

Tesis Doctoral

Interacciones entre el parásito de cria *Molothrus bonariensis* y uno de sus hospedadores, *Turdus amaurochalinus*

Astíé, Andrea A.

2004

Tesis presentada para obtener el grado de Doctor de la
Universidad de Buenos Aires 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 Master's and 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:

Astíé, Andrea A.. (2004). Interacciones entre el parásito de cría *Molothrus bonariensis* y uno de sus hospedadores, *Turdus amaurochalinus*. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. http://hdl.handle.net/20.500.12110/tesis_n3776_Astie

Cita tipo Chicago:

Astíé, Andrea A.. "Interacciones entre el parásito de cría *Molothrus bonariensis* y uno de sus hospedadores, *Turdus amaurochalinus*". Tesis de Doctor. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2004. http://hdl.handle.net/20.500.12110/tesis_n3776_Astie

EXACTAS UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



UBA

Universidad de Buenos Aires

UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES



INTERACCIONES ENTRE EL PARASITO DE CRIA

Molothrus bonariensis

Y UNO DE SUS HOSPEDADORES,

Turdus amaurochalinus

Autor: Lic. Andrea A. Astié

Director: Dr. Juan C. Reboreda

Laboratorio de Ecología y Comportamiento Animal
Departamento de Ecología, Genética y Evolución

3776

Tesis para optar al título de
Doctor en Ciencias Biológicas

2004

INTERACTIONS BETWEEN THE BROOD PARASITE

Molothrus bonariensis

AND ONE OF ITS HOSTS,

Turdus amaurochalinus

Resumen

El parasitismo de cría es una estrategia reproductiva en la que el ave parásita deposita sus huevos en los nidos de otras especies, las que realizan el cuidado parental de huevos y pichones. El tordo renegrado es un parásito de cría obligado y generalista que parasita a más de 200 hospedadores, entre ellos al zorzal chalchalero. En este trabajo se estudiaron las interacciones hospedador-parásito entre el tordo renegrado y el zorzal chalchalero. Se registró una tasa de parasitismo del 60% con una intensidad de 1,5 huevos de tordo por nido parasitado. El mayor costo del parasitismo sobre el éxito reproductivo del zorzal fue debido a las picaduras de huevos de zorzal inflijidas por los tordos cuando visitan el nido. Además, en los nidos parasitados el éxito de eclosión de los huevos de zorzal fue menor. La presencia de pichones de tordo en el nido no afectó la supervivencia de los pichones de zorzal. El zorzal chalchalero no ha desarrollado defensas efectivas frente al parasitismo, aunque es capaz de reconocer a los tordos como una amenaza. En nidos exitosos (nidos que no fueron predados ni abandonados) sólo el 20% de los huevos de tordo alcanzó el estadio de volantón. Se plantean posibles explicaciones para estos resultados.

Palabras clave: *Molothrus bonariensis*, parasitismo de cría, tordo renegrado, *Turdus amaurochalinus*, zorzal chalchalero.

Abstract

Brood parasitism is a breeding strategy in which the parasitic bird lay eggs in nests of other species (hosts), which incubate the eggs and provide parental care to the chicks. The shiny cowbird (*Molothrus bonariensis*) is an obligate brood parasite that lay eggs in nests of more than 200 hosts, included the Creamy-bellied Thrush (*Turdus amaurochalinus*). In this work, I studied the interactions between shiny cowbirds and creamy-bellied thrushes. I found 60% of nest parasitized with an intensity of 1,5 eggs per nest. The main cost inflicted by the parasite was the puncture of host eggs. Parasitized nests had a lower hatching success, but parasite chicks did not affect the survival of host chicks. On the other hand, creamy-bellied thrushes did not develop effective defences against parasitism, although they recognize shiny cowbird as a threat. In successful nests (those that were not depredated or deserted) only 20% of shiny cowbird eggs produced fledglings. I discuss why creamy-bellied thrushes did not develop better antiparasitic defences, and why shiny cowbirds use so frequently this low-quality host.

Key words: brood parasitism, creamy-bellied thrush, *Molothrus bonariensis*, shiny cowbird, *Turdus amaurochalinus*.

A Nicolás
A Ulises y Julia
A mi papá y mi mamá

Agradecimientos

Quiero agradecer en primer lugar y muy especialmente a la gente que me acompañó en el transcurso de estos años con esfuerzo y muchas veces con sacrificios. Sin ellos no hubiera podido realizar este trabajo que les pertenece tanto o más que a mi. A Nicolás que me acompañó y me sigue acompañando y que ha vivido y soportado como nadie más los altibajos de esta etapa. A Julia y Ulises, que me acompañaron al campo desde la panza, y que han tenido que compartir a su mamá con pajaritos y computadoras. A mi mamá y mi papá, que han dedicado larguísimas horas de sus vidas a ayudarnos y cuidarnos y a estar en cualquier momento cuando los necesité. Las palabras siempre van a ser pocas para decirles cuanto significa lo que cada uno hizo por mi.

En segundo lugar, quiero agradecer a los que con pequeños o grandes actos colaboraron, tal vez sin saberlo, con este trabajo. A mis hermanos, Fabiana, Juan Pablo y Diana y también al Artu, que me ayudaron de distintas formas siempre que lo necesité y que me acompañaron al campo más de una vez. A Mausí, por recibirnos tan bien en su casa y por ayudarnos de muchas formas.

Quiero agradecer al Dr. Juan Carlos Reboreda por haber dirigido esta Tesis, y haber dedicado tantas horas de trabajo, lectura y corrección a este y otros tantos trabajos enviados a congresos y revistas. También quiero agradecerle por el trabajo extra que ha significado tener un doctorando a la distancia.

Quiero agradecer a toda la gente del laboratorio de Ecología del Comportamiento que colaboró con migo en distintas formas y que de alguna manera hicieron que las distancias fueran más cortas. A Viviana Massoni, y Vanina Fiorini que amablemente realizaron tramites y me enviaron información muchas veces. A Gustavo Fernández por su lectura y opinión crítica en muchos manuscritos que hoy forman parte de este trabajo y por sus consejos sobre distintos análisis estadísticos y filosóficos. Y muy especialmente a Myriam Mermoz, por leer infinitas veces estos capítulos con ojo crítico y severo pero acertado y por haber sido amiga y consejera. Creo que este trabajo no sería lo que es si no hubiera contado con su apoyo.

También quiero agradecer a la gente que me ayudó en el trabajo de campo. En primer lugar, a Paulo Llambías, que guió mis primeros pasos en el arte de encontrar nidos. Sin su ayuda, no hubiera sabido como empezar este trabajo. En segundo lugar, a mis ayudantes de campo. A los hermanos Di Carlantonio, Juan Diego, Roxana y Javier,

especialmente a la Roxi, que me ayudó y acompañó más allá del campo. Y Virginia Iglesias por su colaboración especial. También quiero agradecer a algunos ayudantes de campo ocasionales, como Florencia Fernández Campón, Natalia Guisasola, Luciana Pogi, Carina Di Carlantonio, Nicolás García, Ulises y Julia García Astié, Irma Dicarlantonio, Miguél, Fabiana, Juan Pablo y Diana Astié, Joaquín Tolosa, Arturo Salassa, Lucía Guzmán.

Quiero agradecer a la gente que me recibió en su casa y me ayudó durante mi estadía en San Carlos. A Luciana Pogi, por haberme ofrecido amablemente su casa en los meses que realicé al trabajo de campo allí. A Flavio Moronta, a Ricardo Funes y a Gerardo Castillo y su mamá Paulina que me invitó a comer muchas veces en su casa. También a la familia Velez que me permitió entrar en su finca para trabajar.

Durante el trabajo de campo desde el año 2000 al año 2002, muchas personas de La Primavera, Los Corralitos, Rodeo de la Cruz y Rodeo del Medio permitieron amablemente que trabajara en sus fincas todos los días. Quiero agradecer especialmente a todos ellos: Chico y Susi Estudillo, Diego Estudillo, familia Nieto, Roque Alfonso y familia, Jorge Giordano, Hector, Irene y Graciela Garde, Luis Delmau, Edmundo Yanelli, y Fernando, Sergio y Carlos Astié.

Finalmente, quiero agradecer a CONICET por la Beca Interna de Postgrado que me permitió realizar este trabajo.

Índice

Capítulo 1:

Introducción y metodología general	1
Introducción General	1
Evolución del parasitismo de cría en aves	1
Coevolución entre parásitos y hospedadores: carrera armamentista	2
Adaptaciones al parasitismo de cría	3
Costos que produce el parasitismo de cría sobre los hospedadores	4
Defensas antiparasitarias desarrolladas por los hospedadores	5
Información general de la especie parásita: el tordo renegrado, <i>Molothrus bonariensis</i>	6
Filogenia y especies emparentadas	6
Distribución geográfica	7
Características de adultos, huevos y pichones	7
Estrategia reproductiva del tordo renegrado	8
Objetivos	9
Metodología general	10
Sitio de estudio	10
Búsqueda de nidos	11
Recolección de datos	11

Capítulo 2:

Biología de la especie hospedadora: <i>Turdus amaurochalinus</i>	13
Introducción	13
Distribución geográfica	14
Efectos de distintas características físicas sobre la probabilidad de parasitismo y predación de nidos	15
Ambientes y sustrato	15
Altura	15
Cobertura	16
Parasitismo del tordo renegrado sobre el zorzal chalchalero	16
Materiales y métodos	17
Búsqueda y características generales de los nidos	17

Efectos de distintas características físicas sobre la probabilidad de parasitismo y predación de nidos	19
Nidos, huevos y pichones	20
Resultados y discusión	21
Nidos, huevos y pichones	21
Biología reproductiva del zorzal chalchalero	22
Efectos de distintas características físicas sobre la probabilidad de parasitismo y predación de nidos	25
Ambientes	25
Sustratos	25
Alturas	26
Cobertura	26

Capítulo 3

Costos del parasitismo de cría del tordo renegrado sobre el éxito reproductivo del zorzal chalchalero	29
Introducción	29
Materiales y métodos	31
Supervivencia diaria de los nidos	31
Nidos no exitosos	33
Nidos abandonados	33
Nidos predados	33
Nidos exitosos	34
Crecimiento de los pichones	35
Resultados	35
Supervivencia diaria de los nidos	36
Nidos no exitosos	38
Abandonados	38
Predados	38
Efecto del parasitismo en nidos exitosos	40
Huevos al inicio de la incubación	40
Huevos al final de la incubación	41
Pichones	42
Volantones	43
Supervivencia de huevos	43
Exito de eclosión	45

Supervivencia de pichones	46
Crecimiento de los pichones	46
Discusión	47

Capítulo 4

Defensas antiparasitarias en el zorzal chalchalero	50
Introducción	50
Materiales y métodos	52
Atención al nido	52
Respuesta del hospedador ante la presencia de modelos de tordo cerca del nido	53
Rechazo de huevos	53
Abandono de nidos	54
Resultados	55
Atención al nido	55
Respuesta del hospedador ante la presencia del parásito	56
Rechazo de huevos	58
Abandono de nidos	60
Discusión	60

Capítulo 5

Calidad del zorzal chalchalero como hospedador del tordo renegrido y estrategias del parásito en este hospedador	63
Introducción	63
Materiales y métodos	66
Estrategias parasitarias del tordo renegrido en este hospedador	66
Sincronización entre la puesta del parásito y la del hospedador	66
Relación entre oferta de nidos y eventos de parasitismo	66
Relación entre los eventos de picadura de huevos y de parasitismo	67
Claves utilizadas por el tordo para localizar y parasitar los nidos	68
Exito reproductivo del tordo	68
Supervivencia de huevos	69
Exito de eclosión	70
Supervivencia de pichones	70
Exito total	71

Resultados	72
Estrategias parasitarias del tordo renegrado en este hospedador	72
Sincronización entre la puesta del parásito y la del hospedador	72
Relación entre oferta de nidos y eventos de parasitismo	73
Relación entre los eventos de picadura de huevos y de parasitismo	75
Claves utilizadas por el tordo para localizar y parasitar los nidos	77
Exito reproductivo del tordo	77
Supervivencia de huevos	78
Exito de eclosión	79
Supervivencia de pichones	80
Exito total	81
Discusión	83
Estrategias parasitarias del tordo renegrado en este hospedador	83
Exito reproductivo del tordo	85
Capítulo 6	
Discusión general y conclusiones	88
Bibliografía	92

Capítulo 1

Introducción y metodología general

Introducción general

Evolución del parasitismo de cría en aves

El concepto de inversión parental ha sido definido como todo aquello que hace un progenitor por su cría que aumenta la probabilidad de supervivencia de la misma a la vez que supone costos para el progenitor en su propia supervivencia y en su éxito reproductivo futuro (Trivers 1972).

El parasitismo de cría en aves es una estrategia reproductiva en la que el ave parásita deposita sus huevos en los nidos de otras aves, llamadas hospedadores, las cuales realizan la totalidad del cuidado parental: incubación de huevos y cuidado de pichones. En las aves parásitas la inversión parental se limita solo a la producción de huevos.

El parasitismo de cría puede ser intraespecífico, cuando el ave parásita pone algunos de sus huevos en el nido de otro individuo de la misma especie, o interespecífico, cuando el ave parásita pone sus huevos en nidos de individuos de otras especies. El parasitismo intraespecífico, por definición, debe ser facultativo, ya que una población debe tener individuos parásitos y no parásitos, o individuos que sigan una estrategia mixta (Rothstein y Robinson 1998). Si bien es posible que una especie parasite facultativamente a individuos de otra especie, hasta la fecha no se han encontrado ejemplos de este tipo, es decir que los parásitos interespecíficos estudiados han sido siempre parásitos obligados (Rothstein y Robinson 1998). En los parásitos de cría obligados el éxito reproductivo depende totalmente del hospedador mientras que el éxito reproductivo del hospedador se ve disminuído por efecto del parasitismo (Payne 1977a, Rothstein 1990).

Se ha planteado que la falta de costos asociados al cuidado parental podría permitir una mayor fecundidad en las aves parásitas, y que el parasitismo de cría obligatorio solo podría ser seleccionado positivamente cuando el beneficio sobre su éxito reproductivo por el aumento en fecundidad es mayor que el costo de que sus huevos y pichones queden bajo el cuidado parental de otras especies (Lyon y Eadie 1991).

El parasitismo interespecífico obligatorio ha evolucionado independientemente en siete grupos taxonómicos distintos (Payne 1977a): una vez en una familia de Piciformes (Indicatoridae), tres veces en dos subfamilias de Cuculiformes (Cuculinae y Neomorphininae), una vez en una especie de Anseriformes (el pato de cabeza negra *Heteroneta atricapilla.*) y dos veces en dos familias (Plocidae e Icteridae) de Paseriformes (Lanyon 1992, Aragón *et al.* 1999).

Coevolución entre parásitos y hospedadores: carrera armamentista

El parasitismo de cría ha generado gran interés como un modelo para estudiar los procesos de coevolución (Rothstein 1990, Redondo 1993). La coevolución parásito-hospedador se ha planteado como una carrera armamentista evolutiva en la que el hospedador desarrolla defensas contra el parasitismo lo cual genera a su vez una presión de selección sobre el parásito que desarrolla contradefensas, llevando a ciclos de adaptaciones y contra-adaptaciones (Dawkins y Krebs 1979, Davies y Brooke 1988, 1989a,b).

Si bien muchos trabajos han mostrado la existencia de procesos coevolutivos en sistemas hospedador-parásito (para una revisión ver Lotem y Nakamura 1998), en otros casos no se ha observado el desarrollo de defensas antiparasitarias en el hospedador (o de contra-adaptaciones en el parásito). Existen dos hipótesis para explicar la ausencia de dichas adaptaciones: la hipótesis de la demora o “lag” evolutivo y la hipótesis del equilibrio evolutivo. El concepto de “lag” evolutivo implica que hay un desfase temporal en el sistema de defensas y contradefensas desarrolladas por hospedador y parásito y que una de las partes estaría en ventaja por sobre la otra, que se encontraría en vías de desarrollar una contra-adaptación. Por su parte, el concepto de equilibrio evolutivo implica que existiría un balance entre los costos y beneficios de las distintas fuerzas selectivas. Las predicciones para cada una de estas hipótesis son distintas. La hipótesis del “lag” evolutivo predice cambios evolutivos en el sistema (desarrollo de nuevas defensas o contradefensas), mientras que la hipótesis del equilibrio evolutivo predice que no ocurrirán cambios evolutivos en el sistema (Lotem y Nakamura 1998). El concepto de “lag” evolutivo ha recibido mayor respaldo desde los años 70 (para una revisión ver Lotem y Nakamura 1988) y sigue siendo la visión preponderante en trabajos actuales (Hosoi y Rothstein 2000, Hoover 2003). Sin embargo, Lotem y Nakamura (1998) plantean que no hay evidencia concluyente que apoye la hipótesis de “lag” evolutivo pero que aun se utiliza esta explicación debido a la ausencia de explicaciones alternativas.

Recientemente, se ha puesto en duda que algunas características consideradas como adaptaciones al parasitismo sean verdaderas adaptaciones. Por ejemplo, Mermoz y Ornelas (2004) sugirieron que el período de incubación más corto en los tordos parásitos no sería una

adaptación al parasitismo sino una exaptación, es decir, una característica heredada de un ancestro no parásito.

Un aspecto de la elección de hospedadores que ha sido poco estudiado hasta el presente es si los parásitos son generalistas a nivel poblacional pero especialistas a nivel individual (*i.e.* cada hembra utiliza una especie hospedadora pero distintas hembras pueden usar distintos hospedadores, o lo que es igual, existen razas hospedador-específicas), o si cada individuo es generalista (*i.e.* una misma hembra utiliza distintas especies de hospedadores). Si cada raza estuviese adaptada a su hospedador se podrían plantear carreras armamentistas entre cada especie hospedadora y cada raza parásita. Por el contrario, si una hembra utiliza varios hospedadores durante su vida resulta más difícil explicar el ajuste de la hembra parásita a los distintos hospedadores (estaríamos ante un caso de coevolución difusa). Un ejemplo de parásito de cría generalista a nivel poblacional y especialista a nivel individual es el cuco común (*Cuculus canorus*). En este parásito existen razas de hembras que parasitan a distintos hospedadores (Brooke y Davies 1988, Moksnes y Røsaft 1995, Gibbs *et al.* 2000) pero los machos se aparean con cualquier raza de hembra manteniendo el flujo genético y la cohesión de la especie (Marchetti *et al.* 1998). Por otra parte, en las hembras de tordo de cabeza marrón (*Molothrus ater*) se han encontrado casos de hembras que utilizan a muchos hospedadores (Fleischer 1985, Alderson *et al.* 1999), pero también se han encontrado hembras que utilizan un único hospedador (Alderson *et al.* 1999). En base a estos resultados, Alderson y colaboradores (1999) sugirieron que en esta especie las poblaciones estarían integradas por una combinación de hembras hospedador-específicas y hospedador-generalistas.

Adaptaciones al parasitismo de cría

Se ha planteado que varias características que presentan las especies parásitas serían adaptaciones que contribuyen a aumentar su éxito reproductivo.

Uno de los comportamientos que se observa en casi todas las aves parásitas es la sincronización entre la puesta de sus huevos y la del hospedador. Poner los huevos anticipadamente (*i.e.* antes que el hospedador inicie su puesta) facilita la detección del evento de parasitismo por parte del hospedador y puede causar que este abandone el nido o que el huevo sea rechazado. Por el contrario, ponerlo muy tarde (*i.e.* luego que el hospedador ha comenzado la incubación de sus huevos), puede reducir la probabilidad de que el huevo parásito eclosione o poner al pichón parásito en una situación de desventaja competitiva frente a sus compañeros de nido en el caso de que nazca después que los pichones del hospedador (Lotem *et al.* 1995).

Otras características que se observan en muchos parásitos de cría son la puesta rápida de huevos, que se ha observado tanto en cuculiformes como en tordos, y que reduciría la probabilidad de que el parásito sea detectado por los hospedadores (Sealy *et al.* 1995), y la alta fecundidad. Entre los tordos parásitos, el tordo de cabeza marrón pone más de 40 huevos por temporada reproductiva (Scott y Ankey 1983, Rothstein *et al.* 1986) y el tordo renegrido puede poner más de 100 huevos (Kattan 1993). En forma semejante, se estima que los cuculiformes ponen aproximadamente 20 huevos por temporada reproductiva (Payne 1974).

Los huevos de las especies parásitas suelen tener cáscaras más duras, lo que les confiere mayor resistencia (Rhan *et al.* 1988, Rohwer y Spaw 1988). En algunos cuculiformes se ha encontrado mimetismo entre los huevos del parásito y los del hospedador (Davies y Brooke 1989b, Brooker y Brooker 1990). Similarmente, en algunas especies de parásitos del género *Vidua* las bocas de los pichones son miméticas con las de los pichones del hospedador (Friedmann 1960, Payne *et al.* 2000). El mimetismo de huevos en los cuculiformes es probablemente uno de los ejemplos más claros de adaptación al parasitismo. Por ejemplo, el cuco común (*Cuculus canorus*) es un parásito de cría generalista en el que se han encontrado razas de hembras que se especializan en distintos hospedadores y ponen huevos con distintas características de coloración que tienden a ser miméticas con las del hospedador que utilizan (Brooke y Davies 1988, Moksnes y Røscraft 1995, Gibbs *et al.* 2000).

La mayoría de los pichones de cuculiformes al momento de eclosionar presentan un comportamiento de arrojar del nido todos los huevos y/o pichones, eliminando de este modo a todo potencial competidor (Payne 1977a, Davies 2000). Este comportamiento podría explicar por qué en algunas especies de cuculiformes las hembras son altamente territoriales y defienden el nido del hospedador impidiendo el acceso de otras hembras parásitas (Davies 2000).

Los tordos parásitos poseen algunas de las características mencionadas anteriormente y carecen de otras. Por ejemplo, poseen una alta fecundidad (Kattan 1993), una rápida puesta de huevos (Sealy *et al.* 1995), sincronización de su puesta con la del hospedador (Massoni y Reboresada 1998, Mermoz y Reboresada 1999), pero no se han encontrado hasta el momento casos de huevos miméticos con los del hospedador y los pichones no son agresivos frente a sus compañeros de nido. En el Capítulo 5 se discutirá con más detalle las adaptaciones al parasitismo desarrolladas por los tordos.

Costos que produce el parasitismo de cría sobre los hospedadores

Los hospedadores de los cuculiformes y de los Indicatoridae sufren grandes pérdidas ya que ningún pichón del hospedador sobrevive cuando eclosiona un pichón parásito, mientras que

por el contrario, los hospedadores de los *Vidua* casi no sufren costos debidos al parasitismo (Payne 1977a, b). Por otro lado, los costos en los hospedadores de los tordos parásitos varían enormemente, algunos crían camadas mixtas, en otros solo sobreviven los pichones parásitos y en algunos solo sobreviven los pichones del hospedador (Cherry *et al.* 1998, Reboreda *et al.* 2003).

Los efectos negativos del parasitismo de cría pueden observarse en distintos estadios del ciclo de nidificación. Los parásitos pueden picar o remover uno o más huevos del hospedador cuando visitan el nido (Hoy y Ottow 1964, Fraga 1979, Brooker *et al.* 1988, Sealy 1992, Massoni y Reboreda 1998), la presencia de huevos o pichones parásitos pueden reducir el éxito de eclosión de los huevos del hospedador (Blankespoor *et al.* 1982, Soler 1990, Petit 1991) y los pichones parásitos pueden competir por comida con los pichones del hospedador y reducir su viabilidad (Post y Wiley 1977, Marvil y Cruz 1989, Soler 1990). Arcese y colaboradores (1996) han sugerido que el tordo de cabeza marrón (*M. ater*) actuaría también como predador de pichones. Además, el parasitismo de cría puede reducir la supervivencia de los pichones del hospedador luego que éstos abandonan el nido (Payne y Payne 1998) y/o la supervivencia y éxito reproductivo futuro de los padres, si bien este último costo no han sido aún estimado.

En el Capítulo 3 se discute con más detalle los costos producidos por el parasitismo del tordo renegrido sobre el éxito reproductivo de los hospedadores.

Defensas antiparasitarias desarrolladas por los hospedadores

Debido a los costos que produce el parasitismo sobre el éxito reproductivo de los hospedadores se espera que estos desarrollen defensas antiparasitarias (Rothstein 1975a).

Para la mayoría de los hospedadores la defensa antiparasitaria más efectiva sería evitar el acceso del ave parásita al nido. Algunos hospedadores defienden el nido agresivamente y en algunos casos este tipo de defensa resulta exitosa (Robertson y Norman 1976, Wiley y Wiley 1980, Neudorf y Sealy 1992). Otros hospedadores, en general los más pequeños, evitan el parasitismo permaneciendo en el nido durante más tiempo en la mañana temprano simplemente sentándose en el nido e impidiendo así el acceso a los parásitos (Hobson y Sealy 1989, Hill y Sealy 1994, Neudorf y Sealy 1994). Algunos hospedadores pueden abandonar el nido cuando son parasitados intensamente o cuando son parasitados antes de comenzar la puesta (Rothstein 1975b, Hill y Sealy 1994). Una defensa más directa es el rechazo de huevos parásitos (Rothstein 1975a, Rohwer y Spaw 1988), aunque este comportamiento no evita los daños que pudo haber provocado el parásito al visitar el nido.

En el Capítulo 4 se discute con mayor detalle el tipo de defensas desarrolladas por los hospedadores de tordos parásitos.

Información general de la especie parásita: el tordo renegrado, *Molothrus bonariensis*

Filogenia y especies emparentadas

Los tordos parásitos de cría incluyen 5 especies: el tordo renegrado (*Molothrus bonariensis*), el tordo de cabeza marrón (*M. ater*), el tordo de pico corto (*M. rufoaxillaris*), el tordo bronceado (*M. aeneus*) y el tordo gigante (*Scaphidura oryzivora*). En trabajos filogenéticos recientes basados en secuencias de citocromo-b y genes ND2 mitocondriales se ha propuesto que el origen del parasitismo en este grupo ocurrió en sólo una oportunidad y que por lo tanto las 5 especies de tordos parásitos constituyen un grupo monofilético (Lanyon 1992, Johnson y Lanyon 1999, Lanyon y Omland 1999). Basándose en los resultados de la filogenia obtenida, Johnson y Lanyon (1999) propusieron unir el género monotípico *Scaphidura* con el género *Molothrus* y denominar *Molothrus oryzivora* al tordo gigante. Por otro lado proponen que el tordo músico, *M. badius*, que en la topografía del árbol filogenético queda aislado del resto de los tordos, sea incluido en el género *Oreopsar*, junto con *O. bolivianus*, y sea nombrado *O. badius*.

El tordo de pico corto es un parásito especialista que parasita casi exclusivamente a una sola especie, el tordo músico, aunque se ha encontrado entre un 5% y un 20% de parasitismo de esta especie en nidos de pecho amarillo, *Pseudoleistes virescens* (Mermoz y Rebores 1996, Mermoz y Fernandez 2003). En forma semejante, el chopí, *Gnorimopsar chopi*, también es parasitado frecuentemente por el tordo de pico corto en el sur de Brasil y en el noreste argentino (Fraga 1996). El tordo gigante, parasita al menos a 7 especies de ictéridos coloniales (Robinson 1988, Webster 1994), y el tordo bronceado parasita a más de 80 especies (Friedmann *et al.* 1977, Ortega 1998). Las dos especies restantes, el tordo de cabeza marrón y el tordo renegrado son extremadamente generalistas y sus huevos se han encontrado en nidos de más de 200 especies (Friedmann y Kiff 1985, Ortega 1998). El tordo de cabeza marrón y el tordo renegrado han sido históricamente especies alopátricas (el primero ocupando gran parte de América del Norte y el segundo gran parte de América del sur). En las últimas décadas, ambas especies han extendido su distribución y en la actualidad se encuentran en simpatria en el sur de América del Norte (Cruz *et al.* 1998). Esta expansión ha resultado en la incorporación de nuevas especies de hospedadores, las que carecen de una historia evolutiva común con el parásito y por lo tanto no han desarrollado adaptación alguna contra el parasitismo. Esto, en algunos casos, ha resultado

en una marcada declinación de sus poblaciones (Brittingham y Temple 1983, Wiley *et al.* 1991, Trail y Baptista 1993, Robinson *et al.* 1995a,b).

Distribución geográfica

La distribución histórica del tordo renegrado ha estado asociada con ambientes de pastizal y bosques abiertos desde el centro-sur de América del Sur hasta el norte de la Patagonia y las islas de Trinidad y Tobago en el caribe (Friedmann 1929). La expansión de la ganadería y la agricultura han favorecido el aumento de su distribución (Post *et al.* 1990). Actualmente se distribuye desde el norte de la Patagonia hasta Florida, Estados Unidos (Post *et al.* 1993, Cruz *et al.* 1998, Ortega 1998). En América del Sur sólo está ausente en los Andes de alturas, sur de la Patagonia y zonas no explotadas de la selva Amazónica (Ridgely y Tudor 1989).

En la provincia de Mendoza, que posee ambientes de monte, de montaña, de alta montaña y de estepa patagónica, el tordo renegrado sólo se encuentra en zonas transformadas para la agricultura (observación personal). Estas zonas transformadas pueden verse como parches en una matriz de monte o montaña. Aunque no se lo encuentra en las grandes extensiones de monte, se lo puede ver en cualquier parche en el que haya un mínimo de actividad humana. Por ejemplo, en pequeños puestos en la montaña, alejados más de 100 Km. de las grandes áreas transformadas para agricultura, que consisten en una pequeña casa, algunos árboles y un grupo de animales de corral, en general cabras (observación personal).

Características de adultos, huevos y pichones

Los machos son de mayor tamaño que las hembras y de color negro con brillo metálico, mientras que las hembras son más pequeñas y de color gris oscuro (Figura 1.1). Los adultos se alimentan principalmente en el suelo de insectos y granos (Friedmann 1929). En invierno, pueden asociarse con otros Ictéridos formando bandadas mixtas que confluyen en sitios de alimentación comunes (Friedmann 1929, Weller 1967). Durante la noche se agrupan en dormideros, sitios en árboles u otras estructuras a donde confluyen hasta varios miles de individuos (Feare y Zaccagnini 1993).

La temporada reproductiva del tordo renegrado abarca desde mediados de septiembre hasta enero-febrero (Hudson 1874, Friedmann 1929, Fraga 1982). En esta especie se han descrito dos morfos de coloración de los huevos. El denominado manchado (fondo blanco, grisáceo o marrón, con manchas) es el más abundante y único presente en gran parte del área de distribución de la especie. En el este de Argentina, Uruguay y sureste de Brasil se ha descrito además la presencia del morfo blanco (Hudson 1874, Friedmann 1929, Figura 1.2).

Algunas especies de hospedadores aceptan ambos morfos mientras que otras rechazan el morfo blanco pero aceptan el manchado (Mason 1986a). Hasta el presente, no se han descripto hospedadores que rechacen huevos del morfo manchado y acepten los del morfo blanco.



Figura 1.1: Hembra (izquierda) y macho (derecha) y de tordo renegrado.



Figura 1.2: huevos de tordo de los morfos manchado y blanco.

Los pichones de tordo son típicamente altriciales, nacen ciegos y casi desnudos sólo cubiertos por un plumón negro. Al cuarto día comienzan a abrir los ojos (Friedmann 1929). Cuando cumplen 10 días de edad pueden abandonar el nido, pero siguen dependiendo de sus padres adoptivos por un período de tiempo de entre 15 días y un mes (Friedmann 1929, Fraga 1985).

Estrategia reproductiva del tordo renegrado

El tordo renegrado es un parásito generalista. Sus huevos se encontraron en nidos de 212 especies de aves y 59 de ellas son hospedadores efectivos, es decir que crían con éxito sus pichones (Mermoz 1996, Ortega 1998, Fraga 2002). El impacto del parasitismo del tordo renegrado sobre el éxito reproductivo de sus hospedadores ha sido estudiado en sólo 8

especies: *Agelaius icterocephalus* (Cruz *et al.* 1990), *Agelaius thilius* (Massoni y Reboveda 1998), *Agelaius xanthomus* (Post y Wiley 1977), *Mimus saturninus* (Salvador 1984, Fraga 1985, Sackmann y Reboveda 2003), *Pseudoleistes virescens* (Mermoz y Reboveda 1994, 1998, 1999, 2003), *Turdus rufiventris* (Lichtenstein 1998, Sackmann y Reboveda 2003), *Zonotrichia capensis* (Sick 1958, King 1973, Fraga 1978, 1983) y *Troglodytes aedon* (Tuero 2004).

Se ha propuesto que algunas características morfológicas, fisiológicas y comportamentales del tordo renegrido aumentarían su éxito reproductivo. Estas características son: 1) una alta fecundidad (Kattan 1993); 2) una rápida puesta de huevos (Sealy *et al.* 1995), 3) huevos con cáscara más gruesa (Spaw y Rohwer 1987, Rahn *et al.* 1988), 4) picadura de los huevos del hospedador (Friedmann 1929, Fraga 1986, Massoni y Reboveda 1998), 5) sincronización de su puesta con la del hospedador (Massoni y Reboveda 1998, Mermoz y Reboveda 1999) y 6) comportamiento de pedido de alimento de los pichones más intenso que el de sus compañeros de nido (Gotchfeld 1979a, Lichtenstein 1997, Lichtenstein y Sealy 1998).

La búsqueda de nidos para parasitar está a cargo de la hembra del tordo renegrido y es realizada durante la mañana (Hoy y Ottow 1964, Post y Willey 1977, Fraga 1985). Aparentemente, las hembras localizarían los nidos a partir de la observación de los hospedadores (Fraga 1985, Wiley 1988) y luego realizarían un monitoreo para determinar el momento apropiado para poner su huevo (Wiley y Wiley 1980).

Objetivos

El objetivo general de este trabajo es estudiar las interacciones entre el tordo renegrido y uno de sus hospedadores, el zorzal chalchalero (*Turdus amaurochalinus*).

En el Capítulo 2 se presenta información sobre la biología reproductiva y aspectos biológicos, ecológicos y comportamentales del hospedador y se analiza la relación entre el ambiente, la cobertura y la altura de los nidos y los eventos de parasitismo y predación.

En el Capítulo 3 se presenta información sobre los efectos del parasitismo del tordo renegrido y de la picadura de huevos de zorzal sobre el éxito reproductivo del zorzal chalchalero. Se analiza el efecto del parasitismo sobre la supervivencia diaria, el abandono y predación de nidos, la supervivencia de huevos, el éxito de eclosión de los huevos y la supervivencia y crecimiento de los pichones de zorzal.

En el Capítulo 4 se analizan los comportamientos antiparasitarios desarrollados por el zorzal chalchalero. Se estudia la relación entre el parasitismo del tordo renegrido con la

atención al nido, la respuesta de los zorzales ante la presencia del tordo en las cercanías del nido, la existencia o no de comportamiento de rechazo de huevos parásitos de ambos morfos y el abandono de nidos asociado a eventos de parasitismo y/o picaduras.

En el Capítulo 5 se analiza el comportamiento parasitario del tordo en el zorzal chalchalero y la calidad esta especie como hospedador del tordo renegrido. Se analiza el éxito reproductivo del tordo en distintos estadios de su ciclo: supervivencia de huevos, éxito de eclosión y supervivencia de pichones. Por otro lado se estudia la sincronización de la puesta del tordo con la del zorzal y las implicancias sobre la supervivencia de huevos y pichones de tordo.

En el Capítulo 6 se discuten en conjunto los resultados obtenidos en los capítulos previos.

Metodología general

Sitio de estudio

En la temporada reproductiva de 1999 (desde octubre de 1999 hasta enero del 2000), el trabajo de campo se realizó en las localidades de Eugenio Bustos y La Consulta, ubicados en el departamento de San Carlos (69° 00'O, 33° 50'S, 940 msnm). En las temporadas siguientes (2000, 2001 y 2002) se trabajó en el oasis norte de la provincia de Mendoza, en las localidades de La Primavera, Los Corralitos y Rodeo de la Cruz del departamento de Guaymallén (68° 43' O, 32° 55' S, 320 msnm).

La Consulta y Eugenio Bustos se encuentran en el oasis central de la provincia de Mendoza, aproximadamente a 110 Km. al sur de la ciudad de Mendoza. El área de estudio abarcó aproximadamente 45 km². El tipo de cultivo en esta zona comprende vid, frutales (manzanos, perales, cerezos y nogales en su gran mayoría), olivares y alamedas. En los bordes de las plantaciones es común encontrar grupos de árboles formando pequeños bosques mixtos de especies autóctonas e introducidas como Alamos (*Populus spp.*), Sauce criollo (*Salix humboldtiana*), Aguaribay (*Sbinus areira*), Ñire (*Nothofagus antartica*), y Acacias (*Acacia visco*). El trabajo de campo realizado durante la temporada reproductiva de 1999 mostró que la abundancia del zorzal chalchalero en esta zona no era muy alta. Por lo tanto, se buscaron sitios alternativos y las temporadas siguientes se realizaron en el departamento de Guaymallén, a unos 20 Km. al este de la ciudad de Mendoza. Esta última zona se caracteriza

por cultivos de vid y olivos y chacras de hortalizas. Los cultivos se encuentran bordeados por acequias y arboledas, en la mayoría de los casos de álamos.

Un gran porcentaje de la superficie de la provincia de Mendoza pertenece a la provincia fitogeográfica del desierto del Monte y en el oeste mendocino se extienden la cordillera y precordillera de Los Andes. La actividad humana ha transformado grandes extensiones de tierra por medio del regadío artificial para la agricultura. Estos oasis están formados por una red de zanjones y acequias que han creado microclimas muy distintos al desierto circundante. Entre la cordillera y la gran extensión de monte al este, se han formado tres grandes oasis de zonas transformadas: el de la ciudad de Mendoza y sus alrededores en el norte, el del Valle de Uco en el centro, y el de San Rafael en el sur. También hay pequeños parches transformados (pueblos, fincas y puestos aislados) distribuidos en toda la provincia.

El trabajo de campo se realizó en zonas transformadas para la agricultura, ya que tanto el tordo renegrido como el zorzal chalchalero ocupan sólo hábitats antropizados de Mendoza.

Durante la primera temporada de trabajo de campo en la zona de Guaymallén (año 2000) se determinaron las áreas con mayor abundancia de nidos de zorzal. En las temporadas siguientes (2001 y 2002) el área de trabajo se redujo a 3 fincas en la zona de Los Corralitos en las que se encontró más del 80% de los nidos el primer año. Las características generales de estas fincas fue que tenían plantaciones de vid y olivos, y estaban enmarcadas por bosquecillos de álamos. En el Capítulo 2 se explica con más detalle el área de estudio.

Búsqueda de nidos

Durante la primera temporada reproductiva se puso a punto el método de búsqueda de nidos que se utilizó en las temporadas siguientes. El zorzal chalchalero utiliza cierto tipo de ambientes para la nidificación. Por este motivo, el área total de estudio fue mucho mayor que el área en la que efectivamente se encontraban los nidos de zorzal. Como primer paso, se identificó el tipo de ambientes utilizados por los zorzales. En general, se encontró mayor abundancia de nidos en las zonas con mayor humedad. Luego, se recorrió en auto la zona de estudio para encontrar ambientes potenciales de nidificación. Estos sitios fueron recorridos a pie para localizar los nidos.

La metodología para la búsqueda de nidos se explica en detalle en el Capítulo 2.

Recolección de datos

Cada nido contó con una planilla única. A cada nido se le asignó un número de acuerdo al orden en que fue encontrado. En la planilla se registró el lugar y ubicación del nido (no se

dejaron marcas de ningún tipo para señalar la ubicación de los nidos), el sustrato que lo sostenía, la altura a la que se encontraba, sus características (ancho, alto, profundidad), la cobertura (superior, inferior y laterales), la distancia al nido activo más cercano y cualquier experimento que se realizara en dicho nido. En la primera visita se registró el estadio en el que se encontró el nido (construcción, puesta, incubación o pichones). Durante las dos primeras temporadas de trabajo de campo (1999 y 2000) los nidos encontrados fueron visitados cada 3 o 4 días debido a las grandes distancias que los separaban. En las temporadas siguientes (2001 y 2002) los nidos fueron visitados diariamente o cada dos días. En cada visita se registró el día y la hora, el número de huevos presentes y el estado de los mismos, la aparición de roturas o picaduras en los huevos, la fecha de eclosión de cada huevo y la presencia de pichones.

Los huevos fueron identificados por especie, marcados y numerados en orden de aparición con tinta indeleble. Cada huevo fue medido (ancho y largo) con un calibre (error 0,1 mm). Los pichones fueron pesados diariamente con balanzas de resorte tipo Pesola de 10 y 50 g (error 0,1 y 0.5 g respectivamente) desde el momento de la eclosión hasta que trataron de abandonar el nido como resultado de la manipulación. Cada pichón fue marcado en el tarso con tinta indeleble para su posterior identificación y al cumplir los 8 días de edad se los anilló con una combinación única de colores (dos anillos en cada pata).

Los nidos fueron revisados hasta que se encontraron inactivos debido a abandono, predación, destrucción, o a que los pichones abandonaron el nido exitosamente. Se consideraron abandonados los nidos en los que se encontraron los huevos fríos durante dos visitas consecutivas, predados los nidos en los que desapareció el contenido completo del nido sin mediar ningún otro cambio en el mismo, y destruidos los nidos que se encontraron totalmente rotos.

En cada capítulo se explica la metodología específica utilizada con mayor detalle.

Capítulo 2

Biología de la especie hospedadora, *Turdus amaurochalinus*

Introducción

La información publicada sobre el zorzal chalchalero, *Turdus amaurochalinus*, es escasa y en general descriptiva. En este capítulo se presenta una recopilación de la información que existe sobre distintos aspectos de la biología de esta especie así como información obtenida durante este trabajo de Tesis.

La familia Muscicapidae (Orden Passeriformes) está integrada por dos subfamilias: los Muscicapinae y los llamados zorzales verdaderos que pertenecen a la subfamilia Turdinae. La subfamilia Turdinae comprende 20 géneros y 175 especies. Dentro de esta subfamilia el género *Turdus* es el que incluye la mayor cantidad de especies (65). Estas especies poseen una distribución geográfica cosmopolita (Monroe y Sibley 1983, Sibley y Monroe 1990).

Los zorzales del género *Turdus* pueden ser monomórficos o dimórficos pero el plumaje de los juveniles es siempre manchado. Los adultos suelen tener colores uniformes, entre los que predomina el negro, el gris y el marrón, aunque algunas especies tienen el pecho y/o el abdomen de colores brillantes, como rojo o naranja. Aproximadamente 16 especies de *Turdus* son migratorias, algunas especies realizan desplazamientos de cortas distancias, marginales a su área de distribución usual, pero la mayoría de las especies son extremadamente sedentarias (Clemens 2000). El canto está bien desarrollado en todas las especies de este género y algunas especies poseen frases características comunes. Los nidos son construidos en árboles y arbustos y, en general, son estructuras elaboradas con forma de taza profunda. Los huevos son predominantemente de color verde o azul pálido, muchas veces con manchas marrones o rojizas (Ridgely y Tudor 1989, Clemens 2000).

En la Argentina se han registrado siete especies del género *Turdus*: el zorzal chalchalero (*T. amaurochalinus*), el zorzal sabiá (*T. leucomelas*), el zorzal colorado (*T. rufiventris*), el zorzal patagónico (*T. falcklandii*), el zorzal cuello blanco (*T. albicollis*), el zorzal cabeza negra (*T. nigreiceps*), el zorzal chiguanco (*T. chiguanco*), y el zorzal negro, (*T. serranus*).

El zorzal chalchalero, también denominado zorzal gato, zorzal blanco, zorzal mandioca o zorzal barroso, es una especie monomórfica y monotípica, de aproximadamente 21 cm. de

largo, con espalda, lomo y cola gris oliváceos, pecho y abdomen blanco ceniciento, garganta estriada, loreal negro y pico amarillo o negro, a menudo amarillo con manchas negras (Figura 2.1). Posee un canto de frases típicas del género, similar al canto del zorzal colorado, pero repetitivo, monótono y con largas pausas entre frases. Además, en vuelo realiza llamadas de una sola nota como un “*cloc*” similar a un golpe, y llamadas de alarma similares al maullido de un gato (observación personal). En general son solitarios, aunque se los puede encontrar en grupos pequeños (Ridgely y Tudor 1989). La temporada reproductiva se extiende desde aproximadamente mediados de octubre a diciembre (de la Peña 1995). El número de huevos por nido es de 3-4 y éstos son ovoidales, con fondo verde claro y pintas castañas y grises. Los nidos son en forma de taza, y se encuentran generalmente entre 2 y 4 m de altura (de la Peña 1995).



Figura 2.1: Zorzal adulto.

Distribución geográfica

La distribución geográfica del zorzal chalchalero abarca desde el este de Bolivia, sur de Brasil, Paraguay, Uruguay y norte y centro de Argentina hasta Neuquén y Río Negro (Ridgely y Tudor 1989). En la provincia de Mendoza, se lo encuentra en la actualidad en ciudades, pueblos y áreas transformadas para la agricultura, pero está ausente en la zona de la cordillera y precordillera de Los Andes y en los ambientes de monte (observación personal). Es una especie abundante en la zona del valle central incluyendo la ciudad de Mendoza y los departamentos de Guaymallén, Lujan de Cuyo, Maipú, Godoy Cruz, Las Heras y San Martín mientras que en el resto de la provincia su abundancia es menor (observación personal).

Una lista de aves mendocinas publicada en 1918 (Sanzin 1918) registra la presencia del zorzal chiguanco con el nombre común de zorzal y nombre científico *Planesticus fuscater amoenus* pero no registra la presencia de ninguna otra especie de zorzal en la provincia, por lo cual es probable que la llegada del zorzal chalchalero sea relativamente reciente.

Consistentemente con esta información, los datos aportados por pobladores de ambientes rurales de la provincia de Mendoza, indican que el zorzal chalchalero habría arribado en los últimos 50-60 años, momento en el que el zorzal chiguanco era más abundante. Con el transcurso de los años, el zorzal chalchalero aumentó su abundancia y al mismo tiempo disminuyó la de zorzal chiguanco, especie que actualmente es muy común en la precordillera de Los Andes y en la zona del monte pero está totalmente ausente en zonas rurales y urbanas, ambientes que ocupa el chalchalero. Otra especie de zorzal que se ha observado en Mendoza en los últimos 5 años es el zorzal colorado. Esta especie se encuentra confinada a la zona oeste de la ciudad de Mendoza, en el Parque General San Martín (observación personal).

Efectos de distintas características físicas sobre la probabilidad de parasitismo y predación de nidos

Ambientes y sustratos

En general se asume que el microhábitat elegido por las aves para construir su nido es un comportamiento modelado por la selección natural.

La mayoría de los trabajos de preferencias de hábitat suelen centrarse en estudios de densidad de nidos (Brown 1969). Sin embargo, estos trabajos ignoran las variaciones en la supervivencia de los nidos debido a las variaciones del microhábitat dentro de los hábitats (Martin 1986), así como la asociación entre las características del microhábitat y la predación de nidos (Martin y Roper 1988).

En trabajos previos se ha encontrado una relación positiva entre las tasas de predación y parasitismo de *Molothrus ater* y la posición del nido respecto al borde de un bosque (Cain *et al.* 2003), y una asociación entre la tasa de parasitismo y distintos tipos de ambientes (Strauberger 2001).

Altura

El estudio de la relación entre la altura de los nidos y su tasa de parasitismo ha arrojado resultados dispares. En algunos estudios se encontró una mayor frecuencia de parasitismo en nidos que estaban a menor altura (Briskie *et al.* 1990, Hahn y Hatfield 1995), en otros se encontró una mayor frecuencia de parasitismo en nidos que estaban a mayor altura (Martin 1993), y en otros no se encontró asociación alguna entre estas dos variables (Clotfelter 1998).

Cobertura

Muchos trabajos han centrado su atención en la relación entre predación y/o parasitismo y la cobertura alrededor de los nidos pero los resultados obtenidos han sido variados. Burhans (1997) encontró un efecto de la cobertura sobre el parasitismo en dos hospedadores. Sin embargo, en un trabajo posterior Burhans y Thompson (1998) no encontraron diferencias en las tasas de parasitismo o predación asociadas a distintas coberturas y atribuyeron las diferencias encontradas previamente a errores en el momento en que se había medido la cobertura. Estos autores concluyeron que la cobertura debe ser medida durante la puesta, ya que es el momento en que ocurre el parasitismo. Por otro lado, Götmark y colaboradores (1995) observaron que *Turdus philomelos* elige lugares con coberturas medias y sugirieron que esto les permitiría divisar predadores cuando están incubando. A su vez, Clotfelter (1998) no encontró diferencias en las tasas de parasitismo de *M. ater* sufridas por *Agelaius phoeniceus* en nidos con distintas coberturas medidas en el estadio de puesta. La mayoría de estos trabajos sugieren que la actividad de los adultos sería la clave más utilizada por los tordos para localizar nidos (Clotfelter 1998, Burhans y Thompson 1998).

En relación a la asociación entre cobertura y tasas de predación, algunos autores han sugerido que una mayor cobertura sería importante para prevenir la predación por parte de las aves pero no de los mamíferos (Clark y Nudds 1991, Colwell 1992).

Parasitismo del tordo renegrado sobre el zorzal chalchalero

El zorzal chalchalero y el tordo renegrado tienen una distribución geográfica de simpatria histórica en el este de Argentina. Sin embargo, en la zona de estudio, el tordo renegrado se encuentra presente desde hace más de un siglo mientras que el zorzal chalchalero habría arribado recientemente, como se mencionó anteriormente en este capítulo (ver Distribución geográfica).

La primera mención de parasitismo de tordo renegrado en nidos de zorzal chalchalero aparece en el trabajo de recopilación de Friedmann del año 1929. En este trabajo, se menciona al zorzal chalchalero como un hospedador efectivo del tordo, es decir, que cría exitosamente a sus pichones. Los trabajos posteriores de Friedmann y otros autores (Friedmann 1963, Friedmann y Kiff 1985, Ortega 1998) reproducen el dato original de 1929. En un trabajo posterior al original de Friedmann (Castellanos 1934), también se menciona el parasitismo del tordo renegrado en nidos de zorzal chalchalero. Por otra parte, Mason (1986) menciona al zorzal chalchalero como una especie que aceptaría huevos inmaculados de tordo renegrado pero su observación fue hecha en sólo un nido.

Hasta el presente ningún trabajo estudió en detalle la interacción entre estas dos especies.

Materiales y métodos

Búsqueda y características generales de los nidos

Durante la primera temporada de trabajo de campo (septiembre 1999 - enero 2000) se realizó una búsqueda de nidos de zorzal en forma sistemática y en todo tipo de ambientes dado que no se contaba con información previa sobre tipos de sustrato o sitios de nidificación utilizados por esta especie. Tampoco se contaba con información sobre el comportamiento de los adultos en los alrededores del nido ante la presencia de personas. En esta temporada se encontraron 18 nidos que permitieron obtener información básica que permitió orientar la búsqueda de nidos en las temporadas siguientes. Los nidos se encontraron en ambientes cercanos a alguna fuente de agua permanente (zanjas y zanjones de regadío y arroyos naturales) en general con arbustos o árboles abundantes. La mayor cantidad de nidos se encontró en plantaciones de frutales, olivares, alamedas y viñedos (Figura 2.2).



Figura 2.2: Ambientes típicos (olivares y vides) en los que se encontraron nidos de zorzal.

En la temporada siguiente, año 2000, el trabajo de campo se realizó desde octubre hasta principios de enero. Se estableció un punto de partida para la búsqueda, ubicado al comienzo de la zona rural al este del gran Mendoza, Departamento de Guaymallén, y desde allí se utilizaron distintos caminos como transectas a lo largo de las cuales se buscó en forma sistemática ambientes de características similares a los utilizados por el zorzal el año anterior.

El área total recorrida fue un semicírculo con un radio de 10 Km. Para buscar ambientes en los que era probable encontrar nidos de zorzal se recorrieron los caminos en auto. Una vez encontrados los ambientes las parcelas eran recorridas a pie y se buscaron los nidos en forma comportamental siguiendo los llamados de alarma de los adultos.

En las temporadas de los años 2001 y 2002 el trabajo de campo se realizó desde octubre hasta comienzos de enero solamente en las parcelas en las que se encontró la mayor cantidad de nidos en la temporada anterior, abarcando un área total de aproximadamente 50 ha.

Los nidos se encontraron a una altura media de $2,42 \pm 0,11$ m (media \pm error estándar) y un rango entre 0,60 y 11 metros de altura ($n = 158$ nidos). El 62% de los nidos fue encontrado en viñas (alturas entre 1,4 y 1,9 m), el 22% en olivos (alturas entre 1,10 y 4,5 m), el 8 % en álamos (alturas mayores a los 5 m), el 5 % en árboles frutales, y el resto en otros (acacias, arbustos, pinos, palmeras, troncos secos, techos). Todos los nidos fueron construídos sobre superficies robustas de las plantas, en la bifurcación de troncos grandes o sobre superficies planas grandes y estables (Figura 2.3).

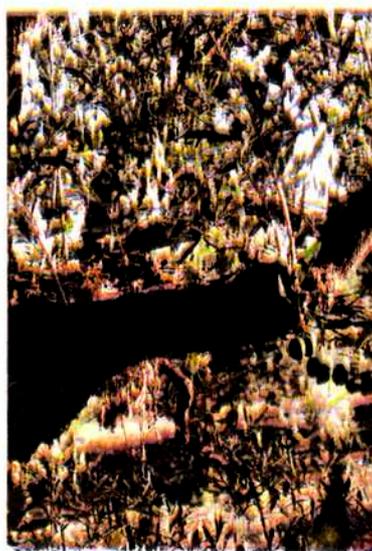


Figura 2.3: nido de zorzal chalchalero construído sobre un olivo.

Los materiales utilizados en la construcción de los nidos fueron barro, raíces, pastos, ramitas blandas y frecuentemente trozos de bolsas de plástico. Por dentro el nido estaba recubierto con plumas pequeñas, pelos de animales (probablemente de caballo, cabra y cerdo) y pastos blandos. Los nidos permanecieron desocupados al menos tres días desde que terminaron de ser constuídos hasta el comienzo de la puesta, posiblemente para permitir que se secara el barro.

Los nidos encontrados fueron visitados diariamente o cada dos días. Se registró la fecha y el estadio en que fue encontrado cada nido y la aparición de huevos o pichones hasta el momento en que dejó de estar activo, ya sea porque los pichones abandonaron el nido, porque éste fue predado (desaparición del contenido completo del nido) o porque fue abandonado (presencia de huevos fríos durante dos visitas consecutivas y ausencia de adultos en los alrededores).

La atención al nido se estimó a partir de muestreos instantáneos durante las visitas diarias y de la filmación de algunos nidos con cámaras de video Hi-8.

Efectos de distintas características físicas sobre la probabilidad de parasitismo y predación de los nidos

Para estudiar el efecto del sustrato y el ambiente sobre la probabilidad de predación y parasitismo se registró el sustrato y el tipo de ambiente en el que se encontró cada nido de acuerdo a lo descrito en la introducción de este capítulo. Se consideraron predados los nidos en los que desapareció el contenido completo entre dos visitas consecutivas y se consideraron como nidos encontrados por los tordos aquellos en los que se encontraron huevos de tordo o huevos de hospedador picados.

Los datos se analizaron con un test de Chi cuadrado comparando las frecuencias en cada ambiente o sustrato de: 1) nidos predados y no predados y 2) nidos con picaduras o parasitismo y sin picaduras ni parasitismo.

Por otro lado, se registró la altura desde el suelo y la cobertura superior y lateral de los nidos con el propósito de estudiar los posibles efectos de estas características sobre la probabilidad de que un nido fuera encontrado por predadores o tordos. La cobertura lateral se midió a la altura del nido desde las 4 direcciones cardinales (Norte, Sur, Este y Oeste) a una distancia de 1 m. Se estimó el porcentaje de cobertura considerando que porcentaje del nido quedaba visible desde el punto de observación. Los datos de cobertura fueron registrados en el momento en que los nidos eran encontrados y siempre por la misma persona para asegurar la consistencia de los datos (Burhans y Thompson 1998).

Se estudió la relación de los eventos de predación y parasitismo o picaduras (presencia de huevos parásitos o huevos de hospedador picados) con tres medidas distintas de cobertura: cobertura superior, promedio de las coberturas laterales y promedio de la cobertura total (laterales y superior). Para estudiar la relación entre los eventos de predación y cobertura sólo se incluyeron los eventos de predación durante el estadio de huevos ya que la cobertura fue medida durante la puesta y por lo tanto los valores registrados podrían no ser representativos del estadio de pichones. Además, en el estadio de pichones pueden haber otras claves para los

predadores como las vocalizaciones de pichones y la mayor frecuencia de visitas de los padres. Para estudiar la relación entre la cobertura y los eventos de parasitismo o picaduras, sólo se incluyeron en el análisis los nidos encontrados en construcción y puesta ya que la mayoría de los eventos de parasitismo y picaduras ocurrieron durante este estadio (ver Capítulo 4: Atención al nido, Figura 4.1).

Se analizó por separado el efecto de la altura y de la cobertura ya que no siempre se contó con toda la información para cada nido. Por otro lado, se analizó por separado cada tipo de cobertura (superior, lateral y total) ya que estas medidas no son independientes entre sí.

Los análisis estadísticos se hicieron mediante una regresión logística con una variable independiente continua (altura o cobertura) y una variable dependiente dicotómica (valores 0 para nidos no parasitados y sin picaduras y 1 para nidos parasitados y/o con picaduras en un caso, y valores 0 para nidos no predados o 1 para nidos predados).

Nidos, huevos y pichones

Como se explicó en la metodología general (Capítulo 1) los huevos de zorzal fueron medidos con un calibre con un error de 0,1 mm y los pichones fueron pesados con balanzas de resorte marca Pesola de 10 y 50 g. (con errores de 0,1 y 0,5 g. respectivamente) desde el momento de la eclosión hasta que fueron predados o intentaron abandonar el nido al ser manipulados. Además, se registraron las siguientes medidas de los nidos: diámetro interno, diámetro externo, altura y profundidad.

Resultados y discusión

Nidos, huevos y pichones

La altura media de los nidos fue de $10,5 \pm 0,51$ cm. y su profundidad $6,1 \pm 0,26$ cm. Por otro lado, el diámetro externo fue $12,3 \pm 0,22$ cm. y el diámetro interno $7,9 \pm 0,27$ cm. (Figura 2.4).



Figura 2.4. Nido de zorzal chalchalero con un pichón de zorzal de 8 días de edad (derecha, apoyando su pico sobre el borde del nido) y uno de tordo de 6 días de edad (izquierda, en la parte inferior del nido).

Se encontraron 529 huevos de zorzal chalchalero en 241 nidos. Los huevos encontrados fueron de color verde claro con manchas grises y marrones más concentradas en el polo mayor (Figura 2.5). Sus medidas fueron: $27,3 \pm 0,1$ cm. de largo y $19,8 \pm 0,05$ cm. de ancho ($n = 164$).

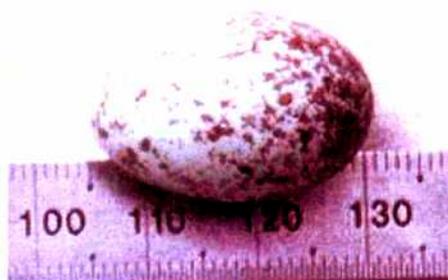


Figura 2.5: Huevo de zorzal.

Los pichones de zorzal nacieron con un peso medio de $4,6 \pm 0,07$ g. y dejaron el nido aproximadamente a los 13 días (rango 11 - 16 días) con un peso medio de $52 \pm 1,3$ g. (Figuras 2.6 y 2.7A y B).

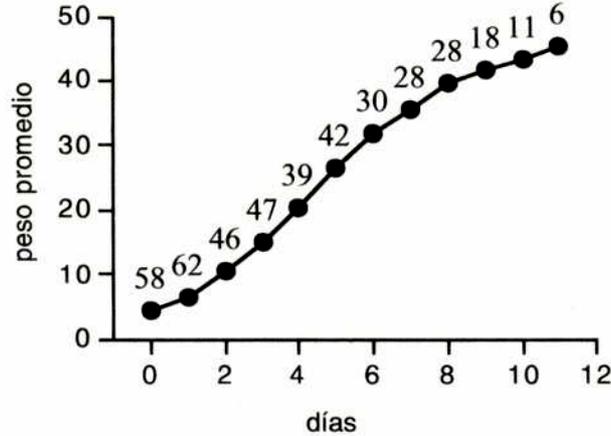


Figura 2.6: Peso medio de los pichones de zorzal desde el día de su eclosión (día 0) hasta el día en que abandonaron el nido (día 12). El número sobre cada punto indica el tamaño de la muestra.



Figura 2.7: Pichones de zorzal de un día de edad (izquierda) y de 12 días de edad (derecha).

Biología reproductiva del zorzal chalchalero

Los primeros nidos en puesta fueron encontrados en la segunda quincena de octubre mientras que los últimos nidos en puesta se registraron en la segunda quincena de diciembre, aunque hubo nidos activos hasta la primera semana de enero. La fecha más temprana de inicio de puesta fue el 21 de octubre y la más tardía el 26 de diciembre, en ambos casos durante la temporada reproductiva del año 2001.

La frecuencia de nidos en puesta aumentó marcadamente a principios de noviembre y disminuyó a mediados de diciembre (Figura 2.8). Estos datos indican que la temporada

reproductiva del zorzal chalchalero en esta zona se encuentra acotada principalmente a un período de un mes y medio.

El éxito de los nidos no estuvo asociado al momento de la temporada reproductiva en que se inició la puesta (regresión logística: $\chi^2 = 2,7$, $p = 0,1$; $n = 172$ nidos). Es decir que un nido tuvo igual probabilidad de sobrevivir independientemente del momento de la temporada reproductiva en que se inició la puesta. En este análisis se incluyeron los nidos encontrados en construcción y puesta y los nidos encontrados en incubación en los que eclosionó algún huevo lo cual permitió calcular el inicio de la incubación en forma indirecta. Los nidos en los que se calculó el inicio de la incubación en forma indirecta estuvieron distribuidos en forma homogénea a lo largo de la temporada reproductiva, por lo que no hubo un sesgo sobre el número de nidos exitosos en un determinado intervalo.

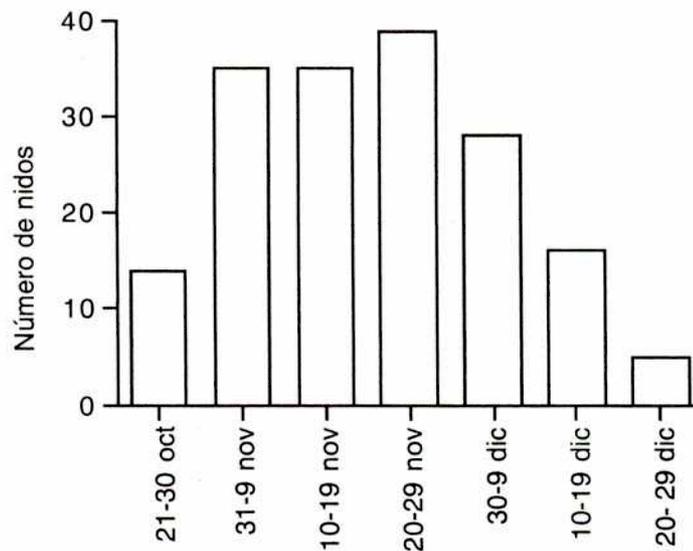


Figura 2.8: Número de nidos que iniciaron la puesta en distintos momentos de la temporada reproductiva. La temporada reproductiva fue agrupada en intervalos de 10 días comenzando el 21 de octubre, fecha en la que se encontró el primer nido en puesta.

El 25,5% de los nidos se encontró en construcción, el 15,9% en puesta, el 51,1% en estadio de incubación y el 7,5% restante se encontró en el estadio de pichones. La construcción del nido hasta el momento en que comenzó la puesta demandó aproximadamente 8 días. Una vez finalizada ésta, los nidos permanecieron vacíos al menos durante tres días antes del inicio de la puesta. El período de puesta duró entre 3 y 4 días dependiendo del tamaño de la nidada y la incubación comenzó con la puesta del penúltimo huevo. El período de incubación calculado como el tiempo transcurrido desde la puesta del último huevo hasta la

eclosión del último huevo fue de $11,5 \pm 0,26$ días ($n = 22$, rango 11-14 días). Por último, los pichones permanecieron en el nido $14 \pm 0,40$ días ($n = 14$, rango 12-17 días).

El tamaño de puesta se estimó considerando los nidos encontrados en construcción y puesta que fueron revisados diariamente y que no sufrieron eventos de parasitismo ni picaduras (ver Capítulo 3, Materiales y métodos: Nidos exitosos). El número promedio de huevos en estos nidos fue de $3,11 \pm 0,07$ ($n = 35$, rango 3-4 huevos).

Se realizaron 1272 registros de la actividad parental en el nido mediante visitas instantáneas en 229 nidos a lo largo del período de nidificación. También se registró la actividad de los adultos en el segundo o tercer día de puesta, es decir cuando ya había comenzado la incubación, a partir de 28 horas de video filmación realizadas en siete nidos. La mayoría de los nidos estuvo atendido por una pareja. En general uno de los adultos tuvo un comportamiento más conspicuo. El otro adulto, permanecía en general oculto, emitiendo cantos de alarma en forma casi continua. En algunos casos se registró la presencia de más de dos adultos en los alrededores del nido que emitían cantos de alarma, pero esto ocurrió en zonas donde la densidad de nidos era muy alta y los nidos se encontraban a poca distancia entre sí (en ocasiones a 2 m. de distancia). En general los adultos emitían cantos de alarma cerca del nido, y sólo en pocos casos hubo respuestas agonistas (vuelos rasantes) hacia las personas que se acercaban al nido.

La incubación de los huevos estuvo a cargo de un solo miembro de la pareja. Si bien se trata de una especie monomórfica, el pico de los zorzales puede ser amarillo o marrón oscuro y en general es amarillo con manchas marrones. Por lo tanto en las filmaciones era posible distinguir en cada visita si se trataba o no del mismo individuo. En la mayoría de los nidos se registró la visita de un solo individuo. En dos nidos, sin embargo, se registró el ingreso al nido de otro individuo dos o tres veces. La alimentación de los pichones consistió básicamente en insectos y lombrices, aunque también se registró la entrega de frutos como moras.

Si bien no se realizaron estudios sobre la densidad de nidos en distintas zonas, se observó que la abundancia de nidos fue muy variable en distintos ambientes. En algunos lugares, aunque eran húmedos y con fuentes de agua cercanas, los nidos más cercanos se encontraron a distancias mayores a los 100 m. entre sí, por ejemplo en hileras de álamos bordeando caminos o sembradíos de hortalizas. Esto también se observó en olivares y viñedos que se encontraban en zonas con fuentes de agua alejadas. En cambio, en los ambientes de olivares o viñedos bordeados de zanjones y zanjas con corriente de agua permanente, la densidad de nidos fue muy alta, encontrándose nidos en plantas contiguas a 2 m de distancia.

Efectos de distintas características físicas sobre la probabilidad de parasitismo y predación de los nidos

Ambientes

Más de la mitad de los nidos fueron encontrados en viñas (54,3%) y el resto fue encontrado en olivares (16,6%), árboles en fila (13,6%), bosques (8%) y otros (7,5%). El ambiente de viñas donde se encontraron los nidos estaba formado por plantaciones extensas que abarcaban áreas de más de 5 hectáreas. Los ambientes de olivares variaron en tamaño entre 1 y 20 hectáreas. Se llamó "filas" a los ambientes de árboles colocados en fila a la orilla de zanjas o caminos en general rodeando plantaciones de hortalizas de superficies mayores a una hectárea. Estos árboles incluyeron: álamos, olivos, moreras y acacias. Por otra parte, se llamó "bosques" a pequeños conjuntos de árboles, en general álamos o acacias, también situados a las orillas de zanjas y caminos cuya superficie varió entre 100 y 1000 m². Además se encontraron nidos en plantaciones de frutales como perales, manzanos, ciruelos y damascos y también en los alrededores de casas (galpones o jardines).

Para estudiar el efecto del ambiente sobre la probabilidad de que los nidos fueran encontrados por tordos o por predadores se realizaron comparaciones con un test de Chi cuadrado. Se consideró como indicador de que un nido había sido encontrado por un tordo el encontrar huevos parásitos presentes en el nido o huevos de hospedador picados. Se incluyeron en el análisis los ambientes de viñas, olivares, árboles en fila y bosques. El porcentaje de nidos parasitados o picados fue similar entre ambientes (entre 67 y 75%, $\chi^2 = 5,8$, $p = 0,32$). Por otra parte, la proporción de nidos predados durante el estadio de huevos fue similar en todos los ambientes ($\chi^2 = 4,1$, $p = 0,5$).

Sustratos

El 62% de los nidos fue encontrado en vides, el 22 % en olivos, el 8% en álamos y el resto en otros sustratos incluidos frutales (higueras, manzanos, almendros, ciruelos, perales), acacias, pimientos, olmos, arbustos, palmeras, troncos secos y techos. El tipo de sustrato sobre el que estaba construido el nido no estuvo asociado con la probabilidad de predación sufrida por los nidos (test de Chi cuadrado: $\chi^2 = 7,7$, $p = 0,8$), ni con la probabilidad de parasitismo o picaduras sufridas por los mismos ($\chi^2 = 12,6$, $p = 0,4$). Se incluyeron en el análisis los nidos encontrados en vides, olivos y álamos.

Alturas

Los nidos se encontraron a una altura media de $2,42 \pm 0,11$ m. (rango 0,6 - 11 m., $n = 158$ nidos). Los nidos más altos se encontraron en álamos ($4,37 \pm 0,64$ m) y los más bajos en troncos secos (0,60 m.). La mayoría de los nidos fueron encontrados en vides y en olivos a una altura media de $1,64 \pm 0,01$ y $3,20 \pm 0,14$ m respectivamente.

No se encontró ninguna relación entre la altura a la que se encontraban los nidos y la probabilidad de sufrir predación (regresión logística: $\chi^2 = 0,08$, $p = 0,8$), o parasitismo y/o picaduras (regresión logística: $\chi^2 = 0,55$, $p = 0,5$).

Cobertura

Los eventos de predación de nidos en estadio de huevo no estuvieron relacionados con la cobertura lateral, ni con la cobertura total (regresión logística: $\chi^2 = 0,39$, $p = 0,53$ y $\chi^2 = 0,003$, $p = 0,95$ respectivamente). Sin embargo, se encontró una relación marginalmente significativa con la cobertura superior ($\chi^2 = 3,4$, $p = 0,06$) aunque de signo contrario a lo esperado ya que a mayor cobertura superior se observó una mayor proporción de nidos predados (Figura 2.9). Por otra parte, la cobertura superior no estuvo asociada con la probabilidad de eventos de parasitismo y/o picaduras sufridos por los nidos ($\chi^2 = 2,2$, $p = 0,14$), pero se encontró una relación marginalmente significativa de las coberturas lateral y total sobre los eventos de parasitismo o picadura ($\chi^2 = 2,9$, $p = 0,09$ y $\chi^2 = 3,7$, $p = 0,05$, respectivamente). También en este caso se observó una asociación positiva entre la proporción de nidos parasitados y/o con picaduras y el porcentaje de cobertura lateral (Figura 2.10 y 2.11). Para realizar los gráficos, los datos fueron agrupados en 4 grupos según su cobertura.

Una posible explicación para la relación positiva entre la cobertura superior y la predación es que el aumento de ésta favorezca la actividad de pequeños predadores mamíferos (*i.e.* ratones) ya que de esta forma ellos estarían menos expuestos a predadores aéreos. En cuanto a la relación positiva entre cobertura total y lateral y probabilidad de parasitismo y/o picaduras, es posible que se deba a que los sitios con mayor cobertura son también mejores escondites para los tordos, que podrían monitorear la actividad del nido sin ser detectados y de esta forma evitar posibles agresiones y por otro lado tendría mayor probabilidad de detectar los momentos en que el nido queda desatendido.

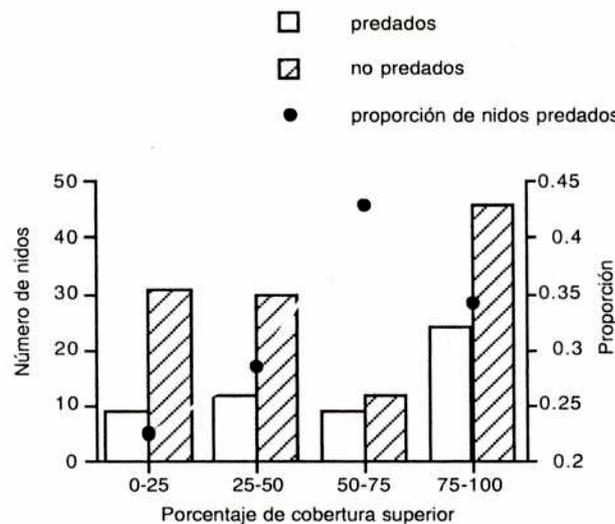


Figura 2.9: Número de nidos predados (barras blancas) y no predados (barras rayadas) durante el estadio de huevo distribuidos en cuatro categorías de nidos agrupados de acuerdo con el porcentaje de nido cubierto en su parte superior: nidos sin cobertura y hasta un cuarto de su superficie superior cubierta (0-25), desde un cuarto hasta la mitad de su superficie superior cubierta (25-50), desde la mitad hasta tres cuartos de su superficie superior cubierta (50-75) y desde tres cuartos hasta la totalidad de su superficie superior cubierta (75-100). Los puntos indican la proporción de nidos predados en cada categoría.

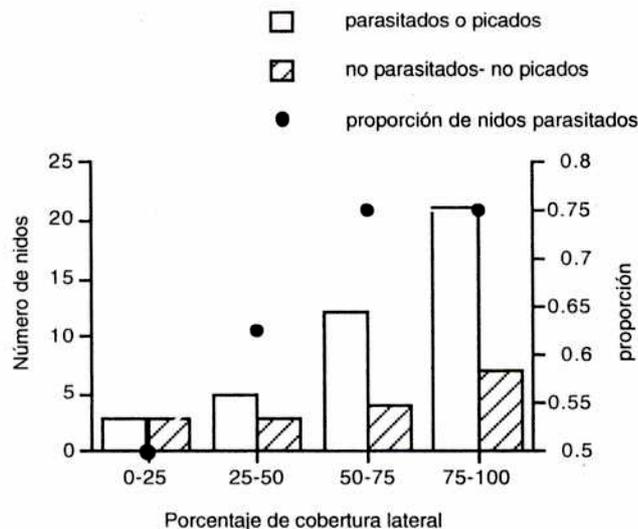


Figura 2.10: Número de nidos encontrados en construcción y puesta que fueron parasitados y/o recibieron picaduras (barras blancas) y no parasitados ni picados (barras rayadas) distribuidos en cuatro categorías de nidos agrupados de acuerdo con el porcentaje de nido cubierto en su parte lateral: nidos sin cobertura y hasta un cuarto de su superficie lateral cubierta (0-25), desde un cuarto hasta la mitad de su superficie lateral cubierta (25-50), desde la mitad hasta tres cuartos de su superficie lateral cubierta (50-75) y desde tres cuartos hasta la totalidad de su superficie lateral cubierta (75-100). Los puntos indican la proporción de nidos parasitados o picados en cada categoría.

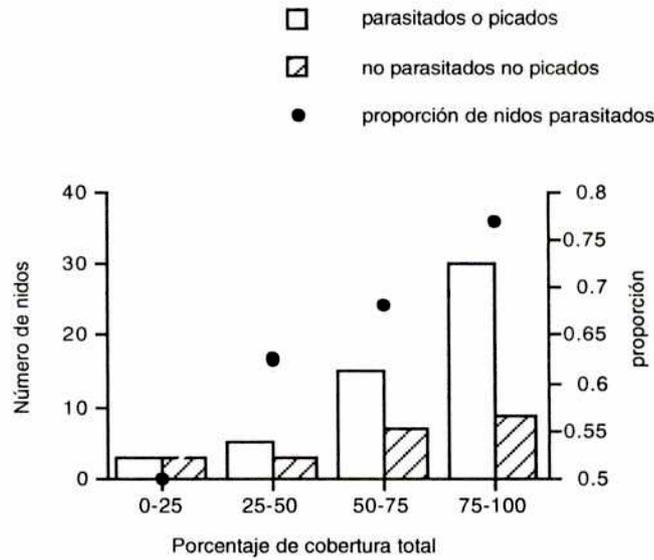


Figura 2.11: Número de nidos encontrados en construcción y puesta que fueron parasitados o picados (barras blancas) y no parasitados ni picados (barras rayadas) distribuidos en cuatro categorías de nidos agrupados de acuerdo con el porcentaje de nido cubierto: nidos sin cobertura y hasta un cuarto de su superficie lateral cubierta (0-25), desde un cuarto hasta la mitad de su superficie lateral cubierta (25-50), desde la mitad hasta tres cuartos de su superficie lateral cubierta (50-75) y desde tres cuartos hasta la totalidad de su superficie lateral cubierta (75-100). Los puntos indican la proporción de nidos parasitados o picados en cada categoría.

Los resultados presentados muestran que los factores externos al sistema hospedador-parásito no tienen un efecto apreciable en la probabilidad de que un nido sea detectado por predadores o parásitos. En los próximos capítulos se analiza la interacción entre el tordo renegrado y el zorzal chalchalero, así como la probabilidad de predación, independientemente de estos factores.

Capítulo 3

Costos del parasitismo de cría del tordo renegrado sobre el éxito reproductivo del zorzal chalchalero

Introducción

El parasitismo de cría del tordo renegrado puede disminuir el éxito reproductivo de sus hospedadores en distintas etapas del ciclo de nidificación: las hembras de tordo pueden picar o remover huevos de los nidos de los hospedadores que visitan (Hoy y Ottow 1964, Post y Wiley 1977, Brooker *et al.* 1988, Davies y Brooke 1988, Sealy 1992, Payne y Payne 1998); la presencia de huevos o pichones de tordo en el nido puede disminuir el éxito de eclosión de los huevos de hospedador (Blankespoor *et al.* 1982, Carter 1986, Soler 1990, Petit 1991); los pichones de tordo pueden competir por comida, causando tasas de crecimiento más bajas y hasta la muerte de los pichones de hospedador (King 1973, Post y Wiley 1977, Marvil y Cruz 1989, Soler 1990); la competencia con pichones de tordo puede disminuir la supervivencia de los pichones de hospedador luego de abandonar el nido (Payne y Payne 1998); y el mayor cuidado parental en nidos parasitados puede reducir el éxito reproductivo futuro de los padres (Rothstein y Robinson 1998). Además, algunos hospedadores abandonan el nido cuando son parasitados (Rothstein 1990, Petit 1991), o cuando sufren la pérdida de huevos debido a picaduras o remoción por parte del tordo (Zimmerman 1983, Wiley 1985, Hill y Sealy 1994). Por otro lado, la presencia de pichones de tordo puede aumentar la probabilidad de predación del nido (Massoni y Reboreda 1998). Para este último costo existen dos posibles explicaciones. La primera es que los nidos parasitados pueden ser más conspicuos debido a que los pichones de tordo tienen un comportamiento de pedido de alimento más intenso que otras especies (Gochfeld 1979a, Lichtenstein 1997) y la actividad parental es más intensa cuando hay pichones de tordo en el nido (Skutch 1949). La segunda es que la actividad de los tordos en el nido mientras parasitan podría aumentar la probabilidad de ser detectado por predadores, aunque hasta el momento no se han encontrado ejemplos de este caso.

Uno de los costos asociados con el parasitismo de cría del tordo renegrado es la pérdida de huevos de hospedador debido a picaduras (Hudson 1874, Hoy y Ottow 1964, Post y Wiley 1977, Fraga 1978, 1985, Lichtenstein 1998, Massoni y Reboreda 1998). Se ha

observado que los eventos de picadura de huevos también ocurren en nidos no parasitados (Hudson 1874, Hoy y Ottow 1964, Nakamura y Cruz 2000), sin embargo, solo recientemente se ha estudiado este efecto independientemente de los eventos de parasitismo. Massoni y Reboreda (2002) encontraron que los nidos no parasitados del varillero ala amarilla (*Agelaius thilius*) en un área donde está presente el tordo renegrado tenían menor supervivencia de huevos, menor éxito de eclosión y mayor probabilidad de abandono que los nidos no parasitados de esta especie en una zona libre de tordos. Por otro lado, también se ha registrado la reducción del éxito reproductivo en nidos no parasitados de algunos hospedadores del tordo de cabeza marrón (*M. ater*) en zonas donde su densidad es muy alta (Arcese *et al.* 1992, 1996, Arcese y Smith 1999). En relación con esas observaciones se sugirió que los tordos actúan como predadores cuando encuentran nidos en estado de incubación muy avanzada para forzar la renidificación y así aumentar la probabilidad futura de parasitismo (Arcese *et al.* 1996). En forma semejante, Clotfelter y Yasukawa (1999) encontraron una relación negativa entre el éxito de nidos no parasitados de un hospedador de *M. ater* y la frecuencia de parasitismo y sugirieron que los tordos podrían actuar como predadores.

En el centro-este de Argentina y en Uruguay, el tordo renegrado pone huevos de dos morfos de coloración: manchados y blancos (Hudson 1874, Friedmann 1929). Algunos hospedadores aceptan ambos morfos y otros solo aceptan huevos manchados (Mason 1986a). Estimar el costo del parasitismo del tordo renegrado en nidos no parasitados puede significar un problema debido a que muchos de los hospedadores estudiados en detalle rechazan los huevos de tordo blancos y por lo tanto, nidos registrados como no parasitados podrían ser nidos parasitados con un huevo blanco que fue rechazado. Son ejemplos de este tipo de hospedadores la calandria grande, *Mimus saturninus* (Fraga 1985, Sackmann y Reboreda 2003), el zorzal colorado, *Turdus rufiventris* (Lichtenstein 1998, Sackmann y Reboreda 2003) y el pecho amarillo, *Pseudoleistes virescens* (Mermoz y Reboreda 1994, 1998, 1999, 2003).

El zorzal chalchalero ha sido reportado como hospedador del tordo renegrado (Friedmann 1929). Esta especie no rechaza huevos del morfo manchado pero si rechaza huevos del morfo blanco (Capítulo 4). Sin embargo, la frecuencia de morfo blanco en la zona de estudio es menor al 1% (Capítulo 4) por cual es posible identificar inequívocamente los nidos parasitados y no parasitados.

En este capítulo se estudia el efecto del parasitismo y de las picaduras de tordo renegrado sobre los distintos componentes del éxito reproductivo del zorzal chalchalero.

Materiales y métodos

Los nidos de zorzal chalchalero fueron ubicados realizando una búsqueda sistemática en zonas donde los zorzales emitían cantos de alarma. Los nidos fueron visitados todos los días o día por medio. Para cada nido se registró la fecha y el estadio en que fue encontrado y el orden de aparición de los huevos del hospedador y parásito (cada huevo fue numerado con tinta indeleble). Además, en cada visita se registró la desaparición de huevos, y el estado de los huevos presentes en el nido (presencia o ausencia de picaduras o roturas). Luego de la eclosión los pichones fueron pesados en cada visita con balanzas de 10 y 50 g. (con errores de 0,1 y 0,5 g. respectivamente). Para su correcta identificación, los pichones fueron marcados en el tarso con tinta indeleble en la primera visita luego de la eclosión. Al cumplir 8 días fueron anillados con una combinación única de colores (dos anillos en cada tarso).

Se calculó el porcentaje de nidos parasitados y no parasitados y el porcentaje de nidos exitosos, predados, abandonados o destruidos. Se consideraron exitosos a los nidos en los que al menos un pichón de zorzal o de tordo alcanzó el estadio de volantón. A su vez, se consideraron predados los nidos en los que desapareció el contenido completo entre dos visitas consecutivas, y abandonados los nidos en los que se encontraron huevos fríos en dos visitas consecutivas y en los que, además, no se registró actividad de los adultos en los alrededores. Por último, los nidos destruidos fueron aquellos en los que se perdió la totalidad del nido por causas externas al hospedador y sin mediar la actividad de predadores (ejemplos: nidos caídos en tormentas o pérdida de sustrato donde se encontraba el nido).

Supervivencia diaria de los nidos

El cálculo de la supervivencia diaria de los nidos incluyó las pérdidas por predación y por abandono. De acuerdo con Mayfield (1975), es necesario considerar en este cálculo el momento del ciclo de nidificación en el que cada nido fue encontrado. Esto se debe a que la probabilidad de sobrevivir de un nido es una función acumulada decreciente del tiempo de exposición del mismo. La inclusión en este cálculo de nidos encontrados en estadios avanzados del ciclo de nidificación produciría una subestimación de la tasa de mortalidad de los mismos. Los datos de estudios como el realizado en esta Tesis provienen de nidos que fueron encontrados en distintos momentos del ciclo de nidificación. Por lo tanto fue necesario corregirlos según el distinto tiempo de exposición (i.e. el tiempo transcurrido desde el inicio de la puesta). Para ello se utilizó el método propuesto por Mayfield (1975).

Este método trata los datos en términos de probabilidad de supervivencia (o de mortalidad). La supervivencia de los nidos se evalúa independientemente para las siguientes etapas del ciclo de nidificación: 1) construcción del nido, 2) puesta, 3) incubación, 4) eclosión y 5) pichones. En este trabajo sólo se consideraron las etapas 2, 3 y 5.

El número de pérdidas observadas depende del número de nidos en la muestra y de su tiempo de exposición (tiempo que cada nido permaneció bajo observación) que es expresado en días-nido. Por ejemplo, 2 nidos bajo 6 días de observación o 3 nidos bajo 4 días de observación equivalen en ambos casos a 12 días-nido. Dividiendo el número total de nidos perdidos en un determinado período por el número total de días-nido se obtiene la tasa de mortalidad diaria (m) para ese período. La tasa de supervivencia diaria será 1 menos la tasa de mortalidad diaria ($s = 1 - m$). Para calcular la tasa de supervivencia a lo largo de cada período se eleva el valor de la supervivencia diaria por el número de días que dura dicho período.

Finalmente, multiplicando las probabilidades de supervivencia de cada período se obtiene la probabilidad de supervivencia total a lo largo del ciclo de nidificación, es decir, la probabilidad de que un huevo presente en el nido al inicio de la incubación produzca un volantón.

Cuando no se pudo determinar en forma exacta la fecha en que ocurrió la pérdida de un nido (o huevo) se siguió el procedimiento propuesto por Mayfield (1975) para estimar el número de días-nido. En estos casos se consideró que la pérdida de un nido o huevo ocurrió en el punto medio del intervalo entre las dos últimas visitas al nido.

Se estimó la mortalidad diaria durante el estadio de huevos (puesta e incubación) en cuatro grupos de nidos: nidos no parasitados sin picaduras (NP-NPic), nidos no parasitados con picaduras (NP-Pic), nidos parasitados sin picaduras (P-NPic) y nidos parasitados con picaduras (P-Pic). Para el estadio de pichones se estimó la mortalidad diaria un nidos parasitados y no parasitados.

La varianza de la tasa diaria de mortalidad se calculó según Johnson (1979):

$$v = (dn - nne) nne / dn^3$$

donde: dn es el tiempo de exposición medido en días-nido y nne es el número de nidos no exitosos.

Las tasas de mortalidad diaria específicas se compararon usando el programa CONTRAST (Hines y Sauer 1989).

Nidos no exitosos

Debido a que método propuesto por Mayfield (1975) no discrimina entre pérdidas de nidos debidas a abandono o a predación se estudiaron por separado el efecto del parasitismo y las picaduras sobre el abandono y la predación de nidos.

Nidos abandonados

Para analizar el efecto de parasitismo y picaduras sobre la tasa de abandono del nido, se comparó la frecuencia de nidos abandonados y no abandonados en cuatro grupos: nidos no parasitados sin picaduras, nidos no parasitados con picaduras, nidos parasitados sin picaduras y nidos parasitados con picaduras. Se utilizó un test no paramétrico de Chi cuadrado ($p = 0,05$ a dos colas). Se excluyeron del análisis los nidos encontrados en estadio de incubación o con pichones y los nidos que no completaron la puesta. El criterio tomado para esta última omisión fue conservativo ya que al utilizar un método de búsqueda de nidos principalmente comportamental, los nidos abandonados en estadio de incubación no serían encontrados debido a la falta de actividad en los mismos. Por lo tanto, si incluimos en el análisis los nidos encontrados en incubación que no fueron abandonados, estaríamos subestimando la cantidad de total de nidos abandonados. Por otro lado, se descartaron del análisis los nidos que no completaron la puesta por predación o destrucción del nido dado que no estuvieron activos el tiempo suficiente para poder haber sido abandonados.

Nidos predados

Para estudiar el efecto del parasitismo sobre la probabilidad de predación durante el estadio de puesta se consideraron en el análisis los nidos encontrados en construcción o puesta que fueron predados durante la puesta y los nidos encontrados en construcción y puesta que completaron la puesta (los que no fueron abandonados ni destruidos durante la puesta).

Por otro lado se estudió el efecto del parasitismo sobre la predación durante el estadio de pichones. Se consideraron para el análisis todos los nidos encontrados en estadio de construcción, puesta e incubación que completaron la incubación. Se consideraron parasitados aquellos nidos en los que eclosionó al menos un huevo de tordo.

En ambos análisis se realizó un test exacto de Fisher ($p = 0,05$).

Nidos exitosos

Se consideró como nido exitoso al nido que no fue predado, abandonado, o destruido en una determinada etapa o estadio del ciclo de nidificación. Para saber si el parasitismo o las picaduras afectaron los distintos componentes del éxito reproductivo en cada una de estas etapas (supervivencia de huevos, éxito de eclosión, supervivencia de pichones), fue necesario excluir del análisis los nidos no exitosos. En cada análisis se explicarán los criterios de inclusión y exclusión de nidos.

Al realizar estos análisis se consideraron dos supuestos sobre los datos utilizados. El primer supuesto es que los huevos que desaparecieron del nido sin mediar ninguna otra alteración en el mismo (resto del contenido del nido intacto y estado general del nido normal) fueron huevos que sufrieron picaduras por parte de un tordo y fueron removidos del nido por el hospedador antes de que cualquiera de estos eventos pudiera ser observado. El segundo supuesto se aplicó en algunos análisis (ver abajo) y es que el tamaño de puesta del zorzal es de tres huevos, y que los nidos en los que se encontró menos de tres huevos habían sufrido la picadura y remoción de los huevos faltantes. En los resultados se muestran evidencias que apoyan ambos supuestos (ver Resultados: Efectos del parasitismo en nidos no exitosos).

Se analizó el efecto del parasitismo y/o la picadura de huevos sobre las siguientes variables: número de huevos observados al inicio de la incubación, número de huevos observados al final de la incubación, número de pichones que eclosionaron, y número de pichones que abandonaron el nido (volantones). Los resultados de estas comparaciones son útiles para visualizar los efectos absolutos del parasitismo y/o las picaduras a lo largo del ciclo de nidificación, pero no para determinar el efecto del parasitismo o de las picaduras durante una determinada etapa. Por tal motivo, también se analizaron las proporciones de huevos y pichones que alcanzaron el estadio siguiente. Se comparó, entonces, la supervivencia de huevos (número de huevos al final de la incubación sobre número de huevos al inicio de la incubación), el éxito de eclosión (número de huevos eclosionados sobre número de huevos al final de la incubación), y la supervivencia de pichones (número de volantones sobre número de pichones).

Se comparó el número de huevos al inicio de la incubación, el número de huevos al final de la incubación, el número de pichones, la supervivencia de huevos y el éxito de eclosión en cuatro grupos: nidos en los que no se encontró parasitismo ni picaduras, nidos en los que no se encontró parasitismo pero sí picaduras, nidos en los que se encontró parasitismo pero no picaduras y nidos en los que se encontró parasitismo y picaduras. El número de volantones producidos y la supervivencia de pichones se comparó entre nidos parasitados (P) y no

parasitados (NP) ya que los eventos de picaduras no deberían tener ninguna influencia sobre la supervivencia en este estadio del ciclo de nidificación.

Para la comparación de número de huevos al inicio de la incubación se incluyeron en el análisis los nidos encontrados en construcción y puesta que completaron la puesta. En la comparación del número de huevos al final de la incubación, el número de pichones, la supervivencia de huevos y el éxito de eclosión se incluyeron en el análisis los nidos encontrados en construcción, puesta e incubación que completaron la incubación, los nidos encontrados con pichones en los que había también huevos sin eclosionar, y los nidos encontrados en estadio de pichones con tres pichones o más, ya que en estos casos fue posible inferir el número de huevos al final de la incubación. Por último, en la comparación del número de volantones producidos y la supervivencia de pichones se consideraron los nidos encontrados en cualquier estadio y que produjeron volantones.

Para calcular la supervivencia de huevos, se consideró el número de huevos al inicio de la incubación igual a tres y no el número de huevos observados en el momento en que se encontró el nido.

Crecimiento de los pichones

Se determinó el efecto del parasitismo sobre el crecimiento de los pichones de hospedador comparando la tasa de crecimiento de los pichones en nidos parasitados y no parasitados. Para evitar pseudoréplicas se usó el peso medio de los pichones presentes en cada nido. Se excluyeron los datos de los pichones que murieron de hambre ya que sus pesos fueron atípicos. La tasa de crecimiento fue estimada a partir de la pendiente de una regresión lineal entre peso y edad de los pichones de entre uno y ocho días ya que la curva de crecimiento durante ese período fue casi lineal ($F_{1,7} = 1295$, $p < 0,001$, $r^2 < 0,995$).

Resultados

En las temporadas reproductivas 1999- 2002 se encontraron 237 nidos, 146 (61,6%) de los cuales estaban parasitados). En la tabla 3.1 se resume el número de nidos encontrados por año en cada estadio y los correspondientes porcentajes de parasitismo.

Tabla 3.1: número de nidos encontrados en cada estadio (construcción, puesta, incubación y pichones) y en cada año durante las temporadas reproductivas 1999 - 2002.

Año	Construcción	Puesta	Incubación	Pichones	Total	Parasitismo (%)
1999	2	2	14	0	18	77,8
2000	13	11	55	11	90	64,4
2001	26	18	41	6	91	59,3
2002	20	7	10	1	38	57,9
1999-2002	61	38	120	18	237	61,6

Del total de nidos encontrados solo el 22,4% resultó exitoso. El resto fue abandonado, predado o destruido. La mayoría de los nidos fue predado (66,7%). Los eventos de abandono afectaron al 8% de los nidos y sólo ocurrieron durante los estadios de puesta e incubación. El 2,53% de los nidos fue destruido durante tormentas o por caída del sustrato (Tabla 3.2).

Tabla 3.2: Número de nidos no parasitados (NP) y parasitados (P) que fueron exitosos y que sufrieron abandono, predación o destrucción. Entre paréntesis se muestra el número de nidos donde se registró la presencia de huevos con picaduras.

	Puesta e incubación		Pichones		Destruídos	Exitosos	Total
	Abandonados	Predados	Abandonados	Predados			
NP	3 (2)	37 (24)	0	33 (15)	2 (0)	16 (12)	91 (53)
P	16 (13)	42 (37)	0	46 (34)	4 (3)	37 (22)	146 (109)
Total	19 (15)	79 (61)	0	79 (49)	6 (3)	53 (34)	237 (162)

Supervivencia diaria de nidos

Se estimaron las tasas de mortalidad y supervivencia diaria de nidos durante los estadios de huevos y pichones de acuerdo a Mayfield (1975). Durante el estadio de huevos se estimaron estos valores en cuatro grupos: nidos no parasitados sin picaduras, nidos no parasitados con picaduras, nidos parasitados sin picaduras, nidos parasitados con picaduras (Tabla 3.3). La supervivencia a lo largo del período de huevos se calculó considerando una duración del mismo de 13,5 días (2 días de puesta más 11,5 días de incubación). Durante el estadio de pichones se estimaron las tasas de mortalidad y supervivencia en nidos parasitados y no parasitados. La supervivencia durante el período de pichones se calculó considerando un duración del mismo de 12,5 días (Tabla 3.4).

Tabla 3.3: Valores de número de días-nido, número de nidos no exitosos, número de nidos totales, tasa de mortalidad diaria (m), tasa de supervivencia diaria (s) y supervivencia del período huevo (s_p) en nidos no parasitados (NP), nidos parasitados (P), nidos no parasitados sin picaduras (NP-NPic), nidos no parasitados con picaduras (NP-Pic), nidos parasitados sin picaduras (P-NPic) y nidos parasitados con picaduras (P-Pic).

Grupo	Días-nido	Nidos no exitosos	Nidos totales	m	s	s_p
NP-NPic	336	15	38	0,045	0,955	0,540
NP-Pic	311,5	23	46	0,074	0,926	0,355
P-NPic	320	8	36	0,025	0,975	0,710
P-Pic	748	49	99	0,066	0,934	0,401

Tabla 3.4: Valores de días-nido, número de nidos no exitosos, número de nidos totales, tasa de mortalidad diaria (m), tasa de supervivencia diaria (s) y supervivencia del período pichón (s_p) en nidos no parasitados (NP) y nidos parasitados (P).

Grupo	Días-nido	Nidos no exitosos	Nidos totales	m	s	s_p
NP	633	47	78	0,074	0,926	0,381
P	489	37	61	0,076	0,924	0,374

La mortalidad diaria durante el estadio de huevos (períodos de puesta e incubación) difirió significativamente entre grupos ($\chi^2_1 = 14,1$, $p < 0,001$). En los nidos parasitados la mortalidad fue más alta cuando éstos recibieron picaduras ($\chi^2_1 = 10,7$, $p < 0,001$), pero estas diferencias no se observaron en los nidos no parasitados ($\chi^2_1 = 2,4$, $p = 0,12$). La tasa de mortalidad no difirió entre nidos no parasitados y nidos parasitados sin picaduras ($\chi^2_1 = 2$, $p = 0,16$), ni entre nidos no parasitados y parasitados con picaduras ($\chi^2_1 = 0,21$, $p = 0,64$). Considerando los efectos de parasitismo y picaduras independientemente, la tasa de mortalidad diaria fue más alta en nidos con picaduras que en nidos sin picaduras ($0,068 \pm 0,007$ vs. $0,035 \pm 0,007$, $\chi^2_1 = 9,8$, $p < 0,01$), pero no hubo diferencias entre nidos no parasitados y parasitados ($0,059 \pm 0,006$ vs. $0,074 \pm 0,008$, $\chi^2_1 = 0,27$, $p = 0,6$).

Durante el estadio de pichones, la tasa de mortalidad diaria no difirió entre nidos no parasitados y parasitados ($\chi^2_1 = 0,48$, $p = 0,49$).

Nidos no exitosos

Abandonados

En este análisis se consideraron los nidos encontrados en construcción o puesta que completaron la puesta ($n = 94$). La frecuencia de abandono de nidos parasitados fue 18 % (11/58), mientras que la de nidos no parasitados fue 5% (2/40). Esta diferencia no resultó significativa (test exacto de Fisher: $p = 0,12$).

Se compararon las frecuencias de abandono en cuatro grupos: nidos no parasitados y sin picaduras (NP-NPic), no parasitados con picaduras (NP-Pic), parasitados sin picaduras (P-NPic) y parasitados con picaduras (P- Pic) mediante un test no paramétrico de Chi cuadrado. La proporción de nidos abandonados no difirió significativamente entre grupos ($p = 0,22$, Figura 3.1).

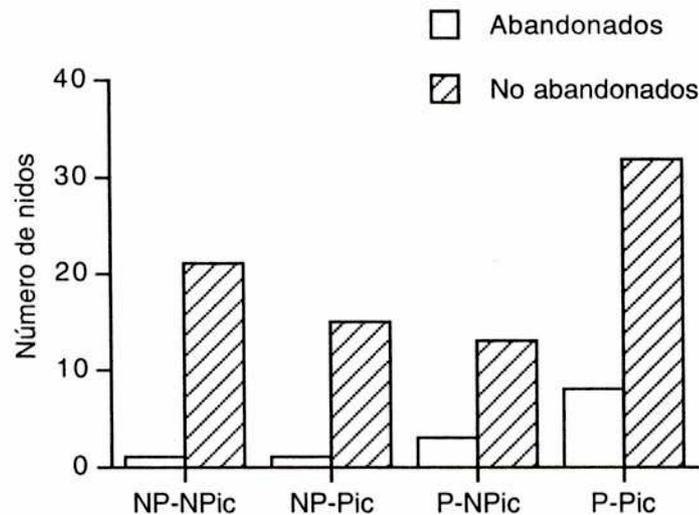


Figura 3.1: Número de nidos no parasitados-no picados (NP-NPic), no parasitados-picados (NP-Pic), parasitados- no picados (P-NPic) y parasitados-picados (P-Pic) que fueron abandonados (barras blancas) o no abandonados (barras rayadas).

Predados

La tasa de predación durante el estadio de puesta no difirió entre nidos no parasitados y parasitados (Test exacto de Fisher: $p > 0,99$, Figura 3.2).

Para estudiar el efecto de la presencia de pichones parásitos en el nido sobre la tasa de predación se consideraron los nidos encontrados en estadio de construcción, puesta o incubación que llegaron al estadio de pichones. Se consideraron parasitados los nidos donde

eclosionó al menos un huevo de tordo. La presencia de pichones parásitos no tuvo un efecto significativo sobre la probabilidad de predación del nido ($p = 0,704$, Figura 3.3).

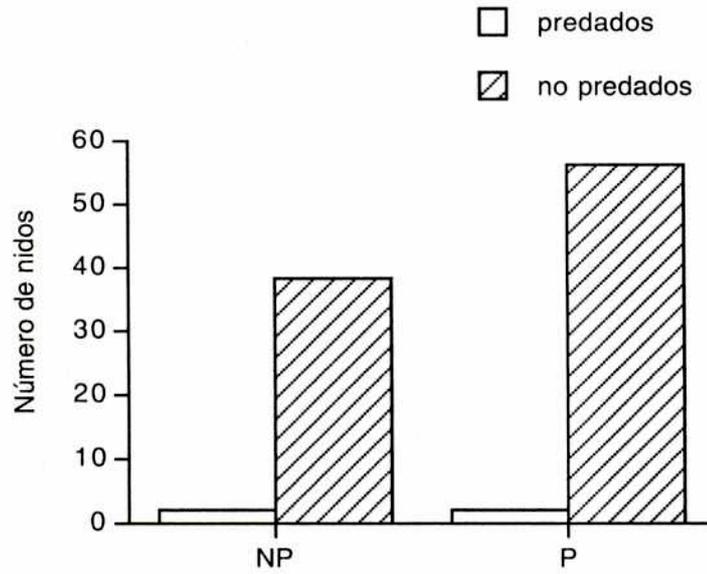


Figura 3.2: Número de nidos no parasitados (NP) y parasitados (P) que fueron predados (barras blancas) o que no fueron predados (barras rayadas). Los nidos parasitados no fueron más predados que los nidos no parasitados durante el estadio de puesta ($p > 0,999$).

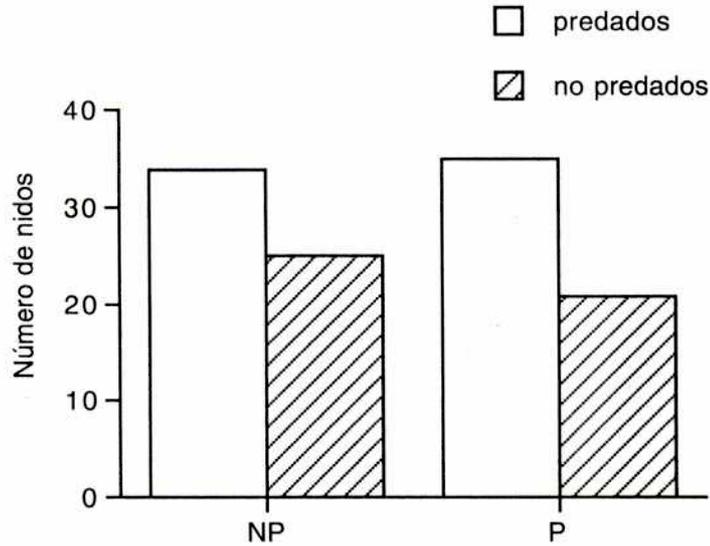


Figura 3.3: Número de nidos no parasitados (NP) y parasitados (P) que fueron predados (barras blancas) o no predados (barras rayadas). No se encontraron diferencias entre la tasa de predación de nidos parasitados y no parasitados ($p = 0,704$) durante el estadio de pichones.

Efecto del parasitismo en nidos exitosos

Se estudió el impacto del parasitismo sobre el éxito reproductivo del zorzal chalchalero en las distintas etapas del ciclo de nidificación (puesta, incubación, pichones y volantones). Como se explicó en la sección materiales y métodos, se estudió el efecto del parasitismo y de las picaduras sobre el número de huevos o pichones y sobre las tasas de supervivencia en cada etapa (supervivencia de huevos, éxito de eclosión y supervivencia de pichones).

Se asumió que los huevos del hospedador que desaparecieron del nido sin alteración del resto del contenido del mismo fueron picados por un tordo y posteriormente removidos por el hospedador. Como evidencia a favor de este supuesto se observó que el 65% de los huevos que desaparecieron del nido habían sufrido una picadura uno o dos días antes de la desaparición (se consideraron los nidos que fueron visitados diariamente en los que desapareció algún huevo entre dos visitas consecutivas, $n = 23$). Una explicación alternativa a la de picadura y remoción del huevo por parte del hospedador es la de predación parcial del contenido del nido. Sin embargo, el 87% de los huevos desaparecieron durante la puesta y los primeros tres días de la incubación, lo cual es consistente con el supuesto de picadura seguido de remoción de huevo y no del de predación, ya que la mayoría de los eventos de parasitismo ocurren en dicho período (Capítulo 4, Figura 4.1) mientras que sería esperable que la predación parcial se observara en igual proporción a lo largo del ciclo de nidificación. Como consecuencia de este supuesto, en los nidos en los que se registraron menos de 3 huevos de hospedador (tamaño de puesta que se asume en esta especie en la zona de estudio- ver más adelante) se consideró que los huevos que faltaban habían sido picados por el tordo y removidos por el zorzal.

A continuación se analiza en detalle el efecto del parasitismo de cría del tordo renegrado sobre el éxito reproductivo en cada estadio del ciclo reproductivo del zorzal chalchalero.

Huevos al inicio de la incubación

Se consideraron los nidos encontrados en construcción y puesta que completaron la puesta. Se compararon los cuatro grupos (NP-NPic, NP-Pic, P-NPic, P-Pic) mediante el test no paramétrico de Kruskal-Wallis. El número de huevos encontrados fue significativamente distinto entre los cuatro grupos ($H = 37,3$, $p < 0,0001$, $n = 94$). Se realizaron contrastes "a posteriori" para determinar cuales eran los grupos que diferían entre sí. Se encontró que el número de huevos al inicio de la incubación en nidos parasitados-picados fue significativamente menor que en el resto de los grupos, y que el número de huevos al inicio de

la incubación en nidos no parasitados-picados fue significativamente menor que en nidos donde no hubo picaduras (NP-NPic y P-NPic, Figura 3.4). De acuerdo con estos resultados, las diferencias observadas en este momento del ciclo de nidificación se deberían al efecto del parasitismo y de las picaduras y no reflejan el tamaño de puesta real del zorzal. Por tal motivo, estos valores no fueron utilizados en el resto de los análisis (ver más abajo).

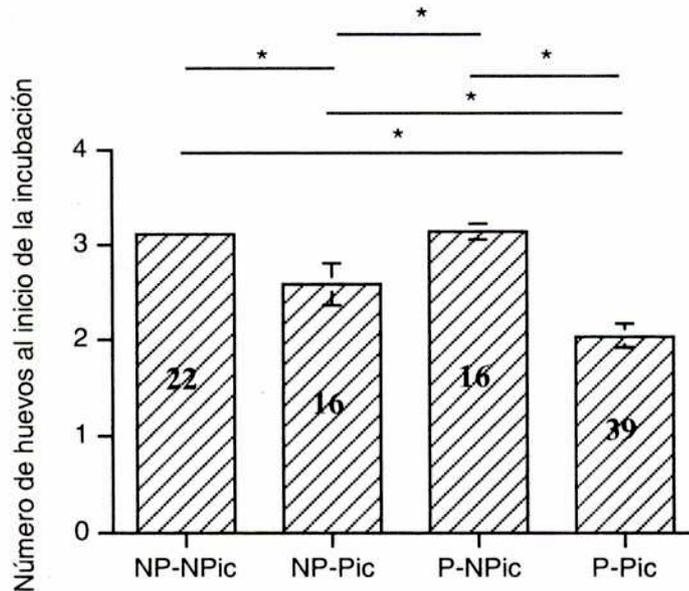


Figura 3.4: Número de huevos (media \pm ES) al inicio de la incubación en nidos no parasitados-no picados (NP-Npic), no parasitados-picados (NP-Pic), parasitados-no picados (P-Npic) y parasitados-picados (P-Pic). Las líneas sobre las barras indican los grupos entre los que se observaron diferencias significativas ($p < 0.05$). El número dentro de las barras indica el tamaño de la muestra (número de nidos).

Huevos al final de la incubación

Se incluyeron en el análisis los nidos encontrados en construcción, puesta e incubación que completaron la puesta. Se compararon los cuatro grupos (Np-Npic, Np-Pic, P-Npic, P-Pic) mediante el test no paramétrico de Kruskal-Wallis. El número promedio de huevos difirió significativamente entre grupos ($H = 54,3$, $p < 0,0001$, $n = 117$). El resultado de los contrastes mostró que el número de huevos al final de la incubación en los nidos parasitados-picados fue significativamente menor que en el resto de los grupos y que el número de huevos en los nidos no parasitados-no picados fue significativamente mayor que en los nidos con picaduras (NP-Pic y P-Pic, Figura 3.5).

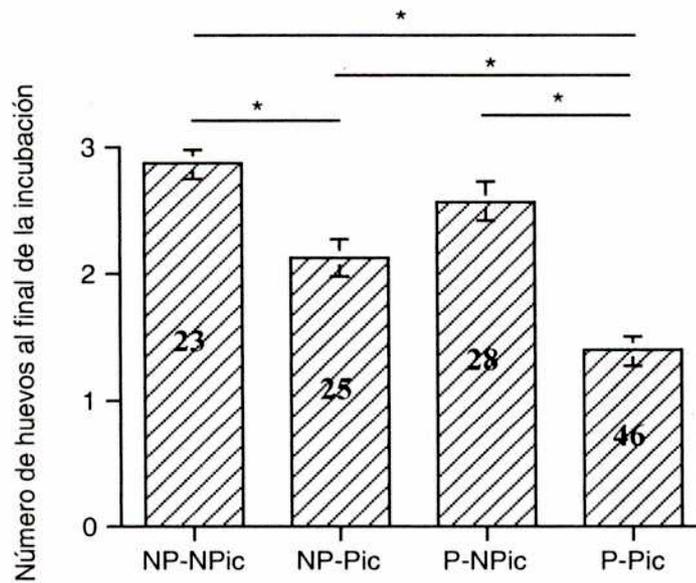


Figura 3.5: Número de huevos (media ± ES) al final de la incubación en nidos no parasitados-no picados (NP-Npic), no parasitados-picados (NP-Pic), parasitados-no picados (P-Npic) y parasitados-picados (P-Pic). Las líneas sobre las barras indican los grupos entre los que se observaron diferencias significativas ($p < 0.05$). El número dentro de las barras indica el tamaño de la muestra (número de nidos).

Pichones

Se incluyeron en el análisis los nidos encontrados en construcción, puesta e incubación que completaron la puesta. Se compararon los cuatro grupos (Np-Npic, Np-Pic, P-Npic, P-Pic) mediante el test no paramétrico de Kruskal-Wallis. El promedio de pichones difirió significativamente entre grupos ($H = 43,6$, $p < 0,0001$, $n = 109$). Los contrastes mostraron que el número de pichones en nidos Np-Npic fue significativamente mayor que en el resto de los grupos y que el número de pichones en los nidos P-Pic fue significativamente menor que en el resto de los grupos (Figura 3.6).

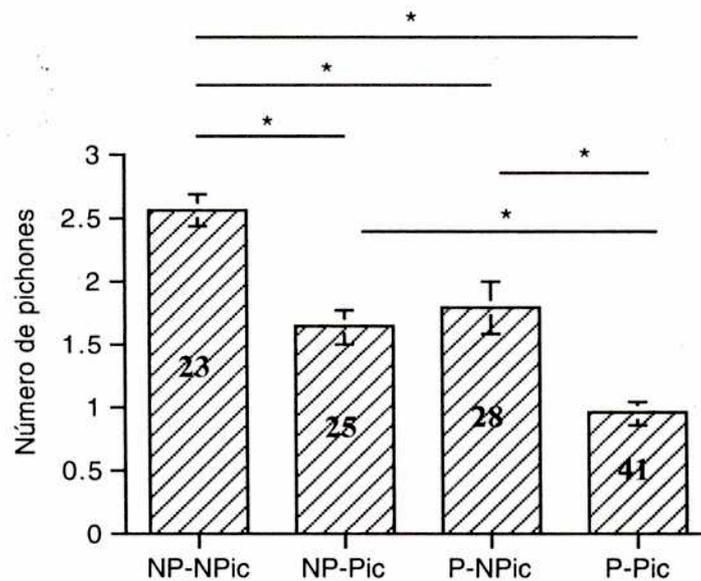


Figura 3.6: Número de pichones (media \pm ES) en nidos no parasitados-no picados (NP-NPpic), no parasitados-picados (NP-Pic), parasitados-no picados (P-NPpic) y parasitados-picados (P-Pic).. Las líneas sobre las barras indican los grupos entre los que se observaron diferencias significativas ($p < 0.05$). El número dentro de las barras indica el tamaño de la muestra (número de nidos).

Volantones

Para este análisis se consideraron los nidos encontrados en estadio de construcción, puesta, incubación y pichón que completaron el estadio de pichones. Se compararon los nidos no parasitados (NP) y parasitados (P) mediante el test no paramétrico de Mann-Whitney. En este análisis no se consideraron las picaduras de huevos ya que las mismas no afectan la supervivencia de los pichones. El promedio de volantones producidos en nidos no parasitados fue significativamente mayor que en nidos parasitados ($z = -2,09$, $p < 0,05$, $n = 51$, Figura 3.7).

Supervivencia de huevos

La supervivencia de huevos a lo largo del período de incubación se calculó dividiendo el número de huevos presentes en el nido al momento de la eclosión sobre el tamaño de puesta del zorzal chalchalero. Se asumió un tamaño de puesta de tres huevos. Como primera evidencia para sustentar este supuesto se observa que en los dos grupos donde no se observaron picaduras el número promedio de huevos fue cercano a tres (Figura 3.4). Como segunda evidencia se estimó el número promedio de huevos al inicio de la incubación solo en los nidos encontrados en construcción que fueron revisados diariamente. El resultado fue un

valor medio igual a $3,11 \pm 0,07$ huevos por nido ($n = 35$). Estos resultados muestran que de no considerarse un tamaño de puesta igual a tres se podría estar sobreestimando la tasa de supervivencia de huevos en los nidos donde hubo remoción de huevos de hospedador, que son, en su mayoría, los nidos que sufrieron parasitismo y/o picaduras (ver Figura 3.4).

Se incluyeron en este análisis los nidos encontrados en construcción, puesta e incubación que completaron la incubación. Se compararon los cuatro grupos (Np-Npic, Np-Pic, P-Npic, P-Pic) con el test no paramétrico de Kruskal-Wallis. La supervivencia de huevos fue significativamente distinta entre grupos ($H = 57,8$, $p < 0,0001$, $n = 124$). Los contrastes mostraron que la supervivencia de huevos en nidos no parasitados fue significativamente mayor en los que no sufrieron picaduras que en los que sufrieron picaduras y que la supervivencia de huevos en los nidos parasitados que sufrieron picaduras fue significativamente menor que en el resto de los grupos (Figura 3.8).

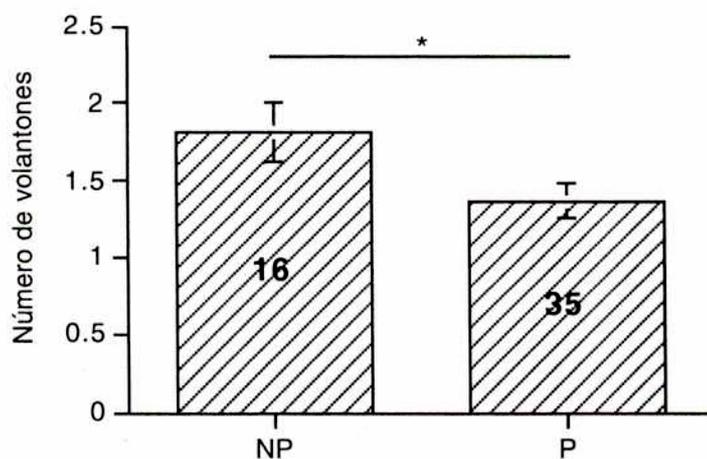


Figura 3.7: Número de volantones (media \pm ES) producidos en nidos no parasitados (NP) y parasitados (P). Los nidos parasitados produjeron un número de volantones significativamente menor que los no parasitados ($p < 0,05$). El número dentro de las barras indica el tamaño de la muestra (número de nidos).

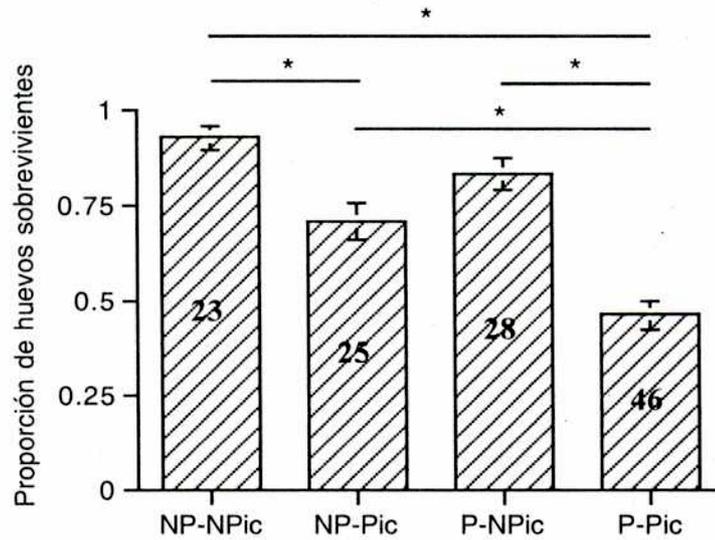


Figura 3.8: Tasa de supervivencia (media ± ES) de huevos en nidos no parasitados-no picados (NP-Npic), no parasitados-picados (NP-Pic), parasitados-no picados (P-Npic) y parasitados-picados (P-Pic). Las líneas sobre las barras indican los grupos entre los que se observaron diferencias significativas ($p < 0.05$). El número dentro de las barras indica el tamaño de la muestra (número de nidos).

Éxito de eclosión

Se incluyeron en el análisis los nidos encontrados en construcción, puesta e incubación que completaron la incubación. Se compararon los cuatro grupos (Np-Npic, Np-Pic, P-Npic, P-Pic) con el test no paramétrico de Kruskal-Wallis. El éxito de eclosión (número de pichones que eclosionaron sobre número de huevos presentes al final de la incubación) fue marginalmente significativamente distinto entre los cuatro grupos ($H = 8,3$, $p < 0,05$, $n = 116$). Al realizar los contrastes se encontró que los nidos no parasitados-no picados tuvieron una tasa de éxito de eclosión mayor que los nidos parasitados-no picados y los nidos parasitados-picados. Por otro lado, los nidos no parasitados-picados tuvieron un éxito de eclosión mayor que los nidos parasitados-picados (Figura 3.9). Una explicación posible para este efecto sería que los nidos parasitados tienen un tamaño de nidada mayor (contando los huevos del zorzal y del tordo) que los nidos no parasitados y que el éxito de eclosión disminuye con mayor número de huevos en el nido. Consistentemente con esta interpretación se observó que los nidos parasitados tienen más huevos que los no parasitados en el momento de la eclosión ($3,32 \pm 0,12$, rango 1-5 huevos, $n = 78$ nidos y $2,48 \pm 0,11$, rango 1-4 huevos, $n = 48$ nidos, Test de U, $Z = 4,25$, $p < 0,001$) y que existe una asociación negativa entre en número de huevos en el nido y el éxito de eclosión (Correlación de Spearman, $\rho = 0,19$, $z = -2,1$, $p < 0,05$).

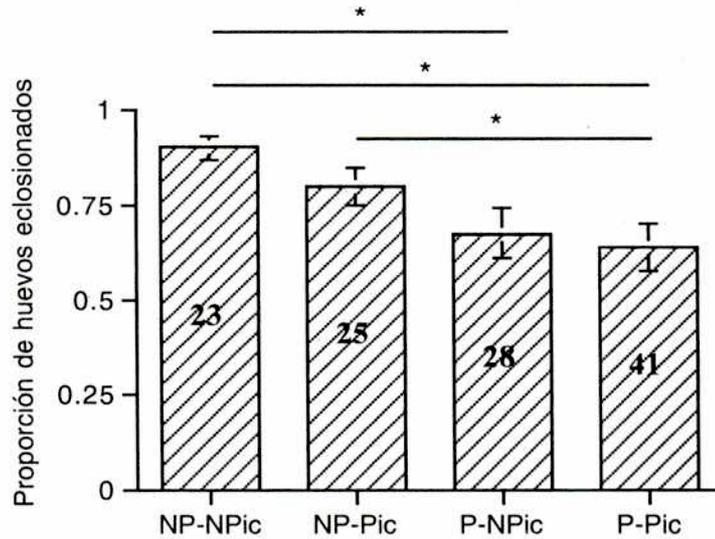


Figura 3.9: Exito de eclosión (media \pm ES) en nidos no parasitados-no picados (NP-Npic), no parasitados-picados (NP-Pic), parasitados-no picados (P-Npic) y parasitados-picados (P-Pic). Las líneas sobre las barras indican los grupos entre los que se observaron diferencias marginalmente significativas ($p < 0.05$). El número dentro de las barras indica el tamaño de la muestra (número de nidos).

Supervivencia de pichones

Se consideraron los nidos encontrados en estadio de construcción, puesta, incubación y pichones que completaron el estadio de pichones. Se compararon los nidos no parasitados (NP) y parasitados (P) con el test no paramétrico de Mann-Whitney. La tasa de supervivencia de pichones (número de volantones sobre número de pichones) fue similar en nidos parasitados y no-parasitados ($z = -0,56$, $p = 0,57$, $n = 51$, Figura 3.10).

Crecimiento de los pichones

La presencia de pichones de tordo no tuvo efecto alguno sobre la tasa de crecimiento de los pichones de zorzal (test de Kruskal-Wallis: $H = 1.6$, $p = 0.65$). Las tasas de crecimiento fueron de $4,85 \pm 0,25$ g. por día en nidos con dos pichones de zorzal ($n = 13$ nidos) y $4,7 \pm 0,25$ g. por día en nidos con un pichón de tordo y uno de zorzal ($n = 8$ nidos), mientras que en los nidos con tres pichones de zorzal fue igual a $4,8 \pm 0,25$ g. por día ($n = 8$ nidos) y en nidos con dos pichones de zorzal y uno de tordo $4,43 \pm 0,32$ g. por día ($n = 6$ nidos).

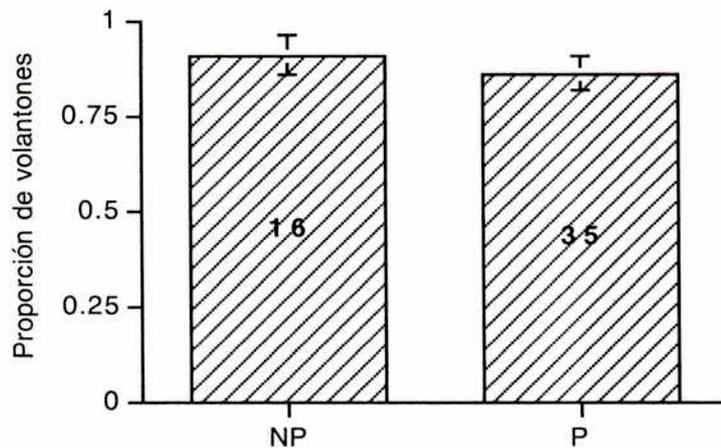


Figura 3.10: Supervivencia de pichones (media \pm ES) en nidos no parasitados (NP) y parasitados (P). Las tasas de supervivencia de pichones fueron similares en los dos grupos ($p = 0,57$). El número dentro de las barras indica el tamaño de la muestra (número de nidos).

Discusión

El mayor impacto sobre la supervivencia de huevos fue producido por las picaduras. Entre los nidos no parasitados, los que sufrieron picaduras fueron los que presentaron la menor tasa de supervivencia. El mismo efecto se observó en los nidos parasitados (Figura 3.8). Un resultado similar se encontró en el zorzal colorado (*Turdus rufiventris*) y en la calandria grande (*Mimus saturninus*) el mayor impacto del parasitismo sobre el éxito reproductivo fue producido por la picadura de huevos tanto en nidos parasitados como no parasitados. Sin embargo, la frecuencia de huevos del morfo blanco en la zona en que se realizó este estudio era muy alta por lo que algunos nidos considerados como no parasitados pueden haber sido parasitados por huevos blancos que fueron rechazados (Sackmann y Reboreda 2003).

A diferencia del estudio de Sackmann y Reboreda (2003) este estudio se realizó en un área donde la frecuencia de huevos del morfo blanco es menor al 1%. Esto permitió estudiar en forma independiente los efectos del parasitismo y de la picadura de huevos, ya que las picaduras observadas en nidos no parasitados serían el resultado de visitas del tordo al nido sin mediar un evento de parasitismo y no de eventos de parasitismo que no fueron registrados por remoción de huevos por parte del hospedador.

La supervivencia diaria de nidos también se vio afectada por las picaduras durante el período de huevo (Tabla 3.3). La mortalidad diaria fue mayor en nidos con picaduras que en nidos sin picaduras pero no fue distinta en nidos parasitados y no parasitados. Arcese y colaboradores (1996) propusieron que el tordo de cabeza marrón podría estar actuando como predador de nidos no parasitados en estadios de incubación avanzada o de pichones. En este trabajo no se encontraron evidencias para respaldar la hipótesis de Arcese ya que durante el estadio de huevo la tasa pérdida de nidos asociadas con picaduras fue mayor en nidos parasitados que en nidos no parasitados y durante el estadio de pichón no hubo diferencias en la supervivencia de nidos parasitados y no parasitados.

El éxito de eclosión se vio afectado por la presencia de huevos parásitos en el nido (Figura 3.9). Aunque los tordos suelen picar huevos de hospedador cuando ponen sus huevos, el número promedio de huevos de hospedador destruidos fue menor que la cantidad de huevos parásitos agregados. Por lo tanto, el número de huevos en nidos parasitados fue mayor que en nidos no parasitados y en consecuencia la eficiencia de incubación fue menor en los nidos parasitados. Es poco probable que la presencia de pichones parásitos en el nido cause una disminución del éxito de eclosión ya que los huevos de tordo eclosionaron generalmente el mismo día que los huevos de hospedador.

La presencia de pichones parásitos en el nido no afectó la supervivencia ni la tasa de crecimiento de los pichones de hospedador (Figura 3.10). Este resultado es consistente con los de otros estudios en hospedadores de tamaño similar (Massoni y Reboresda 1998) o mayor que el tordo (Mermoz y Reboresda 2003, Sackman y Reboresda 2003). Además, la presencia de pichones de tordo en el nido no aumentó la probabilidad de predación como sucede en el varillero de ala amarilla (Massoni y Reboresda 1998). Los pichones de tordo, en general, eclosionaron el mismo día que los pichones de hospedador, con un peso aproximadamente un 20% menor a ellos y en la mayoría de los casos murieron entre uno y tres días después (ver Capítulo 5). Considerando que en la mayoría de los casos los pichones de tordo pasaron unos pocos días en el nido difícilmente podrían haber aumentado el riesgo de predación por el comportamiento de pedido de alimento más intenso o por aumento en la actividad parental.

La supervivencia de nidos durante los estadios de huevos y pichones fue similar en nidos no parasitados y parasitados. Este resultado parecería indicar que el parasitismo del tordo no afecta en gran medida el éxito reproductivo del zorzal. Sin embargo, el mayor impacto del parasitismo sobre el éxito reproductivo de este hospedador se observó en los nidos exitosos y fue debido principalmente a las picaduras. Los nidos parasitados tuvieron una mayor pérdida de huevos como resultado de las picaduras y un éxito de eclosión menor, lo cual significó una producción de volantones entre 20 y 25% menor. La comparación entre

nidos parasitados y no parasitados provee una estimación incompleta del efecto del parasitismo. Estos resultados demuestran que es necesario considerar el efecto de las picaduras en nidos no parasitados en el estudio del parasitismo del tordo renegrado sobre el éxito reproductivo de sus hospedadores.

Capítulo 4

Defensas antiparasitarias en el zorzal chalchalero

Introducción

El parasitismo de cría reduce el éxito reproductivo de las especies hospedadoras y representa una fuerte fuerza selectiva en favor del desarrollo de comportamientos de defensa (Rothstein 1975a). Las defensas desarrolladas por los hospedadores son de distinto tipo. Los hospedadores pueden defender el nido atacando a los individuos de la especie parásita que se acercan a éste (Robertson y Norman 1976, Neudorf y Sealy 1994, Burhans *et al.* 2001), pero también pueden evitar el parasitismo aumentando los niveles de atención al nido en los momentos en que éste es más frecuente (Scott 1977), o simplemente sentándose en el nido e impidiendo así el acceso a los parásitos (Hobson y Sealy 1989, Hill y Sealy 1994). En general, se espera que las especies de mayor tamaño desarrollen defensas agonistas y las de menor tamaño defensas relacionadas con una mayor atención al nido (Robertson y Norman 1976).

En algunos casos se ha registrado que las especies hospedadoras más agresivas fueron las más parasitadas (Smith 1981, Smith *et al.* 1984). Rothstein (1990) sugirió que podría tratarse de especies que reaccionan agresivamente hacia cualquier intruso y no de especies en las que se ha desarrollado el comportamiento de agresión como respuesta antiparasitaria. En estos casos, el comportamiento agonista podría funcionar como una atracción para los tordos.

En general, las distintas defensas previenen algunos de los costos del parasitismo pero no otros. Algunos hospedadores pueden abandonar el nido cuando son parasitados muy intensamente o cuando son parasitados antes de comenzar la puesta (Rothstein 1975b, Hill y Sealy 1994). Esta defensa le brinda al hospedador la oportunidad de nidificar nuevamente con la posibilidad de no ser parasitado, y por lo tanto puede aumentar su valor reproductivo futuro (Pease y Grzybowski 1995). Otros hospedadores son capaces de reconocer los huevos parásitos y sacarlos del nido (Rothstein 1975a, Rohwer y Spaw 1988). Este comportamiento evitaría los costos producidos por el parasitismo sobre el éxito de eclosión y sobre la supervivencia de pichones, pero no evitaría los costos producidos por la picadura o remoción

de huevos. Se han descrito dos formas de rechazar huevos parásitos. Los hospedadores de mayor tamaño tomarían el huevo usando el pico como pinza, mientras que los de menor tamaño deberían perforarlo con el pico para luego poder sujetarlo por la cáscara (Rothstein 1975a).

La remoción de huevos es una estrategia de defensa segura y libre de costos en aquellos casos en los que los huevos del parásito son muy distintos de los del hospedador y cuando éste puede tomar el huevo con el pico como una pinza para sacarlo fuera del nido (Rothstein 1975c, Finch 1982, Cruz et al 1985, Mason 1986a). Sin embargo, la remoción puede implicar costos para el hospedador en los casos en que éste confunda los huevos parásitos con los propios (Finch 1982), y/o en los casos en que el hospedador pueda dañar accidentalmente sus huevos al intentar picar los huevos parásitos para poder removerlos del nido (Rothstein 1976).

Algunos hospedadores no rechazan los huevos de tordo, otros sólo rechazan alguno de los morfos, mientras que un tercer grupo de hospedadores rechaza huevos de cualquier morfo (Mason 1986a, Rothstein 1990). Se han planteado dos hipótesis para explicar la falta de rechazo de huevos no miméticos en algunos hospedadores: la hipótesis del equilibrio evolutivo y la hipótesis del retardo o “lag” evolutivo. La hipótesis del equilibrio evolutivo plantea que los costos por rechazar huevos del parásito serían similares o mayores que los costos de aceptarlos (Rohwer y Spaw 1988). Por su parte, la hipótesis de retardo evolutivo plantea que debido a que el parásito y el hospedador tienen una historia de simpatria reciente, el comportamiento de rechazo de huevos parásitos por parte del hospedador aún no habría surgido, o aún no se habría fijado en la población (Rothstein 1975a, Rothstein 1982a).

Las defensas antiparasitarias han sido estudiadas ampliamente en hospedadores del tordo de cabeza marrón, *Molothrus ater* (Ortega 1998, Sealy et al. 1998), pero existen pocos estudios que han analizado las defensas desarrolladas por hospedadores del tordo renegrido y la mayoría de ellos se han centrado en el comportamiento de rechazo de huevos (Cruz et al. 1985, Fraga 1985, Mason 1986a, Mason y Rothstein 1986, pero ver Mermoz y Fernández 1999). Estos estudios indican que algunos hospedadores aceptan huevos de los morfos blanco y manchado (Mason 1986a), otros rechazan huevos del morfo blanco y aceptan huevos manchados (*Mimus saturninus*- Fraga 1985-, *Pseudoleistes virescens* -Mermoz y Reboreda 1994-, *Turdus rufiventris* -Sackmann y Reboreda 2003-), y otros rechazan huevos de ambos morfos (*Furnarius rufus* -Mason y Rothstein 1986-).

En este capítulo se estudian las defensas antiparasitarias desarrolladas por el zorzal chalchalero. Se analizarán posibles comportamientos para prevenir el parasitismo y comportamientos de rechazo o aceptación de huevos parásitos en el nido. En particular, se analizará: 1) atención al nido durante los estadios de construcción, puesta e incubación, 2) la

respuesta ante la presencia de tordos o de una especie control cerca del nido, 3) la respuesta ante eventos de parasitismo artificial, y 4) la frecuencia de abandono de nidos parasitados y no parasitados.

Materiales y Métodos

Atención al nido

Se evaluó la atención al nido a través de muestreos instantáneos (Martin y Bateson 1993). Se visitaron los nidos desde 6 días antes del comienzo de la puesta (estadio de construcción) hasta el final de la incubación. El zorzal chalchalero, en general, tiene una puesta de tres huevos, la incubación comienza con la puesta del penúltimo huevo y dura entre 12 y 13 días. Se consideró como día 0 el día en que fue puesto el primer huevo del hospedador. Por lo tanto, los nidos fueron visitados desde el día -6 hasta el día 14.

El tordo renegrido pone sus huevos desde el amanecer hasta el mediodía (Hoy y Ottow 1964, Scott 1991). Además, el tordo visita el nido y pica huevos del hospedador durante toda la mañana y a veces por la tarde (M. E. Mermoz, comunicación personal). Las visitas se realizaron entre las 7:00 y las 10:30 horas. En cada visita se registró la presencia cerca o dentro del nido de uno o ambos miembros de la pareja. A partir de estos datos se estimó el índice de atención (Scott 1977) como el número de visitas en las cuales al menos un miembro de la pareja estuvo presente dentro o cerca del nido dividido el número total de visitas. En cada visita se registraron las siguientes variables: hora de la visita, número de adultos presentes y tipo de actividad. Las actividades se clasificaron en 5 categorías: ataques o respuestas agonistas, dentro del nido, cerca del nido con alarmas, cerca del nido sin alarmas y alarmas sin detección visual. También se registraron los eventos de parasitismo y/o de picaduras de huevos del hospedador. Se estimó la probabilidad diaria de parasitismo como el número de eventos de parasitismo observados en un día del ciclo de nidificación dividido por el número total de nidos visitados ese día. Similarmente, se estimó la probabilidad diaria de picaduras de huevos del hospedador como el número de nidos en los que se observaron picaduras sobre el número de nidos visitados ese día del ciclo de nidificación.

Para el análisis y presentación de datos, estos fueron agrupados en periodos de tres días, por lo que se obtuvieron dos periodos para el estadio de construcción, uno para el periodo de puesta y cuatro para el periodo de incubación.

Respuesta del hospedador ante la presencia de modelos de tordo cerca del nido

Se estudió el efecto de la presencia de un modelo de tordo cerca del nido sobre el comportamiento del zorzal. Se usaron modelos montados taxidermicamente de una hembra de tordo renegrado y un macho de varillero de ala amarilla (*Agelaius thilius*) como especie control. La especie utilizada como control es común en la zona de estudio y es similar en tamaño al tordo renegrado pero tiene forma de cabeza y coloración del cuerpo diferentes. Esta especie no representa ningún peligro para el zorzal, ya que no es un predador de nidos.

Los experimentos se realizaron en la mañana, entre las 7:00 y las 10:30 horas, durante los estadios de puesta e incubación temprana del hospedador (días 0-5). Cada experimento consistió en la presentación del modelo, montado en un palo de 1,5 metros de altura ubicado a una distancia del nido de aproximadamente 1,5 m. Los modelos de tordo y de la especie control se presentaron en días consecutivos. Para controlar un posible efecto de orden, en la mitad de los experimentos el modelo de tordo se presentó el primer día y en la otra mitad se presentó primero la especie control. Se registró el comportamiento del zorzal durante los 5 minutos posteriores a que alguno de los miembros de la pareja regresara al nido. Las variables registradas fueron: 1) latencia en retornar cerca del nido (menos de 2 metros) y dentro del nido, 2) tiempo de permanencia cerca o dentro del nido, 3) frecuencia de visitas cerca o dentro del nido y 4) comportamientos agonistas (ataques o sobrevuelos sobre los modelos). El experimento se realizó en 21 nidos construidos a alturas de entre 1,4 y 1,9 m. (media \pm error estándar: $1,65 \pm 0,03$ m.). En un nido, ninguno de los miembros de la pareja volvió durante los 20 minutos siguientes a la presentación de ambos modelos, por lo que fue excluido del análisis.

Rechazo de huevos

Para evaluar si los zorzales rechazan huevos de tordo renegrado de los morfos blanco o manchado se realizaron experimentos de parasitismo artificial.

La frecuencia de huevos de tordo del morfo blanco en la zona de estudio es muy baja. No se encontraron huevos del este morfo en más de 20 nidos de un hospedador que no rechaza huevos blancos (el chingolo, *Zonotrichia capensis*, Fraga 1978, Mason 1986a). Además, la frecuencia de huevos blancos en nidos de zorzal chalchalero (especie que rechaza este morfo parcialmente, ver resultados) fue menor al 1% (2 de 232 huevos en 137 nidos parasitados).

La frecuencia de huevos de morfo blanco en el este de Argentina, donde el tordo renegrido también es simpátrico con el zorzal chalchalero, es de 50-60% (Fraga 1978, Tuero 2004).

Los huevos del zorzal chalchalero son de color verde pálido con manchas marrones concentradas en el polo mayor. Los huevos de tordo renegrido encontrados en los nidos de este hospedador mostraron una variedad considerable en el color de fondo (en general crema pero también azulados, o verde pálido) y en el tamaño, distribución y color de las manchas (en general marrones y concentradas en el polo mayor).

Para los experimentos de parasitismo artificial se usaron huevos artificiales de yeso pintados con pintura acrílica para simular la apariencia de los morfos blanco o manchado. Los huevos artificiales se hicieron con un molde de 22,8 mm. de largo y 18,2 mm. de ancho. Su peso fue de aproximadamente 3,8 g. (este peso es similar al real: 4 g.).

El tordo renegrido pone sus huevos durante la mañana temprano (Hoy y Ottow 1964) y aproximadamente el 90% de los eventos de parasitismo en nidos del zorzal chalchalero se registran en los estadios de puesta e incubación temprana (días 0-5, ver Figura 4.1). Para simular la puesta del tordo, se parasitaron artificialmente los nidos entre los días 0 y 5 antes de las 10:00 de la mañana. Los nidos fueron revisados diariamente para determinar si los huevos artificiales eran o no removidos. Se consideró que un huevo había sido rechazado cuando desapareció del nido y aceptado si permaneció en el mismo al menos durante 4 días luego de la introducción. Se utilizó este criterio en lugar de los 5 días propuestos por Rothstein (1975c), porque debido a la alta predación, el 20% de los nidos en los que no hubo rechazo no sobrevivió hasta el día 5. Este criterio no produjo un sesgo ya que todos los eventos de rechazo ocurrieron durante las 48 horas posteriores a la introducción del huevo artificial y porque en todos los casos en los que no hubo rechazo, el huevo artificial permaneció en el nido hasta que fue retirado del mismo.

También se estudió el efecto de la presencia de una hembra de tordo cerca del nido sobre el comportamiento de rechazo de huevos parásitos. Para ello, se presentó un modelo de hembra de tordo a 1,5 m. del nido en forma simultanea al evento de parasitismo artificial. El modelo permaneció cerca del nido por 20 minutos.

Abandono de nido

Para estudiar el posible efecto del parasitismo sobre la probabilidad de abandono del nido se compararon las frecuencias de nidos parasitados y no parasitados que fueron abandonados. Para este análisis solo se consideraron los nidos encontrados en puesta o incubación.

Resultados

Atención al nido

La proporción de visitas en las cuales se encontró algún adulto dentro o cerca del nido fue 0,58 y 0,68 durante la construcción (días -6 a -1), 0,83 en ambos casos durante la puesta (días 0 a 2) y 0,83 y 0,9 durante la incubación (días 3 a 14, Figura 4.1). Si bien la atención fue menor durante la construcción, no se observaron eventos de parasitismo en este estadio. La mayoría de los eventos de parasitismo ocurrió durante la puesta y la incubación temprana (días 3 a 5). Durante estos períodos un nido recibió en promedio 0,24 y 0,1 huevos parásitos por día respectivamente. Del mismo modo, la mayoría de las picaduras de huevos del hospedador ocurrieron durante la puesta y la incubación temprana. El número promedio de huevos del hospedador picados por día-nido durante esos períodos fue 0,19 y 0,14 respectivamente (Figura 4.1). El número total de huevos parásitos puestos en un nido durante la puesta y la incubación fue 1,16, mientras que el número total de picaduras en el mismo período fue en promedio 1,2 huevos de hospedador picados por nido.

Para evaluar si la probabilidad de parasitismo estuvo asociada con la atención al nido se realizó una correlación entre la proporción de nidos que estaban desatendidos en cada día del ciclo y la proporción de nidos parasitados ese día. No se encontró una asociación significativa durante los estadios de puesta e incubación (Correlación de Spearman: $z = 0,8$; $p = 0,42$), pero se observó una tendencia hacia una asociación negativa entre las variables si se incluye en el análisis el estadio de construcción ($z = -1,73$, $p = 0,08$).

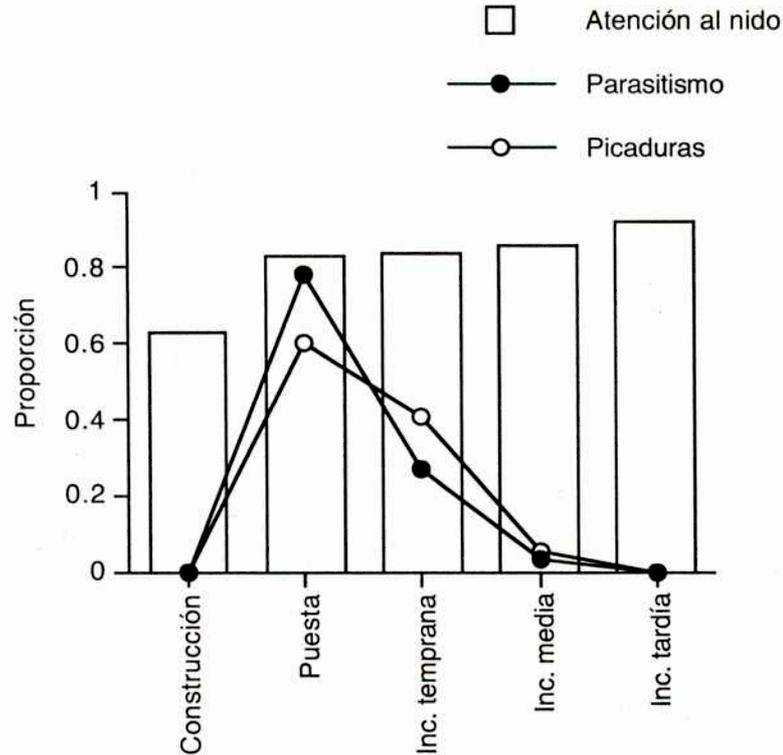


Figura 4.1: Las barras indican la proporción de nidos en los que se registró la presencia de al menos un zorzal adulto durante los estadios de construcción, puesta, incubación temprana e incubación tardía. Los círculos negros y blancos indican, respectivamente, el número promedio de huevos parásitos que recibió un nido por día y el número promedio de huevos del hospedador que fueron picados por día.

Respuesta del hospedador ante la presencia del parásito

El tiempo que tardaron los zorzales en retornar a las cercanías del nido fue menor cuando se presentó el modelo de tordo que cuando se presentó el modelo de la especie control (Test de muestras pareadas de Wilcoxon, $z = -2,2$; $p < 0,05$), pero no se observaron diferencias entre modelos en el tiempo que tardaron en retornar dentro del nido (Test de muestras pareadas de Wilcoxon, $z = -0,08$; $p = 0,94$, Figura 4.2A).

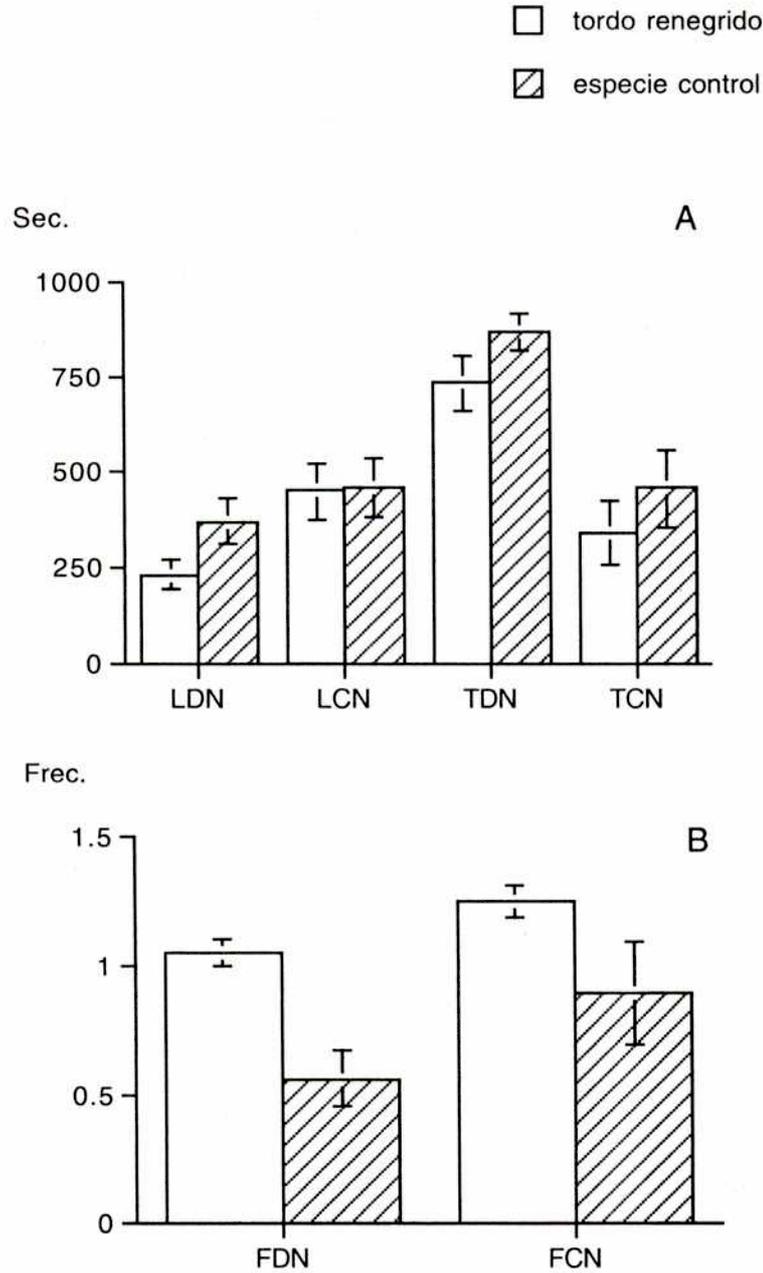


Figura 4.2: A: Latencia en volver dentro del nido (LDN), latencia en volver a las cercanías del nido (LCN), tiempo de permanencia total dentro del nido (TDN) y tiempo de permanencia total en las cercanías del nido (TCN). B: frecuencia de visitas al nido (FDN) y frecuencia de visitas a las cercanías del nido (FCN) cuando se presentó el modelo de tordo renegrido (barras blancas) y cuando se presentó la especie control (barras rayadas).

No se detectaron diferencias en la respuesta hacia el modelo de tordo o de la especie control en el tiempo que los zorzales permanecieron cerca o dentro del nido (Test de muestras pareadas de Wilcoxon, $z = -0,35$, $p = 0,73$ y $z = -0,31$; $p = 0,75$ respectivamente, Figura 4.2A). Por otro lado, la frecuencia de visitas cerca del nido fue mayor cuando se presentó el modelo

de tordo que cuando se presentó el control (test de muestras pareadas de Wilcoxon, $z = -2,1$, $p < 0,05$), pero la frecuencia de visitas dentro del nido no difirió entre modelos ($z = -1,4$, $p = 0,17$, Figura 4.2B).

Solo se registró una respuesta agonista y ésta estuvo dirigida al modelo de tordo pero no al de la especie control.

Rechazo de huevos

Los experimentos de parasitismo artificial mostraron que tanto con o sin la presencia de un modelo de hembra de tordo renegrido cerca del nido el zorzal chalchalero, no rechaza huevos del morfo manchado (2 de 26 casos, Figura 4.3). A diferencia de esto, los huevos de tordo del morfo blanco fueron rechazados más frecuentemente que los huevos del morfo manchado cuando el parasitismo artificial estuvo asociado a la presencia de un modelo de una hembra de tordo renegrido cerca del nido (morfo blanco: 10 de 13 huevos rechazados, morfo manchado: 1 de 11 huevos rechazados, test exacto de Fisher, $p < 0,001$), pero no hubo diferencias en la frecuencia de rechazo de huevos de morfo blanco o manchado cuando la momia estuvo ausente (morfo blanco: 7 de 15 huevos rechazados, morfo manchado: 4 de 15 huevos rechazados, test exacto de Fisher, $p = 0,45$). En el 76% (16/21) de los casos el huevo fue rechazado durante las primeras 24 horas mientras que en los otros casos fue rechazado entre las 24 y las 48 horas luego de su introducción. En todos los casos en que el huevo no fue rechazado, éste permaneció en el nido hasta que fue retirado por el experimentador (media \pm error estándar $8,5 \pm 0,73$, rango 4-19 días, $n = 32$ nidos). El rechazo del huevo artificial fue observado directamente en dos oportunidades, en ambos casos fue un huevo blanco y fue rechazado luego de la primera visita del hospedador al nido, menos de 5 minutos después de su introducción al nido.

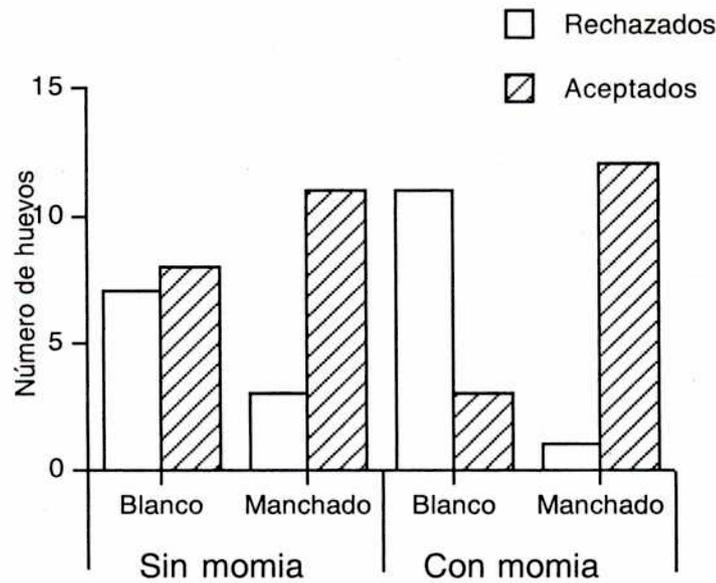


Figura 4.3: Número de huevos blancos y manchados que fueron rechazados (barras blancas) o aceptados (barras rayadas), ante la presencia o ausencia de una momia de tordo.

En cuanto al rechazo de huevos naturales se observaron 14 de 232 huevos de tordo que desaparecieron durante los estadios de puesta e incubación ($n = 137$ nidos). Sin embargo, en 7 casos la desaparición del huevo estuvo asociada con la aparición de otro huevo de tordo y a la picadura de algún huevo dentro del nido, mientras que en otros 4 casos estuvo asociada con la picadura o desaparición de un huevo del hospedador. En estos casos, los huevos de tordo podrían haber desaparecido como resultado de la limpieza de nido por parte del hospedador luego de una visita de tordo en la que el huevo que desapareció fue picado. Sólo hubo tres casos de huevos de tordo que desaparecieron del nido sin evidencias de picaduras o parasitismo y que por lo tanto podrían ser atribuidos a rechazo por parte del hospedador.

Los huevos de morfo manchado de tordos fueron significativamente más chicos que los huevos del zorzal. Para este análisis se comparó el tamaño promedio de los huevos parásitos y el tamaño promedio de los huevos de hospedador presentes en el nido. Los huevos de tordo midieron en promedio $22,8 \pm 0,13$ mm. de largo y $18,4 \pm 0,07$ mm. de ancho, mientras que los de zorzal midieron $27,3 \pm 0,16$ mm. de largo y $19,8 \pm 0,09$ mm. de ancho ($n = 51$ nidos, test muestras pareadas de Wilcoxon, largo: $z = -6,2$, $p < 0,001$ y ancho: $z = -6,2$, $p < 0,001$).

Abandono de nidos

Se compararon las frecuencias de nidos parasitados y no parasitados que fueron abandonados en una muestra de nidos encontrados durante construcción y puesta. En esta muestra, la frecuencia de parasitismo fue de 59% (58/98 nidos) y su intensidad fue de $1,6 \pm 0,1$ huevos por nido parasitado. Aproximadamente el 38% de los nidos parasitados recibió más de un huevo parásito (22 de 58 nidos, rango 2-4 huevos). Aunque la frecuencia de nidos parasitados que fueron abandonados fue mayor que la frecuencia en nidos no parasitados (19%, 11 de 58 y 5%, 2 de 40 nidos respectivamente), la diferencia entre grupos fue no significativa (test exacto de Fisher, $p = 0,07$). Los nidos parasitados fueron abandonados en promedio $5,7 \pm 1,1$ días después de ser parasitados (rango 2-12 días, $n = 11$ nidos), lo que indicaría que el abandono no fue una respuesta al parasitismo.

Discusión

El mayor impacto del parasitismo de cría sobre el éxito reproductivo del zorzal es la destrucción de huevos por picaduras (ver Capítulo 3). El parasitismo sólo produce una pequeña disminución en el éxito de eclosión de los huevos del zorzal y no tiene un efecto negativo sobre la supervivencia o el crecimiento de los pichones de este hospedador (ver Capítulo 3). Por lo tanto, cabría esperar que el zorzal chalchalero haya respondido adaptativamente ante el parasitismo del tordo desarrollando defensas que reduzcan la probabilidad de acceso a su nido por parte de los tordos, como una mayor atención o defensas agonistas.

Los resultados de este capítulo muestran que los zorzales tienen niveles de atención al nido relativamente más altos durante la puesta que durante la construcción y que ante la presencia de tordos retornan más rápido a las cercanías del nido y lo visitan más frecuentemente. Sin embargo, estas defensas son claramente inefectivas, ya que el 60% de los nidos resultó parasitado, probablemente porque los tordos esperan que los hospedadores se ausenten para acceder al nido (Wiley 1988). Un método relativamente seguro para evitar el parasitismo sería permanecer en el nido en los horarios en que los tordos parasitan. Una posible explicación de porqué dicho comportamiento no está presente en esta especie es que existan restricciones energéticas por parte de la hembra, que durante ese periodo necesita

asignar una gran proporción de su tiempo a alimentación. En relación al macho, sería esperable que durante la puesta el comportamiento de cuidado de pareja fuese priorizado al de atención al nido ya que los costos de fertilizaciones por fuera de la pareja serían mayores que los que produce el parasitismo.

En cuanto a las defensas antiparasitarias que reducen el impacto sobre el éxito reproductivo del hospedador una vez que el nido ha sido parasitado, se observó que los zorzales no rechazan los huevos parásitos ni abandonan sus nidos. Este último tipo de defensa no sería esperable en esta especie ya que en la mayoría de los nidos parasitados no se pierden todos los huevos y los pichones de zorzal ganan en la competencia por alimentos. Además, debido a la alta frecuencia de parasitismo, la probabilidad de evitar el parasitismo en un posterior intento de renidificación sería baja.

Los experimentos de parasitismo artificial mostraron que los zorzales tienen un nivel intermedio de rechazo de huevos blancos y que la proporción de huevos rechazados de este morfo aumenta cuando el evento de parasitismo está asociado a la presencia de una hembra de tordo cerca del nido. El rechazo de huevos de morfo blanco en una zona donde éstos se encuentran casi ausentes indica que el zorzal ha mantenido esta discriminación aún en ausencia de interacciones el estímulo. Los zorzales rechazaron una proporción muy baja de huevos manchados, tanto en presencia como en ausencia de modelos de tordos cerca del nido.

Las diferencias en el tamaño sus huevos con los del parásito no parecerían ser una clave utilizada por este hospedador para rechazar los huevos de tordo, como sucede en el hornero (*Furnarius rufus*, Mason y Rothstein 1986). Sin embargo es importante destacar que si los zorzales estuvieran usando el tamaño de huevo como clave y hubieran sido seleccionados para minimizar el rechazo de sus propios huevos, deberían aceptar una alta proporción de huevos parásitos debido a la superposición entre los tamaños de ambos (Davies *et al.* 1996).

Si bien los huevos de tordo tienen cierta similitud con los de zorzal, no son realmente miméticos. Además, los experimentos realizados con huevos del morfo blanco mostraron que los zorzales pueden rechazar los huevos parásitos sin dañar los propios. Cuando los huevos parásitos ya se encuentran en el nido, el zorzal ha sufrido el mayor costo asociado con el parasitismo, que es la picadura. El rechazo de huevos solo eliminaría el costo producido en el éxito de eclosión o en la supervivencia de pichones, que no son importantes en este hospedador. Por lo tanto, sería esperable que haya una pequeña presión de selección hacia el comportamiento de rechazo de huevos en este hospedador.

Otros hospedadores del tordo renegrado como la calandria, *Mimus saturninus*, el zorzal colorado, *Turdus rufiventris*, o el pecho amarillo, *Pseudoleistes virescens*, también rechazan huevos del morfo blanco pero no del manchado (Fraga 1985, Mermoz y Reboreda

1994, Sackmann y Reboresda 2003). Estos hospedadores también tienen huevos manchados un poco más grandes que los del tordo. Al igual que el zorzal chalchalero, estos hospedadores son fuertemente parasitados (50-60%) y sus distribuciones históricas se solapan con la del tordo, condiciones que deberían haber favorecido el comportamiento de rechazo de huevos. En estos hospedadores, el mayor impacto del parasitismo se debe a la picadura de huevos, pero no afecta en gran medida el éxito de eclosión o la supervivencia de pichones. Las similitudes entre estos hospedadores y el zorzal chalchalero son consistentes con la interpretación de que la presión de selección no sería lo suficientemente intensa como para desarrollar este comportamiento cuando el tamaño de los huevos del hospedador se superpone con el tamaño de los del tordo y existe una alta probabilidad de errores de reconocimiento.

Capítulo 5

Calidad del zorzal chalchalero como hospedador del tordo renegrado y estrategias del parásito en este hospedador

Introducción

Los sistemas parásito-hospedador pueden pensarse como el resultado de un proceso co-evolutivo o "carrera armamentista", en la que el hospedador desarrollaría defensas para evitar o disminuir los efectos del parasitismo, y el parásito desarrollaría contradefensas que le permitirían seguir utilizando a los hospedadores (Dawkins y Krebs 1979). Se ha propuesto que el tordo renegrado presenta algunas especializaciones que aumentarían su éxito reproductivo. Estas especializaciones incluyen: 1) una alta fecundidad (Kattan 1993); 2) puesta rápida de huevos (Sealy *et al.* 1995), 3) huevos con cáscara más gruesa (Spaw y Rohwer 1987, Rahn *et al.* 1988, Mermoz y Ornelas 2004), 4) picadura de los huevos del hospedador presentes en el nido (Friedmann 1929, Hoy y Ottow 1964, Fraga 1978, 1985, Mermoz 1996, Massoni y Reboreda 1998), 5) sincronización de su puesta con la del hospedador (Massoni y Reboreda 1998, 1999, Mermoz y Reboreda 1999) y 6) comportamiento de pedido de alimento de los pichones más intenso que sus compañeros de nido (Gochfeld 1979a, Lichtenstein 1997, Lichtenstein y Sealy 1998).

Los beneficios del comportamiento de picadura de los huevos del hospedador son fáciles de entender cuando éste se encuentra asociado al evento de parasitismo, ya que disminuiría la competencia en el nido entre el pichón del parásito y los del hospedador. Sin embargo, este comportamiento es más difícil de explicar cuando ocurre en nidos que no son parasitados. Se ha propuesto que los tordos picarían huevos de hospedador en nidos encontrados en estadio de incubación avanzada en los cuales un huevo de tordo no tendría ninguna posibilidad de eclosionar. Una gran cantidad de huevos picados aumentaría la probabilidad de abandono del nido. Si luego del abandono el hospedador renidifica, esto implicaría una nueva oportunidad de parasitar al nido (Arcese *et al.* 1996, Peer y Sealy 1999). Por otro lado, Massoni y Reboreda (1999), propusieron que la picadura de huevos del hospedador le permitiría al parásito evaluar en forma directa el grado de desarrollo del

embrión y de esta forma estimar cuán avanzada está la incubación en ese nido. Esta información le permitiría al parásito decidir si parasita o no un nido cuando no posee información adicional sobre el estadio en que éste se encuentra (*i.e.* en aquellos casos en que el nido no fue seguido desde el inicio de la puesta).

El tordo renegrado busca nidos de hospedadores principalmente observando el comportamiento del hospedador (Gochfeld 1979b, Wiley 1988), y los parasita durante la mañana hasta las 11:00 horas aproximadamente (Hoy y Ottow 1964, Scott 1991). No está claro aún qué claves o características de los hospedadores (o de sus nidos) son utilizadas por el tordo para decidir si parasita o no un nido. En un trabajo realizado en Puerto Rico, Wiley (1988) encontró que el tordo renegrado no parasitaba a sus hospedadores en función de la abundancia de los mismos. Además, sugirió que éste parasitaba a especies con alimentación y tamaño de huevos similares al propio.

Se ha observado que algunas especies no paseriformes de tamaños similares al del tordo son evitados (Friedmann 1963, Rothstein 1975a.b., Wiley 1988), mientras que otros paseriformes que no son buenos hospedadores son altamente parasitados (Friedmann *et al.* 1977, Mason 1986b). El parasitismo en hospedadores de mala calidad se ha planteado como una consecuencia de ser extremadamente generalista (Rothstein *et al.* 1986), o como una adaptación en el caso en que la producción de huevos tenga un costo tan bajo, que aún parasitando a malos hospedadores los tordos obtengan algún beneficio (Rothstein 1990, Kattan 1995, Kattan 1997).

La calidad de las especies hospedadoras depende principalmente de 2 factores: 1) cuán fácilmente pueden ser parasitadas y 2) la calidad del cuidado parental que proveen. Dentro del primer factor es importante considerar: a) la facilidad con que los nidos de un hospedador son encontrados por el tordo. Esto depende de su abundancia y de la conspicuidad del nido y del hospedador (Friedmann 1963, Friedmann *et al.* 1977), y b) la accesibilidad de éstos para ser parasitados una vez encontrados, lo que a su vez depende del tipo de defensas que presentan los hospedadores. Además, es importante considerar el rechazo de huevos como un comportamiento del hospedador que implica un costo para el parásito. En el caso del cuidado parental deben considerarse la eficiencia de la incubación y el tamaño y calidad del alimento entregado (Friedmann 1963, Rothstein 1976, Mason 1986b).

Mason (1980) sugirió que el tordo renegrado preferiría parasitar hospedadores de mayor tamaño corporal, pero los estudios de interacciones entre tordos y hospedadores grandes han mostrado en general que los pichones de tordo mueren de inanición (Gochfeld 1979a, Fraga 1985, Lichtenstein 1998, Sackmann y Reboreda 2003). Además, en los hospedadores de mayor tamaño el acceso al nido puede ser más peligroso (Mermoz y Fernández 1999), la incubación de los huevos del parásito puede ser ineficiente debido a su

menor tamaño (Peer y Bollinger 1997), el tamaño del alimento entregado a los pichones puede ser inapropiado (Peer y Bollinger 1997), y la competencia por alimento con los pichones de hospedador puede ser muy fuerte (Peer y Bollinger 1997). Por otro lado, los hospedadores más frecuentemente parasitados suelen ser especies de menor tamaño que el tordo (King 1973, Friedmann *et al.* 1977). En este caso, los huevos del tordo son más grandes que los del hospedador y por lo tanto la incubación puede ser ineficiente (Petit 1991) y el alimento entregado a los pichones insuficiente.

El éxito de los pichones de tordo depende en gran medida de la sincronización entre la puesta de sus huevos y la de los del hospedador. Si los huevos de tordo aparecen en el nido antes que los huevos del hospedador, éstos pueden ser rechazados (Mermoz 1996), o el nido puede ser abandonado (Sackmann y Reboreda 2003). Por otra parte, si los huevos del parásito son puestos luego de iniciada la incubación, pueden no eclosionar o eclosionar tan tarde que los pichones estarían en desventaja competitiva frente a los pichones del hospedador.

Existen dos hipótesis sobre cual es la estrategia utilizada por los tordos para maximizar su éxito reproductivo. La primera propone que los tordos seleccionarían el momento adecuado para parasitar a través de un seguimiento de la actividad del nido durante los días previos al comienzo de la puesta, de modo que podrían sincronizar su puesta con la del hospedador cuando esta se inicia (Hann 1941). La segunda sugiere que los tordos seguirían una estrategia de puesta indiscriminada o de tipo “shotgun”. Esta segunda hipótesis supone que la producción de huevos sería tan poco costosa para los tordos, que aun parasitando cualquier nido que encontraran disponible obtendrían algún beneficio (Rothstein 1990, Kattan 1997, Davies 2000).

El éxito reproductivo del tordo renegrado ha sido estudiado en relativamente pocos hospedadores y sólo en una especie del género *Turdus* (*Turdus rufiventris*, Lichtenstein 1998, Llambías 1999, Lichtenstein 2001, Sackmann y Reboreda 2003).

En este capítulo se estudiará el éxito reproductivo del tordo renegrado en los nidos de zorzal chalchalero. Además se analizará la relación entre la picadura y la sincronización entre parasitismo y puesta del hospedador y el éxito reproductivo del tordo.

Materiales y métodos

Estrategias parasitarias del tordo renegrado en este hospedador

Sincronización entre la puesta del parásito y del hospedador

Se estimó el período de incubación del hospedador calculando el tiempo transcurrido desde la puesta del último huevo hasta la eclosión del último pichón (Nice 1954). La diferencia de días transcurridos desde la eclosión del primer huevo hasta la del último permite una estimación del momento en que comienza la incubación. El período de incubación del tordo se estimó como el tiempo transcurrido desde la aparición del huevo de tordo hasta su eclosión, cuando éste apareció en el nido luego del comienzo de la incubación, o como el tiempo transcurrido desde el comienzo de la incubación hasta la eclosión, cuando éste apareció en el nido antes del comienzo de la incubación.

Se estimó el intervalo entre la puesta del hospedador y del tordo como el número de días transcurridos entre la aparición del primer huevo del hospedador (día 0) y la aparición del huevo de tordo. Del mismo modo, se estimó el intervalo de eclosión entre el hospedador y el tordo como el número de días transcurridos desde el día de eclosión del primer huevo del hospedador (día 0) y el día que eclosionó el huevo de tordo.

Relación entre oferta de nidos y los eventos de parasitismo

Se analizó la frecuencia de parasitismo en función de la disponibilidad de nidos de zorzal en estadio de puesta e incubación temprana (hasta 5 días de incubación) ya que casi el 95% de los eventos de parasitismo ocurrieron durante ese periodo. Para estimar la disponibilidad de nidos que podían ser parasitados se tuvo en cuenta tanto el número de nidos disponibles, como el número de días que éstos estuvieron expuestos (Mayfield 1975). De esta forma, un nido que estuvo activo durante 4 días fue considerado como equivalente a 4 días-nido al igual que dos nidos que estuvieron activos durante dos días cada uno. En algunos casos no se realizaron visitas diarias a los nidos, y esto dificultó que pudieran asignarse algunos eventos de parasitismo a un día determinado. Por lo tanto, se dividió la estación reproductiva en intervalos de cinco días comenzando el 21 de octubre (fecha en que se encontró el primer huevo de

tordo) y se determinó para cada intervalo de tiempo la cantidad de días-nido y el número de eventos de parasitismo en esos nidos.

Relación entre los eventos de picadura de huevos y de parasitismo

Se estimó el tiempo transcurrido entre la aparición de huevos picados en el nido y la aparición de huevos de tordo. Para este análisis sólo se tuvieron en cuenta los nidos que fueron revisados diariamente al menos desde el día anterior al evento de picadura.

Dado que en este hospedador aproximadamente el 50% de los nidos parasitados recibió más de un huevo de tordo, se consideró que los eventos de picadura y parasitismo estaban asociados cuando habían transcurrido menos de dos días entre ambos (Sealy 1992). Se determinó la frecuencia de eventos de picaduras seguidos o no por eventos de parasitismo durante los estadios de puesta y de incubación. Para poner a prueba la hipótesis de que las picaduras serían utilizadas para decidir la puesta en función del grado de desarrollo del embrión se realizó una regresión logística tomando como variable independiente el número de días transcurridos desde la puesta del primer huevo del hospedador, y como variable dependiente si la picadura fue seguida o no de parasitismo.

Por otro lado, para poner a prueba la hipótesis de que las picaduras serían utilizadas para forzar la renidificación del hospedador, se analizó la relación entre el número de huevos picados por nido y los días transcurridos desde la puesta del primer huevo del hospedador a través de una regresión lineal simple. Para este análisis sólo se consideraron los nidos donde se observó la picadura o desaparición de huevos de zorzal y los nidos en que se conocía la fecha de aparición del primer huevo y la fecha en la que ocurrió la picadura o desaparición de huevos.

La predicción para la primera hipótesis es que debería disminuir la frecuencia de eventos de picadura seguidos de parasitismo a medida que avanza la incubación. En relación a la segunda hipótesis, su predicción es que, a medida que avanza la incubación el número de huevos picados por nido debería aumentar.

Para determinar si el comportamiento de picaduras fue al azar o si hubo preferencias por los huevos del hospedador o del parásito, se comparó la proporción de huevos picados de cada especie mediante un test exacto de Fisher. Para este análisis sólo se tuvieron en cuenta los eventos de picadura en nidos ya parasitados.

Claves utilizadas por el tordo para localizar y parasitar los nidos

Se realizó un experimento con nidos artificiales para estudiar algunas de las claves utilizadas por los tordos para localizar y parasitar nidos de zorzal chalchalero. En particular, se estudió el efecto de la actividad del zorzal sobre la localización de nidos por parte del tordo y sobre los eventos de parasitismo y picaduras.

Se utilizaron nidos de zorzal sin actividad (nidos que habían sido predados) y se simuló la secuencia de puesta de huevos con huevos artificiales. Los huevos fueron hechos con yeso y pintados con pintura acrílica con una coloración de fondo y patrón de manchas similar a la de los huevos de zorzal. Los nidos experimentales fueron removidos de su sitio original (excepto cuando se lo indica) y colocados en el sitio experimental donde se los dejó durante tres días. Los nidos se revisaron diariamente y se los mantuvo limpios. Al cuarto día se inició una secuencia de puesta del zorzal de 3 huevos colocando un huevo por día. Luego de completada la puesta los nidos fueron visitados durante 5 días.

Se realizaron tres tratamientos. En el primero, se colocaron los nidos artificiales en una zona con presencia de tordos y donde el zorzal chalchalero no nidifica (aproximadamente a 5 Km. de la zona de nidificación más cercana), pero si nidifican otros potenciales hospedadores (chingolo, ratona). En el segundo tratamiento se colocaron los nidos artificiales a 1,5 m de distancia y a la misma altura de un nido activo de zorzal y se sincronizó la puesta del nido artificial con la puesta del nido activo. En el tercer tratamiento, los nidos experimentales fueron dejados en el mismo sitio en que habían sido encontrados y se simuló una nueva puesta del zorzal. En este tratamiento el nido activo más cercano se encontraba al menos a 10 m. de distancia y en estadio de incubación temprana. Para cada tratamiento se utilizaron 6 nidos experimentales.

Los nidos artificiales se revisaron diariamente y en cada visita se registraron los eventos de parasitismo y/o picaduras. Las picaduras de tordo en huevos de yeso son fácilmente identificables ya que en el lugar de la picadura se pierde la capa de pintura acrílica.

Éxito reproductivo del tordo

Se consideraron predados los huevos de tordo que desaparecieron junto con el resto del contenido del nido y desaparecidos los huevos de tordo que desaparecieron mientras que el resto del contenido del nido permaneció intacto. Se consideraron abandonados o destruidos aquellos huevos que se encontraban en nidos que sufrieron esta suerte y huevos no eclosionados aquellos que permanecieron en el nido sin eclosionar luego de la eclosión del resto de los huevos. Los huevos que eclosionaron fueron considerados exitosos. Los

pichones de tordo se consideraron exitosos cuando abandonaron el nido como volantones, predados cuando desaparecieron junto con el resto del contenido del nido, y muertos cuando se los observó directamente, o cuando desaparecieron del nido sin mediar otro cambio en el contenido del mismo.

Se presentan los datos de todos los huevos y pichones de tordo encontrados con el objetivo de mostrar descriptivamente los porcentajes de huevos y pichones perdidos por factores que pueden o no tener relación con el cuidado parental o las defensas antiparasitarias de este hospedador. Luego, se analiza el éxito reproductivo del tordo en distintas etapas del ciclo de nidificación del hospedador (supervivencia de huevos, éxito de eclosión y supervivencia de pichones). Para este análisis sólo se consideraron los nidos exitosos ya que el objetivo fue estudiar las interacciones entre las dos especies, por ejemplo: estrategias del tordo para aumentar sus probabilidades de éxito, competencia intranido entre huevos o pichones y cuidado parental del zorzal hacia los pichones de tordo.

Supervivencia de huevos

La supervivencia de huevos se calculó como la razón entre el número de huevos de tordo presentes en el nido al momento de la eclosión del primer huevo y el número de huevos de tordo encontrados en el nido al inicio de la incubación. Se incluyeron en el análisis los nidos encontrados en construcción y puesta que completaron la incubación.

Se comparó la supervivencia de huevos en nidos con uno, dos o más de dos huevos competidores (de zorzal o de tordo) con el propósito de determinar si hay diferencias en la permanencia de huevos en nidos con distinto tamaño de nidada (una mayor cantidad de huevos en el nido podría implicar una mayor probabilidad de roturas). También se analizó la supervivencia de huevos de tordo en nidos con parasitismo simple, doble, o múltiple (más de dos huevos parásitos por nido) ya que los nidos que fueron visitados por más de un tordo pueden haber sufrido más pérdidas por picaduras.

Considerando que el tamaño de nidada se ve afectado por la remoción de huevos que han sufrido picaduras por parte del tordo, también se estudió la relación entre la supervivencia de huevos de tordo y el número de huevos de hospedador que sufrieron picaduras.

Las comparaciones se realizaron utilizando un test no paramétrico de Kruskal-Wallis y contrastes "*a posteriori*" (Siegel y Castellan 1988).

Éxito de eclosión

El éxito de eclosión se calculó como la razón entre el número de huevos de tordo que eclosionaron y el número de huevos de tordo presentes en el nido al final de la incubación. Se incluyeron en el análisis los nidos encontrados en construcción, puesta e incubación que completaron la incubación.

Se estudió el efecto del contenido del nido sobre el éxito de eclosión de los huevos de tordo. Se comparó el éxito de eclosión del tordo en tres grupos: 1) nidos con uno, dos, o más de dos huevos competidores (de zorzal o de tordo) presentes en el nido, 2) nidos con uno, dos o más de dos huevos de zorzal, y 3) en nidos con parasitismo simple, doble o múltiple (uno, dos o más de dos huevos de tordo). El objetivo de estos análisis fue comparar el efecto del tamaño de nidada (¿la incubación es menos eficiente al aumentar el número de huevos en el nido?), el efecto del tamaño mayor de los huevos del hospedador (¿la incubación de los huevos de tordo es menos eficiente al aumentar el número de huevos de zorzal por ser estos más grandes que los de tordo?) y el efecto de la mayor resistencia de la cáscara de los huevos de tordo sobre el éxito de eclosión de los mismos (¿la mayor resistencia de la cáscara del huevo de tordo puede causar quebraduras en otros huevos de tordo presentes en el nido?).

Por otro lado, como complemento al estudio del tamaño de nidada sobre el éxito de eclosión, se comparó el éxito de eclosión de los huevos de tordo en nidos que no habían sufrido picaduras, en nidos en los que se registró un caso de picadura, y en nidos en los que se registró más de un caso de picaduras.

Todas las comparaciones se realizaron con un test no paramétrico de Kruskal-Wallis y contrastes "*a posteriori*" (Siegel y Castellan 1988).

Por último, se estudió la relación entre la sincronización entre la puesta de huevos del tordo y del hospedador y el éxito de eclosión. Se incluyeron en el estudio los nidos en los que se conocía directa (por observación directa), o indirectamente (por estimación a partir de la fecha de eclosión), la fecha de aparición del primer huevo de hospedador (día 0) y la fecha de aparición de los huevos de tordo. En este caso, se realizó una regresión logística en la que la variable independiente fue la diferencia en días entre la aparición del huevo de tordo y la aparición del primer huevo del hospedador, y la variable dependiente si el huevo de tordo eclosionó o no.

Supervivencia de pichones

La supervivencia de pichones se calculó como la razón entre el número de volantones de tordo y el número de huevos de tordo que eclosionaron por nido.

Se estudió el efecto del número de pichones de hospedador presentes en el nido, y el número de huevos del hospedador picados durante el estadio de huevos, sobre la supervivencia de los pichones de tordo. El objetivo de este análisis fue estudiar el efecto de la competencia interespecífica entre los pichones del hospedador y del parásito, y el efecto del comportamiento de picadura de huevos del hospedador como un mecanismo para disminuir la competencia intranido. Debido a la alta tasa de predación de los nidos en el estadio de pichones (casi el 50% de los nidos que alcanzaron este estadio fueron predados -ver Figura 5.7-) se incluyeron en el análisis los nidos que sobrevivieron al menos 6 días desde la eclosión de los huevos de tordo. Se asumió que un pichón de tordo que no murió antes del sexto día habría sobrevivido hasta abandonar el nido exitosamente si el nido no hubiese sido predado (en el 96% de los casos en los que se registró la muerte de un pichón de tordo, esta ocurrió antes del sexto día, $n = 25$ pichones). Las comparaciones se realizaron con un test no paramétrico de Kruskal-Wallis y contrastes "*a posteriori*".

Por otro lado, se estudió el efecto de la sincronización de la eclosión de los huevos de tordo con la eclosión de los huevos de hospedador sobre la supervivencia de pichones parásitos. Se incluyeron en el estudio los nidos en los que se conocía directa (por observación directa), o indirectamente (por el peso de los pichones), la fecha de eclosión del primer huevo del hospedador (día 0) y la fecha de eclosión de los huevos de tordo. Se comparó la supervivencia de pichones en función del momento en que eclosionó cada uno en relación a la eclosión del primer huevo de hospedador (día 0) realizando una regresión logística entre estas dos variables.

Por último, se estudió el efecto de la competencia intraespecífica en el nido sobre la supervivencia de los pichones de tordo incluyendo en el análisis los mismos nidos que en el análisis anterior. Se comparó la supervivencia en nidos con parasitismo simple y parasitismo doble (1 o 2 pichones de tordo) con un test no paramétrico de Mann-Whitney.

Éxito total

Se calculó el éxito total como la razón entre el número de pichones de tordo que abandonaron el nido exitosamente y el número de huevos de tordo encontrados en los nidos. Se incluyeron los nidos encontrados en estadio de construcción, puesta o incubación que completaron el estadio de pichón.

Resultados

Estrategias parasitarias del tordo renegrado en este hospedador

Sincronización entre la puesta del parásito y la del hospedador

El período de incubación de los huevos calculado como el promedio de los días transcurridos desde la puesta del último huevo hasta la eclosión del último huevo fue igual a $11,5 \pm 0,26$ días (rango 11-14, $n = 12$) para el zorzal y $12 \pm 0,58$ días (rango 11-13, $n = 3$) para el tordo. Si bien el número de nidos en el último caso es bajo, este dato es similar al obtenido por Mermoz y Reboreda (2003) en el pecho amarillo (*Pseudoleistes virescens*), otro hospedador de mayor tamaño corporal al tordo donde se calculó un período de incubación de $11,95 \pm 0,18$ días. El período de incubación del zorzal no difiere significativamente del período de incubación del tordo (test de Mann-Whitney, $U' = 12,5$, $p = 0,38$). Entre la eclosión del primer y el último huevo de zorzal se registró una diferencia de un día lo que implica que la incubación comenzó con la puesta del penúltimo huevo.

El 79.2% de los huevos de tordo fue puesto durante el período de puesta del zorzal (el 24% el mismo día, el 41,5% un día después de la aparición del primer huevo de zorzal coincidiendo con el inicio de la incubación, y el 13,7% dos días después). El resto fue puesto luego de que todos los huevos de zorzal habían comenzado a ser incubados. En la Figura 5.1 se presenta el número de eventos de parasitismo. Los datos de la Figura 5.1 se obtuvieron directamente de los nidos encontrados en construcción y puesta en los cuales se observó el orden de aparición de los huevos ($n = 47$ nidos), e indirectamente de los nidos encontrados en incubación donde se pudo estimar la fecha de puesta a partir de la fecha de eclosión de los huevos ($n = 24$ nidos).

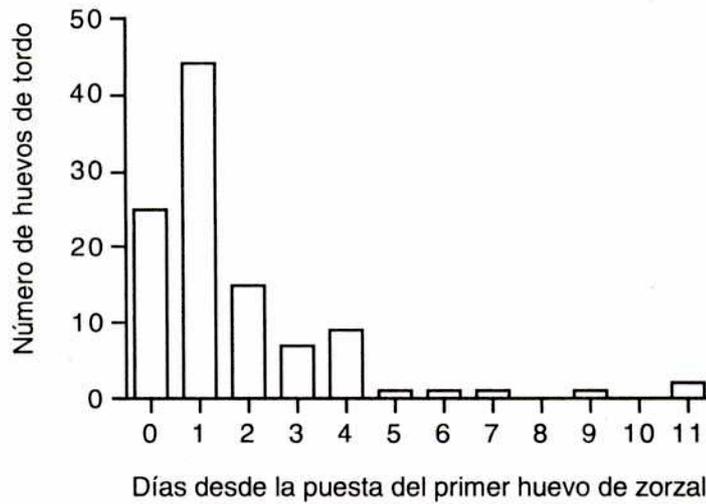


Figura 5.1: Número de los eventos de parasitismo en distintos momentos del ciclo de nidificación del zorzal chalchalero (n = 107 eventos de parasitismo en 71 nidos). El día 0 corresponde a la aparición del primer huevo de zorzal. El tamaño de puesta en este hospedador en general es de tres huevos y la incubación comienza con la puesta del penúltimo huevo (día 1).

La mayoría de los huevos de tordo (76,5%) eclosionaron entre un día antes y un día después que el primer huevo de zorzal (sin embargo sólo 8 pichones de tordo abandonaron el nido exitosamente).

En la Figura 5.2 se muestra el número de huevos eclosionados antes y después de la eclosión del primer huevo del hospedador (día 0). Los datos se obtuvieron de todos los nidos parasitados encontrados en estadio de construcción, puesta o incubación en los que eclosionaron tanto huevos de zorzal como de tordo (n = 28 nidos).

Relación entre oferta de nidos y eventos de parasitismo

El primer evento de parasitismo dentro de la temporada reproductiva del zorzal se registró el día 21 de octubre. Tanto la cantidad de nidos en puesta, como el número de eventos de parasitismo fueron aumentando a partir de esta fecha para llegar a valores máximos en la mitad de la temporada reproductiva (Figura 5.3).

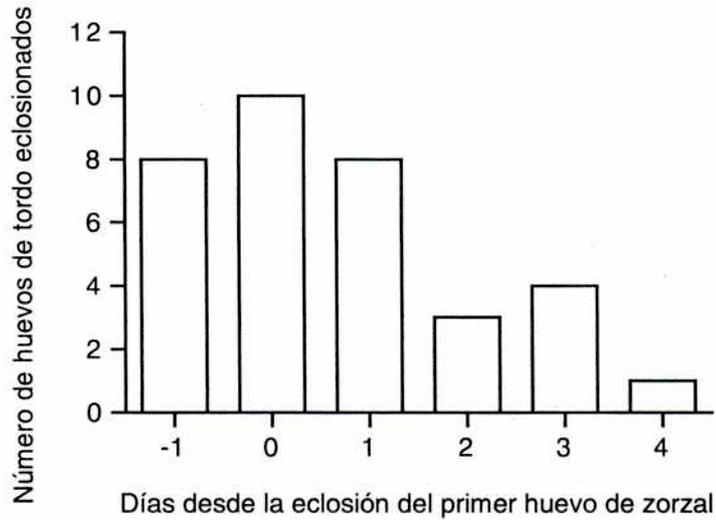


Figura 5.2: Número de huevos de tordo (n = 34 huevos en 28 nidos) que eclosionaron antes y después de la eclosión del primer huevo de zorzal (día 0).

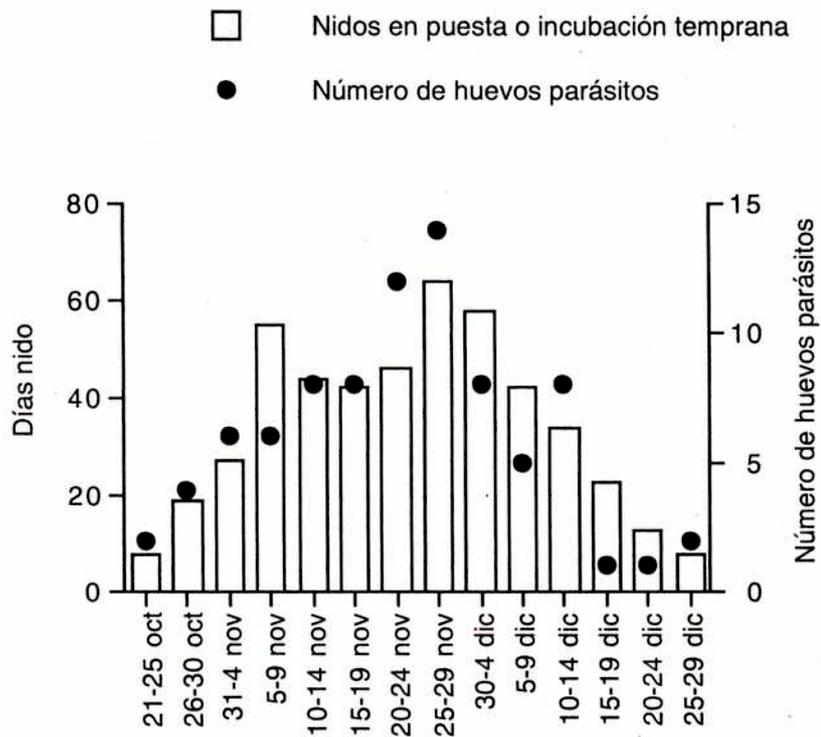


Figura 5.3: Oferta de nidos en puesta e incubación temprana (barras) medidos como día-nido y número de eventos de parasitismo registrados en cada intervalo (puntos) a lo largo de la estación reproductiva del zorzal chalchalero. La estación reproductiva se dividió en intervalos de 5 días desde la fecha en la que se encontró el primer nido de zorzal.

La respuesta funcional de los eventos de parasitismo frente a la oferta de nidos en puesta de zorzal fue lineal. El número de eventos de parasitismo ajustó a una regresión lineal simple (Figura 5.4) con $r^2 = 0,68$ y $p < 0,001$. Se realizaron regresiones polinomiales pero no se encontró un mejor ajuste. La pendiente resultó altamente significativa ($p < 0,001$) y la intersección fue no significativa ($p = 0,99$). La mayor cantidad de nidos en puesta o incubación temprana fue de 64 días-nido y se registró en el intervalo del 25 al 29 de noviembre, mientras que el mayor número de eventos de parasitismo fue 14 huevos de tordo y ocurrió en el mismo intervalo.

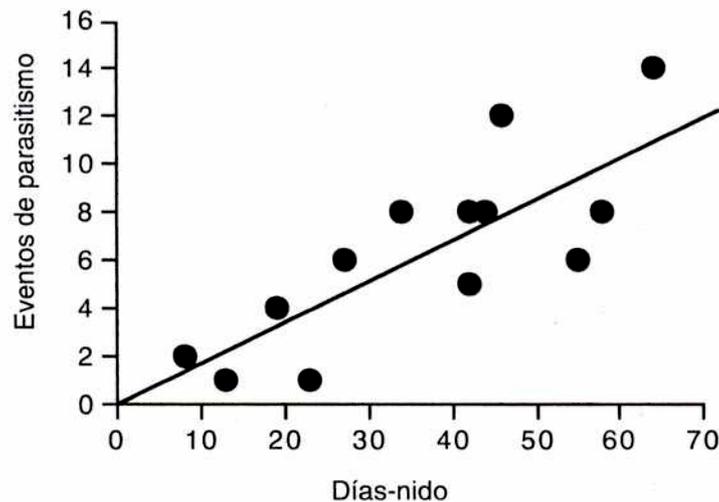


Figura 5.4: Eventos de parasitismo registrados en periodos de 5 días en función de la oferta de nidos en puesta medidos en días-nido. La función que mejor se ajustó a la relación fue $Y = 0,01 + 0,18 X$.

Relación entre los eventos de picadura de huevos y parasitismo

En 50 nidos se registró la fecha exacta de la aparición del primer huevo de zorzal, la aparición de picaduras en huevos del hospedador y/o de tordo, y el evento de parasitismo. En 27 nidos se observó el huevo de hospedador picado, y en 23 nidos se observó la desaparición de uno o más huevos de hospedador, lo cual fue asumido como evidencia de picadura y remoción (ver capítulo 3). Sólo en un caso se encontró picadura en un huevo de tordo y no en los huevos del hospedador presentes.

En el 94% de los casos los eventos de parasitismo y picadura ocurrieron el mismo día. En el resto de los casos el evento de parasitismo ocurrió dos días después de la picadura.

Se realizó una regresión logística para comparar las frecuencias de eventos de picaduras que fueron seguidas de parasitismo y los eventos de picaduras que no fueron

seguidas de parasitismo en función del grado de avance en la incubación (días transcurridos desde la aparición del primer huevo de hospedador). La frecuencia de eventos de picaduras seguidas de parasitismo fue mayor al inicio de la incubación y fue disminuyendo a medida que la incubación avanzó ($p = 0,012$, Figura 5.5).

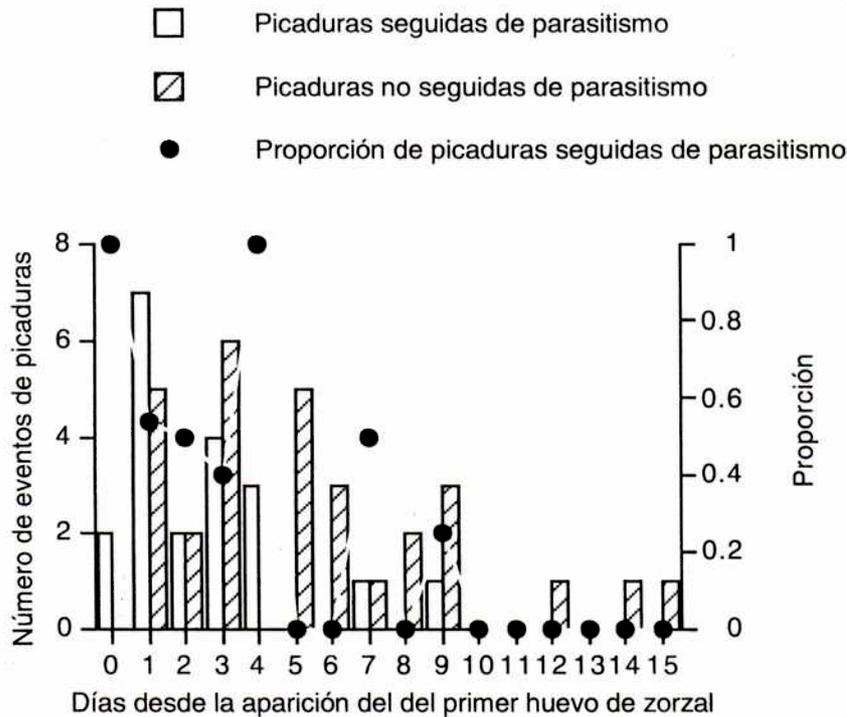


Figura 5.5: Número de eventos de picaduras que fueron seguidos de parasitismo (barras blancas) y de eventos de picaduras que no fueron seguidos de parasitismo (barras rayadas) a lo largo de los estadios de puesta e incubación del zorzal chalchalero. El día 0 corresponde a la aparición del primer huevo de zorzal. Los puntos indican la proporción de eventos de picaduras en huevos de hospedador que fueron seguidas por parasitismo.

Para estudiar la relación entre el número de huevos de hospedador por nido que sufrieron picaduras y el momento del período de incubación en que ocurrieron las picaduras se realizó una regresión lineal utilizando como variable dependiente el número promedio de huevos picados por nido y como variable independiente los días transcurridos desde la aparición del primer huevo de hospedador (día 0). La regresión lineal ajustó con un $r^2 = 0,68$ y un $p < 0,001$, pero con una pendiente negativa ($Y = 1,78 - 0,08X$) es decir que el número de picaduras observado por nido fue disminuyendo a lo largo de la incubación (Figura 5.6).

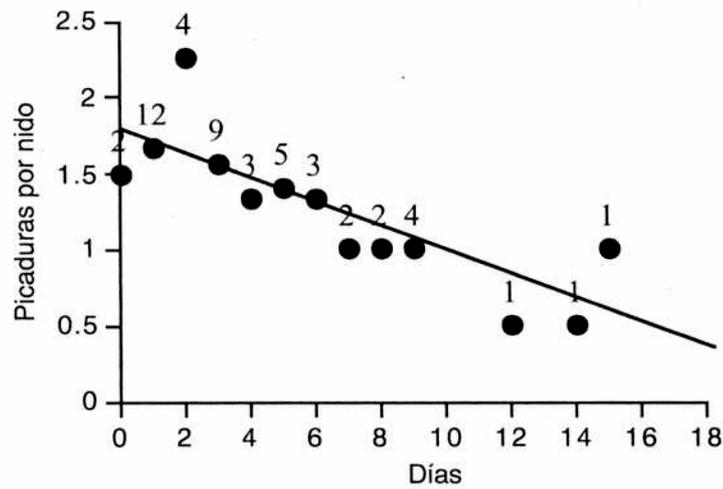


Figura 5.6: Número promedio de huevos de hospedador por nido que sufrieron picaduras en función del número de días transcurridos desde el inicio de la puesta (el día 0 corresponde a la puesta del primer huevo de zorzal). La relación ajustó a la función $y = 1,78 - 0,08 * x$.

Claves utilizadas por el tordo para localizar y parasitar los nidos

No se registró ningún caso de parasitismo ni de picaduras en los 18 nidos experimentales. Se registraron casos de predación (desaparición del contenido completo del nido) en 3 nidos de los que permanecieron en el mismo lugar, y en 2 nidos en cada uno de los otros tratamientos. Los huevos artificiales fueron encontrados en el piso cerca del nido artificial y las marcas permitieron determinar que los potenciales predadores fueron roedores.

Exito reproductivo del tordo

Se encontraron 146 nidos parasitados (61,6% del total), de los cuales 69 (47,3%) contenían más de un huevo de tordo (parasitismo múltiple). Solo el 5,5% de los nidos parasitados produjo un volantón de tordo (un volantón por nido).

El 66,8% (167/250) de los huevos no eclosionaron. Las causas de las fallas durante el estadio de huevo fueron predación del contenido completo del nido, huevos que no eclosionaron y permanecieron en el nido, nidos abandonados, huevos desaparecidos durante la incubación, huevos picados y destrucción del nido (Figura 5.7A). El 33,2% restante eclosionó (83/250). Solo el 9,6% de los pichones dejaron el nido exitosamente (8/83). El resto fue predado o murió a lo largo del estadio de pichones (Figura 5.7B).

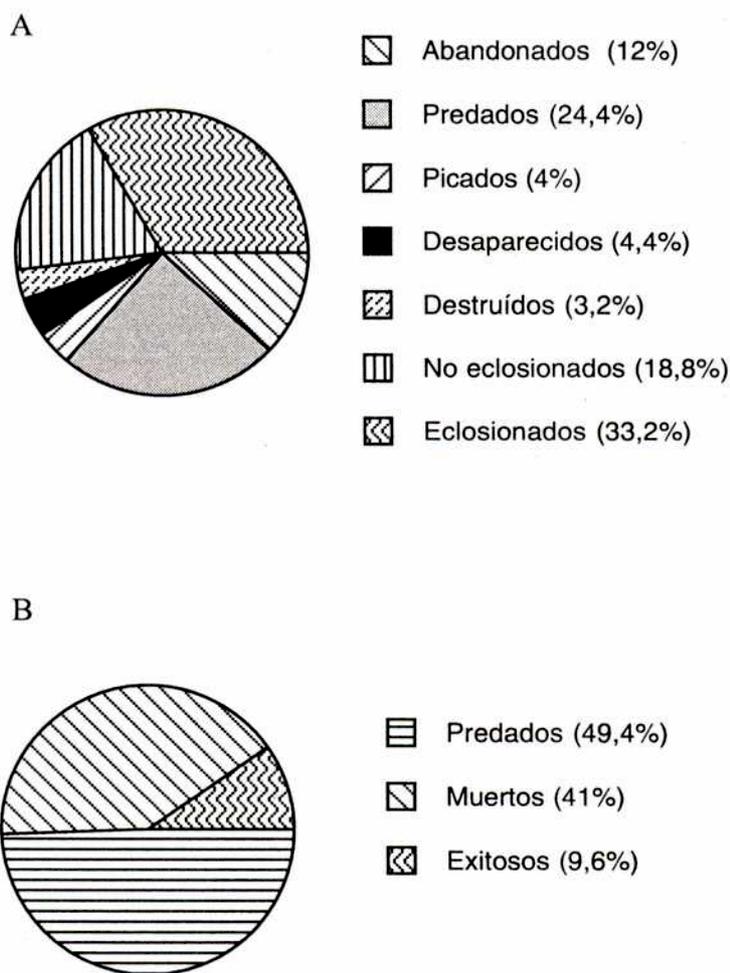


Figura 5.7: A) Porcentaje de huevos que resultaron exitosos (eclosionados), que no eclosionaron, que fueron abandonados, predados, picados, destruidos o desaparecieron del nido. B) Porcentaje de pichones que resultaron exitosos (volantones), que fueron predados o murieron a lo largo del estadio de pichón.

Supervivencia de huevos

Se consideraron sólo los nidos encontrados en construcción y puesta que completaron la incubación. El 42,3% (11/26) de estos nidos tuvo parasitismo múltiple. La intensidad de parasitismo fue de $1,6 \pm 0,17$ huevos de tordo por nido (rango 1-4). Al momento de la eclosión, el número de huevos de tordo presentes en estos nidos fue $1,46 \pm 0,16$ y la supervivencia de huevos (huevos presentes en el nido al momento de la eclosión sobre el número de huevos presentes en el nido al inicio de la incubación) fue igual a $0,91 \pm 0,05$.

La cantidad de huevos competidores totales (0, 1 o más de un huevo de hospedador y de parásito) presentes en el nido no afectó la supervivencia de huevos de tordo a lo largo del

estadio de incubación (test de Kruskal-Wallis: $H = 2,98$; $p = 0,56$). Por otro lado el número de huevos de hospedador que sufrieron picaduras tampoco afectó la supervivencia de huevos de tordo durante este estadio (test de Kruskal-Wallis: $H = 1,43$; $p = 0,49$). La supervivencia de los huevos de tordo no se vio afectada por la presencia de uno o más huevos parásitos en el nido (test de Kruskal-Wallis: $H = 3,08$, $p = 0,21$).

Éxito de eclosión

Para estudiar el éxito de eclosión de los huevos de tordo se incluyeron en el análisis los nidos encontrados en los estadios de construcción, puesta e incubación que completaron la incubación ($n = 70$). Al momento de la eclosión se registró un total de 115 huevos de tordo presentes en estos 70 nidos ($1,6 \pm 0,09$ huevos por nido), de los cuales eclosionaron el 60,9% ($1 \pm 0,09$ huevos por nido). El éxito de eclosión (número de pichones sobre número de huevos al final de la incubación) fue de $0,6 \pm 0,05$.

El éxito de eclosión no se vio afectado por el número de huevos de zorzal (1, 2 o más de 2 huevos de zorzal presentes en el nido, test de Kruskal-Wallis: $H = 2,03$, $p = 0,73$), o de tordo presentes en el nido (1, 2 o más de 2 huevos de tordo presentes en el nido, test de Kruskal-Wallis: $H = 0,54$, $p = 0,76$) ni por el tamaño de la nidada (1, 2 o más de dos huevos de zorzal y de tordo presentes en el nido, test de Kruskal-Wallis: $H = 0,3$, $p = 0,96$). El número de huevos de zorzal que sufrió picaduras tampoco afectó el éxito de eclosión de los huevos de tordo (test de Kruskal-Wallis: $H = 0,64$; $p = 0,96$).

El número de días transcurridos entre la puesta del huevo de tordo y la aparición del primer huevo de zorzal tuvo un efecto sobre la probabilidad de eclosión del huevo de tordo. Cuando la diferencia fue mayor a 5 días, los huevos de tordo no eclosionaron. (regresión logística: $\chi^2 = 7,5$; $p = 0,006$; Figura 5.8).

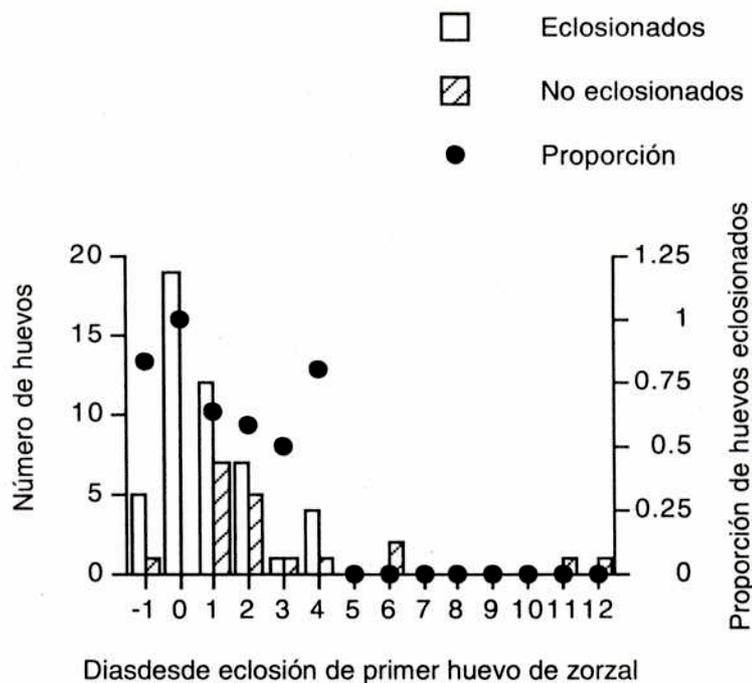


Figura 5.8: Número de huevos de tordo eclosionados (barras blancas) y no eclosionados (barras rayadas) en función del número de días transcurridos entre la puesta del huevo parásito y la puesta del primer huevo del zorzal chalchalero (día 0). Los puntos indican la proporción de huevos eclosionados.

Supervivencia de pichones

El promedio de huevos eclosionados por nido fue $1,40 \pm 0,08$ mientras que el promedio de pichones que sobrevivieron hasta el sexto día fue $0,76 \pm 0,09$ ($n = 42$). La supervivencia de pichones de tordo en nidos que permanecieron activos al menos 6 días fue $0,52 \pm 0,07$. La supervivencia de los pichones de tordo estuvo asociada positivamente con el número de huevos de hospedador que sufrieron picaduras (nidos con 0, 1, 2 o 3 huevos picados) durante la incubación (test de Kruskal-Wallis: $H = 11,2$; $p < 0,01$; Figura 5.9). Por otro lado, no se observaron diferencias en las tasas de supervivencia en nidos con 1 o 2 pichones de tordo (test de Mann-Withney: $z = -1,01$, $p = 0,3$).

La sincronización entre la eclosión de los huevos de tordo y los de zorzal no estuvo asociada a la probabilidad de sobrevivir de los pichones parásitos (regresión logística: $\chi^2 = 0,07$; $p = 0,79$; Figura 5.10A). Sin embargo, el número de pichones de zorzal presentes en el nido estuvo asociado negativamente con la probabilidad de sobrevivir de los pichones parásitos (regresión logística: $\chi^2 = 4,01$; $p < 0,05$; Figura 5.10B).

En relación a este último punto, es importante destacar que el peso al nacer de los pichones de zorzal fue significativamente mayor que el de los pichones de tordo ($4,6 \pm 0,07$ y $3,7 \pm 0,13$ respectivamente; test de Mann Whitney: $z = -4.9$; $p < 0.001$) y que las diferencias de tamaño se mantuvieron durante todo el período de pichones (Figura 5.11). Teniendo que en la mayoría de los casos los pichones de tordo y zorzal nacen en forma simultanea, estos últimos fueron casi siempre los pichones de mayor tamaño en el nido.

Más del 75% de los huevos de tordo eclosionaron entre un día antes y un día después de la eclosión del primer huevo de zorzal. Incluso eclosionando un día antes los pichones de tordo contaban con una desventaja importante en tamaño corporal.

Éxito total

Sólo el 3% (7/232, $n = 19$) de los huevos de tordo encontrados en nidos de zorzal produjo volantones. El 44% de las fallas se debió a predación del nido, el 13% a abandono de nido y el 3,5% a nidos destruídos. El resto de las fallas se debió a huevos que no eclosionaron o pichones que murieron por inanición. Al considerar solo los nidos exitosos (nidos que no fueron abandonados, predados o destruídos) el éxito reproductivo del tordo (número de volantones sobre número de huevos) fue $0,21 \pm 0,07$ ($n = 22$ nidos).

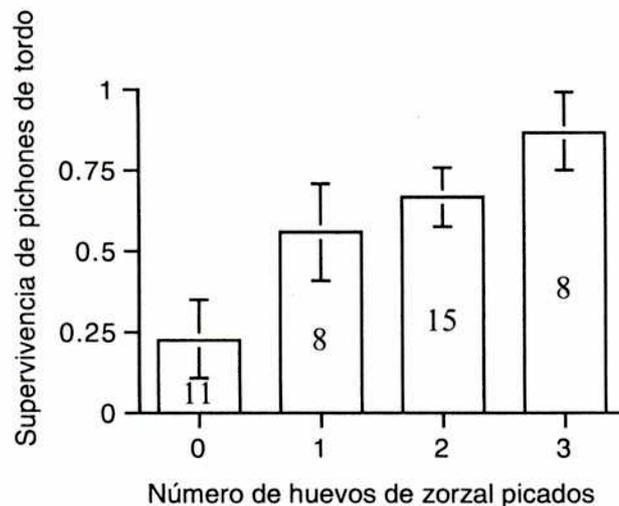


Figura 5.9: Supervivencia de pichones de tordo en nidos que no sufrieron picaduras o que sufrieron picaduras de 1, 2 o 3 huevos de hospedador durante la incubación. La supervivencia de tordos fue mayor en los nidos que sufrieron más eventos de picaduras ($p = 0,01$).

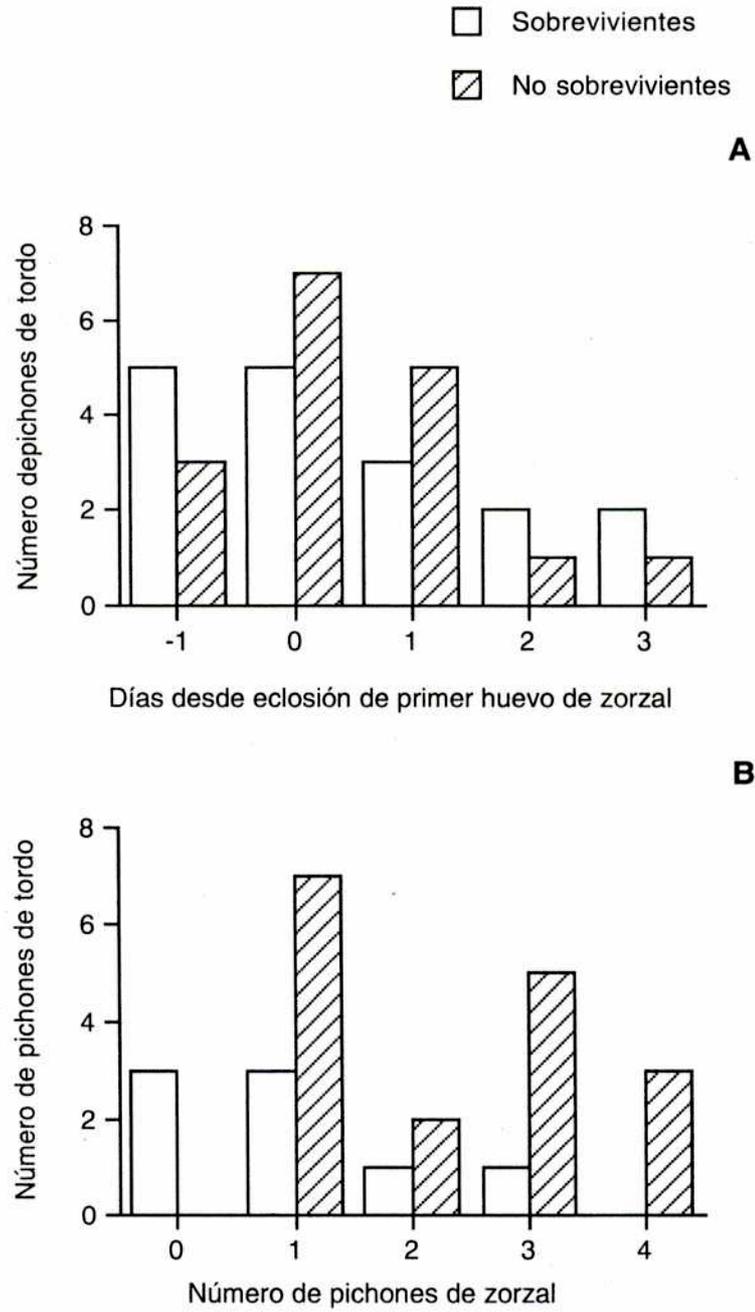


Figura 5.10: Número de pichones que sobrevivieron (barras blancas) y no sobrevivieron (barras rayadas) en función de la sincronización entre la eclosión de los huevos de tordo y del zorzal chalchalero (A) y del número de pichones de zorzal que eclosionaron (B).

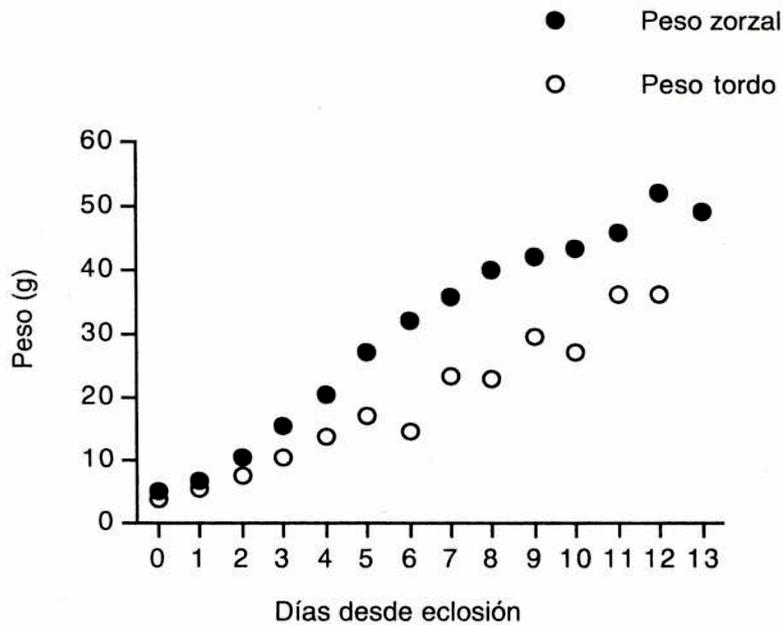


Figura 5.11: Peso promedio de pichones de zorzal (círculos negros) y de tordo (círculos blancos) desde el día de la eclosión (día 0) hasta el momento en que abandonaron el nido.

Discusión

Estrategias parasitarias del tordo renegrido en este hospedador

El tordo renegrido sincronizó la puesta de sus huevos con los del zorzal chalchalero en aproximadamente el 80 % de los casos. En dos trabajos previos en los que se estudiaron las interacciones del tordo con el varillero ala amarilla (Massoni y Reboreda 1998) y con el pecho amarillo (Mermoz y Reboreda 1999) se encontró un grado de sincronización similar entre las puestas del parásito y del hospedador. Además, al igual que en este trabajo, Mermoz y Reboreda encontraron una relación positiva entre la disponibilidad de nidos en puesta y el número de eventos de parasitismo y sugirieron que las hembras de tordo respondían a la oferta de nidos de hospedador en puesta. Sin embargo, en el trabajo de Mermoz y Reboreda (1999) la disponibilidad de nidos fue mayor que en el caso del zorzal chalchalero (100 y 64 días-nido respectivamente) y los eventos de parasitismo alcanzaban una asíntota de 20-25 eventos de parasitismo a los 60 días-nido. Es posible que en el caso del zorzal chalchalero también se hubiera alcanzado una asíntota si la oferta de nidos hubiese sido mayor. Una buena

sincronización con la puesta del hospedador y una asociación positiva entre los eventos de parasitismo y la disponibilidad de nidos del hospedador son consistentes con una estrategia de monitoreo previo del nido más que con una estrategia de puesta al azar.

La eclosión de los huevos de tordo también tuvo un buen grado de sincronización (más del 75% de los huevos eclosionaron entre un día antes y un día después de la eclosión del primer huevo de zorzal) aunque esto no garantizó la supervivencia de los pichones. El corto período de incubación del zorzal que implicó que sus pichones y los de tordo nacieran en forma simultánea, sumado a la diferencia en el peso de pichones de zorzal y tordo al nacer fue la probable causa de muerte de los pichones de tordo en la mayoría de los casos. En un trabajo previo realizado en el pecho amarillo (Mermoz y Reboreda 2003) se observó una alta supervivencia (mayor al 60%) de los pichones de tordo en nidos de un hospedador cuyos pichones nacen con un peso mayor al de los tordos. En ese caso, los pichones de tordo eclosionan uno o dos días antes que el primer pichón de hospedador y esta diferencia de edad resulta en que los tordos tienen un peso mayor al de sus compañeros de nido durante todo el tiempo que permanecen en el nido.

En relación a las picaduras observadas en nidos no parasitados, se encontró una asociación negativa entre el número de huevos picados por nido y el grado de avance de la incubación, lo cual estaría en contra de la hipótesis de picaduras como forma de forzar el abandono y renidificación del hospedador. Por otro lado, la asociación entre picaduras seguidas de parasitismo en nidos en puesta o incubación temprana y picaduras no seguidas de parasitismo en nidos en incubación tardía, resultaría una evidencia a favor de la hipótesis planteada por Massoni y Reboreda (1999) según la cual la picadura serviría como un indicador del grado de avance de la incubación.

La actividad de los zorzales en los nidos parecería ser una clave importante para el tordo en cuanto a la localización de nidos y el comportamiento de parasitismo. En un estudio sobre la interacción entre *Molothrus ater* y *Agelaius phoeniceus* (Freeman *et al.* 1990) se encontró que más del 20% de los eventos de parasitismo ocurrieron en nidos inactivos por predación o porque los volantones ya habían abandonado el nido. En ese trabajo, también se encontró una relación positiva entre la cantidad de lugares donde las hembras de tordo podían pararse a observar los nidos y el grado de parasitismo en nidos activos. Algunos autores que intentaron encontrar una relación entre distintas características del ambiente y la tasa de parasitismo concluyeron que la actividad de los hospedadores en torno al nido es la clave más utilizada por el tordo en la localización de los mismos (Clotfelter 1998, Burhans y Thompson 1998). En este trabajo se observó que la actividad en el nido activo y no en sus cercanías, parece ser una clave relevante. Incluso no se observó actividad del tordo en nidos que habían sido parasitados anteriormente y permanecieron en el mismo lugar, lo cual sugiere que no se

trataría solamente de la factibilidad de encontrar el nido, sino que sería necesario que haya actividad en el mismo.

Éxito reproductivo del tordo

El resultado más llamativo al estudiar el éxito reproductivo del tordo renegrido en nidos de zorzal chalchalero es una frecuencia de parasitismo muy alta (61,6%) y un éxito reproductivo muy bajo (0,21 en nidos exitosos y 0,01 incluyendo predación y abandono de nidos). El éxito reproductivo del tordo es mayor en nidos exitosos de otros hospedadores que sufren una intensidad de parasitismo similar: en el zorzal colorado es 0,6 (Sackmann y Reboreda 2003), en la calandria grande es 0,4 (Sackmann y Reboreda 2003, Fraga 1985) y en el pecho amarillo es 0,62.

Las razones por las que el zorzal chalchalero es un mal hospedador son: 1) alta tasa de predación de sus nidos (24,4% en estadio de huevos y 49,4% en estadio de pichones, Figura 5.7A); 2) período de incubación similar al del tordo lo que resulta en una menor eficiencia de incubación (casi el 40% de los huevos presentes en nidos exitosos no eclosionó); y 3) alta competencia intranido con los pichones de hospedador (Figuras 5.9 A).

Sin embargo: 1) la alta frecuencia e intensidad de parasitismo indican que los nidos de zorzal son de fácil localización y acceso para los tordos; 2) los zorzales no presentan comportamientos agonistas ante el parásito y no rechazan los huevos manchados de tordo (ver Capítulo 4) y 3) la dieta que reciben los pichones parásitos es apropiada en calidad y tamaño de los ítems alimenticios (los pichones de tordo que no tuvieron competencia de pichones del hospedador sobrevivieron hasta abandonar el nido exitosamente).

En un estudio realizado sobre la interacción entre el zorzal colorado (*Turdus rufiventris*) y el tordo renegrido, Sackmann y Reboreda (2003) observaron un éxito reproductivo mayor al observado en el zorzal chalchalero (0,60) aún cuando el tamaño corporal de esta especie es considerablemente mayor al del tordo renegrido (80 vs. 47 g.). En esta especie la tasa de parasitismo observada es similar a la del zorzal chalchalero. En un trabajo previo, Lichtenstein (1998) manipuló el contenido de los nidos de zorzal colorado para estudiar el éxito reproductivo del tordo renegrido en un hospedador de mayor tamaño y encontró que el 69% de los pichones de tordo morían de inanición. Lichtenstein sugirió incompatibilidad en la dieta y un período de incubación corto para una especie de mayor tamaño, lo que resultaría en una desventaja competitiva de los pichones de tordo frente a sus compañeros de nido.

El 40% de los huevos de tordo no eclosionaron. No se encontró relación entre la disminución del éxito de eclosión y el número de huevos de zorzal o de tordo en el nido. Si

bien el éxito de eclosión disminuyó cuando los huevos fueron puestos una vez comenzada la incubación (Figura 5.8), en más del 80% de los casos hubo una buena sincronización de la puesta (Figura 5.1) y se registraron casos de eclosión de huevos de tordo hasta cuatro días después de la eclosión del primer huevo de hospedador (Figura 5.2), lo cual indicaría que la incubación continúa aún después de eclosionados los primeros huevos. Es posible que la incubación sea ineficiente independientemente de la sincronización en la puesta o del número de huevos en el nido debido a la diferencia de tamaño entre los huevos de zorzal y del tordo (ver Capítulo 4, Resultados: Rechazo de huevos).

El mayor efecto negativo sobre el éxito reproductivo del tordo se observó durante el estadio de pichones, en el que murieron casi el 50% de los pichones eclosionados. La competencia con pichones de zorzal parecería ser un factor muy importante en la supervivencia de los pichones de tordo, ya que al aumentar el número de pichones de zorzal en el nido, la supervivencia de los pichones de tordo disminuyó (Figura 5.10 B). Lichtenstein (2001) sugirió que la alta tasa de mortalidad de pichones de tordo en nidos de zorzal colorado no se debió únicamente a una desventaja competitiva debido a la diferencia de tamaño entre los pichones, sino también a un comportamiento discriminatorio de los adultos en la entrega de alimentos. En este trabajo no se cuenta con información suficiente para apoyar o refutar esta hipótesis. Por otro lado, la supervivencia de pichones de tordo fue mayor en nidos que habían sufrido mayor número de picaduras de huevos de hospedador durante el período de incubación (Figura 5.9). Este resultado indicaría que el comportamiento de picadura de huevos favorece significativamente el éxito reproductivo del tordo en nidos de zorzal chalchalero al disminuir la futura competencia de sus pichones en el nido.

Por otro lado, eclosionar el mismo día o un día antes que los huevos de zorzal no mostró tener un efecto positivo sobre la supervivencia de pichones parásitos (Figura 5.10A), posiblemente debido a que aún eclosionando un día antes los pichones de tordo eran más pequeños que los pichones de zorzal. Nuevamente, el resultado observado en pecho amarillo difiere de lo observado aquí ya que en ese hospedador el momento de la eclosión de los pichones del tordo en relación con la eclosión de los huevos de hospedador es fundamental para la supervivencia de los mismos. Una diferencia importante entre el zorzal chalchalero y el pecho amarillo es que esta última especie posee ayudantes en el nido que entregan alimento durante el estadio de pichones y que de esta forma podrían estar reduciendo la competencia por alimento entre pichones del tordo y del hospedador (Mermoz 1996).

Los resultados obtenidos indican que el tamaño del hospedador no parece ser una característica que influya, por si sola, sobre la supervivencia de los pichones de tordo. La mayoría de los estudios muestran que el éxito reproductivo del tordo es bajo en hospedadores de mayor tamaño con períodos de incubación similares, por ejemplo en la calandria grande,

(Fraga 1985) o en la loica común, *Sturnella loyca* (Gochfeld 1979b), y es relativamente alto en especies más pequeñas como la ratona común, *Troglodytes aedon* (Tuero 2004) o el chingolo, *Zonotrichia capensis* (Fraga 1978). Sin embargo, algunos estudios sobre la misma especie muestran diversos resultados. Por ejemplo, Lichtenstein (1998, 2001) concluye que el éxito reproductivo del tordo en nidos de zorzal colorado es bajo mientras que Sackmann y Reboreda (2003) encontraron un éxito total mayor al 60%.

Un resultado similar se encontró en la relación entre *Molothrus ater* y hospedadores de distintos tamaños. Al comparar el éxito de *M. ater* en una especie de mayor tamaño con el éxito obtenido en tres especies de menor tamaño, Scott y Lemon (1996) observaron que la combinación de tamaños relativamente mayores con períodos de incubación similares al del tordo estaba asociada a una baja supervivencia de los pichones parásitos. Sin embargo, el éxito reproductivo era alto cuando los pichones de *M. ater* no contaban con competencia en el nido.

El zorzal chalchalero es un hospedador con un tamaño no mucho mayor al del tordo (50-55 g., y 45-50 g. respectivamente) si se lo compara con otras especies de hospedadores estudiadas (calandria grande, zorzal colorado -Sackmann y Reboreda 2003-, pecho amarillo -Mermoz y Reboreda 2003-). Sin embargo, el éxito reproductivo del tordo en esta especie es menor que en otras especies de hospedadores, ya sea de mayor o de menor tamaño corporal (Fraga 1978, Massoni y Reboreda 1998, Tuero 2004), observándose la mayor mortalidad durante el estadio de pichones.

Las altas tasas de parasitismo en nidos de hospedadores donde el éxito reproductivo del tordo es tan bajo es compatible con las hipótesis de: 1) una mala elección de hospedadores por parte del tordo, o 2) una baja disponibilidad de hospedadores alternativos en la zona de estudio (Barber y Martin 1997). Para poner a prueba estas hipótesis resultaría necesario estudiar a toda la comunidad de potenciales hospedadores (Barber y Martin 1997).

En resumen, el tordo renegrado sincroniza bien su puesta con la del zorzal chalchalero y la frecuencia de parasitismo es alta pero su éxito reproductivo es muy bajo. La pregunta que queda por responder es: ¿por qué parasita a un hospedador de tan mala calidad? Una explicación posible es que la diversidad y/o densidad de hospedadores alternativos en la zona de estudio es muy baja. Otra explicación posible es que, al ser el tordo renegrado un parásito extremadamente generalista y las variables involucradas en su éxito reproductivo múltiples, no exista una presión de selección lo suficientemente fuerte sobre las claves que utiliza para decidir que hospedador parasita.

Capítulo 6

Discusión general y conclusiones

Los principales resultados de este trabajo son:

- 1) El zorzal chalchalero tiene una alta frecuencia e intensidad de parasitismo (más del 60% de los nidos fueron parasitados y el número promedio de huevos parásitos por nido parasitado fue de 1,5).
- 2) En este estudio se pudo analizar el efecto producido por la picadura de huevos sobre el éxito reproductivo de este hospedador independientemente del parasitismo. Esto permitió determinar que el mayor impacto de los tordos se debió a la picadura de huevos en nidos parasitados y no parasitados y a una disminución del éxito de eclosión en nidos parasitados.
- 3) El número de volantones en nidos no parasitados fue mayor que en nidos parasitados. Sin embargo, la diferencia no fue tan grande como se esperaba teniendo en cuenta los costos producidos por picaduras durante el estadio de huevos.
- 4) La picadura de huevos, además, redujo la tasa de supervivencia diaria de los nidos.
- 5) A pesar de sufrir una importante reducción del éxito reproductivo debido a la acción de los tordos, el zorzal chalchalero no ha desarrollado defensas antiparasitarias efectivas, si bien reconoce al tordo como una amenaza y es capaz de rechazar huevos no miméticos.
- 6) El zorzal chalchalero es un hospedador de baja calidad para el tordo, incluso en aquellos casos en que hay una muy buena sincronización entre las puestas del parásito y del hospedador.
- 7) Tres factores hicieron de la competencia interespecífica el mayor costo sobre el éxito reproductivo del tordo: a) el zorzal chalchalero es una especie que normalmente presenta reducción de nidada, b) el período de incubación de los huevos de zorzal y de tordo es similar y c) el peso de los pichones de tordo al nacer es menor que el peso de los pichones de zorzal. Esto resultó en que los pichones de tordo fueron casi siempre los de menor tamaño en el nido y, por lo tanto, los que sufrieron mayor mortandad.

Observando estos resultados en conjunto, en términos de un proceso coevolutivo o carrera armamentista, no parecería que ninguna de las dos especies esté por delante de la otra. El zorzal no ha desarrollado defensas antiparasitarias efectivas y es parasitado frecuentemente por el tordo, pero el éxito reproductivo de éste es muy bajo. Las preguntas obligadas ante este

escenario son: ¿porqué el zorzal no ha desarrollado mejores defensas antiparasitarias? y ¿porqué el tordo sigue parasitando al zorzal chalchalero?

Las posibles explicaciones para la ausencia de defensas más efectivas en el zorzal son varias. La hipótesis del equilibrio evolutivo explicaría la falta de una mayor atención del nido en los momentos de mayor riesgo de parasitismo y picaduras por restricciones fisiológicas de la hembra y cuidado de pareja por parte del macho. En forma similar, la ausencia de comportamiento de rechazo de huevos manchados sería explicable por los costos asociados al rechazo de huevos propios, y la falta de abandono de nidos parasitados por un costo mayor de la renidificación tardía que el ocasionado por el parasitismo. Por su parte, la hipótesis de la demora o "lag" evolutivo explicaría la falta de ciertas defensas por que éstas aún no han surgido o no se han fijado en la población debido a una situación de simpatria reciente entre estas especies. El zorzal sería capaz de reconocer al tordo como una amenaza, ya que presenta un comportamiento distinto ante su presencia cerca del nido que ante la presencia de otras especies, pero aun no habría desarrollado otras defensas.

Por otra parte, las altas tasas de parasitismo en un hospedador de mala calidad podrían ser explicadas por la hipótesis de "shotgun" o parasitismo al azar. Esta hipótesis plantea que los tordos pueden producir una gran cantidad de huevos debido a su bajo costo energético y que el beneficio de poner huevos en nidos encontrados al azar sería mayor que el obtenido por realizar una búsqueda más selectiva. En cambio, la hipótesis de la demora o "lag" evolutivo explicaría este comportamiento como una etapa en el que el zorzal ha desarrollado algún tipo de defensa que lo favorece (por ejemplo un período de incubación más corto) y el tordo estaría en proceso de desarrollar una contradefensa (por ejemplo, picar todos los huevos de hospedador presentes en el nido o sincronizar aún mas su puesta de modo que sus pichones eclosionen en forma simultanea con los de zorzal.

Sin embargo, podríamos encontrar otras interpretaciones si pensamos que el sistema hospedador-parásito no esta formado sólo por las dos especies analizadas. Por ejemplo, se podría considerar que el zorzal no ha desarrollado defensas efectivas para prevenir el parasitismo o las picaduras infligidas por los tordos por que estos costos no representan una gran pérdida en su éxito reproductivo en comparación con otros costos, como por ejemplo la predación de nidos, o la mortandad de pichones por escasez de alimento. Además, existirían costos asociados a la defensa del nido (*i.e.* dejar de alimentarse para la hembra y copulas por fuera de la pareja para el macho). Es decir, que los efectos del parasitismo del tordo en conjunto podrían no representar una fuerza selectiva lo suficientemente fuerte para que el zorzal haya desarrollado defensas más efectivas. Por otro lado, las altas tasas de parasitismo del tordo renegrado en nidos de zorzal chalchalero podrían deberse a una baja oferta de hospedadores alternativos en la zona de estudio (en riqueza de especies o en abundancia de

individuos) pero también podrían deberse a que, por tratarse de un parásito generalista, las claves en la elección de hospedadores podrían ser las características del nido o de los huevos y eso resulta en la utilización de hospedadores de distinta calidad.

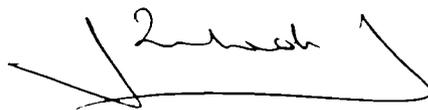
Por otro lado, el comportamiento de picadura de huevos, que en estudios en otros hospedadores (como en el pecho amarillo) no mostró tener un efecto muy importante sobre la supervivencia del pichón de tordo, en este estudio resultó de gran importancia en el éxito reproductivo del tordo.

Una de las preguntas que surge de estos resultados es porqué el tordo no pica todos los huevos del hospedador para asegurarse así la supervivencia de sus pichones. Una posible explicación sería que el tordo no tiene tiempo suficiente de picar todos los huevos del hospedador cuando visita el nido. Si bien los datos de esta Tesis no permiten rechazar esta hipótesis, la frecuencia e intensidad del parasitismo en nidos de zorzal, así como el tiempo que implica picar un huevo vs. el tiempo que lleva poner un huevo sugieren que la misma sería poco probable. Una explicación alternativa es que la cantidad de huevos picados por nido sea el resultado de un balance entre costos y beneficios en términos del éxito reproductivo del tordo en todos sus hospedadores y no en uno de ellos en particular. Este hipotético equilibrio podría entenderse mejor si imaginamos dos tipos de hospedadores extremos: uno en el que los pichones de tordo sobreviven independientemente del número de competidores en el nido, es decir que su éxito no depende de las picaduras, y otro en el que los pichones de tordo sólo sobreviven con muy baja competencia en el nido, es decir que su éxito depende mayormente de las picaduras. Si existen costos para el tordo asociados al comportamiento de picadura, como podría ser el abandono del nido por parte del hospedador si la mayoría de los huevos son picados, entonces podemos imaginar un escenario donde la presión de selección que actúa sobre el parásito es la de un conjunto de hospedadores y no la de uno de ellos en particular. Bajo este escenario no sería esperable que el tordo presentase los comportamientos más apropiados para un hospedador en particular sino que estos fuesen los apropiados para un hospedador "promedio".

Por último, otra variable que puede tener importancia en los resultados de este trabajo es el sitio de estudio. Como se planteó en la introducción, Mendoza pertenece a la provincia fitogeográfica de Monte, pero el zorzal chalchalero y el tordo sólo utilizan los ambientes de parches transformados por la actividad humana. La pregunta que surge en este caso es si la historia de interacción entre las poblaciones de estas dos especies en la zona de estudio es similar que entre poblaciones en zonas de simpatria histórica. Dado que el arribo del zorzal chalchalero a esta provincia ha ocurrido recientemente y que su abundancia aumentó considerablemente en los últimos años, es posible que las interacciones entre estas especies en Mendoza sean diferentes de las observadas en las zonas de simpatria histórica, donde la

riqueza y abundancia de especies hospedadoras es distinta. Por otro lado, es posible que un ambiente de parches afecte las interacciones hospedador-parásito considerando que tanto los sitios de nidificación para el primero, como los movimientos entre parches para el segundo, pueden ser limitados.

En conclusión, este sistema hospedador-parásito no parece ajustarse muy bien al modelo de proceso coevolutivo o "carrera armamentista". Las posibles causas que explicarían la ausencia de defensas y contradefensas en el hospedador y el parásito son diversas y escapan a los objetivos de esta Tesis. Tal vez, el planteo de un proceso coevolutivo de defensas y contradefensas entre un hospedador y el parásito puede no ser el más apropiado cuando el hospedador es uno entre muchos posibles hospedadores, y el efecto del parasitismo sobre el éxito reproductivo del hospedador es sólo uno de los problemas a los que éste se enfrenta.



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.

Aragón, S., A. P. Moller, J. J. Soler y M. Soler. 1999. Molecular phylogeny of cuckoos supports a polyphyletic origin of brood parasitism. *Journal of Evolutionary Biology* 12: 495-506.

Arcese, P. y J. N. M. Smith. 1999. Impacts of nest depredation and brood parasitism on the productivity of North American Passerines. *Proceedings of the International Ornithological Congress* 22: 2953-2966.

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* 93: 4608-4611.

Arcese, P., J. N. 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.

Barber, D. R. y T. E. Martin. 1997. Influence of alternate host densities on brown-headed cowbird parasitism rates in black-caped vireos. *Condor* 99: 595-604.

Blankespoor, G. W., J. Oolman y C. Uthe. 1982. Eggshell strength and cowbird parasitism of Red-Winged Blackbird. *Auk* 99: 363-365.

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.

Brittingham M. C. y S. A. Temple. 1983. Have cowbirds caused forest songbirds to decline? *BioScience* 33: 31-35.

Brooke, M. de L. y N. B. Davies. 1988. Egg mimicry by cuckoos *Cuculus canorus* in relation to discrimination by hosts. *Nature* 335: 630-632.

- Brooker, L. C. y M. G. Brooker. 1990. Why are cuckoo host specific? *Oikos* 57: 301-309.
- Brooker, M. G., L. C. Brooker y I. Rowley. 1988. Egg deposition by the bronze-cuckoos *Chrysococcyx basalis* and *Ch. lucidus*. *Emu* 88: 107-109.
- Brown, J. L. 1969. Territorial behavior and population regulation: a review and re-evaluation. *Wilson Bulletin* 81: 293-329.
- Burhans, D. E. 1997. Habitat and microhabitat features associated with cowbird parasitism in two forest edge cowbird hosts. *Condor* 99: 866-872.
- Burhans, D. E y F. R. Thompson III. 1998. Effects of time and nest-site characteristics on concealment of songbird nests. *Condor* 100: 663-672.
- Burhans, D. E., B. L. Strausberger y M. D. Carey. 2001. Regional variations in in response to field sparrow to the threat of brown-headed cowbird parasitism. *Auk* 118: 776-780.
- Cain III, J. W., M. L. Morrison y H. L. Bombay. 2003. Predator activity and nest success of willow flycatchers and yellow warblers. *Journal of Wildlife Management* 67: 600-610.
- Carter, M. D. 1986. The parasitic behaviour of the Bronzed Cowbird in south Texas. *Condor* 88: 11-25.
- Castellanos A. 1934. Aves del valle de los Reartes: *Planesticus amaurochalinus*. *Hornero* 5: 310.
- Clark R. G. y T. D. Nudds. 1991. Habitat patch size and duck nesting success: the crucial experiments have not been performed. *Wildlife Society Bulletin* 19: 534-543.
- Clemens, P. 2000. Thrushes. Princeton University Press. Canadá.
- Clotfelter, E. D. 1998. What cues do Brown-headed Cowbirds use to locate red-winged blackbird host nests? *Animal Behaviour*. 55: 1181-1189.
- Clotfelter, E. D. y K. Yasukawa. 1999. Impact of brood parasitism by Brown-headed cowbird on Red-winged Blackbird reproductive success. *Condor* 101: 105-114.
- Colwel M. A. 1992. Wilson's Phalarope nest success is not influenced by vegetation concealment. *Condor* 94: 767-772.

Cruz, A., T. D. Manolis y J. W. Wiley. 1985. The shiny cowbird: a brood parasite expanding its range in the Caribbean region. *Ornithological Monographs* N° 36. Eds: P. A. Buckley, M. S. Foster, E. S. Morton, R. S. Ridgely y F. G. Buckley. pp 607-620. Washington, DC.

Cruz, A., T. D. Manolis y R.W. Andrews. 1990. Reproductive interaction of the Shiny Cowbird *Molothrus bonariensis* and Yellow-hooded Blackbird *Agelaius icterocephalus* in Trinidad. *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. En: *Parasitic birds and their hosts: studies in coevolution*. Eds: S. I. Rothstein y S. K. Robinson. Oxford University Press. 313-336.

Cherry, L.T., D. Robinson y S. Robinson. 1998. Consequences of Brown-headed cowbird parasitism for host population dynamics. En: *Parasitic birds and their hosts: studies in coevolution*. Eds: S. I. Rothstein y S. K. Robinson. Oxford University Press. 273-295.

Davies, N. B. 2000. *Cuckoo, cowbirds and other cheats*. London Academic Press.

Davies, N. B. y M. de L. Brooke. 1988. Cuckoos versus red warblers: adaptations and counteradaptations. *Animal Behaviour* 36: 262-284.

Davies, N. B. y M. de L. Brooke. 1989a An experimental study of coevolution between the cuckoo, *Cuculus canorus*, and its hosts I. Host egg discrimination. *Journal of Animal Ecology*. 58: 207-224.

Davies, N. B. y M. de L. Brooke. 1989b An experimental study of coevolution 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 de 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. B*. 263: 925-931.

Dawkins, R. y J. R. Krebs. 1979. Arm races between and within species. *Proceedings of the Royal Society of London B*. 205: 489-511.

de la Peña, M. R. 1995. *Ciclo reproductivo de las aves argentinas*. Centro de Publicaciones Universidad nacional del Litoral.

- Feare, C. J. y M. E. Zaccagnini. 1993. Roost departure by Shiny Cowbirds (*Molothrus bonariensis*). *Hornero* 13: 292–293.
- Finch, D. M. 1982. Rejection of cowbird eggs by crissal thrashers. *Auk* 99: 719-724.
- Fleischer, R. C. 1985. A new technique to identify and assess the dispersion of eggs of individual brood parasites. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 17: 91-99.
- Fraga, R. M. 1978. The Rufous-Collared Sparrow as a host of the Shiny Cowbird. *Wilson Bulletin* 90: 271-284.
- Fraga, R. M. 1979. Differences between nestlings and fledglings in screaming and bay-winged cowbirds. *Wilson Bulletin* 91: 151-154.
- Fraga, R. M. 1982. Host-brood parasite interactions between Chalk-browed Mockingbirds and Shiny Cowbirds. M.S. Dissertation. California, Santa Barbara.
- Fraga, R. M. 1983. Parasitismo de cría del Tordo Renegrado, *Molothrus bonariensis* sobre el chingolo, *Zonotirichia capensis*: nuevas observaciones y conclusiones. *Hornero* N° extraordinario: 245-255.
- Fraga, R. M. 1985. Host-parasite interactions between chalk-browed mockingbirds and Shiny cowbirds. *Neotropical Ornithology. Ornithological Monographs* N° 36. Eds: P. A. Buckley, M. S. Foster, E. S. Morton, R. S. Ridgely y F. G. Buckley. pp 829-844. Washington, DC.
- Fraga, R. M. 1986. The bay-winged cowbird (*Molothrus badius*) and its brood parasites: interactions, coevolution and comparative efficiency. PhD Thesis. University of California. Santa Barbara.
- Fraga, R. M. 1996. Further evidence of parasitism of chopi blackbirds (*Gnorimopsar chopi*) by the specialized screaming cowbirds (*Molothrus rufoaxillaris*). *Condor* 98: 866-867.
- Fraga, R. M. 2002. Notes on new or rarely reported shiny cowbird hosts from Argentina. *Journal of Field Ornithology* 73: 213-219.
- 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. 1960. The parasitic weaverbirds. U.S. Natural Museum Bulletin 233: 1-273.
- Friedmann, H. 1963. Host relations of the parasitic cowbirds. U.S. Natural Museum Bulletin. 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: 226-304.
- Friedmann, H., L. F. Kiff y S.I. Rothstein. 1977. A further contribution to knowledge of host relations of the parasitic cowbirds. Smithsonian Contribution to Zoology 235: 1-75
- Gibbs, H. L., M. D. Sorenson, K. Marchetti, M. de L. Brooke, N. B. Davies y H. Nakamura. 2000. Genetic evidence for female host-specific races of the common cuckoo. Nature 407: 183-186.
- Gochfeld, M. 1979a. Begging by nestling Shiny Cowbirds: adaptative or maladaptative? Living Bird 17: 41-50.
- Gochfeld, M. 1979b. Brood parasite and host coevolution: interactions between shiny cowbirds and two species of meadowlarks. American Naturalist 113: 855-870.
- Götmark, F, D. Blomqvist, O. C. Johansson y J. Bergkvist. 1995. Nest site selection: a trade off between concealment and view of the surroundings? Journal Avian Biology 26: 305-312.
- Hahn, D. C. 1941. The cowbird at the nest. Wilson Bulletin 53: 211-221.
- Hahn, D. C. y J. S. Hatfield. 1995. Parasitism at the landscape scale: cowbirds prefer forest. Conservation Biology 9: 1415-1424.
- Hill, D. P. y S. G. Sealy. 1994. Desertion of nests parasitized by cowbirds: have Clay-coloured Sparrows evolved an antiparasite defense? Animal Behaviour 48: 1063-1070.
- Hines, J. E. y J. R. Sauer. 1989. Program CONTRAST—a general program for the analysis of several survival or recovery rate estimates. Fish and Wildlife Technical Report 24: 1-7.
- Hobson, K. A. y S.G. Sealy. 1989. Responses of yellow warblers to the threat of cowbird parasitism. Animal Behaviour 38: 510-519.
- Hoover, J. P. 2003. Experiments and observations of photonotary warblers indicate a lack of adaptative responses to brood parasitism. Animal Behaviour 65: 935-944.

- Hosoi, S. A. y S. I. Rothstein. 2000. Nest desertion and cowbird parasitism: evidence for evolved responses and evolutionary lag. *Animal Behaviour* 59: 823-840.
- 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. *Proceedings of the Zoological Society of London* 153-174.
- Johnson, D. H. 1979. Estimating nest success: the Mayfield method and an alternative. *Auk* 96:651-661.
- Johnson, K. P. y S. M. Lanyon. 1999. Molecular systematics of the grackles and allies, and the effects of additional sequence (Cyt b and ND2). *Auk* 116: 759-768.
- Kattan, G. H. 1993. Extraordinary annual fecundity of shiny cowbirds at a tropical locality and its energetic trade-off. *Libro de resúmenes del North American Research Workshop on the Ecology and Management of Cowbirds*, pp 20.
- Kattan, G. H. 1995. Mechanism of short incubation period on brood parasitic cowbirds. *Auk* 112: 335-342.
- Kattan, G. H. 1997. Shiny cowbirds follow the “shotgun” strategy of brood parasitism. *Animal Behaviour* 53: 647-654.
- King, J. R. 1973. Reproductive relationships of the Rufous-collared Sparrow and the Shiny Cowbird. *Auk* 90: 19-34.
- Lanyon, S. M. 1992. Interspecific brood parasitism in blackbirds (Icterinae): a phylogenetic perspective. *Science* 225: 77-79.
- Lanyon, S. M. y K. E. Omland. 1999. A molecular phylogeny of blackbirds (Icterinae): five lineages revealed by cytochrome-b sequence data. *Auk* 116: 629-639.
- Lichtenstein, G. 1997. Begging behaviour and host exploitation in three species of parasitic cowbirds. Ph.D. thesis. University of Cambridge.
- Lichtenstein, G. 1998. Parasitism by Shiny Cowbird of Rufous-bellied Thrushes. *Condor* 100: 680-687.

- Lichtenstein, G. 2001. Low success of shiny cowbird chicks parasitizing rufus-bellied thrushes: chick-chick competition or parental discrimination? *Animal Behaviour* 61: 401-413.
- Lichtenstein, G. y S. G. 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 B*. 265: 249-254.
- Llambías, P. E. 1999. Biología reproductiva del Zorzal Colorado, *Turdus rufiventris*,: costos del parasitismo de cría del *Tordo Renegrado*, *Molothrus bonariensis*. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.
- Lotem, A. y H. Nakamura. 1998. Evolutionary equilibria in avian brood parasitism. An alternative to the Arm race-evolutionary lag concept. En: *Parasitic birds and their hosts: studies in coevolution*. Eds: S. K. Rothstein y S. I. Robinson. Oxford University Press. 223-235.
- Lotem, A., H. Nakamura y A. Zahavi. 1995. Constraint on egg discrimination and cuckoo-host evolution. *Animal Behaviour* 49: 1185-1209.
- Lyon, B. E. y J. M. Eadie. 1991. Mode of development and interspecific brood parasitism. *Behavioural Ecology* 2: 309-318.
- Marchetti, K., H. Nakamura y H. L. Gibbs. 1998. Host-race formation in the common cuckoo. *Science* 282: 471-472.
- Martin, T. E. 1986. Competition in breeding birds: on the importance of considering processes at the level of the individual. *Current Ornithology* 4: 181-210.
- Martin, T. E. 1993. Nest predation among layers and habitats types: revising the dogmas. *American Naturalist* 141: 897-913.
- Martin P. y P. Bateson. 1993. *Measuring Behaviour. An introductory guide*. Cambridge University Press, Cambridge
- Martin, T. E. y J. J. Roper. 1988. Nest predation and nest site selection in a western population of the Hermit Thrush. *Condor* 90: 51-57.
- 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. Thesis. University of Texas.
- Mason, P. 1986a. Brood parasitism in a host generalist, the shiny cowbird (*Molothrus bonariensis*): I. The quality of different species as hosts. *Auk* 103:52–60.
- Mason, P. 1986b. Brood parasitism in a host generalist, the shiny cowbird (*Molothrus bonariensis*): II. Host selection. *Auk* 103. 61-69.
- Mason, P. y S. I. Rothstein. 1986. Coevolution and avian brood parasitism: cowbird eggs show evolutionary response to host discrimination. *Evolution* 40: 1207-1214.
- Massoni V. y J. C. Reboreda. 1998. Costs of parasitism and the lack of defenses on the Yellow-winged Blackbird - Shiny Cowbird system. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 42: 273-280.
- Massoni, V. y J. C. Reboreda. 2002. A neglected cost of brood parasitism: egg punctures by Shiny Cowbirds during inspection of potential host nests. *Condor* 104:407–411.
- Massoni V. y J.C. Reboreda. 1999. Egg puncture allows shiny cowbirds to assess host egg development and suitability for parasitism. *Proceedings of the Royal Society of London B*. 266: 1871-1874.
- Mayfield, H. 1975. Suggestions for calculating nest success. *Wilson Bulletin*. 87: 456-466.
- Mermoz M.E. 1996. Interacciones entre el Tordo Renegrido *Molotrus bonariensis* y el pecho amarillo *Pseudoleistes virescens*: estrategias del parásito de cría y mecanismos de defensa del hospedador. Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.
- Mermoz, M. E. y G. J. Fernández. 1999. Low frequency of Shiny Cowbird parasitism on Scarlet-headed Blackbird: anti-parasite adaptations or non-specific host life history traits? *Journal of Avian Biology* 30: 15–22.
- Mermoz, M. E. y G. J. Fernandez. 2003. Breeding success of a specialist brood parasite, the screaming cowbird, parasitizing an alternative host. *Condor* 105: 63-72.
- Mermoz, M. E. y J. F. Ornelas. 2004. Phylogenetic analysis of life-history adaptation in parasitic cowbirds. *Behavioural Ecology* 15: 109-119.

- Mermoz, M. E. y J. C. Reboreda. 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. 1996. New host for a specialized brood parasite, the Screaming Cowbird. Condor 98: 630-632.
- 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 J. C. Reboreda. 1999. Egg-laying behaviour by shiny cowbirds parasitizing brown-and-yellow marshbirds. Animal Behaviour 58: 873-882.
- Mermoz M. E. y J. C. Reboreda. 2003. Reproductive success of shiny cowbird (*Molothrus bonariensis*) parasitizing the larger brown-and-yellow marshbird (*Pseudoleistes virescens*). Auk 120:1128-1139.
- Moksnes, A. y E. Røskaft. 1995. Egg-morphs and host preference in the common cuckoo (*Cuculus canorus*): an analysis of cuckoo and host eggs from European museum collections. Journal of Zoology 236: 625-648.
- Monroe, B. L. y C. G. Sibley. 1983. A world checklist of birds. Yale University Press. New Heaven and London.
- Nakamura T. K. y A. Cruz. 2000. The ecology of egg puncture behavior by the shiny cowbird in southwestern Puerto Rico. pp. 178-186. En: Ecology and management of cowbirds and their hosts. Eds.: J. N. M. Smith, T. L. Cook, S. I. Rothstein, S. K. Robinson y S. G. Sealy. University of Texas Press, Austin, TX.
- Neudorf, D. L. y S. G. Sealy. 1992. Reactions of four Passerine species to threats of predation and cowbird parasitism: enemy recognition or generalizad responses? Behaviour 123: 82-103
- Neudorf, D. L. y S. G. Sealy. 1994. Sunrise nest attentiveness in cowbird hosts. Condor 94: 162-169.
- Nice, M. M. 1954. Problems of incubation periods in North American birds. Condor 56: 173-197.
- Ortega, C. 1998. Cowbirds and other brood parasites. University of Arizona Press, Tucson.

- Payne, R. B. 1974. The evolution of clutch size and and reproductive rates in parasitic cuckoos. *Evolution* 28: 169-181.
- Payne, R. B. 1977a. The ecology of brood parasitism in birds. *Annual Revision of Ecology System* 8: 1-28.
- Payne, R. B. 1977b. Clutch size, egg size and the consequences of single vs. multiple parasitism in parasitic finches. *Ecology* 58: 500-513.
- Payne, R. B. 1997. Family Cuculidae (Cuckoos). En: *Handbook of the birds of the word*, Vol. 4. Sandgrouse to cuckoos. Eds: del Hoyo, J., Elliot, A. y Sargatal, J. Barcelona: Lynx Ediciones: 508-607.
- Payne, R. B. y L. L. Payne. 1998. Brood parasitism by cowbirds: risks and effects on reproductive success and survival in Indigo Buntings. *Behavioural Ecology* 9: 64-73.
- Payne, R. B., L. L. Payne, J. L. Woods, y M. D. Sorenson. 2000. Imprinting and the origing of parasite-host association in brood parasites indigobirds, *Vidua chalybeata*. *Animal Behaviour* 59: 69-81.
- Pease, C. M. y J. A. Grzybowski. 1995. Assessing the consequences of brood parasitism and nest predation on seasonal fecundity in passerine birds. *Auk* 112: 343-363.
- Peer, B. D. y E. K. Bollinger. 1997. Explanations for the infrequent cowbird parasitism on common grackles. *Condor* 99: 151-161.
- Peer, B. D. y G. S. Sealy. 1999. Parasitism and egg puncture behavior by bronzed and brown-headed cowbirds in sympatry. *Studies of Avian Biology* 18: 235-240.
- Petit, L. 1991. Adaptive tolerance of cowbird parasitism by Prothonotary warblers. A consequence of nest-site limitation. *Animal Behaviour* 41: 425-432.
- 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 D.B. McNair. 1993. The North-American invasion pattern of the Shiny Cowbird. *Journal of Field Ornithology* 64: 32-41.
- Post, W., T.K. Nakamura y A. Cruz. 1990. Patterns of Shiny cowbird parasitism in St. Lucia and Southwestern Puerto Rico. *Condor* 92: 461-469.

- Rahn, H., L.Currant-Everett y D.T. Booth. 1988. Eggshell differences between parasitics and non-parasitics Icteridae. *Condor* 90: 962-964.
- Reboreda, J. C., M. E. Mermoz, V. Massoni, A. A. Astié y F. L. Rabuffetti. 2003. Impacto del parasitismo de cría del tordo renegrado (*Molothrus bonariensis*) sobre el éxito reproductivo de sus hospedadores. *Hornero* 18: 77-88.
- Redondo, T. 1993. Exploitation of host mechanism for parental care by avian brood parasites. *Etologia* 3:235-297.
- Ridgely, R.S. y G. Tudor. 1989. The birds of South America. Vol I The oscine passerines. Oxford University Press.
- Robertson, R. J. y R. F. Norman. 1976. Behavioural defenses to brood parasitism by potencial hosts of the brown headed cowbird. *Condor* 78: 166-173.
- Robinson, S. K. 1988. Foraging ecology and host relationships of Giant Cowbirds in southeastern Peru. *Wilson Bulletin* 100: 224-235.
- Robinson S. K., S. I. Rothstein, M. C. Brittingham, L. J. Petit y J. A. Grzybowski. 1995a. Ecology and behaviour of cowbirds and their impact on host populations. En: Ecology and management of Neotropical migratory birds. (Ed.: T. E. Martin y D. M. Finch). Oxford University Press. 428-460.
- Robinson S. K., F. R. Thomson III, T. M. Donovan, D. R. Whitehead y J. Faaborg. 1995b. Regional forest fragmentation and the nesting success of migratory birds. *Science* 267: 1987-1990.
- Rohwer, S. y C. D. Spaw. 1988. Evolutionary lag versus bill-size constraints: a comparative study of the acceptance of cowbirds eggs by old hosts. *Evolutionary Ecology* 2: 27-36.
- Rothstein, S. I. 1975a. An experimental and teleonomic investigation of avian brood parasitism. *Condor* 77: 250-271.
- Rothstein, S. I. 1975b. Evolutionary rates and host defenses against avian brood parasitism. *American Naturalist* 109: 161-176.
- Rothstein, S. I. 1975c. Mechanism of avian egg recognition: do birds know their own eggs? *Animal Behaviour*. 23: 268-278.

- Rothstein, S. I. 1976. Experiments on defences cedar waxwing use against cowbird parasitism. *Auk* 93: 675-691.
- Rothstein, S. I. 1982. Successes and failures in avian egg and nestling recognition with comments on the utility of optimality reasoning. *American Zoologists* 22: 547-560.
- Rothstein, S. I. 1990. A model system for coevolution: avian brood parasitism. *Annual Revision of Ecological Systems* 21: 481-508.
- Rothstein, S. I. y S. K. Robinson. 1998. The evolution and ecology of avian brood parasitism. En: *Parasitic Birds and their hosts*. Eds.: S. I. Rothstein y S. K. Robinson Cap. 1. pp.3-56. Oxford University Press. Oxford.
- Rothstein, S. I., D. A. Yokel y R. C. Fleischer. 1986. Mating and spacing systems, female fecundity and vocal dialects in captive and free-ranging brown-headed cowbirds. *Current Ornithology* 3: 127-185.
- Sackmann, P. y J. C. Rebores. 2003. A comparative study of shiny cowbird parasitism of two large hosts, the chalk-browed mockingbird and the rufous-bellied thrush. *Condor* 105: 728-736.
- Salvador, S. A. 1984. Estudio del parasitismo de cría del renegrado (*Molothrus bonariensis*) en calandria (*Mimus saturninus*), en Villa María, Córdoba. *Hornero* 12: 141-149.
- Sanzin R. 1918. Lista de aves mendocinas. *Hornero* 1: 147-152.
- Scott, D. M. 1977. Cowbird parasitism on the gray catbird at London, Ontario. *Auk* 94: 18-27.
- 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.
- Sealy, S. G. 1992. Removal of Yellow warbler eggs in association with cowbird parasitism. *Condor* 94: 40-54.

- Sealy, S. G., D. L. Neudorf y D. P. Hill. 1995. Rapid laying by Brown-headed Cowbird *Molothrus ater* and other parasitic birds. *Ibis* 137: 76-84.
- Sealy, S. G., D. L. Neudorf, K. A. Hobson y S. A. Hill. 1998. Nest defense by potential hosts of the Brown-headed Cowbird. p. 194–220. En: *Parasitic birds and their hosts: studies in coevolution*. Eds: S. I. Rothstein y S. K. Robinson. Oxford University Press, New York.
- Sibley, C. G. y B. L. Monroe. 1990. *Distribution and taxonomy of the birds of the world*. New Haven. Yale University Press.
- Sick H. 1958. Notas biológicas sobre o gaudério, "*Molothrus bonariensis*" (Gmelin) (Icteridae, Aves). *Revista Brasileira de Biologia* 18: 417-431.
- Siegel, S. y N. J. Castellan. 1988. *Nonparametric Statistic for the Behavioral Sciences*, Second Edition. Mac Graw-Hill Book Company. New York.
- Skutch, A. F. 1949. Do tropical birds rear as many young as they can nourish? *Ibis* 91: 430-455.
- 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., P. Arcese y I. G. McLean. 1984. Age experience and enemy recognition by wild song sparrows. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 14: 101-106.
- Soler, M. 1990. Relationships between the great spotted cuckoo *Clamator glandarius* and its corvid hosts in a recently colonized area. *Ornis Scandinavica* 21: 212-213.
- Spaw, C. D. y S. Rowher. 1987. A comparative study of eggshell thickness in cowbird and other passerines. *Condor* 89: 307-318.
- Strauberger, B. M. 2001. The relationship of habitat and spatial distribution of nest with Brown-headed Cowbird parasitism of Red-winged Blackbirds. *Wilson Bulletin* 113: 129-133.
- Trail P.W. y L. F. Baptista. 1993. The impact of Brown-headed Cowbird parasitism on populations of the Nuttall's White-Crowned Sparrow. *Conservation Biology* 7: 309-315.
- Trivers, R. L. 1972. Parental investment and sexual selection. En *sexual selection and the descent of man 1871-1971*. Ed: B. Campbell. Aldine, Chicago. pp: 136-179.

- Tuero, D. T. 2004. Impacto del parasitismo de cría del tordo renegrado (*Molothrus bonariensis*) sobre el éxito reproductivo de un hospedador de pequeño tamaño, la ratona común (*Troglodytes aedon*). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.
- 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* 109: 391-411.
- Wiley, J. W. 1985. Shiny cowbird parasitism in two avian communities in Puerto Rico. *Condor* 87: 165-176.
- 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 a tropical blackbird: comparisons 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.
- Zimmerman, J. L. 1983. Cowbird parasitism of diccissels in different habitats and at different nest densities. *Wilson Bulletin* 95: 7-22.