidos parasitados y se demostró que también existen costos en los nidos

no parasitados cuyos huevos son picados por los parásitos. El objetivo de este capítulo es cuantificar el costo de las visitas de los tordos en los nidos que no parasita. Para ello se compararán medidas de éxito reproductivo entre 5 grupos de nidos de varilleros *Agelaius thilius*. Uno de los grupos corresponde a nidos de una colonia de varilleros en la que no hubo actividad alguna de tordos renegrados, es decir, sólo hubo nidos no parasitados en un área no visitada por los tordos. Los otros cuatro grupos corresponden a nidos encontrados en las colonias parasitadas y están separados según hayan o no recibido picaduras y hayan o no sido parasitados. En estas colonias visitadas y utilizadas por los tordos renegrados hay, entonces, a) nidos no disturbados por el parásito (sin picaduras ni parasitismo), b) nidos sólo parasitados, c) nidos con picaduras y no parasitados y, finalmente, d) nidos que sufrieron picaduras y parasitismo.

Si el comportamiento exploratorio del tordo renegrado causa una reducción en el éxito reproductivo del hospedador, se espera encontrar diferencias entre los nidos no parasitados que tuvieron y no tuvieron picaduras y entre los nidos parasitados que tuvieron y no tuvieron picaduras. Los nidos sin picaduras ni parasitismo deberían tener un éxito reproductivo comparable, en lo que se refiere a los costos del parasitismo de cría, al de los nidos de la colonia no visitada ni utilizada por los tordos renegrados.

5.2 Métodos

5.2.1 Áreas de estudio:

El trabajo se realizó en dos áreas diferentes: a) una zona inundable de bañados en la estancia “El Campillo” (36° 32' S, 56° 55' W), Pcia. de Buenos Aires, en la que no se vieron adultos ni huevos de tordo renegrido en toda la temporada reproductiva del hospedador, y b) los bañados que bordean el canal de drenaje artificial Canal 2 (36° 29' S, 57° 00' W), Pcia. de Buenos Aires. En esta zona la frecuencia de nidos de varillero parasitados por el tordo renegrido fue del 26.5%. Los datos se recolectaron desde el inicio de Octubre hasta el fin de Diciembre de 1998 en la primer área y desde el inicio de Octubre hasta el fin de Diciembre de 1994 en la segunda.

La distancia entre las áreas fue de 10 km. y estaban conectadas por una ininterrumpida secuencia de bañados y zonas bajas. La vegetación de “El Campillo” estaba casi exclusivamente compuesta por paja brava (*Scirpus giganteus*), mientras que la de los bañados de “Canal 2” por totoras (*Typha* spp.). La ausencia de tordos renegridos en la primer área, y su presencia en la segunda, podría estar asociada con la comunidad de especies hospedadoras. Mientras que en “El Campillo” no se encontraron otros hospedadores disponibles para el parásito y los varilleros fueron la única especie passeriforme nidificando en el lugar, en el “Canal 2” la situación fue diferente. Varios hospedadores nidificaron en esa área de estudio y fueron parasitados por los tordos renegridos, entre ellos, el pecho amarillo (*Pseudoleistes virescens*, Mermoz 1996; Mermoz y Rebores 1999), el varillero común (*Agelaius ruficapillus*; Lyon 1997), y el chingolo *Zonotrichia capensis* (obs.pers.). La densidad de especies alternativas puede haber afectado su presencia en el área o la incidencia de parasitismo del tordo renegrido en nidos de varilleros, tal como ocurre en el parasitismo del tordo de cabeza marrón *Molothrus ater* sobre el vireo de cabeza negra (*Vireo atricapillus*; Barber y Martin 2001).

5.2.2 Recolección de datos:

En el área no visitada por los tordos renegridos se encontraron 43 nidos activos: 6 durante la construcción, 10 durante la puesta, 21 durante la incubación y 6 luego de que los pichones habían eclosionado. En el área visitada por los tordos se encontraron 213 nidos activos: 81 durante la construcción, 42 durante la puesta, 80 durante la incubación y 10 luego de que los pichones habían eclosionado.

Los nidos fueron numerados con cintas de colores ubicadas a 2- 3 m de distancia y visitados diariamente hasta que los pichones se emanciparon o hasta que los nidos fueron abandonados o predados. En cada visita se registraron el número de huevos del hospedador y el parásito y la presencia de picaduras o rajaduras en los huevos. Los huevos del hospedador y el parásito fueron marcados con tinta no lavable.

5.2.3 Análisis de datos:

Se asumió que la puesta estaba completa cuando el número de huevos del hospedador permaneció constante al menos por dos visitas consecutivas. Se consideraron parasitadas aquellas puestas que tenían un huevo o pichón parásito en cualquier estadio. Para estimar la frecuencia de parasitismo, en cambio, sólo se consideraron los nidos encontrados en construcción o puesta en los cuales el hospedador completó la puesta. Esta medida es un mejor estimador de la frecuencia de parasitismo que otra que incluya a los nidos encontrados durante la incubación o con pichones porque a) la mayoría de los eventos de parasitismo ocurren durante la puesta del hospedador (Mermoz y Reboreda 1999; este trabajo, 3.3.3) y b) el abandono de nidos durante el estadio de huevos está asociado a las picaduras realizadas por los parásitos. La inclusión de los nidos encontrados durante los últimos estadios crearía una subestimación de las tasas de parasitismo.

El tamaño de puesta del hospedador fue estimado utilizando dos submuestras: a) los nidos encontrados exclusivamente durante la construcción (tamaño de puesta A) y b) nidos encontrados durante la construcción, puesta e incubación temprana (tamaño de puesta B). En ambos casos sólo se consideraron los nidos en los que los varilleros completaron la puesta. El tamaño de puesta A es un mejor estimador del número de huevos puestos por los

varilleros que el B porque los nidos encontrados durante la puesta e incubación tempranos pueden haber perdido huevos antes de ser encontrados.

Para calcular el número de huevos al momento de la eclosión y el número de pichones que nacieron se utilizaron nidos encontrados durante la construcción, puesta e incubación temprana y donde los pichones nacieron. Para estimar el número de volantones se utilizaron nidos encontrados durante la construcción, puesta e incubación en los que los pichones se emanciparon del nido.

La supervivencia de huevos se calculó como la proporción de huevos puestos por los varilleros que estaban presentes en el nido al momento de la eclosión. En modo semejante, se calculó el éxito de eclosión como el número de huevos que eclosionaron del total de huevos presentes al momento de la eclosión, y el éxito de cría como el número de pichones que dejaron el nido (volantones) del total de pichones que nacieron.

Los nidos fueron considerados abandonados cuando los huevos estaban fríos al tacto en dos visitas consecutivas y predados si todos los huevos o pichones desaparecían entre dos visitas consecutivas.

5.2.4 Análisis estadístico:

Se utilizó el análisis de varianza no paramétrico de Kruskal-Wallis para evaluar las diferencias entre los 5 grupos ($k = 5$). En caso de ser significativas, se realizaron contrastes a posteriori. Diez comparaciones múltiples se realizaron en estos casos, por lo que se determinó el valor de $z_{(1/2 \alpha / \# c)} = 2.81$, donde $c =$ número de comparaciones, el $\alpha_{\text{total}} = 0.05$ y el $\alpha_{\text{parcial}} = 0.0025$ (Siegel y Castellan 1988).

5.3 Resultados

5.3.1 Nomenclatura:

Para facilitar la lectura de los resultados se utilizará la siguiente nomenclatura:

Con la excepción de los nidos de la colonia no visitada por tordos, en El Campillo (EC de aquí en más), se utilizó un código binario para distinguir los grupos: el primer número informa sobre la existencia de picaduras (0 = ausencia, 1 = presencia) y el segundo sobre la existencia de parasitismo (0 = ausencia, 1 = presencia). Los cinco grupos son:

- 1) EC = para los nidos de “El Campillo”, que no tuvieron picaduras ni parasitismo
- 2) (0/0), para los nidos de Canal 2, sin picaduras ni parasitismo
- 3) (0/1), para los nidos de Canal, sin picaduras pero con parasitismo
- 4) (1/0), para los nidos con picaduras pero sin parasitismo de Canal 2
- 5) (1/1), para los nidos con picaduras y parasitismo de Canal 2

5.3.2 Tamaño de puesta (H1):

Cuando se calculó el tamaño de puesta considerando únicamente los nidos encontrados desde la construcción (tamaño de puesta A), no se encontraron diferencias significativas entre los cinco grupos (Kruskal-Wallis test, $H_{(4,69)} = 6.34$, $p = 0.1750$; Tabla 5.1).

Al realizar el cálculo incluyendo los nidos encontrados en puesta e incubación temprana (tamaño de puesta B), sí se encontraron diferencias (Kruskal-Wallis test, $H_{(4,198)} = 29.39$, $p < 0.001$, Tabla 5.1): los nidos de EC tuvieron un mayor tamaño de puesta que todos los demás grupos, y los nidos (0/0) mayor número de huevos que los (1/0, 1/1). Los nidos 1/0 también tuvieron más huevos del hospedador que los nidos 1/1 (contrastes: $z_{(0.025/10)} = 2.81$, $p < 0.01$).

5.3.3 Número de huevos al final de la incubación (H2):

El número de huevos que llegaron al final de la incubación fue significativamente distinto entre los grupos (Kruskal-Wallis test, $H_{(4,85)} = 22.21$, $p < 0.001$, Tabla 5.1). Los grupos con nidos no picados ni parasitados (EC, 0/0) tuvieron significativamente más huevos al final de la incubación que los grupos que fueron picados por los tordos (1/0 y 1/1) (contrastes: $z_{(0.025/10)} = 2.81$, $p < 0.01$).

5.3.4 Número de pichones que nacieron:

El número de pichones nacidos también es diferente entre los grupos (Kruskal-Wallis test, $H_{(4,85)} = 35.40$, $p < 0.001$, y contrastes: $z_{(0.025/10)} = 2.81$, $p < 0.01$; Tabla 5.1). Dado que el número de pichones que nacen depende en parte del número de huevos que llega al final de la incubación, es de esperar que hayan nacido menos pichones en los nidos picados o parasitados. En efecto, nacieron más pichones en los nidos de EC que en los grupos 0/1, 1/0 y 1/1. También nacieron más pichones en ES que en el grupo 0/0, aunque la diferencia es sólo marginalmente significativa. Los nidos 0/0 del Canal 2 también tuvieron más pichones que los nidos picados (1/0, 1/1), pero no que los sólo parasitados (0/1).

5.3.5 Número de volantones que se independizaron del nido:

El número de pichones que lograron independizarse del nido fue significativamente distinto entre los grupos (Kruskal-Wallis test, $H_{(4,36)} = 19.22$, $p < 0.001$, Tabla 5.1). Los nidos de EC produjeron más volantones que los nidos picados (1/0 y 1/1). Dentro de la colonia parasitada, los nidos no disturbados por los tordos (0/0) tuvieron mayor número de volantones que los nidos picados (1/0, 1/1) y menos que los nidos solamente parasitados (0/1), aunque el tamaño de muestra de este último grupo es $n = 1$ (contrastes: $z_{(0.025/10)} = 2.81$, $p < 0.01$).

Tabla 5.1: Medias y errores estándar del tamaño de puesta $H1_A$ y $H1_B$, número de huevos al final de la incubación (H2), número de pichones nacidos (P) y de volantones producidos (V) en los cinco grupos de nidos estudiados.

	nidos EC (a)	nidos 0/0 (b)	nidos 0/1 (c)	nidos 1/0 (d)	nidos 1/1 (e)	contrastes significati- vos
$H1_A$	3.40 ± 0.40 (5)	2.92 ± 0.05 (26)	3.25 ± 0.25 (4)	2.95 ± 0.11 (21)	3.4 ± 0.40 (5)	$p = 0.175$ (no hay)
$H1_B$	3.39 ± 0.13 (31)	3.00 ± 0.05 (70)	2.90 ± 0.28 (10)	2.98 ± 0.08 (47)	2.50 ± 0.13 (40)	<u>a vs. b,c,d,e</u> <u>b vs. d,e</u> <u>d vs. e</u>
H2	3.26 ± 0.18 (17)	2.86 ± 0.54 (36)	2.75 ± 0.25 (4)	2.17 ± 0.24 (12)	2.00 ± 0.26 (16)	<u>a vs. d,e</u> <u>b vs. d,e</u>
P	3.18 ± 0.20 (17)	2.42 ± 0.12 (36)	2.25 ± 0.48 (4)	1.67 ± 0.14 (12)	1.25 ± 0.93 (16)	<u>a vs. b,c,d,e</u> <u>b vs. d,e</u>
V	3.29 ± 0.76 (7)	2.11 ± 0.16 (18)	$3 \pm \text{----}$ (1)	1.80 ± 0.20 (5)	0.60 ± 0.4 (5)	<u>a vs. d,e</u> <u>b vs. c,d,e</u>

EC son nidos no picados ni parasitados del área no utilizada por tordos. En el área parasitada hubo nidos no picados ni parasitados (0/0), solamente parasitados (0/1), solamente picados (1/0) y picados y parasitados (1/1). Se les adjudican letras a, b, c, d y e para facilitar la lectura en los casos en que los contrastes a posteriori de Kruskal-Wallis fueron significativos ($\alpha_{\text{total}} = 0.05$ y $\alpha_{\text{contrastes}} = 0.0025$).

5.3.6 Supervivencia de huevos:

Se realizó el cálculo de supervivencia de huevos (H2/H1) utilizando los dos tamaños de puesta calculados (A y B). El tamaño de puesta B subestima el tamaño real de la puesta de varilleros en las áreas en que hubo tordos. Sin embargo, se utilizaron ambas medidas porque el número de nidos encontrados en construcción que llegaron a eclosionar fue bajo en "El Campillo" y en los nidos 0/1 ($n = 5$ y 3 , respectivamente).

Al utilizar el tamaño de puesta $H1_A$ en el cálculo, se encontraron diferencias únicamente entre los nidos 0/0 y 1/0; los nidos picados tuvieron menor supervivencia de

huevos (Kruskal-Wallis test, $H_{(4,40)} = 10.54$, $p = 0.032$, Tabla 5.2), (contrastes: $z_{(0.025/10)} = 2.81$, $p < 0.01$).

En cambio, al incluir para el cálculo de H_{1B} a los nidos encontrados en puesta e incubación temprana, se encontraron más diferencias (Kruskal-Wallis test, $H_{(4,85)} = 28.45$, $p < 0.001$, Tabla 5.2). Los nidos no disturbados (EC, 0/0) tuvieron mayor supervivencia de huevos que los nidos picados (1/0, 1/1), contrastes: $z_{(0.025/10)} = 2.81$, $p < 0.01$. Estas diferencias en la supervivencia de huevos hubieran sido más pronunciadas si se hubiera utilizado el tamaño de puesta A con un número suficiente de muestra.

5.3.7 *Exito de eclosión:*

No se encontraron diferencias en el éxito de eclosión de los huevos entre los cinco grupos; sin embargo, los valores son marginalmente significativos (Kruskal-Wallis test, $H_{(4,84)} = 9.10$, $p < 0.0586$, Tabla 5.2) y se realizaron los contrastes a posteriori para identificar los grupos más disímiles. Los nidos de EC tienen significativamente mayor éxito de eclosión que los dos grupos de nidos parasitados (0/1, 1/1), ($z_{(0.025/10)} = 2.81$, $p < 0.01$).

5.3.8 *Exito de cría:*

Una vez que los pichones de varillero nacieron, no hubo efectos secundarios de las picaduras o de la presencia de tordos en el nido; los cinco grupos de nidos tuvieron igual habilidad para sacar adelante a sus pichones (Kruskal-Wallis test, $H_{(4,34)} = 3.98$, $p = 0.4079$, Tabla 5.2).

5.3.9 *Exito reproductivo:*

El éxito reproductivo de los varilleros en ausencia de predación y abandono de los nidos se calcula como la proporción de los pichones que se independizaron del total de huevos puestos, y fue distinto entre los cinco grupos (Kruskal-Wallis test, $H_{(4,36)} = 12.10$, $p = 0.0166$, Tabla 5.2). Los nidos de EC tuvieron mayor éxito reproductivo que los nidos con

picaduras (1/0, 1/1), y los nidos 0/0 de Canal 2 también tuvieron mayor éxito reproductivo que los nidos solamente parasitados o con picaduras (0/1, 1/0) ($z_{(0.025/10)} = 2.81$, $p < 0.01$).

Tabla 5.2: Medias y errores estándar de la supervivencia de huevos calculada como $H2/H1_A$ y $H2/H1_B$, del éxito de eclosión (pichones/ $H2$), de cría (volantones/pichones), y del éxito reproductivo (volantones/ $H1_B$) de los cinco grupos de nidos. Nomenclatura de los nidos y nivel de significación iguales a los de la Tabla 5.1.

	nidos EC (a)	nidos 0/0 (b)	nidos 0/1 (c)	nidos 1/0 (d)	nidos 1/1 (e)	contrastes significati- vos
Supervi- vencia de $H_{(A)}$	0.95 ± 0.05 (5)	0.96 ± 0.03 (17)	0.83 ± 0.17 (3)	0.67 ± 0.10 (7)	0.85 ± 0.07 (8)	<u>b</u> vs. <u>d</u>
Supervi- vencia de $H_{(B)}$	0.98 ± 0.01 (17)	0.96 ± 0.02 (36)	0.88 ± 0.13 (4)	0.67 ± 0.07 (12)	0.76 ± 0.07 (16)	<u>a</u> vs. <u>d,e</u> <u>b</u> vs. <u>d,e</u>
Exito de eclosión	0.98 ± 0.02 (17)	0.85 ± 0.04 (36)	0.79 ± 0.12 (4)	0.83 ± 0.07 (12)	0.65 ± 0.11 (15)	<u>a</u> vs. <u>c,e</u>
Exito de cría	1 ± 0.0 (7)	0.91 ± 0.05 (18)	1 ± 0.0 (1)	1 ± 0.0 (5)	0.67 ± 0.33 (3)	$p = 0.41$ (no hay)
Exito reproduc- tivo	1 ± 0.0 (7)	0.74 ± 0.06 (18)	1 ± 0.0 (1)	0.57 ± 0.07 (5)	0.40 ± 0.24 (5)	<u>a</u> vs. <u>d,e</u> <u>b</u> vs. <u>c,d</u>

5.3.10 Predación, abandono y éxito de nidificación:

La proporción de nidos predados en los cinco grupos fue significativamente diferente (test de G, $G = 24.143$, $p < 0.001$). En la Tabla 5.3 se observa que los nidos EC sufrieron mucha predación y que los nidos del Canal 2 tuvieron niveles de predación variables.

El abandono de nidos, que está asociado a las picaduras de huevos (4.3.8) y éstas al parasitismo (4.3.7), también fue distinto entre los grupos (test de G, $G = 34.95$, $p < 0.001$). En la Tabla 5.3 se observa que los nidos EC y 0/0 tienen las menores proporciones de abandono de nidos, mientras que lo contrario ocurre en los nidos picados 1/0 y 1/1. Los

nidos solamente parasitados muestran una proporción de abandono intermedia, aunque el tamaño de muestra es pequeño.

Finalmente, el éxito de nidificación no parece ser diferente entre los grupos, seguramente debido al bajo número de nidos que llegaron al final del ciclo de nidificación (n= 1, 10, 0, 4, 1, respectivamente). En la Tabla 5.3 se observa que los nidos EC tuvieron bajo éxito debido a la alta predación y que, de los nidos de Canal 2, los no disturbados tuvieron un 21.7 % de éxito, los parasitados sin picar (0/1) un 14.3 %, los picados no parasitados (1/0) sólo un 12.5 % y los picados y parasitados (1/1) un 4 %.

Tabla 5.3: Porcentaje de nidos predados, abandonados y exitosos en los nidos de los cinco grupos encontrados durante la construcción y puesta y visitados diariamente hasta que fallaron o fueron exitosos (N= 123). El tamaño de cada muestra se indica en paréntesis. Nomenclatura de los nidos igual que en Tabla 5.1.

	nidos EC (a)	nidos 0/0 (b)	nidos 0/1 (c)	nidos 1/0 (d)	nidos 1/1 (e)	contrastes signific. p < 0.0025
Predados	84.6 (11)	69.6 (32)	71.4 (5)	25 (8)	40 (10)	
Abandonados	7.7 (1)	8.7 (4)	14.3 (1)	62.5 (20)	56 (14)	
Exitosos	7.7 (1)	21.7 (10)	14.3 (1)	12.5 (4)	4 (1)	NS
N total	13	46	7	32	25	

5.3.11 Comparación entre nidos no picados ni parasitados:

Los nidos de "El Campillo" y los 0/0 son, lógicamente, los más similares en sus parámetros reproductivos (Tabla 5.4). No hay diferencias entre ellos en el tamaño A de puesta, en los huevos que llegan al momento de eclosión, en el número de volantones que producen, en la supervivencia de huevos en el nido, y en el éxito de eclosión, de cría o el éxito

reproductivo. Sin embargo, al incluir los nidos encontrados en puesta e incubación temprana también se observa que en Canal 2 el tamaño de puesta B es menor que el A. Es decir, aún cuando los nidos no fueron aparentemente afectados por los tordos, i.e. no fueron picados ni parasitados, el número de huevos en las puestas de Canal 2 ya se había reducido en algunos nidos antes de que fueran encontrados. Y aunque el tamaño de puesta A (estimador no sesgado del número de huevos puestos) es igual en ambos grupos, nacen menos pichones en la colonia parasitada. La proporción de nidos abandonados fue similar en los dos grupos.

5.3.12 Comparación entre los nidos no picados del Canal 2:

Al comparar los nidos no picados ni parasitados (0/0) con los nidos solamente parasitados (0/1), se advierte que la presencia del huevo o pichón parásito no afectó prácticamente a los varilleros (Tablas 5.1, 5.2 y 5.3). Los nidos solamente parasitados no sufrieron la picadura de sus huevos y los grupos no difieren en el tamaño de puesta (A y B) ni tampoco en el número de huevos que llegaron a la eclosión. Tampoco difieren en el número de pichones nacidos, la supervivencia de huevos, el éxito de cría o el éxito global. Los nidos parasitados produjeron más volantones, pero es probable que este resultado sea producto del reducido tamaño de la muestra que llegó a ese estadio ($n=1$). En cambio, se detectó un efecto negativo del parasitismo en el éxito de eclosión. El abandono de nidos, que está relacionado con las picaduras (4.3.8), fue similar en los nidos 0/0 y 0/1. El éxito de los nidos parasitados fue menor probablemente debido a la predación de nidos con pichones de tordo (4.3.4).

5.3.13 Comparación entre los nidos no parasitados de Canal 2:

En la gran mayoría de los estudios de parasitismo de cría se reportan valores de éxito reproductivo para dos tipos de nidos: los parasitados y los no parasitados. Mientras que este análisis permite analizar los costos del parasitismo del tordo renegrido (i.e. presencia del huevo y pichón parásito), no permite cuantificar los costos del comportamiento de picadura de huevos del hospedador. Los nidos parasitados (0/1, 1/1) son así comparados contra los

nidos no parasitados (0/0, 1/0), sin considerar que en este último grupo se incluyen nidos que pueden haber sufrido una importante merma de su éxito reproductivo a causa de las picaduras que realiza el parásito (nidos 1/0).

Los nidos 0/0 no mostraron diferencias con los 1/0 en el tamaño de puesta A, y en el éxito de eclosión y de cría. Sin embargo, fueron diferentes en la mayoría de las variables consideradas (Tabla 5.4). Los nidos picados tuvieron un menor tamaño de puesta B, menor número de huevos al final de la incubación, de pichones nacidos y de volantones. También mostraron una menor supervivencia de huevos y éxito reproductivo. La proporción de nidos abandonados fue mayor en el grupo con huevos picados y el éxito de nidificación fue del 12.5 % contra el 21.7 % de los nidos no picados ni parasitados. Estos datos demuestran que los costos de las visitas del parásito a los nidos no parasitados fueron altos.

5.3.14 Comparación entre los tres grupos de nidos no parasitados:

Finalmente, en la Tabla 5.4 se resume la información sobre las diferencias significativas que existen en distintas variables reproductivas entre los tres grupos de nidos no parasitados. La inclusión de nidos 1/0 junto con los nidos 0/0 subestima los efectos de la presencia de parásitos en el área y también los parámetros reproductivos del hospedador ya que considera a todos los nidos como si fueran 0/0.

Tabla 5.4. Comparación de variables reproductivas entre los tres grupos de nidos de varillero no parasitados (EC, 0/0, 1/0).

	<u>Nidos EC</u>	<u>Nidos 0/0</u>	<u>Nidos 0/1</u>
Tamaño de puesta H1A	=		=
Tamaño de puesta H1B	>		>
Huevos al final de la incubación (H2)	=		>
Pichones nacidos	>		>
Volantones producidos	=		>
Supervivencia de huevos (H2/H1A)	=		>
Supervivencia de huevos (H2/H1B)	=		>
Exito de eclosión	=		=
Exito de cría	=		=
Abandono de nidos	=		>

5.4 Discusión

Los resultados muestran que para evaluar la totalidad de los costos que impone *Molothrus bonariensis* sobre el éxito reproductivo de sus hospedadores no basta con comparar nidos parasitados y no parasitados. Es necesario, en cambio, comparar nidos no parasitados ni visitados por los tordos (0/0) con los nidos picados y/o parasitados por ellos (0/1, 1/0, 1/1). De ser posible, esta comparación es preferible hacerla con nidos pertenecientes a un área no utilizada ni visitada por los parásitos (EC). En efecto, aún en los nidos aparentemente no disturbados por los tordos (0/0) se encontró que el número de huevos del hospedador se redujo durante la puesta e incubación y nacieron menos pichones que en los nidos EC. Si no existe la posibilidad de utilizar un área libre de tordos renegrados es imperioso, al menos, considerar las picaduras de huevos en nidos no parasitados como un importante costo generado por este parásito a sus hospedadores.

Para evitar la subestimación del costo de las picaduras es necesario, también, calcular el tamaño de puesta del hospedador utilizando únicamente los nidos encontrados en construcción que son seguidos diariamente. Los tordos renegrados pican huevos del hospedador tan pronto como éstos son puestos y la inclusión de nidos encontrados en puesta o incubación temprana produce un sesgo sistemático en los datos.

5.4.1 Destrucción de huevos por los tordos renegrados:

La destrucción de huevos en nidos parasitados por los tordos renegrados ha sido descripta bajo la forma de tres comportamientos distintos, mencionados aquí en creciente orden de importancia: consumo, remoción y picadura de huevos.

El consumo de huevos por parte de los tordos renegrados no está documentado. Fue brevemente mencionado por Hudson (1874) quien describió los tres comportamientos potenciales de destrucción de estos parásitos sin proveer datos sobre la frecuencia con que

ocurren. En modo similar, Hoy y Ottow (1964) especularon sobre el uso potencial de los huevos para alimentación, pero sólo describieron huevos picados o faltantes en los nidos.

La remoción de huevos por tordos renegridos no está mejor documentada que el consumo. Los casos documentados de tordos llevando huevos en el pico son, hasta donde se pudo averiguar, inexistentes, y el menor tamaño de puesta de los nidos parasitados en comparación con los no parasitados no es una prueba de que la remoción sea hecha por los tordos, tal como afirma Ortega (1998). La reducción de la puesta del hospedador puede ocurrir de dos modos distintos: porque los tordos se llevan los huevos del hospedador o, más probablemente, porque los hospedadores sacan del nido los huevos que han sido dañados. Las aves remueven las cáscaras de huevo y otros objetos potencialmente peligrosos (Kemal y Rothstein 1988) y si algunos huevos han sido picados los hospedadores los remueven, independientemente de la especie a que pertenezcan. En la mayoría de los trabajos publicados los nidos no son revisados diariamente; así los investigadores tienen bajas probabilidades de encontrar huevos picados antes de que éstos sean removidos por los hospedadores. La desaparición de huevos en nidos parasitados es, entonces, erróneamente atribuida a los parásitos. Gracias a las visitas diarias a los nidos de varillero, en este trabajo se detectaron picaduras en un 70 % de los huevos que luego desaparecieron de los nidos (4.3.8), lo que indicaría que son los hospedadores los que remueven los huevos y no los tordos. No es probable, además, que los tordos piquen los huevos y hagan una segunda visita para sacarlos de los nidos, por lo que la explicación más parsimoniosa es atribuir la remoción al hospedador y no al parásito (Rothstein 1982).

La picadura de huevos en nidos parasitados por tordos renegridos ha sido documentada y mencionada por varios autores (Hoy y Ottow 1964; Post y Wiley 1977; Fraga 1978; Mermoz y Rebores 1994; Nakamura y Cruz 1999), quienes indican que es uno de los costos más importantes del parasitismo a través de la reducción de la producción de volantones o por el abandono causado por la rotura de huevos. Por otro lado, las picaduras de huevos por tordos renegridos en nidos no parasitados también han sido

mencionadas (Lichtenstein 1998; Nakamura y Cruz 1999), pero no incluidas en el cálculo de los costos sufridos por el hospedador.

El comportamiento de picadura de huevos por el tordo renegrido ha sido descrito en toda su área de distribución (Hoy y Ottow 1964, Post y Wiley 1977, Fraga 1978, Cruz et al. 1990) y parece ser un comportamiento común en la especie. La frecuencia con que lo realizan, en cambio, difiere entre los distintos estudios y esto puede atribuirse a: a) diferencias en las densidades de parásitos y hospedadores (Post y Wiley 1977), b) diferencias comportamentales entre las poblaciones (Post y Wiley 1977), y c) diferencias en el modo en que se han recolectado los datos, es decir, en la frecuencia con que se inspeccionan los nidos. Si la frecuencia de inspección no es diaria y los hospedadores remueven los huevos dañados, las picaduras hechas por tordos pueden pasar desapercibidas o ser atribuidas a la predación parcial de los nidos. La función de las picaduras de huevos que realizan los tordos renegridos se discute en el Capítulo VII de esta Tesis.

5.4.2 Destrucción de huevos por otras especies de tordos parásitos:

El tordo de cabeza marrón *Molothrus ater* ha sido ocasionalmente observado comiendo huevos de sus hospedadores (Scott et al. 1992; Sealy 1994), aunque no parece que la ganancia nutricional sea importante y motive la destrucción de los huevos (Sealy 1992). La remoción de huevos, en cambio, ha sido frecuentemente descrita en nidos parasitados (Sealy 1992; Peer y Sealy 1999) y, menos frecuentemente, en nidos no parasitados (Blincoe 1935; Arcese et al. 1992, 1996; Arcese y Smith 1999). Diversos autores mencionan que los tordos de cabeza marrón no remueven los huevos en el momento de parasitar, sino que retornan al nido para hacerlo (Sealy 1992). La frecuencia de inspección de los nidos, sin embargo, impide descartar la posibilidad de que los hospedadores remuevan los huevos si éstos han sido dañados. Como ya fue discutido en el caso de *Molothrus bonariensis*, una segunda visita al nido parasitado con el solo objeto de remover uno o más huevos del hospedador no parece ser razonable. En especial si se tiene en cuenta que el encuentro de un tordo de cabeza marrón en el nido causa directamente el abandono en al menos un

hospedador (Burhans, en prensa). Además, remover huevos luego de haber parasitado el nido es potencialmente costoso ya que corren el riesgo de remover sus propios huevos, a menos que hayan desarrollado el reconocimiento de los huevos propios. Los tordos de cabeza marrón también pican huevos de sus hospedadores (Rogers et al. 1997), aunque este comportamiento parece ser infrecuente. Su escasa ocurrencia en la literatura podría deberse, en parte, a la reducida probabilidad de detección de las picaduras en nidos que son visitados con baja frecuencia.

El tordo de pico corto *Molothrus rufoaxillaris* pica huevos de su principal hospedador, el tordo músico *Molothrus badius*, y ocasionalmente los come (Fraga 1986). El daño que causa a los nidos de su hospedador mediante las picaduras es semejante al que le causan los tordos renegrados, quienes también parasitan a ese hospedador. Fraga ha observado a los tordos de pico corto picando huevos en nidos experimentales, pero no encontró indicios de que piquen huevos en nidos que no parasitan. Sin embargo, la frecuencia e intensidad de parasitismo en este sistema es muy alta: en tres de las cinco áreas estudiadas por él y otros autores, el parasitismo fue del 100 % y en las dos restantes fue mayor que el 83 % (Hoy y Ottow 1964; Mason 1980; Fraga 1986); además, el parasitismo múltiple parece ser la regla en ese sistema (Fraga 1998). No se puede, entonces, afirmar que este parásito sólo pica huevos en nidos que parasita ya que estos tordos parecen estar limitados por la densidad poblacional de su principal hospedador.

Por último, los tordos bronceados *Molothrus aeneus* también destruyen huevos de sus hospedadores mediante picaduras, y lo hacen en nidos parasitados (Carter 1986; Peer y Sealy 1999) y no parasitados, aunque este último costo no ha sido considerado en el análisis sobre el impacto que causan estos parásitos a sus hospedadores (Peer y Sealy 1999).

5.4.3 Riesgo potencial de las picaduras para los hospedadores de los tordos parásitos:

Todas las especies de tordos parásitos recién mencionadas han expandido recientemente o continúan expandiendo su área de distribución geográfica.

En efecto, los tordos de cabeza marrón han avanzado los últimos dos siglos desde las planicies centrales de Norteamérica en donde estaban asociados a los bisontes *Bison bison* (Friedmann 1929) hacia el oeste, donde la expansión de la agricultura, irrigación, desarrollo urbano y la presencia de ganado contribuyeron a su establecimiento (Rothstein 1994), y hacia el este, favorecidos por la fragmentación de bosques seguida de desarrollo agropecuario (Mayfield 1965). En el presente se reproducen regularmente en el estado de Florida y se han avistado en varias de las islas adyacentes (Cruz et al. 1998).

El tordo de pico corto, que parasita principalmente a los tordos músicos, se distribuía originalmente en el extremo sudeste de Brasil, Paraguay, Bolivia, Uruguay y Argentina hasta el valle del Río Chubut. En el presente está expandiendo su distribución en las zonas deforestadas del sudeste de Brasil (Willis y Oniki 1985). Durante su expansión en Brasil habría incorporado a un nuevo hospedador, el chopí *Gnorimopsar chopi* (Sick 1985; Fraga 1996). Tal como señala Fraga (1996), sin embargo, es posible que la interacción entre el parásito y este hospedador poco utilizado sea más antigua en el vecino Paraguay (Fraga 1996). Estudios realizados durante la época colonial (Azara 1802) describen pichones extraídos de nidos de chopí que concuerdan con la descripción de los tordos de pico corto.

El tordo bronceado, históricamente confinado al extremo sur del estado de Texas, Estados Unidos, México y América Central (Friedmann 1929), también ha aumentado su distribución geográfica y ahora se reproduce efectivamente desde California hasta Louisiana (Robbins y Easterla 1981). Como se encuentran regularmente durante el invierno en la península de Florida, algunos autores predicen que próximamente afectarán a los passeriformes de ese estado (Cruz et al. 1998).

Por último, los tordos renegridos ya no se encuentran únicamente en los pastizales y bosques abiertos de Sudamérica. En la actualidad, *M. b. bonariensis* se ha expandido hacia el sur del Río Colorado en la Patagonia y ha sido introducida en Chile donde sigue el avance de la frontera agropecuaria (Friedmann 1929; Hellmayr 1932; Johnson 1967). La subespecie *M. b. minimus* ha colonizado las Antillas, donde es responsable de la casi extinción de uno de sus hospedadores (Wiley et al. 1991), y también han invadido el estado

de Florida en Estados Unidos (Post et al. 1993), generando alarma sobre su establecimiento en poblaciones estables (Cruz et al. 1998).

La invasión de nuevas áreas por los tordos parásitos y la adquisición de nuevos hospedadores provee la oportunidad de estudiar el éxito reproductivo de éstos en áreas todavía no exploradas por los parásitos y compararlo con el que tienen en las áreas parasitadas. El comportamiento de picaduras o remoción de huevos de los hospedadores es común en todas las especies antes mencionadas. Si, por ejemplo, el tordo renegrado se establece efectivamente en Norteamérica, sus nuevos hospedadores sufrirán los costos de parasitismo y/o de las picaduras de huevos que realizan durante la inspección de nidos. En modo semejante, los nuevos hospedadores de los tordos bronceados, de cabeza marrón y de pico corto, podrían ser perjudicados por la destrucción de huevos en nidos parasitados y también en los no parasitados. Se sugiere, entonces, que en los próximos estudios se incluya este costo adicional de la presencia de tordos parásitos en el área de nidificación de los hospedadores, aún cuando no se haya detectado parasitismo en las especies nativas.

Asimismo, la expansión de la distribución geográfica no implica una disminución de la presión que ejercen sobre sus hospedadores en las áreas de distribución histórica y también en ellas es importante medir el efecto de los parásitos en todos los nidos de las especies afectadas.

En el siguiente capítulo se presentan datos del efecto que la distribución espacial y temporal de los nidos de varillero tienen sobre la probabilidad de que sus nidos sean picados, parasitados, abandonados y/o predados. Se discute la efectividad de la nidificación colonial en reducir los costos que causan los tordos renegrados.

Capítulo VI

Beneficios de la nidificación colonial en el varillero

6.1 Introducción

Las aves de zonas templadas sincronizan sus actividades reproductivas con sus conoespecíficos durante una corta temporada y esto se debe, en parte, a la súbita disponibilidad de recursos con que alimentan a sus pichones (Lack 1968). Además de sincronizarse, algunas especies se agregan espacialmente y forman colonias de parejas que nidifican a relativamente corta distancia en comparación con el hábitat que tienen disponible para nidificar. Las ventajas que se han invocado para explicar estas agregaciones espaciales incluyen una mayor capacidad de encontrar comida, obtener cópulas extramaritales, obtener información de los individuos que se reproducen exitosamente y disminuir el riesgo de predación (ver revisiones de Wittenberger y Hunt 1985; Brown y Brown 1996; Danchin y Wagner 1997).

La mayoría de los estudios sobre el éxito reproductivo de las aves encuentran que la predación es la principal causa de fracaso del nido (Ricklefs 1969; Martin 1993) y ese patrón general se cumple para ictéridos como el varillero de ala roja *Agelaius phoeniceus* (Searcy y Yasukawa 1995, Beletsky 1996, Weatherhead y Sommerer 2001), el mirlo de capucha amarilla (*Agelaius icterocephalus*, Wiley y Wiley 1980), el cacique (*Cacicus cela*, Robinson 1985), el pecho amarillo (Mermoz y Rebores 1994, 1999), y el varillero

de ala amarilla (Capítulos III y IV). Entre las ventajas de la agregación espacial contra la predación que se han propuesto están: a) un aumento en la detección de predadores, b) la eficacia de la defensa comunitaria (mobbing), y c) el efecto de dilución (Wittenberger y Hunt 1985; Brown y Brown 1996). En los ictéridos se han encontrado evidencias de estos últimos dos mecanismos. En los varilleros de ala roja y en los caciques se ha observado que la sincronización de intentos de nidificación aumenta el éxito de nidificación porque la probabilidad individual de predación es menor debido a la defensa grupal, al efecto de dilución o a ambos (Robertson 1973; Robinson 1985; Westneat 1992; Beletsky y Orians 1996).

En cambio, los efectos de la sincronización y la agregación espacial sobre las probabilidades de parasitismo no han sido casi investigados. La sincronización de la puesta de huevos, pero no la agregación espacial de los nidos, disminuye la proporción de nidos del arañero amarillo *Dendroica petechia* parasitados por el tordo de cabeza marrón *Molothrus ater* (Clark y Robertson 1979). También Martínez et al. (1996) demostraron las ventajas de la sincronización y la agregación espacial en las urracas *Pica pica* para reducir el parasitismo del críalo europeo *Clamator glandarius*. Estos estudios han descrito las ventajas de la nidificación sincronizada ante el parasitismo de cría en hospedadores no coloniales, pero los trabajos sobre la agregación temporal y espacial de hospedadores coloniales y su relación con el parasitismo son muy escasos. Por ejemplo, el parasitismo del tordo de cabeza marrón es bajo en los nidos del varillero de ala roja ubicados en zonas de alta densidad de nidificación (Friedmann 1963; Robertson y Norman 1977; Freeman et al. 1990); también Wiley y Wiley (1980) describen que la agregación temporal de los nidos de la monjita *Agelaius icterocephalus*, disminuye la probabilidad de parasitismo del tordo renegrado, pero no realizaron estudios sobre la distribución espacial de los nidos.

El único estudio en que se realizó un análisis detallado del efecto de la agregación temporal y espacial sobre el parasitismo de cría y el éxito de nidificación es el de Clotfelter y Yasukawa (1999). Ellos no encontraron efectos de la agregación de nidos en el éxito de nidificación. Los nidos de varillero de ala roja parasitados por el tordo de

cabeza marrón habían sido menos sincrónicos con sus vecinos más cercanos y se hallaban más lejos de su vecino activo más cercano que los nidos que no fueron parasitados. Con excepción de ese trabajo, no hay información detallada sobre el efecto de la proximidad de vecinos activos (agregación espacial y temporal) sobre la probabilidad diaria de parasitismo y sólo uno sobre su impacto en la probabilidad de predación (Weatherhead y Sommerer 2001).

Los varilleros nidifican en bañados formando colonias y utilizan sólo una pequeña porción del hábitat y la vegetación disponible para construir sus nidos (Orians 1980; obs. pers.). Son socialmente monógamos y la construcción e incubación es realizada por las hembras, aunque ambos sexos comparten equitativamente el trabajo de alimentación de los pichones (Orians 1980). Las principales causas de pérdida de los nidos son la predación y la deserción causada por las picaduras de tordos renegridos (4.3.4 y 4.3.8). El parasitismo también reduce severamente el éxito de nidificación de un 17 % en nidos no parasitados a un 3 % en nidos parasitados.

En este capítulo se presentan datos del efecto que la agregación temporal y espacial tienen sobre las probabilidades diarias de que un nido picaduras y/o parasitismo del tordo renegrido y sobre su probabilidad de éxito.

6.2 Métodos

6.2.1 Recolección de datos:

Se utilizaron únicamente los datos de los nidos encontrados en los bañados que bordean el Canal 2 por ser éstos los nidos que recibieron parasitismo y picaduras. Se encontraron 213 nidos activos de varillero de ala amarilla: 81 durante la construcción, 42 durante la puesta, 80 durante la incubación y 10 luego de que los pichones eclosionaron. Todos los nidos estaban contruidos en totoras (*Typha* spp.), la especie predominante en el bañado. La mayoría de los nidos estaban agrupados en dos grandes colonias separadas por menos de 2 km. de distancia. El primer grupo, de 78 nidos, estaba ubicado en un área de 120 x 50 m; el segundo grupo, de 120 nidos, se hallaba ocupando un área de 300 x 40 m. Ambas colonias se iniciaron a mediados de Octubre y toda su actividad de nidificación había cesado a fines de Diciembre. Las tasas de parasitismo, abandono, predación y éxito de nidificación fueron semejantes en las dos colonias y sus datos fueron analizados en conjunto. Otras dos pequeñas colonias de 6 y 9 nidos respectivamente se hallaban entre los dos grandes grupos. Estas se iniciaron a mediados de Octubre y terminaron a fines del mismo mes luego de que todos sus nidos sufrieron alta pérdida de huevos por picaduras hechas por los tordos y un 100 % de parasitismo. Sus datos no fueron incluidos en el análisis.

Luego de la temporada reproductiva, se colocaron estacas en toda la zona de nidificación formando una grilla con celdas de 10 x 10 m y se midió la posición de cada nido (con una precisión de 1 m) como coordenadas X e Y. Los nidos fueron numerados con cintas y visitados diariamente hasta que fallaron o los volantones los dejaron exitosamente. Para cada nido se registró el inicio (día en que apareció el primer huevo del hospedador) y fin, las fechas en que ocurrió el parasitismo, picadura o pérdida de huevos y si el nido fue abandonado, predado o se emanciparon volantones de varillero o de tordo. Para los nidos encontrados durante la puesta, su fecha de inicio se estimó considerando el

número de huevos presentes en el nido; para los nidos encontrados durante la incubación o con pichones, el inicio se estimó teniendo en cuenta el tamaño de puesta, el período de incubación (3 huevos y 12-13 días, respectivamente) y las curvas de crecimiento de los pichones (4.3.3).

En cada visita se registró el número de huevos del hospedador y del parásito y la presencia de picaduras o rajaduras en los huevos. Se consideraron parasitados todos los nidos en los que había un huevo o pichón de tordo y abandonados a aquellos nidos cuyos huevos estuvieron fríos en dos visitas consecutivas y no eran atendidos por varilleros. Se consideraron predados aquellos nidos en los que todos los huevos o pichones desaparecieron entre dos visitas consecutivas (Weatherhead y Sommerer 2001).

6.2.2 *Análisis temporal:*

Para analizar el efecto de la sincronización de *Agelaius phoenicius* sobre la predación y el éxito de nidificación, Westneat (1992) definió como "vecinos temporales" a aquellos nidos en los que la puesta se había iniciado a lo sumo dos días antes o dos días después que cada nido focal. Martínez et al. (1996) utilizaron esa definición de sincronización porque consideraron que daba una medida cuantitativa del número de nidos de urracas disponibles para el parasitismo del críalo europeo. En este trabajo, en cambio, se quiere medir el efecto que la sincronización tiene sobre las picaduras de huevos que realizan los tordos, el parasitismo, el abandono y la predación de nidos. Como a) las picaduras de huevos por tordos ocurren durante toda la puesta e incubación (Capítulo VII), b) la mayoría de los eventos de parasitismo ocurren durante los 6 días posteriores al inicio de la puesta (Fig.3.4) aunque también pueden ocurrir después, y c) la mayoría de los casos de abandono y predación ocurren durante la puesta e incubación (Tablas 3.1 y 3.2), se decidió considerar como vecinos temporales de cada nido focal a todos los nidos activos en puesta e incubación.

En el cálculo de la probabilidad de picaduras, parasitismo, abandono o predación, debe considerarse la oferta de nidos activos (no abandonados ni predados) a los que esos

eventos podrían afectar. Para estimar la disponibilidad real de nidos se utilizó el día-nido, i.e. día de un nido activo, como unidad de medida (Mayfield 1975). Por ejemplo, un nido que estuvo activo durante cuatro días equivale así a dos nidos que estuvieron activos durante dos días cada uno, y a 4 nidos activos durante un día cada uno. Se dividió la temporada reproductiva en períodos de 5 días y se determinó para cada uno el número de días-nido y el número de eventos de picadura, parasitismo, predación y abandono. Se calculó la probabilidad diaria de picaduras de huevos, parasitismo, abandono y predación como el número de casos observado en cada período sobre el número de días-nido del período. Por las razones ya expuestas se restringió el análisis a los nidos con huevos.

6.2.3 *Análisis espacial:*

En el único estudio realizado en ictéridos sobre el efecto de la agregación temporal y espacial de nidos de *Agelaius phoenicius* en las probabilidades de predación, Weatherhead y Sommerer (2001) establecieron las siguientes categorías: llamaron "vecinos primarios" a aquellos nidos ubicados en el mismo territorio que el nido focal, "vecinos secundarios" a los nidos ubicados dentro del territorio o en territorios adyacentes al del nido focal y "vecinos terciarios" a todos los nidos ubicados en el mismo bañado. Sin embargo no proveyeron el tamaño de los territorios ni el número de nidos que contienen y por lo tanto es difícil estimar la distancia involucrada en su análisis. Además los varilleros no defienden territorios de sus conespecíficos (Orians 1980) y sus nidos se hallan muy agrupados, por lo que esa terminología no es aplicable al caso de los varilleros.

En este trabajo se analizó el efecto de la agregación espacial de nidos sincrónicos de varillero en las probabilidades de picaduras de huevos, parasitismo, abandono y predación. Se registró, para cada nido focal durante cada día que estuvo activo, el número de vecinos cercanos que se hallaban en puesta o incubación. Se consideraron vecinos cercanos a aquellos nidos activos y con huevos que se hallaban dentro de una circunferencia con un radio de 5 m y centro en el nido focal. Se tomó esa distancia porque

un análisis preliminar mostró que si se consideraba un radio menor (1 ó 2 m) la mayoría de los nidos no tenían vecinos cercanos, mientras que si se consideraba un radio mayor (10 m) sólo unos pocos nidos no tenían vecinos cercanos. Al utilizar un radio de 5 m aproximadamente el 50 % de los nidos no tuvo vecinos y el otro 50 % tuvo entre 1 y 4 vecinos.

Para cada nido con picaduras de huevos y/o parasitismo, se consideró el número de vecinos cercanos que había el día en que fueron picados y/o parasitados. Para los nidos que no fueron picados y/o parasitados se utilizó el número promedio diario de vecinos durante la puesta e incubación o hasta que el nido dejó de estar activo. Para cada nido que dejó de ser activo se consideró el número de vecinos cercanos que había el día en que fue abandonado o predado. Para cada nido que terminó exitosamente se consideró el promedio diario de vecinos durante la puesta e incubación.

6.2.4 Análisis estadístico:

Se utilizaron correlaciones de Spearman para analizar la asociación entre la disponibilidad de nidos en la temporada y la probabilidad diaria de picaduras, parasitismo, abandono y predación. Para analizar el efecto del número de vecinos cercanos sobre la probabilidad diaria de picaduras, parasitismo, abandono y predación se utilizaron regresiones logísticas.

6.3 Resultados

6.3.1 Efectos de la agregación temporal y espacial sobre las picaduras de huevos:

La gran mayoría de las parejas de varillero sincronizaron el inicio de sus nidos entre sí, por lo que hubo pocos nidos de varillero al inicio y al final de la temporada. En cambio, frecuencia de picaduras de huevos fue máxima al inicio y al final de la temporada (Fig. 6.1). Es decir, cuanto más sincronizados estuvieron los nidos de varillero (mayor agregación temporal) menor fue la probabilidad diaria de que un nido reciba picaduras ($r_s = -0.80$, $p < 0.01$; Fig. 6.2). Sin embargo, el número de vecinos cercanos (agregación espacial) no tuvo efecto en la probabilidad de que los nidos reciban picaduras (regresión logística, $\chi^2 = 0.01$, $p > 0.9$). Los nidos con más vecinos activos cercanos tuvieron la misma probabilidad de recibir picaduras que los nidos solitarios.

6.3.2 Efectos de la agregación temporal y espacial sobre el parasitismo:

Al igual que en el caso de las picaduras, mientras que la disponibilidad de nidos fue baja al inicio y al final de la temporada por la sincronización entre los varilleros, los eventos de parasitismo fueron más frecuentes durante esos períodos y relativamente escasos durante el pico de oferta de nidos (Fig. 6.1). Por consiguiente, a mayor cantidad de nidos disponibles para el parásito (agregación temporal) menor fue la probabilidad diaria de que un nido sea parasitado ($r_s = -0.64$, $p < 0.05$; Fig. 6.3). La proximidad de los nidos de varillero también estuvo relacionada con una disminución de la probabilidad de parasitismo. A mayor número de vecinos cercanos menor fue la probabilidad de que ese nido sea parasitado (regresión logística, $\chi^2 = 6.1$, $p < 0.01$). Es más, los nidos sin vecinos cercanos fueron los únicos que recibieron parasitismo doble, mientras que los nidos que tuvieron 3 ó 4 vecinos cercanos nunca fueron parasitados (Fig. 6.4).

6.3.3 Efectos de la agregación temporal y espacial sobre el abandono de nidos:

La probabilidad de que un nido sea abandonado en el estadio de huevos aumentó con el avance de la temporada reproductiva ($r_s = 0.85$, $p < 0.01$; Fig. 6.5). También aumentó la probabilidad de abandonar el nido cuando se incluyeron los nidos con pichones ($r_s = 0.52$, $p = 0.07$). Como el abandono de nidos aumentó con el avance de la temporada y la disponibilidad de nidos estuvo sincronizada (con pocos nidos al inicio y al final de la temporada), no se encontró asociación entre el abandono y la agrupación temporal de nidos ($r_s = -0.09$, $p > 0.7$; Fig. 6.6). Sin embargo, la falta de correlación entre la disponibilidad de nidos y el abandono pudo deberse a la ausencia de predadores al inicio de la nidificación. Los predadores pueden demorarse en detectar que se ha iniciado una colonia o forrajear en ella sólo cuando la densidad de aves es alta y favorecer así el abandono al final de la temporada y no al principio. Por lo tanto se repitió el análisis excluyendo los nidos que se iniciaron durante los primeros 10 días de la temporada (ver cuadrados en la Fig. 6.6); en ese período ninguno de los nidos fue abandonado. La probabilidad de que un nido sea abandonado ahora sí estuvo negativamente asociada a la cantidad de nidos disponibles ($r_s = -0.77$, $p < 0.05$). La probabilidad de abandonar los nidos mostró una tendencia a disminuir con el número de vecinos cercanos, aunque no alcanzó a ser una variación significativa (regresión logística, $\chi^2 = 3.1$, $p = 0.08$).

6.3.4 Efectos de la agregación temporal y espacial sobre la predación de nidos:

La probabilidad diaria de predación por nido también aumentó con el avance de la temporada reproductiva ($r_s = 0.77$, $p < 0.01$; Fig. 6.5). Este aumento en la probabilidad de predación se mantuvo cuando se extendió el análisis para incluir los nidos con pichones ($r_s = 0.88$, $p < 0.001$).

Al igual que con el abandono de nidos, como la predación aumentó con la temporada pero la oferta de nidos fue mínima al comienzo y al final de la temporada, no se encontró un efecto de la sincronización de nidos en la probabilidad de que un nido sea predado ($r_s = 0.11$, $p > 0.7$; Fig. 6.7). Como esta falta de correlación pudo deberse a que los predadores aún no habían detectado la incipiente colonia, o todavía no la utilizaban

como fuente de alimento, se repitió el análisis excluyendo los nidos que se iniciaron durante los primeros 10 días de la temporada (cuadrados en la Fig. 6.7); en ese período ninguno de los nidos fue predado. Igualmente, no se encontró efecto alguno de la agrupación temporal de nidos en la probabilidad de predación ($r_s = -0.41$, $p > 0.05$).

La probabilidad de predación, al igual que la de abandonar los nidos, mostró una tendencia a disminuir con el número de vecinos cercanos, aunque no alcanzó a ser una variación significativa (regresión logística $\chi^2 = 2.6$, $p = 0.11$, Fig. 6.8).

6.3.5 Efectos de la agregación temporal y espacial sobre el fracaso de nidos

El fracaso de los nidos (efecto combinado de abandonos y predación) aumentó muy significativamente con el avance de la temporada ($r_s = 0.93$, $p < 0.001$; Fig. 6.5) y, nuevamente, este resultado se confirmó cuando se extendió el análisis a los nidos con pichones ($r_s = 0.94$, $p < 0.001$).

Al excluir los nidos que se iniciaron en los primeros 10 días de la temporada, se encontró que hubo menos probabilidad de fracaso en los nidos más sincronizados ($r_s = -0.69$, $p < 0.05$).

La presencia de vecinos cercanos (agrupación espacial) redujo las probabilidades de fracaso de los nidos. Cuantos más vecinos cercanos tuvo un nido, menor fue su probabilidad de fracaso (regresión logística, $\chi^2 = 7.6$, $p < 0.01$; Fig. 6.8).

6.4 Discusión

En este trabajo se demostró que a) la agregación temporal de los nidos de varillero se asoció con una menor probabilidad de recibir picaduras de tordos renegridos; b) la agregación temporal y espacial de sus nidos se asoció con una menor probabilidad diaria de parasitismo; y c) la agregación temporal y espacial de sus nidos asoció a una menor probabilidad de fracaso. Estos resultados demuestran que los varilleros obtuvieron beneficios, al menos indirectos, por nidificar sincronizada y colonialmente.

6.4.1 Efecto de la agregación temporal y espacial de nidos de varillero en las picaduras y el parasitismo del tordo renegrado:

Los dos estudios previos realizados sobre los efectos de la nidificación colonial en las tasas de parasitismo encontraron diferencias significativas. La sincronización temporal de la nidificación de la monjita *Agelaius icterocephalus*, disminuyó la probabilidad de parasitismo del tordo renegrado (Wiley y Wiley 1980), pero no se analizó el efecto de la sincronización espacial. Clotfelter y Yasukawa (1999) encontraron un resultado similar en la interacción entre el varillero de ala roja y el tordo de cabeza marrón. Los nidos de *Agelaius phoenicius* que fueron parasitados estaban más alejados de sus vecinos activos más cercanos que los que no lo fueron.

Los tordos renegridos frecuentemente picaron huevos de varillero en los nidos que parasitaron (Tabla 3.2), pero también picaron muchos nidos que no parasitaron (Tabla 3.1), por lo que tanto las picaduras como el parasitismo deben ser considerados en el análisis de los costos que resultan de la visita de tordos a los nidos (Capítulo V).

La agregación temporal y espacial de los nidos de varillero redujo su vulnerabilidad al parasitismo de tordos renegridos. Cuanto más sincronizados fueron los nidos menos probabilidades tuvieron de ser picados o parasitados. El número de vecinos también redujo la probabilidad de parasitismo, aunque no la de recibir picaduras. No hay una explicación completamente satisfactoria a la falta de efecto del número de vecinos en la probabilidad de picaduras en los nidos. Sí se puede argumentar que los tordos pueden picar huevos con sólo acceder 1 ó 2 segundos al nido y tal vez en ese corto lapso de tiempo no alcanzan a ser repelidos. En cambio, un gran número de individuos realizando defensa grupal podría causar la fuga prematura de los tordos y reducir la probabilidad de que logren poner sus huevos, tarea que les lleva aproximadamente 40 segundos (Wiley y Wiley 1980).

Entonces, pese a que los tordos ponen sus huevos rápidamente, la agregación temporal y espacial de nidos protegió, al menos indirectamente, a los varilleros de ala amarilla. Esta protección puede derivar de un efecto de dilución del riesgo de parasitismo (Clark y Robertson 1979), o una mayor eficacia de la defensa grupal (Clark y Robertson 1979, Freeman et al. 1990). Martínez et al. (1996) obtuvieron resultados similares al analizar la sincronización de las urracas parasitadas por el críalo europeo. Ellos concluyeron, basados en la falta de respuesta del críalo ante la súbita disponibilidad de nidos y en la poco frecuente defensa grupal del hospedador, que la dilución del parásito es el mecanismo que protege a los nidos sincronizados de la urraca.

A diferencia de las urracas, los varilleros nidifican colonialmente y a veces ubican sus nidos a menos de 1 m de distancia de otros nidos activos. Aunque en este trabajo no se realizaron observaciones focales de defensa del nido, la defensa grupal es frecuentemente practicada por numerosos individuos de ambos sexos (obs. pers.) y, como vimos, existe una asociación significativa entre la agregación espacial y las probabilidades diarias de parasitismo. Estos datos sugieren que la es la defensa grupal lo que favorece a los varilleros frente a la acción de los parásitos; sin embargo, no permiten descartar que exista un efecto de dilución.

6.4.2 Efecto de la agregación temporal y espacial de nidos de varillero en el abandono de nidos:

Las probabilidades diarias de que un nido fuera abandonado aumentaron con el transcurso de la temporada y también dependieron de la disponibilidad temporal de nidos. Como vimos, los varilleros abandonaron los nidos en respuesta a la importante pérdida de huevos que causaron las picaduras hechas por los tordos (4.3.8). La probabilidad diaria de picaduras estuvo negativamente asociada a la agregación temporal de los nidos y afectó a una gran proporción de los primeros y los últimos nidos de la temporada. Sin embargo, la probabilidad diaria de abandono de nidos no siguió el mismo patrón sino que aumentó con el avance de la temporada.

En esta zona de estudio templada y estacional son comunes una disminución marcada del agua de los bañados y altas temperaturas sobre el final de la temporada reproductiva. Los varilleros no rechazan huevos de tordo renegrado (3.3.2), ya sea porque no los reconocen o porque el riesgo de dañar aún más a sus propios huevos aumenta si tratan de eyectar los del parásito. Cualquiera sea la causa, la combinación de una puesta ya dañada por el parásito y el deterioro de las condiciones ambientales puede favorecer que los varilleros abandonen rápidamente los nidos ya que no vale la pena invertir esfuerzo reproductivo en un nido severamente dañado (recordemos que se pierden en promedio 2 de los 3 huevos de varillero por nido picado) y donde existe la posibilidad de invertir esfuerzo en criar un pichón de tordo (Massoni y Reboreda 2001). Además los varilleros, al igual que otros ictéridos (Ortega y Cruz 1991; Peer y Bollinger 1997), pueden ser más propensos a abandonar los nidos cuando tienen pocos vecinos, tal como ocurre al final de la temporada.

6.4.3 Efecto de la agregación temporal y espacial de nidos de varillero en la predación:

La probabilidad diaria de predación también aumentó con el avance de la temporada reproductiva, pero no se vio afectada por la agregación temporal ni espacial de los nidos. Varios autores han propuesto que la nidificación colonial confiere ventajas

antipredatorias tales como una mayor detección de los predadores (Brown y Brown 1996), defensa grupal (Wilklund y Andersson 1994), o un efecto de dilución (Wittenberger y Hunt 1985; Westneat 1992). Sin embargo, la efectividad de la agregación espacial y temporal contra la predación depende del conjunto de predadores a enfrentar.

Los predadores potenciales de los varilleros en esta área de estudio incluyen a pequeños roedores y culebras, pirinchos *Guira guira*, aves rapaces como caranchos *Caracara plancus*, chimangos *Milvago chimango* y gavilanes planeadores *Circus buffoni*, y mamíferos más grandes como los zorrinos *Conepatus* spp. y comadrejas coloradas *Lutreolina crassicaudata*. Los varilleros realizan defensa grupal de los nidos (mobbing) si sus nidos son disturbados por predadores o investigadores (obs. pers.); este comportamiento, sin embargo, sólo puede ser útil ante agresores que no los superen por mucho en tamaño (Beletsky 1996) y es poco factible que sirva para detener a grandes predadores.

En el varillero de ala roja *Agelaius phoenicius* se observa que la efectividad de su nidificación colonial contra la predación depende de los predadores presentes en los distintos ambientes (Weatherhead y Sommerer 2001). En el oeste de Estados Unidos los predadores más frecuentes de nidos son aves pequeñas como las urracas de pico negro *Pica pica hudsonia* y la ratona de bañado *Cistothorus palustris*, y en esos casos la predación es menor cuanto mayor es la densidad de nidificación y el potencial de defender comunitariamente los nidos (Picman et al. 1988; Beletsky y Orians 1989). En contraposición, los grandes mamíferos son importantes predadores de nidos en el este de ese país (Robertson 1972; Picman et al. 1993; Weatherhead 1995). Coincidentemente con la hipótesis de Weatherhead y Sommerer (2001), en esos casos la nidificación sincrónica no provee ningún beneficio para evitar la predación.

La ausencia de beneficios contra la predación de nidos y la disminución de las probabilidades de parasitismo en nidos de varilleros agregados espacial y temporalmente sugieren que éstos sólo serían capaces de detener a pequeños predadores diurnos mediante la defensa comunitaria.

6.4.4 Efecto de la agregación temporal y espacial en el éxito y fracaso de los nidos de varillero:

Los nidos de varillero que estuvieron rodeados por muchos vecinos activos tuvieron una menor probabilidad diaria de fracaso (efecto combinado de abandono y predación). Como vimos, la probabilidad de abandono mostró una tendencia a disminuir con el número de vecinos cercanos aunque no así las picaduras de nidos que son su principal disparador. Una explicación posible es que los nidos con más vecinos hayan sufrido una menor rotura de huevos debido a la rápida partida de las hembras de tordo amenazadas por la defensa comunitaria. La predación de nidos también mostró una tendencia a disminuir con el número de vecinos, aunque no fue significativa. Tal vez esa tendencia refleja las ventajas parciales de la defensa grupal de los varilleros frente a predadores pequeños, aunque en términos generales son incapaces de detener a la mayoría de los predadores. Al combinar los efectos del abandono y la predación, se observa que los nidos más cercanamente agrupados tuvieron menor probabilidad de fracaso.

La agregación temporal de los nidos también redujo sus probabilidades de fracaso. Sin embargo, las parejas de varillero con mayor éxito de nidificación fueron aquellas que comenzaron a nidificar sincrónica y tempranamente. El éxito reproductivo de la mayoría de las especies de aves se reduce a medida que avanza la temporada reproductiva (Perrins 1970; Daan et al 1989; Nilsson 1994; Verhulst 1995) como consecuencia de la diferencia de calidad entre los individuos que se reproducen temprano o tarde, la variación estacional del ambiente o ambas cosas a la vez (Hochachka 1990; Verhulst et al 1995). En el caso de los varilleros la disminución del éxito reproductivo parece ser el resultado de un aumento estacional de la predación y la deserción de nidos, aunque no se puede excluir la posibilidad de que existan diferencias de calidad entre los individuos que nidifican temprano en la temporada y los que lo hacen al final.

6.4.5 Conclusiones:

El origen y mantenimiento de la nidificación colonial puede responder a numerosas causas entre las que se encuentran una mejor capacidad de forrajeo de los individuos, el acceso a información valiosa sobre los individuos reproductivos y una reducción del riesgo de predación (Wittenberger y Hunt 1985; Brown y Brown 1996; Danchin y Wagner 1997). En este trabajo no se realizaron mediciones tendientes a dilucidar cuál o cuáles de estos factores favorecieron la evolución de la nidificación colonial en los varilleros. Sin embargo, al menos en estas colonias, la agregación temporal y espacial de los nidos no disminuyó las probabilidades diarias de predación, al igual que ocurre en otras especies de ictéridos (Weatherhead y Sommerer 2001; Wiley y Wiley 1980).

Aunque la nidificación colonial no habría evolucionado exclusivamente como una respuesta al parasitismo de cría (Rothstein 1990), se han encontrado casos en los que provee protección contra él (Wiley y Wiley 1980; Friedmann 1929, 1963; Freeman et al 1990; Clotfelter y Yasukawa 1999). Estos beneficios, sin embargo, dependen en parte de la sincronización en la atención al nido de los hospedadores. Por ejemplo, aunque nidifican muy densamente, las oropéndolas *Psarocolius angustifrons* parten juntas de las colonias para alimentarse y los tordos gigantes *Scaphidura oryzivora* aprovechan la oportunidad para parasitar sus nidos. En cambio los caciques de rabadilla amarilla *Cacicus cela* nunca dejan solas las colonias y no son parasitados (Robinson 1988), mientras que las colonias de oropéndolas de Montezuma *Psarocolius montezuma* son más visitadas por los tordos cuando la mayoría de las aves no se encuentran presentes (Webster 1994).

Los beneficios de reducir las probabilidades de parasitismo son muy altos para los varilleros ya que su éxito de nidificación cae desde un 17 % en nidos no parasitados a sólo el 3 % en los nidos parasitados. En este trabajo no se realizaron observaciones focales de atención al nido. Sin embargo, debido al alto número de individuos nidificantes y a la extensión que ocupan sus colonias, se cree poco factible que los varilleros sincronicen sus viajes de alimentación dejando la colonia completamente

abandonada. Por lo tanto es posible que siempre haya un número considerable de individuos dispuestos a realizar defensa grupal.

En el capítulo siguiente se discute la posible función adaptativa del comportamiento de los tordos renegridos de picar huevos en los nidos de sus hospedadores.

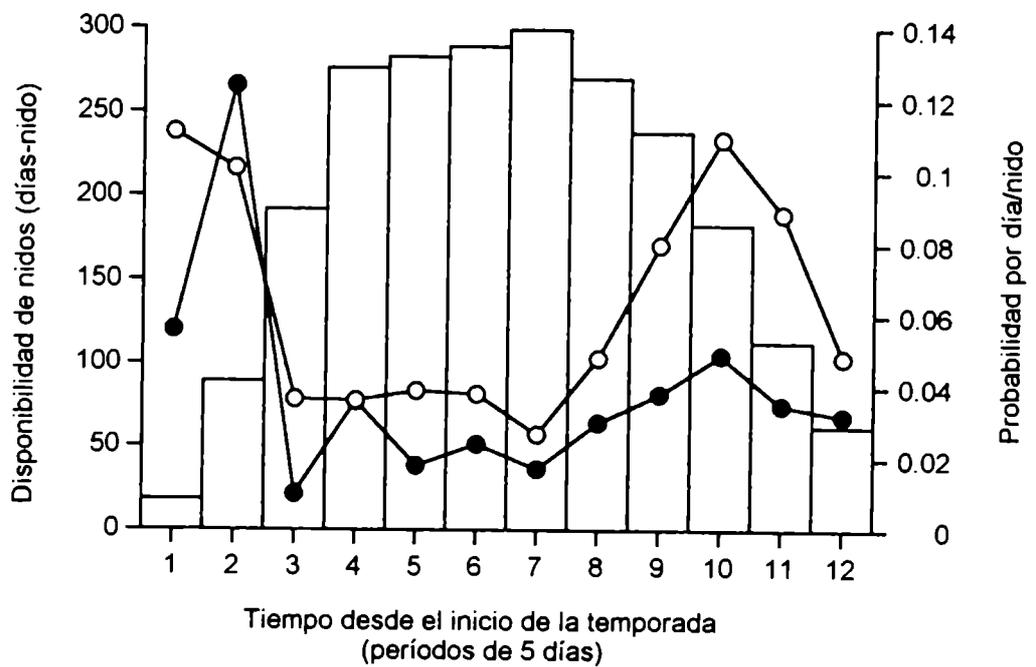


Figura 6.1: Patrones estacionales de la disponibilidad de nidos de varillero y de la probabilidad diaria de que los nidos recibieran picaduras y parasitismo. Las barras muestran la disponibilidad de nidos a lo largo de la temporada, expresada como días-nido, en periodos de 5 días (días 1-5, 6-10, etc.). El inicio de la temporada reproductiva corresponde al día en que fue puesto el primer huevo de varillero. Las líneas muestran la probabilidad diaria (por nido) de que los nidos fueran picados (○), o parasitados (●).

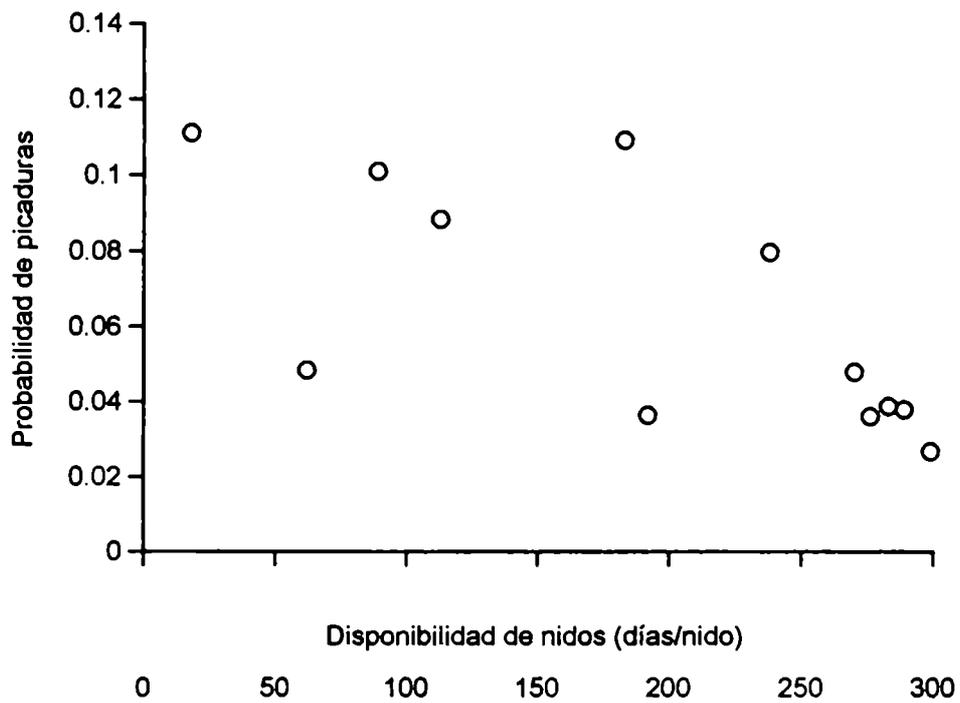


Figura 6.2: Probabilidad diaria (por nido) de que los nidos recibieran picaduras en función de la cantidad de nidos que estaban disponibles para el parásito, en periodos de 5 días.

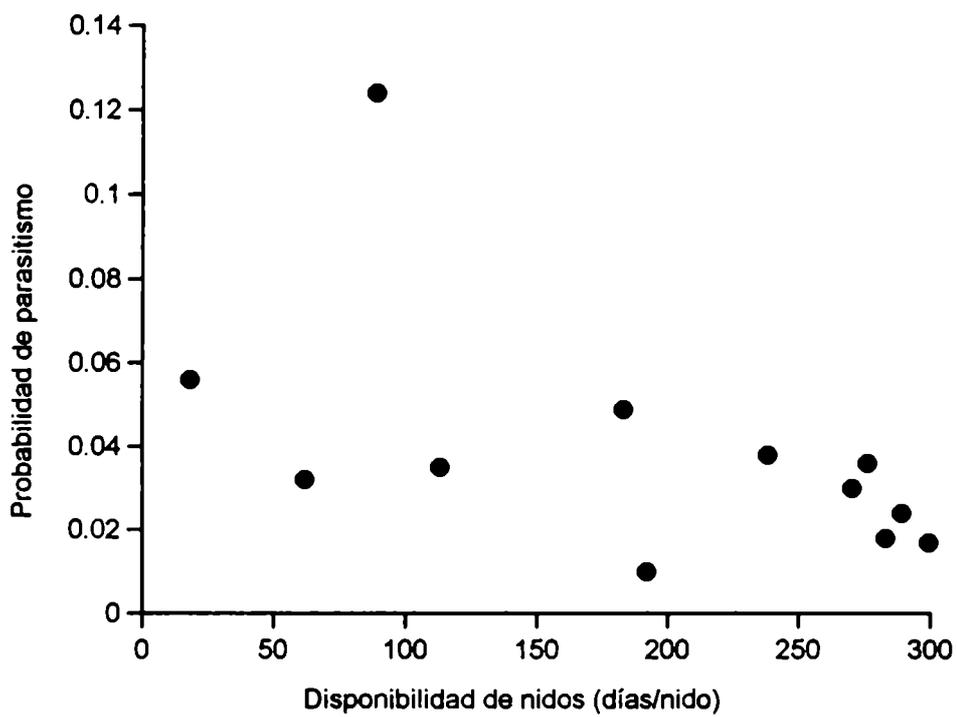


Figura 6.3: Probabilidad diaria (por nido) de que los nidos de varillero fueran parasitados en función de la cantidad de nidos disponibles para el parásito, en periodos de 5 días.

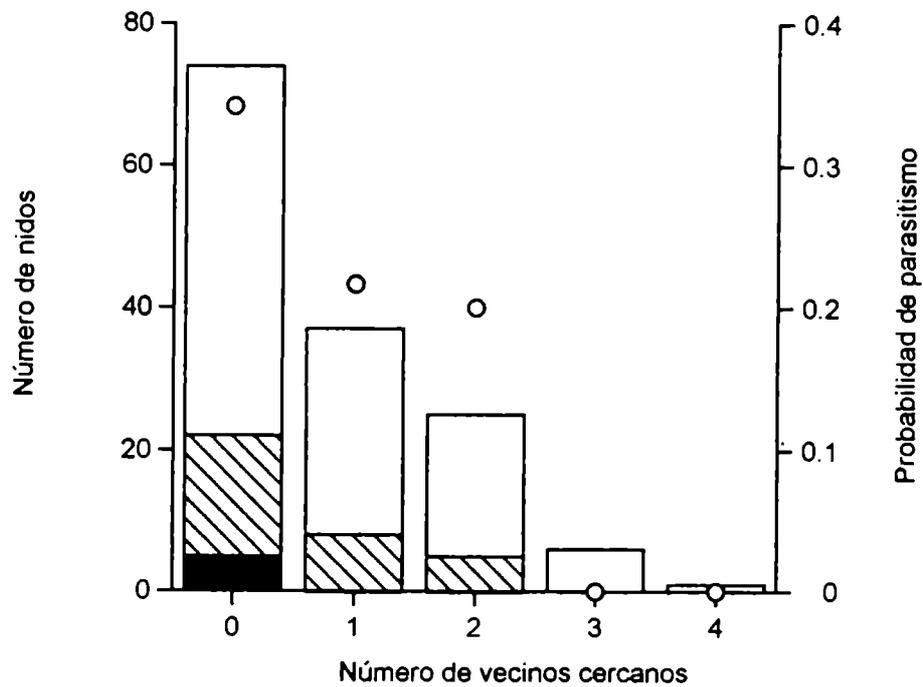


Figura 6.4: Probabilidad de parasitismo en los nidos de varillero en función del número de vecinos cercanos. Las barras indican el número de nidos con 0, 1, 2, 3, y 4 vecinos cercanos. Las partes negras, rayadas y blancas de las barras indican el número de nidos con parasitismo múltiple, simple y sin parasitismo, respectivamente. Los puntos blancos (o) indican el número promedio de eventos de parasitismo por nido.

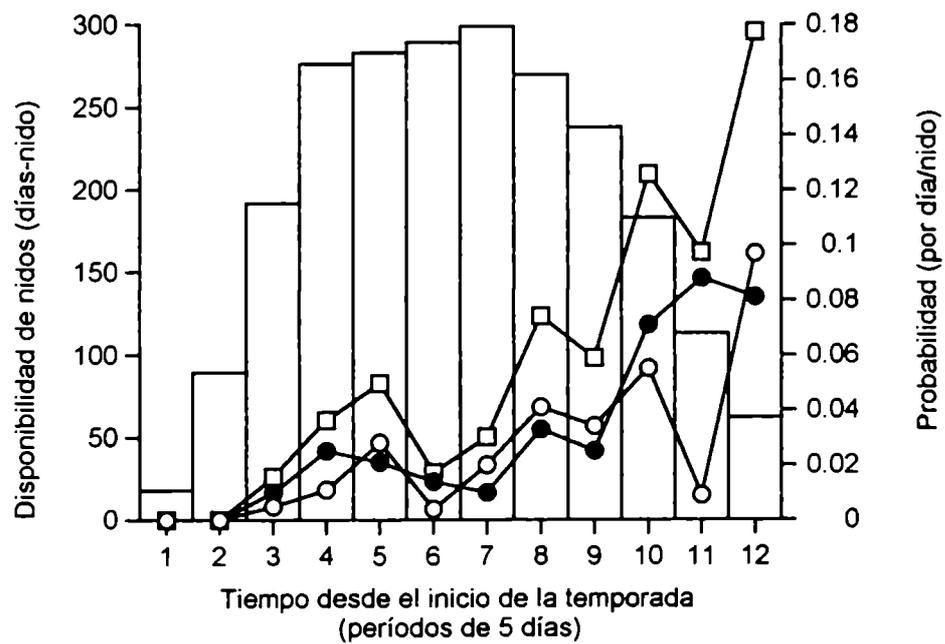


Figura 6.5: Patrones estacionales de la disponibilidad de nidos de varillero y su probabilidad de fracaso. Las barras muestran la disponibilidad de nidos, expresados como días-nido, a lo largo de la temporada, en periodos de 5 días (días 1-5, 6-10, etc.). El inicio de la temporada reproductiva corresponde a la puesta del primer huevo de varillero. Las líneas muestran la probabilidad diaria (por nido) de que los nidos fueran abandonados (●), predados (○), o fracasaran (□).

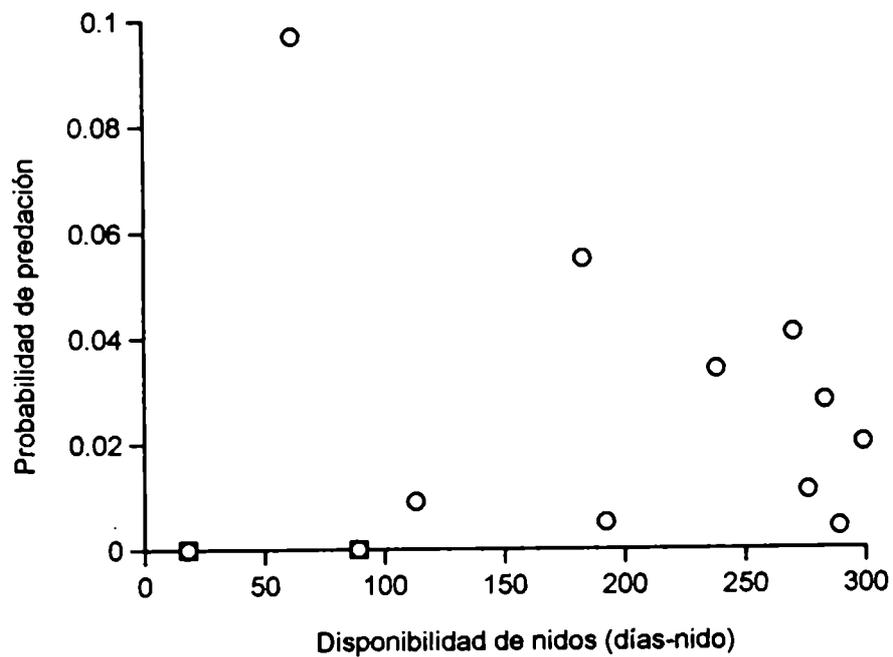


Figura 6.6: Probabilidad diaria (por nido) de que los nidos fueran abandonados función de la cantidad de nidos disponibles, en periodos de 5 días. Los cuadrados (■) indican la probabilidad diaria correspondiente a los dos períodos que fueron excluidos del análisis (ver texto).

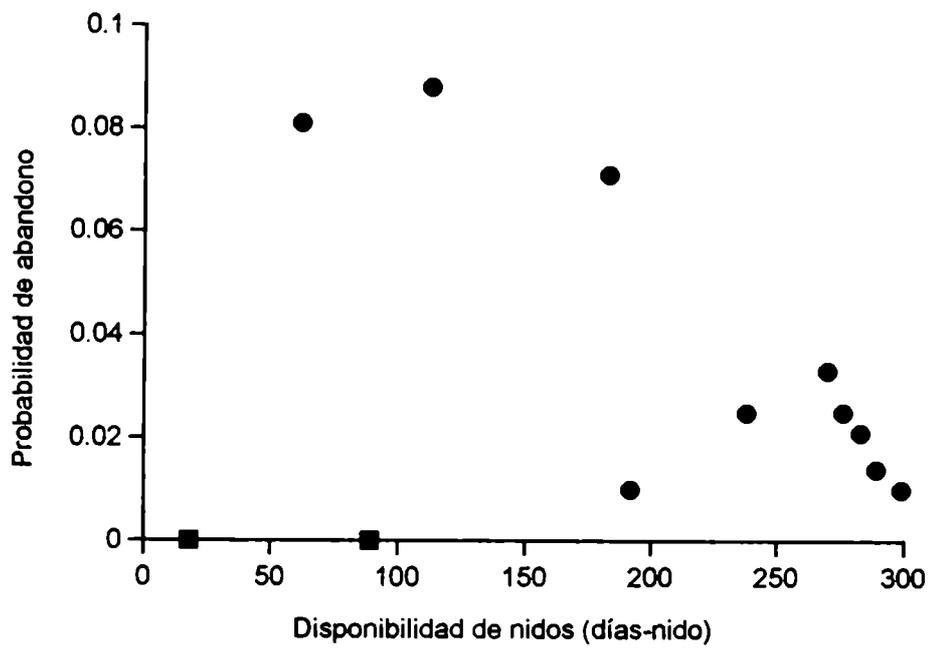


Figura 6.7: Probabilidad diaria (por nido) de que los nidos fueran predados en función de la cantidad de nidos disponibles, en periodos de 5 días. Los cuadrados (\square) indican la probabilidad diaria correspondiente a los dos períodos que fueron excluidos del análisis (ver texto).

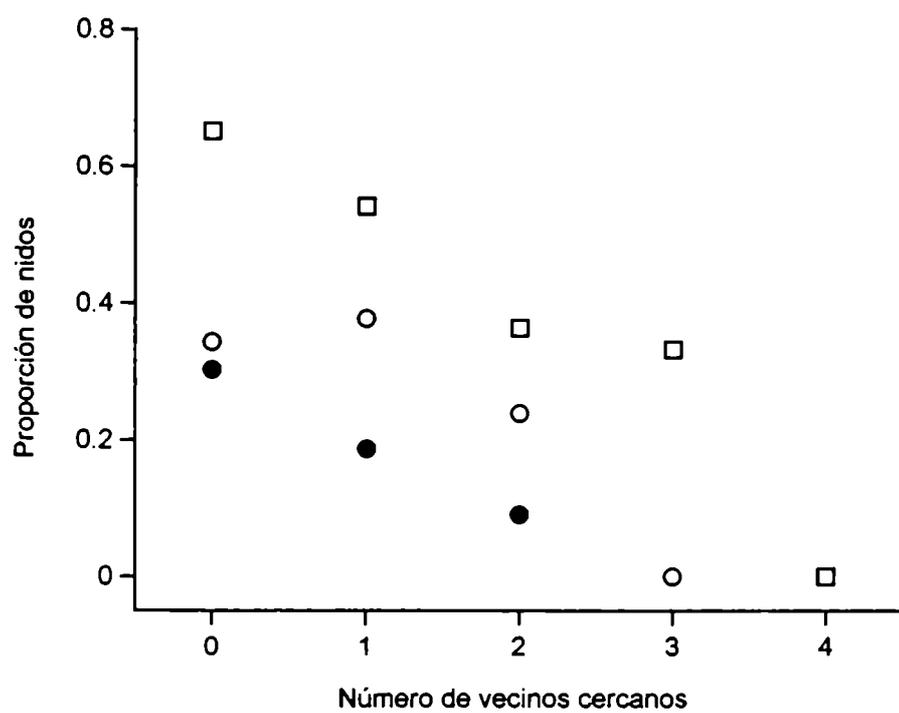


Figura 6.8: Proporción de nidos de varillero que fueron abandonados (●), predados (○), o fracasaron (□) en función del número de vecinos cercanos.

Capítulo VII

Función de las picaduras de huevos en el tordo renegrado

7.1 Introducción

7.1.1 Condiciones para el parasitismo exitoso:

Los parásitos de cría, por definición, prácticamente no realizan cuidado parental ya que la incubación y alimentación de sus pichones es endosada a las especies hospedadoras. Sin embargo, esta liberación de las tareas parentales trae aparejada la necesidad de, en promedio, seleccionar adecuadamente los hospedadores - en el caso de los parásitos generalistas- y los nidos a parasitar. Un buen hospedador sería aquel que tenga nidos fáciles de encontrar y accesibles para el parásito (Robinson 1988; Scott y Lemon 1996; Mermoz y Fernández 1999; Fernández y Mermoz 2000; Burhans, en prensa), que no rechace los huevos parásitos (Fraga 1978), que posea huevos de tamaño semejante al del parásito y, entonces, se asegure una transferencia de calor durante la incubación efectiva (Peer y Bollinger 1997), que alimente a sus pichones con el mismo tipo de comida que requiere el pichón parásito (Middleton 1991; Kozlovic et al 1996) y, finalmente, aquel cuyos pichones no puedan eliminar por competencia a los pichones del parásito (Fiedmann 1963; Fraga 1985; Lichtenstein 1998).

Aunque la especie a parasitar reúna las mejores condiciones para el parásito, es esencial que los tordos sincronicen su puesta con la del hospedador para que el

parasitismo sea exitoso (Rothstein y Robinson 1998). Si parasitan antes de que el hospedador inicie la puesta es más probable que sus huevos sean rechazados (Clark y Robertson 1981; Carter 1986; Rothstein 1986; Sealy 1992, 1995; Mermoz 1996). En el otro extremo, si ponen sus huevos tardíamente, éstos pueden no eclosionar o hacerlo luego de que hayan nacido los pichones del hospedador, con lo que se encontrarían en desventaja en la competencia por alimento (Friedmann 1963; Clark y Robertson 1981; Kattan 1997; Fraga 1998; Peer y Sealy 1999). Los tordos buscan nidos aptos para parasitar observando a los hospedadores, especialmente durante la construcción de sus nidos (Friedmann 1929; Smith 1981; Fraga 1985; Wiley 1988); también se observan hembras de tordo buscando activamente entre la vegetación, aparentemente sin fines alimentarios (Wiley 1988; obs.pers.).

7.1.2 Destrucción de huevos en nidos parasitados:

Un comportamiento habitual de los parásitos de cría al parasitar los nidos es la destrucción de uno o más huevos del hospedador. Por ejemplo, los tordos de cabeza marrón *Molothrus ater* remueven y comen huevos (Scott et al. 1992; Sealy 1992), mientras que el tordo de pico corto *Molothrus rufoaxillaris* (Fraga 1986), el bronceado *Molothrus aeneus* (Carter 1986; Peer y Sealy 1999) y el tordo renegrado *Molothrus bonariensis* (3.3.3) realizan picaduras en los huevos del nido que parasitan. Este comportamiento puede aumentar la eficiencia de la incubación de sus huevos en el nido (Davies y Brooke 1988) y reducir la competencia por el alimento con los pichones restantes.

En efecto, uno de los mayores costos que sufren los hospedadores del tordo renegrado al ser parasitados es la pérdida de huevos debida a las picaduras que hacen los parásitos (Hudson 1874; Hoy y Ottow 1964; Fraga 1978; Lichtenstein 1998). Sin embargo, los tordos renegrados también pican huevos que luego no parasitan (Lichtenstein 1998; Mermoz y Reboresda 1999; Nakamura y Cruz 1999; este trabajo, Capítulo V).

7.1.3 Destrucción de huevos en nidos no parasitados:

Hasta el presente se han propuesto las siguientes explicaciones para este comportamiento: a) que es un comportamiento general y azaroso (Hoy y Ottow 1964), b) que es un comportamiento "rencoroso" que realizan al encontrar muchos huevos en los nidos que buscan parasitar (Post y Wiley 1977), c) que está destinado a forzar el abandono de los nidos y la renidificación, ganando así nuevas oportunidades para parasitarlos (Arcese et al 1996, Nakamura y Cruz 1999) y d) que les permite evaluar el grado de incubación de los huevos del hospedador y decidir si parasitar o no esos nidos (Massoni y Reboreda 1999). Para distinguir entre estas hipótesis es necesario analizar el momento en que ocurren las picaduras y el parasitismo, la latencia entre estos dos eventos y la intensidad de las picaduras en el nido.

La hipótesis de que se trata de un comportamiento azaroso (Hoy y Ottow 1964) representa una hipótesis nula en cuanto predice que no existe asociación entre el momento en que ocurren las picaduras, su cantidad, y las probabilidades de parasitismo asociadas. Si se trata de un comportamiento "rencoroso o vengativo" (Post y Wiley 1977) o destinado a resetear los nidos de los hospedadores (Arcese et al 1996, Nakamura y Cruz 1999), se deberían encontrar muchas picaduras en nidos con la puesta completa que no son parasitados y pocas picaduras en nidos nuevos que sí son parasitados.

Finalmente, la hipótesis de testeo de huevos predice que las picaduras de huevos deben preceder a los eventos de parasitismo, y que la puesta del huevo parásito debe depender del grado de desarrollo de los embriones del hospedador al momento que ocurren las picaduras, i.e., del grado de avance de la incubación (Massoni y Reboreda 1999).

7.1.4 Testeo de huevos del hospedador y sincronización de la puesta:

Según esta hipótesis, los tordos regularmente pican huevos del hospedador. Si los huevos picados están frescos proceden a parasitar el nido. En cambio, al picar huevos en nidos que se encuentran en un estado avanzado de incubación deciden no parasitar esos nidos, evitando perder huevos en nidos que no recibirán el tiempo suficiente de incubación para

que eclosionen. Este comportamiento debería producir la sincronización entre la puesta del hospedador y el parásito, imprescindible para el éxito reproductivo de este último. Esta idea fue introducida por Livesey (1936) en relación al comportamiento del cuco común *Cuculus canorus* que come huevos de los hospedadores. Sin embargo, tal como señaló Sealy (1992), los cucos ponen sus huevos antes de comer el huevo del hospedador, con lo cual no existirían ventajas en el comportamiento de testeo de huevos en esa especie.

El varillero de ala amarilla es una buena especie para testear estas hipótesis. Tiene una baja incidencia de parasitismo (26.5%, 4.3.1) y es, en su mayoría, parasitismo simple (i.e. con un solo huevo parásito; 4.3.1) por lo que se puede asumir que la hembra que pica huevos en un nido es la misma que lo parasita (Sealy 1992). Además, esta especie no rechaza ninguno de los morfos de huevos del tordo renegrado encontrados en el área (3.3.2) y, por lo tanto, se puede asegurar que las picaduras en nidos no parasitados no son el resultado de eventos de parasitismo que no se detectaron. Las picaduras encontradas en los huevos son realizadas por los tordos; en colonias no parasitadas las picaduras de huevos son prácticamente inexistentes (Tabla 5.1).

El objetivo de este capítulo es poner a prueba las predicciones de la hipótesis de testeo y evaluar si los datos avalan alguna de las hipótesis alternativas.

7.2 Métodos

La frecuencia de parasitismo fue estimada a partir de los 117 nidos seguidos desde la construcción y puesta temprana. El 70% de los huevos de tordo fue puesto dentro del período de puesta del hospedador (3.3.2). En 90 % de los casos los varilleros iniciaron la incubación luego de la puesta del segundo huevo y ponen en promedio 3.4 huevos por nido (3.3.1).

7.2.1 *Análisis de datos:*

Se utilizó una submuestra de nidos a lo largo de la temporada que cumplieron con los siguientes requisitos:

- a) se determinó la fecha en que fue puesto el primer huevo del hospedador
- b) el nido fue parasitado y/o tuvo picaduras en uno o más de sus huevos
- c) realizando visitas diarias a esos nidos, se pudo determinar con precisión de 1 día las fechas en que ocurrieron las picaduras y/o los eventos de parasitismo.

7.2.2 *Número de eventos:*

Se registraron 51 eventos de picaduras en 47 nidos, i.e., cuatro nidos sufrieron dos eventos de picaduras. Estas segundas picaduras ocurrieron entre 4 y 7 días luego de las primeras picaduras. Debido a la latencia observada entre las picaduras y el parasitismo (ver Resultados), es razonable considerar que fueron casos independientes. De todas formas la exclusión de esos cuatro casos no altera los resultados obtenidos.

7.2.3 *Picaduras y desaparición de huevos:*

Las picaduras que son seguidas por la desaparición del huevo podrían ser interpretadas como remociones realizadas por el parásito o, alternativamente, como resultado de la limpieza del nido luego que éste ha sido picado (Kemal y Rothstein 1988). Nunca se presenció la remoción de huevos del hospedador por tordos renegridos; en cambio, se detectaron las picaduras antes de la desaparición de los huevos en el 73 % de los casos. Aunque se podría sugerir que los tordos retornan a los nidos para remover los huevos picados, es más parsimonioso pensar que la desaparición de huevos se debe a la limpieza que realizan normalmente los dueños del nido (Rothstein 198; Kemal y Rothstein 1988) y no a segundas visitas de los tordos para remover los huevos ya picados. Igualmente, la remoción de huevos ocurriría a posteriori del testeo de huevos (ver Resultados) y las predicciones de la hipótesis de testeo de huevo no se ven alteradas.

7.2.4 *Análisis estadístico:*

Se utilizaron regresiones logísticas entre la ocurrencia de parasitismo (variable dependiente) y el día de incubación en que fueron picados los huevos del hospedador (variable independiente). El número de huevos picados en los nidos parasitados y no parasitados se analizó mediante un test "t" de Student (Zar 1996).

7.3 Resultados

Se logró determinar la fecha de 51 eventos de picaduras; en 30 casos las picaduras fueron seguidas por parasitismo. El tiempo transcurrido entre los eventos de picaduras y parasitismo concuerda con la primer predicción de la hipótesis de testeo en tanto que todas las picaduras ocurrieron antes que la puesta de huevos parásitos (Fig. 7.1).

Para analizar si la probabilidad de parasitismo depende del grado de incubación de los huevos al momento en que son picados se utilizó una regresión logística entre la ocurrencia de parasitismo (variable dependiente) y el día de incubación en que fueron picados los huevos del hospedador (variable independiente).

El resultado muestra una disminución de la frecuencia de parasitismo cuando los huevos del hospedador fueron picados en un estado de desarrollo avanzado ($n = 51$, $\chi^2 = 9.57$, $gl = 1$, $p < 0.001$; Fig. 7.2).

Sin embargo, durante la puesta del hospedador, cuando la incubación de los huevos todavía es parcial (Clark y Robertson 1981), tanto las picaduras como el parasitismo serían fáciles de realizar para el parásito. En consecuencia, las picaduras seguidas de parasitismo durante ese período podrían sesgar el resultado en favor de la hipótesis de testeo de huevos. Para evitar ese sesgo se repitió el análisis y sólo se incluyeron los eventos que ocurrieron en plena incubación, es decir, luego de que habían transcurrido dos o más días desde la puesta del primer huevo de varillero (3.3.1). Pese a la reducción del tamaño de muestra, el resultado sigue siendo altamente significativo ($n = 37$ nidos, $\chi^2 = 6.81$, $gl = 1$, $p = 0.009$) y, aunque las picaduras ocurren a lo largo de todo el estadio de huevos, se descarta que representen un comportamiento azaroso (Hoy y Ottow 1964), ya que las picaduras seguidas de parasitismo son condicionales al estado de incubación de los huevos del hospedador.

Si los tordos estuvieran dañando los huevos o forzando el abandono en los nidos ya avanzados que no parasitan (comportamiento "rencoroso o vengativo" o de reseteo del hospedador, respectivamente), se deberían encontrar más huevos picados en esos nidos que en los nidos frescos que sí parasitan. Los tordos, sin embargo, picaron el mismo número de huevos en nidos que parasitaron que en los nidos que no parasitaron (1.5 ± 0.15 huevos, $n = 30$ nidos parasitados vs. 1.76 ± 0.18 huevos, $n = 21$ nidos no parasitados, $t = 1.11$, $p = 0.27$). Esto no es esperable si la función de las picaduras es forzar el abandono de nidos, o simplemente causar daño al hospedador, ya que estarían favoreciendo el abandono de sus propios huevos en los nidos parasitados y, a la vez, no asegurando el abandono de los nidos no parasitados.

7.4 Discusión

7.4.1 Destrucción de huevos en nidos parasitados:

Los parásitos de cría normalmente dañan o remueven uno o más huevos del hospedador en los nidos que parasitan (Payne 1977; Davies y Brooke 1988; Rothstein 1991; Rothstein y Robinson 1998). En un estudio realizado sobre la remoción de huevos en nidos parasitados por el tordo de cabeza marrón *Molothrus ater*, Sealy (1992) discutió las diversas explicaciones que se han esgrimido para este comportamiento: a) engañar al hospedador en el caso de que éste cuente el número de huevos (Hamilton y Orians 1965), b) alimento para el parásito (Scott et al 1992), c) en hospedadores pequeños, el reemplazo de todos los pichones por un solo pichón parásito (Gaston 1976), d) aumento de la eficiencia de incubación del hospedador (Davies y Brooke 1988), e) reducción del hacinamiento y la competencia (Blankespoor et al. 1982), y, f) testeo del grado de incubación de los huevos del hospedador (Livesey 1936).

Los hospedadores del tordo renegrado pierden, en nidos parasitados, una importante proporción de huevos debido a las picaduras hechas por tordos, constituyendo el mayor costo del parasitismo de cría para muchos de sus hospedadores (Hudson 1874, Hoy y Ottow 1964, Fraga 1978, Lichtenstein 1998, Mermoz y Reboreda 1999).

La función de las picaduras en nidos parasitados por el tordo renegrado no sería la de engañar al hospedador reemplazando su huevo por el del parásito (a) ya que no remueven los huevos picados (Mermoz 1996; Massoni y Reboreda 1999). Tampoco los pican para alimentarse (b); la evidencia de que los tordos renegrados comen huevos es prácticamente nula o circunstancial (5.4.1). Las picaduras de huevos no buscan reemplazar los pichones del hospedador por un solo pichón parásito (c); los tordos rara vez pican todos los huevos del hospedador (4.3.7) y cuando lo hacen, aumentan las probabilidades de abandono del nido parasitado (4.3.8), con lo que cualquier ventaja del

comportamiento se vería anulada. El huevo adicional podría reducir la eficiencia en la incubación de una puesta más numerosa (d), pero las evidencias en favor de esa hipótesis no son concluyentes (Lerkelund et al 1993; McMaster y Sealy 1997; Wood y Bollinger 1997) e incluso se ha registrado la eclosión de pichones de tordos en nidos con puestas de 11 huevos (Clotfelter y Brush 1995). El éxito de eclosión de los huevos de tordo renegrido en nidos de varillero fue independiente del número de huevos presentes en el nido (3.3.3). Finalmente, una puesta completa podría constituir un ambiente muy competitivo para el huevo de tordo a menos que algunos huevos del hospedador sean destruidos (e), en especial si el tamaño corporal de los pichones es grande y el número de huevos del hospedador alto. El peso de los varilleros adultos es de 28 y 35 g (hembras y machos, respectivamente), es decir entre un 13% y un 40 % menor que el de los adultos de tordo (40 y 50 g, hembras y machos, respectivamente). Los pichones de varillero dejan el nido con un el 66 % del peso promedio de los adultos, mientras que los pichones de tordo alcanzaron entre el 80 y el 100 % del promedio de peso de los adultos (se independizaron con un promedio de 40 g). Todos los pichones parásitos alcanzaron un buen peso y éste fue independiente del número de hermanastros en el nido (3.3.3). Por último, el tamaño de puesta de los varilleros fue de sólo 3-4 huevos. Sin embargo, como el tordo renegrido interactúa con un gran número de hospedadores, es posible que picar huevos en nidos que parasita confiera ventajas a los huevos o pichones del parásito ante un hospedador promedio.

7.4.2 Destrucción de los huevos en nidos no parasitados:

Los potenciales beneficios de reducir la puesta del hospedador en nidos parasitados no predicen ni explican la destrucción de huevos en nidos que no son parasitados. Existen dos explicaciones adaptativas para ese tipo de destrucción: la del reseteo del hospedador y la del testeo del grado de incubación de los huevos del hospedador.

7.4.2.a *Reseteo del hospedador:*

Arcese et al (1992, 1996), Arcese y Smith (1999) y Smith y Arcese (1994) observaron que el éxito de nidificación del gorrión cantor *Melospiza melodia* en nidos no parasitados disminuye en los años en que el tordo de cabeza marrón está presente en el área de estudio. Ellos proponen que esto ocurre porque los tordos destruyen los nidos que no parasitan para forzar a los hospedadores a renidificar y ganar nuevas oportunidades de parasitismo. Sin embargo, esa asociación entre el fracaso de nidos y el parasitismo puede surgir si: a) los tordos causan la destrucción o predación de los nidos, b) la actividad de los tordos cerca de los nidos facilita la predación, o c) parásitos y predadores muestran la misma preferencia por ciertas particularidades del hábitat (Arcese et al 1996, Arcese y Smith 1999, Donovan et al. 1997, Tewksbury et al 1998).

Las evidencias en favor de la hipótesis de reseteo en el tordo de cabeza marrón no son concluyentes. Mientras que Arcese y colaboradores encuentran evidencias en favor de su hipótesis (Arcese et al 1996, Arcese y Smith 1999), Rogers et al (1997) no encuentran diferencias en el éxito de nidificación de nidos parasitados y no parasitados de esa misma especie. Recientemente, McLaren y Sealy (2001) evaluaron el éxito de nidos parasitados y no parasitados de 7 poblaciones del arañero amarillo *Dendroica petechia* y tampoco encontraron apoyo a las hipótesis de reseteo de hospedadores y facilitación de la predación. Lamentablemente, ninguno de estos trabajos provee datos sobre el grado de incubación que tenían los huevos removidos de nidos parasitados y no parasitados, por lo que es imposible analizar o descartar la hipótesis de testeado de huevos.

Recientemente, Peer y Sealy (1999) sugieren que el tordo bronceado *Molothrus aeneus* pica los huevos para forzar el abandono y renidificación. Sin embargo, en los pocos casos que pudieron establecer la secuencia de picaduras y parasitismo, sus datos apoyan la hipótesis de testeado de huevos. En efecto, en el área de estudio encuentran parasitismo múltiple por dos especies de tordo (bronceado y de cabeza marrón), visitan los nidos con una frecuencia de 1 a 3 días, y en la mayoría de los casos no pudieron registrar con precisión la secuencia de eventos de picaduras y parasitismo. Sólo pudieron

establecerla en 10 nidos. Cuatro de ellos fueron picados durante la puesta del hospedador, parasitados, y sólo uno fue abandonado. En cambio, los 6 nidos que fueron picados durante la incubación no fueron parasitados. Estos datos, si bien no permiten el análisis estadístico, apoyan la hipótesis de testeo de la incubación. Excepto por una esperable asociación entre las picaduras y el abandono de nidos, que también afecta a nidos parasitados, no presentan evidencias en apoyo de la hipótesis de reseteo del hospedador.

En un estudio sobre la frecuencia de picaduras hechas por el tordo renegrido en Puerto Rico, Nakamura y Cruz (1999) también sugieren que el tordo renegrido pica los nidos para resetearlos. Ellos registraron los eventos de picadura y parasitismo, pero la frecuencia de inspección de los nidos (cada 2 a 4 días) y la alta frecuencia de parasitismo múltiple en su área de estudio (frecuentemente 2-3 huevos y hasta 6 huevos de tordo por nido) hace imposible determinar la secuencia de eventos de picadura y parasitismo en los nidos. Estos autores encuentran que los nidos picados fueron abandonados en mayor frecuencia (41 %) que los nidos sin huevos picados (10 %), lo cual no constituye evidencia acerca de su función. Además, no pudieron determinar las causas de fracaso de la mayoría de los nidos; los nidos predados pueden haber sido abandonados previamente y viceversa. Consideran que las picaduras no están asociadas temporalmente al parasitismo porque presenciaron 18 de los 424 actos de parasitismo en los que no hubo picaduras y también 8 casos de picaduras sin parasitismo. El parasitismo sin picaduras puede ocurrir en nidos cuya edad los tordos conocen por haber presenciado su construcción (ver abajo). Las picaduras no seguidas de parasitismo ocurrieron durante el período de incubación, lo cual no es incompatible con la hipótesis de testeo. Finalmente, reportan que en general los tordos picaron sólo un huevo; este resultado no es esperable si el objetivo de los tordos es forzar el abandono de nidos.

No existen evidencias de que el tordo renegrido pique los huevos de sus hospedadores para forzar la renidificación, y los datos de los varilleros tampoco avalan esa hipótesis. Los tordos no picaron más huevos en los nidos viejos que no parasitaron que en los nidos con huevos frescos que sí parasitaron.

7.4.2.b Testeo del grado de incubación de los huevos del hospedador:

Los tordos renegridos pican huevos al parasitar los nidos pero también pican huevos en nidos que no parasitan y se propone que este fenómeno refleja la decisión que toman los tordos de no parasitar nidos con embriones ya desarrollados que están por eclosionar.

Los resultados encontrados en los varilleros son consistentes con las predicciones de la hipótesis de testeo de huevos. Las picaduras ocurrieron el mismo día o el día anterior en que fue puesto el huevo parásito, por lo que los tordos renegridos pueden haber utilizado la información ganada a través de las picaduras antes de comprometer el futuro de su huevo. Además se mostró que la frecuencia de parasitismo disminuye cuando los huevos de varillero fueron picados en un avanzado estado de incubación, es decir, que los tordos renegridos no parasitan nidos que no pueden proveer suficiente tiempo de incubación para sus huevos (Massoni y Reboreda 1999).

Si los tordos no parasitan inmediatamente los nidos que contienen huevos frescos deben retornar a los nidos para parasitarlos. Ese requerimiento de memoria espacial puede estar relacionado con el gran tamaño de hipocampo, una estructura del cerebro relacionada al procesamiento de memoria espacial. En tal sentido los tordos parásitos poseen un mayor volumen del hipocampo (relativo al tamaño corporal) que las especies no parásitas. Por otra parte, en ciertas especies parásitas el hipocampo presenta un dimorfismo sexual. En las especies parásitas donde las hembras se encargan de la búsqueda de nidos, las hembras poseen un hipocampo de mayor tamaño que el de los machos (tordo de cabeza marrón *Molothrus ater*, Sherry et al. 1993; tordo renegrido *Molothrus bonariensis*, Reboreda et al. 1996). En cambio, el tamaño de hipocampo del tordo de pico corto *Molothrus rufoaxillaris*, una especie en donde ambos sexos buscan nidos para parasitar, no muestra ese dimorfismo sexual (Reboreda et al. 1996).

Si *Molothrus bonariensis* utiliza las picaduras para sincronizar la puesta, se espera que este patrón sea encontrado en otros hospedadores.

7.4.3. Sincronización de la puesta con el hospedador:

Los tordos renegridos generalmente sincronizan la puesta con sus hospedadores. En este trabajo los tordos sincronizaron la puesta con los varilleros en un 70 % de los casos (3.3.3); otros autores reportan una sincronización del 80 % (*Pseudoleistes virescens*, Mermoz y Reboresda 1999) y del 73 % (*Turdus rufiventris*, Lichtenstein 1998). Estos datos no coinciden con los encontrados por Kattan (1997) quien observa sólo un 33 % de sincronización entre el tordo renegrido y la ratona común *Troglodytes aedon* en Colombia, aunque él sugiere que esto puede deberse a la dificultad de los tordos en acceder a nidos en cavidades de entrada pequeña. Otros autores opinan que los tordos renegridos desperdician sus huevos porque no sincronizan con sus hospedadores, pero sus resultados pueden haber sido sesgados por la inclusión de nidos abandonados con muchos huevos del parásito (Hudson 1974, 1920; Friedmann 1929; Hoy y Ottow 1964).

Los tordos renegridos pueden utilizar las picaduras para sincronizar su puesta con la del hospedador o también otra estrategia. Varios autores reportan haber visto hembras buscando nidos y observando atentamente la construcción de nidos en sus potenciales hospedadores (Fraga 1985; Wiley 1988). Si tienen la oportunidad de observar la construcción de nidos, las hembras parásitas deberían utilizar esa información para parasitar los nidos en el momento adecuado. Sin embargo, varias hembras parasitaron en forma múltiple a otros hospedadores en esta zona de estudio, lo cual indica que los tordos renegridos no están monopolizando la utilización de hospedadores (Lyon 1997; Mermoz y Reboresda 1999). Si los tordos renegridos encuentran un nido con la puesta completa, un evento muy probable si no defienden territorios y no conocen la ubicación del nido con anticipación, carecen de información sobre el tiempo que esos huevos han sido incubados. El testeado de huevos mediante la picadura les permitiría, en esos casos, decidir instantáneamente si parasitar o no el nido.

No se han realizado todavía experimentos para dilucidar el mecanismo por el cual evaluarían el grado de desarrollo de los huevos, que podría involucrar claves visuales, gustativas o táctiles. Por ejemplo, la mayoría de las aves posee un pico con punta sensible

(Zusi 1984) y que se dobla en la juntura nasofrontal (Gill 1995). Una posibilidad es que al picar los huevos la flexión del pico les permita detectar diferencias entre la dureza de un embrión ya desarrollado y la consistencia blanda de la clara y yema de un huevo fresco. Sin embargo, otros mecanismos son factibles.

Un experimento que permitiría distinguir entre el monitoreo de nidos en construcción y el testeo de huevos como mecanismos de sincronización del parásito con sus hospedadores es el siguiente. Una translocación completa de la puesta de huevos entre nidos con huevos frescos y nidos con huevos por eclosionar. Si los tordos sincronizan la puesta mediante las picaduras se espera que los nidos "viejos" con huevos frescos sean picados y parasitados; mientras que los nidos "nuevos" con huevos viejos deberían recibir solamente picaduras pero no parasitismo.

Por último es importante destacar que otras 3 especies de tordos parásitos, el de pico corto *Molothrus rufoaxillaris*, el bronceado *Molothrus aeneus*, y el de cabeza marrón *Molothrus ater*, pican o destruyen huevos del hospedador en nidos que parasitan (Carter 1986; Fraga 1986; Sealy 1992; Peer y Sealy 1999) y en nidos que no parasitan (Blincoe 1935; Hann 1941; Carter 1986; Arcese y Smith 1999; Peer y Sealy 1999). Sería interesante que en futuros estudios sobre la interacción de estas especies con sus hospedadores se colecten los datos necesarios para poner a prueba la hipótesis de testeo del grado de incubación de los huevos. Es necesario para ello utilizar hospedadores con baja incidencia de parasitismo múltiple y, mediante inspecciones diarias de los nidos y su contenido, determinar con precisión la secuencia de disturbios ocurridos en los mismos.

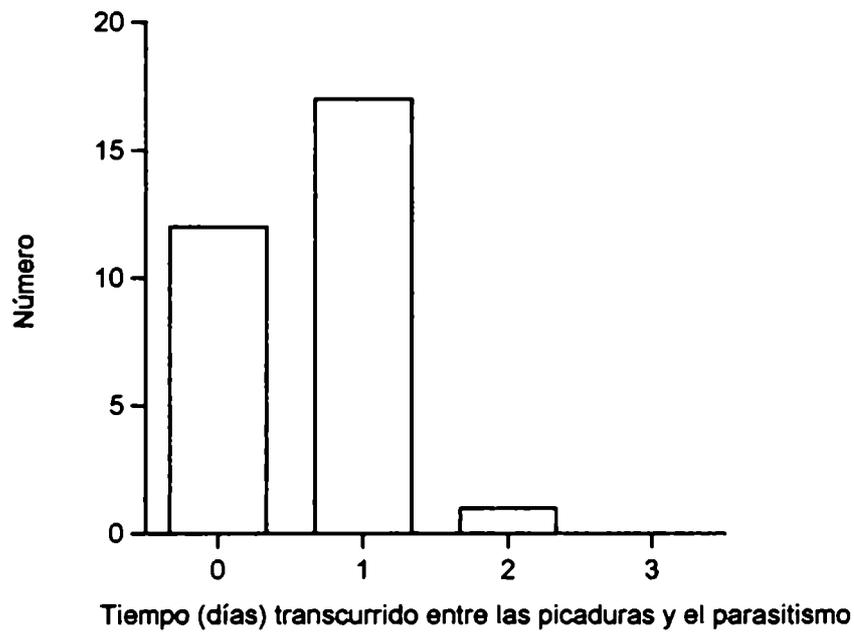


Figura 7.1: Distribución de los eventos de parasitismo en función de los días transcurridos desde que fueron picados los huevos de varillero. No hubo casos de parasitismo que precedieran a las picaduras.

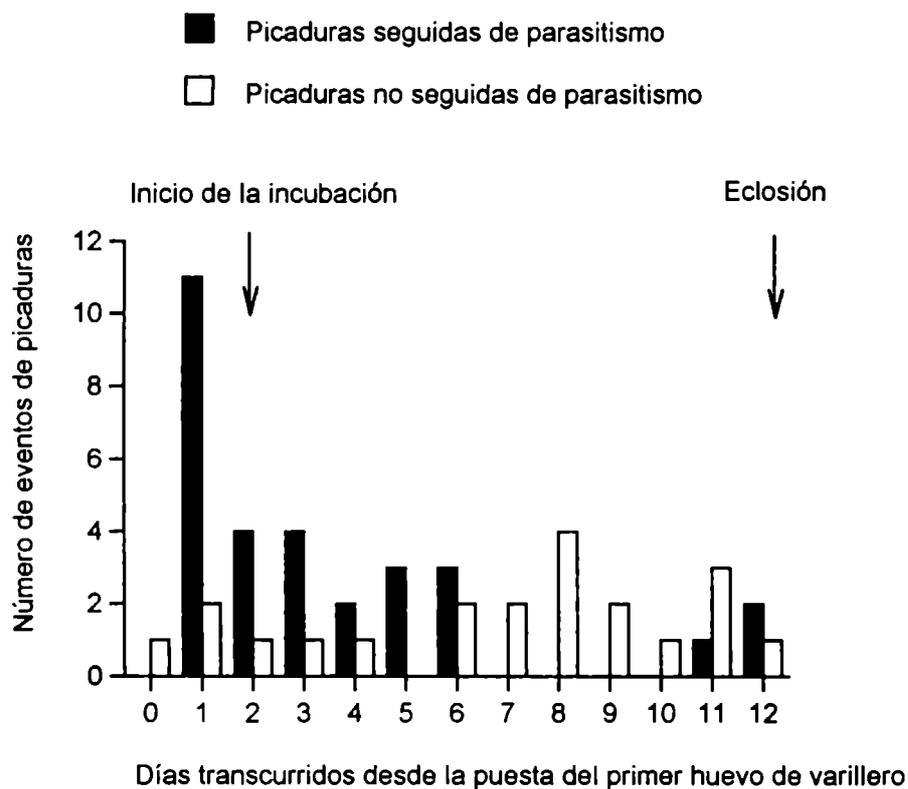


Figura 7.2: Las barras muestran la distribución de eventos de picadura de huevos desde el inicio de la puesta del hospedador. Las barras negras y blancas indican el número de nidos con huevos picados que fueron posteriormente parasitados y no parasitados, respectivamente.

Capítulo VIII

Conclusiones

La frecuencia de nidos de varillero parasitados por el tordo renegrado (24.5%) fue relativamente baja en comparación con la mayoría de los hospedadores nidificantes en la zona de estudio. La intensidad del parasitismo también fue baja ya que el 80 % de los nidos parasitados recibió un solo huevo y sólo el 20 % recibió dos; no hubo nidos parasitados con más de dos huevos de tordo. Los varilleros no rechazaron ninguno de los morfos de coloración de los huevos del parásito (blanco immaculado y manchado).

Pese a que los tordos tuvieron un período de incubación más corto que los varilleros, nacieron antes o simultáneamente con éstos, con mayor peso que los pichones del hospedador y alcanzaron el doble del peso final en el nido, la presencia de los parásitos en el nido no afectó la eclosión y cría de los pichones del hospedador, que fueron bien alimentados hasta que abandonaron el nido.

Sin embargo, la presencia de los pichones de tordo aumentó la probabilidad de predación de los nidos del hospedador. Esto puede deberse al intenso pedido de alimentación de los parásitos y la atracción que éste puede ejercer sobre los potenciales predadores, o al aumento en el número de visitas de alimentación asociadas a la presencia del pichón parásito, que hace que el nido sea más fácilmente detectado por los predadores.

Pese a ello, no se encontraron diferencias significativas en el éxito de nidificación entre los nidos parasitados y no parasitados. El mayor costo sufrido por los nidos parasitados

fue la picadura de huevos realizada por los tordos renegridos, y el abandono de nidos asociados a la pérdida de huevos. Sin embargo, estudiar el costo de la presencia del parásito en los nidos parasitados no basta. En este trabajo se demostró la importancia de otro costo, generalmente ignorado en la literatura: el de las picaduras de huevos realizadas en nidos no parasitados por el tordo renegrido.

Una alta proporción de nidos no parasitados fueron afectados por los tordos renegridos. Los parásitos picaron huevos de varillero en nidos no parasitados y causaron una disminución del éxito de nidificación del 9.2% en comparación con los nidos sin picaduras y sin parasitismo. Al comparar el éxito de nidificación de los nidos de varilleros no disturbados por el parásito (sin picaduras y sin parasitismo) con el de los nidos picados y parasitados, el costo de la presencia de los parásitos en el área se hizo evidente.

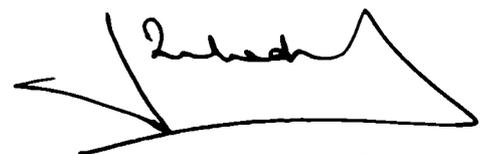
Los varilleros *Agelaius thilius* nidificaron en grandes colonias. Esta sincronización temporal y espacial de los nidos fue beneficiosa para este hospedador. La sincronización temporal redujo las probabilidades de recibir picaduras. Asimismo, la sincronización temporal y espacial resultó en una menor probabilidad de que los nidos fueran parasitados, y en un mayor éxito de nidificación. Mientras los nidos con varios vecinos cercanos fueron muy poco parasitados, los nidos sin ningún vecino cercano fueron parasitados y en algunos casos por más de una hembra. Si bien no puedo afirmar que la nidificación colonial de los varilleros haya evolucionado exclusivamente en respuesta al parasitismo de cría, indudablemente les confirió ventajas contra el tordo renegrido en términos de reducción del impacto del parasitismo de cría.

El 44 % de los nidos recibieron picaduras, y éstas causaron una alta tasa de abandono de nidos. Las hembras requieren gran cantidad de alimento durante la puesta de huevos (Ricklefs 1974) y probablemente abandonan el nido con frecuencia para alimentarse. Además, aunque los varilleros son socialmente monógamos, es frecuente en estos sistemas que los machos vigilen y sigan a las hembras durante el período fértil para evitar que copulen con otros machos y asegurar la paternidad de los huevos. Es probable, entonces, que los nidos queden expuestos, sin vigilancia, durante buena parte del tiempo previo al inicio de la incubación.

Los tordos renegridos picaron huevos en nidos que parasitaron y en nidos que no parasitaron. Mientras que picar huevos del hospedador en nidos que parasitaron puede aumentar la eficiencia de incubación de los huevos en una puesta aumentada y reducir la competencia futura de los pichones remanentes en el nido, la función de las picaduras de huevos en nidos no parasitados había sido muy poco estudiada con anterioridad. El comportamiento de picadura de huevos les permitiría a los tordos renegridos evaluar el grado de incubación de los huevos del hospedador y decidir si conviene parasitar ese nido. Los nidos encontrados en un avanzado estado de incubación no podrían proveer el tiempo suficiente de incubación para que los embriones de tordo eclosionen. Al evaluar si los huevos del hospedador están frescos o no, el parásito podría evitar gastar sus huevos en nidos donde nunca eclosionarían.

Agelaius thilius no fue fuertemente parasitado por *Molothrus bonariensis*, pese a que este hospedador no rechazó sus huevos y alimentó exitosamente a sus pichones. Esta relativamente baja frecuencia de parasitismo podría deberse a la corta ventana temporal del período de puesta de los varilleros (tres días) y a su nidificación fuertemente colonial, que favorecería la detección de las hembras de tordo y la defensa comunitaria contra ellas.


VIVIANA MASONI


JUAN CARLOS REBORADA

Bibliografía

- Alderson, G. W., H. L. Gibbs, y S. G. Sealy. 1999. Determining the reproductive behaviour of individual brown-headed cowbirds using microsatellite DNA markers. *Animal Behaviour*, 58:895-905.
- Andersson, M. G., G. Wilklund, y H. Rundegren. 1980. Parental defense of offspring. A model and an example. *Animal Behaviour*, 28:536-542.
- Arcese, P., J. N. M. Smith, W. M. Hochachka, C. M. Rogers, y D. Ludwig. 1992. Stability, regulation, and the determination of abundance in an insular song sparrow population. *Ecology*, 73:805-822.
- Arcese, P., J. N. M. Smith, y M. I. Hatch. 1996. Nest predation by cowbirds and its consequences for passerine demography. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 93:4608-4611.
- Barber, D. R., y T. E. Martin. 1997. Influence of alternate host densities on brown-headed cowbird parasitism rates in black-capped vireos. *Condor*, 99:595-604.
- Beletsky, L. D., y G. H. Orians. 1989. Familiar neighbors enhance breeding success in birds. *Proceedings Of The National Academy Of Sciences Of The United States Of America*, 86:7933-7936.
- Best, L. B., y D. F. Stauffer. 1980. Factors affecting nesting success in riparian bird communities. *Condor*, 82:149-158.
- Blake, E. R. 1968. Family Icteridae. In R. A. Paynter (ed.), *Checklist of birds of the world*, Vol. 14, pp. 138-202. Museum of Comparative Zoology, Cambridge, Massachussets.
- Blincoe, B. J. 1935. A cowbird removes a robin's egg. *Wilson Bulletin*:158.
- Briskie, J. V., y S. G. Sealy. 1987. Responses of Least Flycatchers to experimental inter- and intraspecific brood parasitism. *Condor*:899-901.

- Briskie, J. V., y S. G. Sealy. 1990. Evolution of short incubation periods in the parasitic cowbirds, *Molothrus* spp. *Auk*, 107:789-793.
- Briskie, J. V., S. G. Sealy, y K. A. Hobson. 1990. Differential parasitism of least flycatchers and yellow warblers by the brown-headed cowbird. *Behavioral Ecology And Sociobiology*, 27:403-410.
- Briskie, J. V., C. T. Naugler, y S. M. Leech. 1994. Begging intensity of nestling birds varies with sibling relatedness. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences*, 258:73-78.
- Brooke, M. D. L., y N. B. Davies. 1989. Provisioning of nestling cuckoos *Cuculus canorus* by reed warbler *Acrocephalus scirpaceus* hosts. *Ibis*, 131:250-256.
- Brooker, M. G., y L. C. Brooker. 1991. Eggshell strength in cuckoos and cowbirds. *Ibis*, 133:406-413.
- Camp, M., y L. B. Best. 1994. Nest density and nesting success of birds in roadsides adjacent to rowcrop fields. *American Midland Naturalist*, 131:347-358.
- Carter, M. D. 1986. The parasitic behavior of the bronzed cowbird (*Molothrus aeneus*) in south Texas (USA). *Condor*, 88:11-25.
- Cavalcanti, R. B., y T. M. Pimentel. 1988. Shiny cowbird parasitism in central Brazil. *Condor*, 90:40-43.
- Clark, K. L. y R. J. Robertson. 1979. Spatial and temporal multi-species nesting aggregations in birds as anti-parasite and anti-predator defenses. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 5:359-371.
- Clark, K. L., y R. J. Robertson. 1981. Cowbird Parasitism y Evolution of Anti-Parasite Strategies in the Yellow Warbler. *Wilson Bulletin*, 93:249-258.
- Clotfelter, E. D., y T. Brush. 1995. Unusual parasitism by the bronzed cowbird. *Condor*, 97:814-815.
- Clotfelter, E. D., y K. Yasukawa. 1999. Impact of brood parasitism by Brown-headed Cowbirds on Red-winged Blackbird reproductive success. *Condor*, 101:105-114.
- Clotfelter Ethan, D., y K. Yasukawa. 1999. The effect of aggregated nesting on Red-winged Blackbird nest success and brood parasitism by Brown-headed Cowbirds. *Condor* . Nov., 101:729-736.

Cruz, A., T. D. Manolis, y R. W. Andrews. 1990. Reproductive interactions of the shiny cowbird *Molothrus bonariensis* and the yellow-hooded blackbird *Agelaius icterocephalus* in Trinidad (West Indies). *Ibis*, 132:436-444.

Cruz, A., W. Post, J. W. Wiley, C. P. Ortega, T. K. Nakamura, y J. W. Prather. 1998. Potential Impacts of Cowbird Range Expansion in Florida. In S. I. Rothstein y S. K. Robinson (eds.), *Parasitic Birds and their Hosts*, pp. 313-336. Oxford University Press, Oxford.

Danchin, E., y H. Wagner Richard. 1997. The evolution of coloniality: The emergence of new perspectives. *Trends in Ecology and Evolution*, 12:342-347.

Darley, J. A. 1983. Territorial behavior of the female brown-headed cowbird (*Molothrus ater*). *Can. J. Zool.*, 61:65-69.

Davies, N. B., y M. D. L. Brooke. 1988. Cuckoos versus reed warblers: Adaptations and counteradaptations. *Animal Behaviour*, 36:262-284.

Davies, N. B., y M. D. L. Brooke. 1989. An experimental study of co-evolution between the cuckoo, *Cuculus canorus* and its hosts: II. Host egg markings, chick discrimination and general discussion. *Journal Of Animal Ecology*, 58:225-236.

Davies, N. B., M. D. L. Brooke, y A. Kacelnik. 1996. Recognition errors and probability of parasitism determine whether reed warblers should accept or reject mimetic cuckoo eggs. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences*, 263:925-931.

Dearborn, D. C. 1996. Video documentation of a brown-headed cowbird nestling ejecting an indigo bunting nestling from the nest. *Condor*, 98:645-649.

Donovan, T. M., P. W. Jones, E. M. Annand, y F. R. Thompson, III. 1997. Variation in local-scale edge effects: Mechanisms and landscape context. *Ecology*, 78:2064-2075.

Eckerle, K. P., y R. Breitwisch. 1997. Reproductive success of the northern cardinal, a large host of brown-headed cowbirds. *Condor*, 99:169-178.

Fleischer, R. C., y N. G. Smith. 1992. Giant cowbird eggs in the nests of two icterid hosts: The use of morphology and electrophoretic variants to identify individuals and species. *Condor*, 94:572-578.

Fraga, R. 1978. The Rufus-Collared Sparrow as a host of the Shiny Cowbird. *Wilson Bulletin*, 90(2):271-284.

Fraga, R. M. 1983. Parasitismo de cria del renegrido (*Molothrus bonariensis*) sobre el chingolo (*Zonotrichia capensis*): Nuevas observaciones y conclusiones. *Hornero*, 12 (no. Extraordinario):245-255.

- Fraga, R. M. 1985. Host-parasite interactions between Chalk-browed Mockingbirds and Shiny Cowbirds. *Neotropical Ornithology, Ornithological Monographs No.:*829-844.
- Fraga, R. M. 1986. The Bay-winged Cowbird (*Molothrus badius*) and its brood parasites: interactions, coevolution and comparative efficiency. Ph.D. thesis, University of California.
- Fraga, R. M. 1996. Further evidence of parasitism of Chopi blackbirds (*Gnorimopsar chopi*) by the specialized screaming cowbird (*Molothrus rufoaxillaris*). *Condor*, 98:866-867.
- Fraga, R. M. 1998. Interactions of the Parasitic Screaming and Shiny Cowbirds (*Molothrus rufoaxillaris* and *M. bonariensis*) with a Shared Host, the Bay-Winged Cowbird (*M. badius*). In S. I. Rothstein and S. K. Robinson (eds.), *Parasitic Birds and their Hosts. Studies in Coevolution.*, pp. 173 -193. Oxford University Press, Oxford.
- Freeman, S., D. F. Gori, y S. Rohwer. 1990. Red-winged blackbirds and brown-headed cowbirds: Some aspects of a host-parasite relationship. *Condor*, 92:336-340.
- Friedmann, H. 1929. *The cowbirds, a study in the biology of the social parasitism*. C.C. Thomas, Springfield, Illinois.
- Friedmann, H. 1955. The honeyguides. *Us. Natl. Mus. Bull.*, 223:1-196.
- Friedmann, H. 1963. Host relations of the parasitic cowbirds. *U.S. Natl. Mus. Bull.*, 233:1-276.
- Friedmann, H., y L. F. Kiff. 1985. The parasitic cowbirds and their hosts. *Proceedings Of The Western Foundation Of Vertebrate Zoology*, 2:225-302.
- Friedmann, H., L. F. Kiff, y S. I. Rothstein. 1977. A further contribution to knowledge of host relations of the parasitic cowbirds. *Smithson. Contrib. Zool.*, 235:1-75.
- Gibson, E. 1918. Further ornithological notes from the neighborhood of Cape San Antonio, Province of Buenos Aires. I. Passeres. *Ibis*, 6:363-415.
- Gill, S. A., y S. G. Sealy. 1996. Nest defence by yellow warblers: Recognition of a brood parasite and an avian nest predator. *Behaviour*, 133:3-4.
- Gochfeld, M. 1979. Begging by nestling cowbirds: adaptive or maladaptive. *The living bird*, 17:41-50.
- Gochfeld, M. 1979. Brood parasite and host coevolution: interactions between Shiny Cowbirds and two species of meadowlarks. *Am. Nat.*, 113:855-870.

- Goguen, C. B., y N. E. Mathews. 1996. Nest desertion by blue-gray gnatcatchers in association with brown-headed cowbird parasitism. *Animal Behaviour*, 52:613-619.
- Graham, D. S. 1988. Responses of five host species to cowbird parasitism. *Condor*, 90:588-591.
- Hamilton, W. J., y G. Orians. 1965. Evolution of brood parasitism in altricial birds. *The Condor*, 67:361-82.
- Hann, H. W. 1941. The cowbird at the nest. *Wilson Bull.*, 53.
- Hensler, G. L. y J. D. Nichols. 1981. The Mayfield method for estimating nesting success: A model, estimators and simulation results. *Wilson Bulletin*, 93:42-53.
- Hill, D. P., y S. G. Sealy. 1994. Desertion of nests parasitized by cowbirds: Have clay-coloured sparrows evolved an anti-parasite defence? *Animal Behaviour*, 48:1063-1070.
- Hofslund, P. B. 1957. Cowbird parasitism of the northern the yellowthroat. *Auk*, 74:42-48.
- Hoy, G., y J. Ottow. 1964. Biological and oological studies of the molothrine cowbirds (Icteridae) of Argentina. *Auk*, 81:186-203.
- Hudson, W. H. 1874. Notes on the procreant instincts of the three species of *Molothrus* found in Buenos Aires. *Proc. Zool. Soc. Lond.*:153-174.
- Hudson, W. H. 1920. *Birds of La Plata*. J.M. Dent and Sons, London.
- Johnson, A. W. 1967. *The birds of Chile and adjacent regions of Argentina, Bolivia and Peru, Vol II*. Platt Establecimientos Gráficos, Buenos Aires.
- Kattan, G. H. 1993. Reproductive strategy of a generalist brood parasite, the Shiny Cowbird, in the Cauca Valley, Colombia. Ph.D. dissertation thesis, University of Florida.
- Kattan, G. H. 1995. Mechanisms of short incubation period in brood-parasitic cowbirds. *Auk*, 112:335-342.
- Kattan, G. H. 1996. Growth and provisioning of shiny cowbird and house wren host nestlings. *Journal of Field Ornithology*, 67:434-441.
- Kattan, G. H. 1997. Shiny cowbirds follow the 'shotgun' strategy of brood parasitism. *Animal Behaviour*, 53:647-654.

- Kattan, G. H. 1998. Impact of brood parasitism: why do house wrens accept shiny cowbird eggs? In S. I. Rothstein and S. K. Robinson (eds.), *Parasitic birds and their hosts*, pp. 212-220. Oxford University Press, Oxford.
- Kelly J. P. 1993. The effect of nest predation on habitat selection by dusky flycatchers in limber pine-juniper woodland. *Condor*, 95:83-93.
- Kemal, R. E., y S. I. Rothstein. 1988. Mechanisms of avian egg recognition: Adaptive responses to eggs with broken shells. *Animal Behaviour*, 36:175-183.
- King, J. R. 1973. Reproductive relationships of the Rufous-collared Sparrow and the Shiny Cowbird. *Auk*, 90:19-34.
- Klein, N. K., y K. V. Rosenberg. 1986. Feeding of brown-headed cowbird (*Molothrus ater*) fledglings by more than one "host" species. *Auk*, 103:213-214.
- Kozlovic, D. R., R. W. Knapton, y J. C. Barlow. 1996. Unsuitability of the house finch as a host of the brown-headed cowbird. *Condor*, 98:253-258.
- Lerkelund, H. E., A. Mosknes, y T. H. Røskaft. 1993. An experimental test of optimal clutch size of the Fieldfare with a discussion on why brood parasites remove egg they parasitize a host species. *Ornis Scandinavica*, 24:95-102.
- Lichtenstein, G. 1997. Begging behaviour and host exploitation in three species of parasitic cowbirds. Ph.D. dissertation thesis, University of Cambridge, United Kingdom.
- Lichtenstein, G. 1998. Parasitism by Shiny Cowbirds of Rufous-bellied Thrushes. *Condor*, 100:680-687.
- Lichtenstein, G., y G. S. Sealy. 1998. Nestling competition, rather than supernormal stimulus, explains the success of parasitic brown-headed cowbird chicks in yellow warbler nests. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences*. Feb., 265:249-254.
- Lotem, A., H. Nakamura, y A. Zahavi. 1995. Constraints on egg discrimination and cuckoo-host co-evolution. *Animal Behaviour*, 49:1185-1209.
- Lyon, B. E. 1993. Conspecific brood parasitism as a flexible female reproductive tactic in American coots. *Animal Behaviour*, 46:911-928.
- Lyon, B. E. 1997. Spatial patterns of shiny cowbird brood parasitism on chestnut-capped blackbirds. *Animal Behaviour [Anim. Behav.]*, 54:927-939.
- Lyon, B. E., y J. M. Eadie. 1991. Mode of development and interspecific avian brood parasitism. *Behavioral Ecology*, 2:309-318.

- Martin, T. E. 1995. Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation, and food. *Ecological Monographs*, 65:101-127.
- Marvil, R. E., y A. Cruz. 1989. Impact of brown-headed cowbird parasitism on the reproductive success of the solitary vireo. *Auk*, 106:476-480.
- Mason, P. 1980. Ecological and evolutionary aspects of host selection in cowbirds. Ph.D. dissertation thesis, University of Texas.
- Mason, P. 1986. Brood parasitism in a host generalist, the shiny cowbird: I. The quality of different species as hosts. *Auk*, 103:52-60.
- Mason, P. 1986. Brood parasitism in a host generalist, the shiny cowbird: II. Host selection. *Auk*, 103:61-69.
- Mason, P. 1987. Pair formation in cowbirds: Evidence found for screaming but not shiny cowbirds. *Condor*, 89:349-356.
- Massoni, V., y J. C. Rebores. 1998. Costs of brood parasitism and the lack of defenses on the yellow-winged blackbird - shiny cowbird system. *Behavioral Ecology and Sociobiology [Behav. Ecol. Sociobiol.]*, 42:273-280.
- Massoni, V., y J.C. Rebores Juan. 1999. Egg puncture allows shiny cowbirds to assess host egg development y suitability for parasitism. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences Series B. Sept.*, 266:1871-1874.
- Massoni, V., y J. C. Rebores. 2001. Number of close spatial and temporal neighbors decreases the probability of nest failure and shiny cowbird parasitism in colonial yellow-winged blackbirds. *Condor*:521-529.
- May, R. M., y S. K. Robinson. 1985. Population dynamics of avian brood parasitism. *American Naturalist*, 126:475-494.
- Mayfield, H. 1975. Suggestions for calculating nesting success. *Wilson Bulletin*, 87:456-466.
- Mermoz, M. E. 1996. Interacciones entre el tordo renegrado *Molothrus bonariensis* y el pecho amarillo *Pseudoleistes virescens*: Estrategias del parásito de cría y mecanismos de defensa del hospedador. Ph.D. dissertation thesis, Universidad de Buenos Aires.
- Mermoz, M. E., y J. C. Rebores. 1994. Brood parasitism of the Shiny Cowbird, *Molothrus bonariensis*, on the Brown-and-Yellow Marshbird, *Pseudoleistes virescens*. *Condor*, 96:716-721.

- Mermoz, M. E., y J. C. Reboreda. 1998. Nesting success in brown-and-yellow marshbirds: Effects of timing, nest site, and brood parasitism. *Auk*, 115:871-878.
- Mermoz, M. E., y G. J. Fernandez. 1999. Low frequency of Shiny Cowbird parasitism on scarlet-headed blackbirds: Anti-parasite adaptations or nonspecific host life-history traits? *Journal of Avian Biology*. Jan., 30:15-22.
- Mermoz, M. E., y J. C. Reboreda. 1999. Egg-laying behaviour by shiny cowbirds parasitizing brown-and-yellow marshbirds. *Animal Behaviour*. Oct., 58:873-882.
- Middleton, A. L. A. 1991. Failure of brown-headed cowbird parasitism in nests of the American goldfinch. *Journal Of Field Ornithology*, 62:200-203.
- Morton, E. S., y S. M. Farabaugh. 1979. Infanticide and other adaptations of the nestling striped cuckoo (*Tapera naevia*). *Ibis*, 121:212-213.
- Neudorf, D. L., y S. G. Sealy. 1992. Reactions of four passerine species to threats of predation and cowbird parasitism: Enemy recognition or generalized responses? *Behaviour*, 123:84-105.
- Neudorf, D. L., y S. G. Sealy. 1994. Sunrise nest attentiveness in cowbird hosts. *Condor*, 96:162-169.
- Nice, M. M. 1957. Nesting success in altricial birds. *Auk*, 74:305-321.
- Nicolai, J. 1989. Brood parasitism of the steel-blue whydah (*Vidua hypocherina*). *Journal Fuer Ornithologie*, 130:423-434.
- Nolan, V. J. 1978. Ecology and behavior of the Prairie Warbler, *Dendroica discolor*. *Ornithological Monographs No.*
- Orians, G. H. 1980. *Some adaptations of marsh-nesting blackbirds*. Princeton University Press, Princeton.
- Orians, G. H. 1985. *Blackbirds of the Americas*. University of Washington Press, Seattle.
- Ortega, C. 1998. *Cowbirds and other brood parasites*. The University of Arizona Press, Tucson.
- Ortega, C. P., y A. Cruz. 1991. A comparative study of cowbird parasitism in yellow-headed blackbirds and red-winged blackbirds. *Auk*, 108:16-24.
- Payne, R. B. 1973. Individual laying histories and the clutch size and number of eggs of parasitic cuckoos. *Condor*, 75:414-438.

- Payne, R. B. 1977. Clutch size, egg size, and the consequences of single vs. multiple parasitism in parasitic finches. *Ecology*, 58:503-513.
- Payne, R. B. 1977. The ecology of brood parasitism in birds. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 8:1-28.
- Payne, R. B., y L. L. Payne. 1998. Brood parasitism by cowbirds: Risks and effects on reproductive success and survival in indigo buntings. *Behavioral Ecology*, 9:64-73.
- Peer, B. D., and E. K. Bollinger. 1997. Explanations for the infrequent cowbird parasitism on common grackles. *Condor*, 99:151-161.
- Petit, L. J. 1991. Adaptive tolerance of cowbird parasitism by prothonotary warblers: A consequence of nest-site limitation? *Animal Behaviour*, 41:425-432.
- Picman, J. 1989. Mechanism of increased puncture resistance of eggs of brown-headed cowbirds. *Auk*, 106:577-583.
- Picman, J., M. Leonard, y A. Horn. 1988. Antipredation role of clumped nesting by marsh-nesting red-winged blackbirds. *Behavioral Ecology And Sociobiology*, 22:9-16.
- Post, W., y J. W. Wiley. 1977. The shiny cowbird in the West Indies. *Condor*, 79:119-121.
- Post, W., y J. W. Wiley. 1977. Reproductive interactions of the Shiny Cowbird and the Yellow-shouldered Blackbird. *Condor*, 79:176-184.
- Post, W., A. Cruz, y B. McNair Douglas. 1993. The North American invasion pattern of the shiny cowbird. *Journal of Field Ornithology*, 64:32-41.
- Reboreda, J. C., N. S. Clayton, y A. Kacelnik. 1996. Species and sex differences in hippocampus size in parasitic and non-parasitic cowbirds. *Neuroreport*, 7:505-508.
- Redondo, T., y F. Castro. 1992. The increase in risk of predation with begging activity in broods of magpies *Pica pica*. *Ibis*, 134:180-187.
- Redondo, T., y L. Arias De Reyna. 1988. Vocal mimicry of hosts by great spotted cuckoo *Clamator glandarius*: Further evidence. *Ibis*, 130:540-544.
- Ridgely, R. S. y G. Tudor. 1989. *The birds of South America, Vol. 1. The oscine passerines*. Oxford University Press, Oxford.
- Robertson, R. J., y R. F. Norman. 1976. Behavioural defenses to brood parasitism by potential hosts of the brown headed cowbird. *Condor*, 78:166-173.

- Robertson, R. J., y R. F. Norman. 1977. The function and evolution of aggressive host behaviour towards the Brown-headed Cowbird (*Molothrus ater*). *Can. J. Zool.*, 55:508-518.
- Robinson, S. K. 1988. Foraging ecology and host relationships of giant cowbirds in southeastern Peru. *Wilson Bulletin*, 100:224-235.
- Robinson, S. K. 1985. Fighting and assessment in the yellow-rumped cacique (*Cacicus cela*). *Behavioral Ecology And Sociobiology*, 18:39-44.
- Robinson, S. K., F. R. Thompson III, T. R. Donovan, D. R. Whitehead, y J. Faaborg. 1995. Regional forest fragmentation and the nesting success of migratory birds. *Science*, 267:1987-1990.
- Robinson, S. K., S. I. Rothstein, M. C. Brittingham, L. J. Petit, y J. A. Grzybowski. 1995. Ecology and behavior of cowbirds and their impact on thost populations. In T. E. Martin and D. M. Finch (eds.), *Ecology and management of neotropical migratory birds*, pp. 428-460. Oxford University Press, New York.
- Rogers, C. M., M. J. Taitt, J. N. M. Smith, y G. Jongejan. 1997. Nest predation and cowbird parasitism create a demographic sink in wetland-breeding song sparrows. *Condor*, 99:622-633.
- Rohwer, F. C., y S. Freeman. 1989. The Distribution of Conspecific Nest Parasitism in Birds. *Can. J. Zool.*, 67:239-253.
- Roseberry, J. L., y W. D. Klimstra. 1970. The nesting ecology and reproductive performance of the Eastern Meadowlark. *Wilson Bulletin*, 82:243-267.
- Rothstein, S. I. 1975. An experimental and teleonomic investigation of avian brood parasitism. *Condor*, 77:250-271.
- Rothstein, S. I. 1982. Mechanisms of avian egg recognition: Which egg parameters elicit responses by rejecter species? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 11:229-239.
- Rothstein, S. I. 1990. A model system for coevolution: Avian brood parasitism. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21:481-508.
- Rothstein, S. I. 1994. The cowbird's invasion of the far west: history, causes and consequences experienced by host species. *Studies in Avian Biology*:301-315.
- Rothstein, S. I., y S. K. Robinson. 1998. The Evolution and Ecology of Avian Brood Parasitism. In S. I. Rothstein and S. K. Robinson (eds.), *Parasitic Birds and their Hosts. Studies in Coevolution*, pp. 3 - 56. Oxford University Press, Oxford.

- Rothstein, S. I., D. A. Yokel, y R. C. Fleischer. 1986. Social dominance, mating and spacing systems, female fecundity, and vocal dialects in captive and free-ranging brown-headed cowbirds. *Curr. Ornithol.*, 3:127-185.
- Salvador, S. A. 1984. Study of parasitism in raising shiny cowbirds (*Molothrus bonariensis*) and chalk-browed mockingbirds (*Mimus saturninus*) in Villa Maria, Cordoba, Argentine. *Hornero*, 12:141-149.
- Schaub, R., L. Mumme R., y E. Woolfenden G. 1992. Predation on the eggs and nestlings of Florida scrub jays. *Auk*, 109:585-593.
- Scott, D. M. 1991. The time of day of egg laying by the Brown-headed cowbird and other icterines. *Canadian Journal Of Zoology*, 69:2093-2099.
- Scott, D. M., y C. D. Ankney. 1983. The laying cycle of Brown-headed cowbirds: Passerine chickens. *Auk*, 100:583-592.
- Scott, D. M., y R. E. Lemon. 1996. Differential reproductive success of brown-headed cowbirds with Northern Cardinals and three other hosts. *Condor*, 98:259-271.
- Scott, D. M., P. J. Weatherhead, y C. D. Ankney. 1992. Egg-eating by female brown-headed cowbirds. *Condor*, 94:579-584.
- Sealy, S. G. 1992. Removal of yellow warbler eggs in association with cowbird parasitism. *Condor*, 94:40-54.
- Sealy, S. G. 1994. Observed acts of egg destruction, egg removal, and predation on nests of passerine birds at Delta Marsh, Manitoba. *Canadian Field Naturalist*, 108:41-51.
- Sealy, S. G. 1995. Burial of cowbird eggs by parasitized yellow warblers: An empirical and experimental study. *Animal Behaviour*, 49:877-889.
- Sealy, S. G., y D. L. Neudorf. 1995. Male northern orioles eject cowbird eggs: Implications for the evolution of rejection behavior. *Condor*, 97:369-375.
- Sealy, S. G., y J. C. Lorenzana. 1998. Yellow warblers (*Dendroica petechia*) do not recognize their own eggs. *Bird Behavior*, 12:57-66.
- Sealy, S. G., D. L. Neudorf, y D. P. Hill. 1995. Rapid laying by Brown-headed cowbirds *Molothrus ater* and other parasitic birds. *Ibis*, 137:76-84.
- Sherry, D. F., M. R. Forbes, M. Khurgel, y G. O. Ivy. 1993. Females have a larger hippocampus than males in the brood-parasitic brown-headed cowbird. *Proc Natl Acad Sci USA*, 90:7839-43.

- Sibley, C. G., y J. E. Ahlquist. 1990. *Phylogeny and Classification of Birds: a Study in Molecular Evolution*. Yale University Press, New Heaven.
- Sick, H. 1985. Notas biológicas sobre o gaudeiro, *Molothrus bonariensis* (Gmelin) (Icteridae, Aves). *Rev. Bras. Biol.*, 18:417-431.
- Sick, H. 1985. *Ornitologia brasileira, uma introducao*. Universidade de Brasilia, Brasilia.
- Skutch, A. F. 1949. Do tropical birds rear as many young as they can nourish? *Ibis*, 91:430-455.
- Skutch, A. F. 1985. Clutch size, nesting success and predation of Neotropical birds revised. In M. S. F. P.A.Buckley, E.S. Morton, R.S. Ridgely and F.G.Buckley (ed.), *Neotropical ornithology, Ornithological Monographs*, Vol. 36, pp. 575-594.
- Smith, J. N. M. 1981. Cowbird parasitism, host fitness and age of the host female in an island Song Sparrow population. *Condor*, 83:152-161.
- Smith, J. N. M., y P. Arcese. 1994. Brown-headed cowbirds and an island population of song sparrows: A 16-year study. *Condor*, 96:916-934.
- Soler, M., J. Soler Juan, G. Martinez Juan, T. Perez Contreras, y P. Moller Anders. 1998. Micro-evolutionary change and population dynamics of a brood parasite and its primary host: The intermittent arms race hypothesis. *Oecologia Berlin. Dec.*, 117:381-390.
- Spaw, C. D., y S. Rohwer. 1987. A comparative study of eggshell thickness in cowbirds and other passerines. *Condor*, 89:307-318.
- Weatherhead, P. J. 1989. Sex ratios, host-specific reproductive success, and impact of brown-headed cowbirds. *Auk*, 106:358-366.
- Webster, M. S. 1994. Interspecific brood parasitism of Montezuma Oropendolas by Giant Cowbirds: Parasitism or mutualism? *Condor*, 96:794-798.
- Weller, M. W. 1967. Notes on some marsh birds of Cape San Antonio, Argentina. *Ibis*:391-411.
- Weller, M. W. 1968. The breeding biology of the parasitic black-headed duck. *Living Bird*, 7:169-208.
- Westneat David, F. 1992. Nesting synchrony by female red-winged blackbirds: Effects on predation and breeding success. *Ecology Washington D C*, 73:2284-2294.

- Wiley, J. W. 1985. Shiny cowbird parasitism in two avian communities in Puerto Rico. *Condor*, 87:165-176.
- Wiley, J. W. 1986. Growth of shiny cowbird and host chicks. *Wilson Bulletin*, 98:126-131.
- Wiley, J. W. 1988. Host selection by the shiny cowbird. *Condor* 90:289-303.
- Wiley, R. H., y M. S. Wiley. 1980. Spacing and timing in the nesting ecology of a tropical blackbird: comparison of populations in different environments. *Ecological Monographs*, 50:153-178.
- Wiley, J. W., W. Post, y A. Cruz. 1991. Conservation of the yellow-shouldered blackbird *Agelaius xanthomus*, an endangered West Indian species. *Biological Conservation*, 55:119-138.
- Willis, E., y Y. Oniki. 1985. Bird specimens new for the state of Sao Paulo, Brazil. *Revista Brasileira de Biologia*, 45.
- Wiklund, C. G., y M. Andersson. 1994. Natural selection of colony size in a passerine bird. *Journal of Animal Ecology*, 63:765-774.
- Wood, D. R., y E. K. Bollinger. 1997. Egg removal by brown-headed cowbirds: A field test of the host incubation efficiency hypothesis. *Condor* 99:851-857.
- Zar, J.H. 1996. Biostatistical analysis, 3rd ed. Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.