



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Departamento de Ecología, Genética y Evolución

**Especialización adaptativa y capacidades cognitivas
en aves parásitas de cría**

Tesis presentada para optar al título de Doctora de la Universidad de Buenos Aires
en el área de Ciencias Biológicas

Jimena Lois Milevicich

Director de tesis: Dr. Juan Carlos Reboreda

Co-director de tesis: Dr. Alex Kacelnik

Consejero de estudios: Dr. Javier López de Casenave

Lugar de trabajo: Departamento de Ecología, Genética y Evolución e IEGEBA -
CONICET, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires

Ciudad Autónoma de Buenos Aires, 2022

Índice

Resumen.....	4
Abstract.....	6
Agradecimientos.....	8
Dedicatoria	10
Resumen extendido.....	11
Capítulo 1. Introducción general.....	14
Cognición animal.....	14
Comportamiento animal	15
Aprendizaje y memoria.....	17
Memoria espacial.....	18
Los tordos	21
Parasitismo de cría obligado en tordos.....	23
Cognición en tordos.....	26
Objetivo general de la tesis.....	30
Objetivos específicos de la tesis.....	30
Capítulo 2. Uso de claves espaciales en tordo renegrido y tordo pico corto	34
Resumen.....	34
Introducción.....	35
Materiales y métodos	37
Animales.....	37
Arena experimental y procedimientos	38
Análisis de los datos	42
Análisis estadístico	43
Resultados	45
Discusión.....	49
Capítulo 3. Flexibilidad comportamental en tordo renegrido.....	54
Resumen.....	54
Introducción.....	55
Materiales y métodos	58
Animales.....	58
Procedimiento y dispositivos experimentales.....	59
Pre-entrenamiento y tareas de discriminación.....	61

Análisis de datos y estadística.....	63
Resultados	65
Discusión.....	66
Capítulo 4. Estudio de memorias de corto plazo a través de tareas simples en tordo renegrido.....	72
Resumen.....	72
Introducción.....	73
Materiales y métodos	77
Animales.....	77
<i>Experimento 1: Tarea de DMTS de posición en arena experimental con intervalo de retención de 6-7 min.....</i>	78
Arena experimental y procedimientos	78
Análisis de datos y estadística.....	80
<i>Experimento 2: Tarea de DMTS binaria en jaulas operantes con intervalo de retención corto.....</i>	81
Procedimiento y dispositivos experimentales.....	81
Análisis de datos y estadística.....	86
Resultados	89
<i>Experimento 1: Tarea de DMTS de posición en arena experimental con intervalo de retención de 6-7 min.....</i>	89
<i>Experimento 2: Tarea de DMTS binaria en jaulas operantes con intervalo de retención corto.....</i>	92
Discusión.....	96
Capítulo 5. Discusión general y conclusiones	103
Bibliografía.....	113

Especialización adaptativa y capacidades cognitivas en aves parásitas de cría

Resumen

Los tordos (género *Molothrus*) son aves parásitas de cría que presentan diversas adaptaciones a su modo reproductivo, como el comportamiento de búsqueda y monitoreo de nidos de hospedadores que realizan durante la temporada reproductiva. Se cree que los tordos generarían un “inventario” de nidos disponibles en su memoria, que estaría relacionado con el mayor volumen relativo del hipocampo registrado en estas especies durante la época reproductiva. Esta adaptación neuroanatómica se encontró sólo en aquellos individuos que buscan nidos: hembras de tordo renegrado (*M. bonariensis*) y hembras y machos de tordo pico corto (*M. rufoaxillaris*). La correlación entre los cambios en el hipocampo y las capacidades cognitivas de los tordos ha sido abordada en trabajos previos pero los resultados obtenidos no mostraron un patrón consistente. En esta tesis se estudió el uso de claves espaciales en tordos renegrado y pico corto de ambos sexos, y la flexibilidad comportamental y el uso de memorias de corto término en ambos sexos de tordo renegrado. Las ventajas cognitivas de las hembras de tordo renegrado asociadas con el comportamiento parasitario sólo se evidenciaron en tareas con mayor desplazamiento espacial y memorias largas. De manera general, se encontró que las diferencias sexuales en la memoria espacial son dependientes de la tarea y que existiría un compromiso entre distintos tipos de memorias y capacidades. Los resultados brindan un soporte parcial a la Hipótesis de Especialización Adaptativa.

Palabras claves: aprendizaje, cognición, discriminación-reversión, orientación espacial, parasitismo de cría, tareas delayed-matching-to-sample

Adaptive specialization and cognitive abilities in avian brood parasites

Abstract

Cowbirds (*Molothrus* genus) are avian brood parasites that have several adaptations to their reproductive strategy. These include the search for host nests, they conduct during the breeding season. Once they find a potential nest, they visit it repeatedly the following days, presumably to monitor its progress. This behavior has been called 'book-keeping' and it might be associated with the increase in the relative volume of the hippocampus it was recorded during the breeding season in these species. These neuroanatomical adaptations were found only in those individuals that search for nests: shiny cowbird females (*M. bonariensis*) and screaming cowbird males and females (*M. rufoaxillaris*). Previous studies investigated the association between the enlargement of the hippocampus and the cognitive capacities in cowbirds, but the results were somewhat conflicting. In this thesis, we studied the use of spatial cues in both sexes of shiny and screaming cowbirds, and the behavioral flexibility and the use of short-term memories in both sexes of shiny cowbirds. We found that female shiny cowbirds' performance was better only in those cognitive tasks that required larger displacements and longer memories. Generally, we found that sex differences in spatial memory are task-dependent, and it might be a trade-off between different types of memory and cognitive abilities. These results provide partial support to the Adaptive Specialization Hypothesis.

Keywords: brood parasitism, cognition, delayed-matching-to-sample, discrimination-reversal learning, spatial orientation

Agradecimientos

A mis directores Juan y Alex por su apoyo, paciencia e incontables enseñanzas que me han brindado. Aprendí muchísimo de ambos, les agradezco el acompañamiento en esta etapa tan importante de mi carrera.

A los jurados de esta tesis: Mariana Bentosela, Rubén Muzio y Daniel Tomsic por su comprensión, sus comentarios constructivos y por hacer el esfuerzo de leerla durante el verano, en poco tiempo.

A les ayudantes y amigos que colaboraron con mi trabajo: Paula Ospital, Rocio Prieto, Lucía Durante, Mercedes Corral, Paula Brazuna, Iván Caro, Sebastián Santiago, Ninive Paez Cavalcante, Carolina Ibáñez, Nicolás Lucero, Lucía Arteman, Alejandro Cámara, Jazmín Morel, Fabrizio Grouman, Isis Ibáñez, Lautaro Palacio, Lucía Zubizarreta. No sólo agradezco su ayuda, sino también el rayito de luz que me brindaron en tiempos duros.

A mis papás, que pusieron todo a disposición por el bien de los tordis y de mi tesis. A mi papá por construir los dispositivos y a mi mamá por las sugerencias en la escritura. A Raúl, por haber sido y continuar siendo un pilar fundamental de mi vida. Por todos sus consejos, su paciencia y las bellas ilustraciones que me hizo. También por perder horas ayudándome al desempantanarme en la estadística y en la confección de figuras. Gracias por rescatarme tantas veces más.

A Mariano Cerrutti, por programar las jaulas y pasar mucho calor a cambio de muy pocos cafés.

A Pablo Pulido, Adriana Noacco y María Laura Fischman por permitirme hacer capturas en el Renacer de la Laguna, Facultad de Ciencias Veterinaria, UBA. Pablo, gracias por la buena onda, la ayuda y el transporte de los tordis y el material. Fue un gusto trabajar con vos.

Al Dr. Sergio Ángel, al Dr. Leandro Miranda y a Martín por permitirme y asistirme en las capturas en el predio del INTECH.

A Marcelo Miguez y a Lolo por la posibilidad de hacer capturas en FVET.

A Gerardo Cueto, Daniela Rodríguez, Pablo Inchausti, Octavio Bruzzzone y Nicolás Flaibani por la ayuda con la estadística.

A la gente del LEyCA que gentilmente me ayudó cuando lo necesité: Diego, gracias por enseñarme a poner redes, tu ayuda fue invaluable. Juanma, gracias por ayudarme y asistirme tantas veces y también, por la buena onda con la que me respondiste tantas consultas. Cynthia, Melina, Juan Manuel, Nicolás y Bettina gracias por la ayuda en el labo molecular. A Rosario, por ayudarme en las capturas y transporte de los tordis. Y también, Meli, Jairo, Nico y Ro J. gracias por hacerme sentir un poquito más cómoda, con sus amenas charlas.

A Silvana, de la Secretaría de Posgrado y a Graciela Chiappini por ayudarme con los temas burocráticos de la tesis.

A Ignacio Alonso, Ignacio Linari, Santiago Merlo, Lucas Ojeda y Martín Scaltritti por el análisis preliminar de los datos que sirvió para investigar los resultados del capítulo 3.

A Héctor Funes, por asesorarme y enseñarme cómo cuidar a los tordis.

A Carlos Barbato y ELPE s.r.l por los materiales donados (bebederos, comederos y bañaderas) para que pueda llevar adelante mi trabajo.

A Luis Alberto Ciancio por las vacunas regaladas.

A Hector Verna, por ayudarme cada vez que un tordi y/o yo lo necesitamos.

A Martín Brahamian, por la ayuda en diversos temas del BANT.

A Alexandra Elbakyan y Sci-Hub por permitirme desarrollar esta tesis y consultar la bibliografía que me hubiese sido imposible de otra manera. Gracias por hacer la ciencia mucho más accesible.

Dedicatoria

A los y las tordis que capturé y afecté en mayor o menor medida su vida.

A Green y Blue, mis compañeros plumudos de pandemia.

A Dresden, te extraño cada día.

Resumen extendido

Los tordos (género *Molothrus*) son aves parásitas de cría que presentan diversas adaptaciones a su modo reproductivo. Una de ellas es el comportamiento de búsqueda y monitoreo de nidos de hospedadores que realizan durante la temporada reproductiva. A partir de este seguimiento diario, se cree que los tordos generarían un “inventario” de los nidos disponibles en su memoria, lo cual estaría relacionado con el mayor volumen relativo y los procesos de neurogénesis en el hipocampo que se registraron en estas especies durante la época reproductiva. Estas adaptaciones neuroanatómicas no se registraron en todos los individuos, sino sólo en aquellos que buscan los nidos: hembras de tordo renegrado (*M. bonariensis*) y de tordo cabeza marrón (*M. ater*) y tanto hembras como machos de tordo pico corto (*M. rufoaxillaris*).

La relación entre las demandas ecológicas y las adaptaciones morfo-fisiológicas pareciera ser clara, por lo que cabe preguntarse si dichas adaptaciones podrían proveer de ventajas cognitivas de un modo más amplio. La correlación entre los cambios en el hipocampo y las capacidades cognitivas de los tordos ha sido abordada en trabajos previos pero los resultados obtenidos no han mostrado un patrón consistente.

En esta tesis se investigó, en primer lugar, el uso de claves espaciales en machos y hembras de tordo renegrado y tordo pico corto. Para ello se los entrenó a recuperar comida en un parche de alimentación usando claves espaciales y visuales redundantes, para luego examinar su desempeño cuando la clave visual dejó de ser informativa. Los animales ubicaron exitosamente el alimento, mostrando que habían generado una memoria espacial asociada a la tarea de búsqueda. En esta etapa, las hembras de tordo renegrado cometieron menos errores que los machos conspecíficos, diferencia sexual que no fue encontrada en individuos de tordo pico

corto. Este resultado está en línea con las diferencias en los hábitos ecológicos y en la neuroanatomía mencionados previamente.

Posteriormente se evaluó la flexibilidad comportamental del tordo renegrido usando un paradigma de discriminación y reversión. La flexibilidad comportamental es una capacidad cognitiva que permite manejar la información de manera más dinámica, lo cual resultaría útil en el monitoreo de los potenciales nidos para actualizar el estatus de cada uno de ellos. Se encontró que las hembras resultaron más flexibles que los machos al evaluar el tiempo que tardaban en ajustarse a una reversión de contingencias estímulo-recompensa aprendidas previamente, pero sólo en una discriminación entre patrones y no en una entre posiciones. Una posible interpretación de estos resultados es la existencia de un “efecto techo” en la tarea de posición que pudo haber enmascarado las diferencias sexuales, ya que esta tarea fue adquirida considerablemente más rápido que la tarea de color.

Para profundizar en el conocimiento sobre el nivel de generalidad de las ventajas cognitivas de las hembras, se testaron machos y hembras de tordo renegrido en dos tareas que involucraban la generación de memorias cortas tipo “working memory” o memoria de trabajo. La duración de este tipo de memorias es considerablemente menor a la de aquellas asociadas al parasitismo, las cuales pueden durar varios días. Señales de adaptaciones a este nivel daría prueba convincente de que todo el sistema mnemónico es alterado por el dimorfismo comportamental, algo que no ha sido observado previamente. Las tareas estudiadas se basaron en protocolos de “delayed matching to sample” y, paradójicamente, se encontró que los machos resultaron mejores que las hembras, en la tarea de posición con intervalos de retención de 2 s. Dicha diferencia no se encontró en la tarea de color, que fue más difícil de adquirir, ni en otra tarea de posición con mayor dificultad

y tiempo de retención más largo. Estos resultados no son concluyentes, pero podrían ser indicio de un compromiso entre sistemas de memoria: podría resultar que las ventajas mnemónicas de las hembras asociadas a sus tareas ecológicas habituales resulten en pérdidas en otros tipos de tareas con otros rangos de tiempo. Esto permanece como una hipótesis a explorar en el futuro.

De manera general, no se encontró que el sexo que busca y localiza nidos para parasitar tenga un mejor desempeño en tareas que requieren del uso de la memoria espacial, sino que existiría un compromiso entre distintos tipos de memorias y capacidades. Las ventajas cognitivas de las hembras asociadas con el comportamiento parasitario sólo se evidenciaron en tareas con demandas más similares a éste, mientras que el desempeño en tareas con demandas diferentes (menor desplazamiento espacial y memorias cortas) no mostró claras diferencias sexuales.

Los resultados obtenidos brindan un soporte parcial a la Hipótesis de Especialización Adaptativa y plantean la necesidad de futuros estudios a campo y en laboratorio en los que se controle el grado de dificultad de las tareas a realizar.

Capítulo 1. Introducción general

Cognición animal

Los procesos cognitivos son aquellos que los animales utilizamos para adquirir, procesar, almacenar y actuar de acuerdo con la información que obtenemos del ambiente. Estos mecanismos involucran la percepción, la atención, el aprendizaje, la memoria y la toma de decisiones (Dukas, 2004; Shettleworth, 2010). El estudio de la cognición animal ha sido tradicionalmente abordado de manera diferente por psicólogos y etólogos (Shettleworth, 2001). La psicología ha tenido un acercamiento más antropocéntrico al estudio de los procesos cognitivos, buscando entender características y desempeños similares a los humanos en otras especies (Kamil, 1998; Sherry, 2006; Shettleworth, 1993); mientras que la etología ha centrado sus estudios en explicar cómo los animales usan estos procesos en la naturaleza, por ejemplo, durante la alimentación o la navegación (Kamil, 1998; Sherry, 2006; Shettleworth, 1993). Hoy en día, la psicología se encuentra mejor integrada con las ciencias biológicas permitiendo abordar nuevos interrogantes (Shettleworth, 2010).

Muchos estudios centrados en el área de la cognición se han formulado las siguientes preguntas: ¿Cuáles son los mecanismos que permiten recordar, elegir y planear? ¿Son los humanos diferentes de otros animales en sus procesos cognitivos? (Wasserman & Zentall, 2006). Responder estos interrogantes requiere de una aproximación comparada, la cual enmarca a la disciplina de la cognición comparativa. Esta disciplina intenta entender qué tipo de procesos se encuentran detrás de un comportamiento dado teniendo en cuenta que comportamientos similares pueden desencadenarse de maneras muy diferentes en distintos animales (Seed, Emery, & Clayton, 2009; Shettleworth, 2001, 2010). Es así que la comparación entre los

mecanismos que utilizan diferentes especies para resolver un problema similar que involucra el procesamiento de información es una parte importante de los estudios cognitivos comparativos (Shettleworth, 2010). Las especies que se estudian en esta disciplina son elegidas basándose en un dado comportamiento que podría indicar la presencia particular de un proceso cognitivo de interés, y también, si estas especies permiten ayudar a comprender la evolución de la cognición humana (Clayton & Emery, 2015; Sherry, 2006; Shettleworth, 1993, 2010).

Cuando se estudian los procesos cognitivos es importante tener en cuenta qué rasgos están determinados (o mayormente influenciados) por factores genéticos y cuales por factores ambientales (Plomin, DeFries, McClearn, & McGuffin, 2001; Richards, 1987). Si bien estos rasgos son extremadamente difíciles de cuantificar dado que la mayoría de los estudios tienen un acercamiento indirecto a ellos o éstos cambian mientras la experiencia se está adquiriendo, es importante que se conozcan tres aspectos principales: (1) los rasgos cognitivos individuales exhiben variación genética individual, (2) los rasgos cognitivos afectan la eficacia biológica Darwiniana o “fitness” y (3) los rasgos cognitivos evolucionan (i.e., cambios genéticos heredables como resultado de la selección natural o sexual) (Dukas, 2004).

Comportamiento animal

El comportamiento animal puede estudiarse enfocándose en las causas próximas o mecanismos responsables del comportamiento o en las causas últimas o fuerzas evolutivas que lo generaron. Los análisis de las causas próximas integran las dos primeras preguntas de Tinbergen (Tinbergen, 1963): ¿Qué mecanismos fisiológicos generan un comportamiento? y ¿Cómo un comportamiento cambia con el

desarrollo?; mientras que el estudio de las causas últimas incorpora las dos últimas preguntas de Tinbergen: ¿Cómo afecta un dado comportamiento a la supervivencia y reproducción? y ¿Cómo evoluciona un comportamiento?

La cognición es una de las causas próximas del comportamiento, ya que su estudio debe incluir el análisis de cómo la información es obtenida, como se adquieren mecanismos para responder a la información recibida y qué tipo de respuestas genera en los animales (Shettleworth, 2010). Sin embargo, es importante tener en cuenta que todo esto no implica necesariamente que el animal esté consciente del efecto que produce en su supervivencia o “fitness” y a su vez, todo comportamiento refleja otros procesos más allá de los cognitivos como lo son los mecanismos sensoriales, motores y la motivación.

El estudio del comportamiento animal abarca dos aproximaciones: (1) holística y (2) fisiológica (Manning & Dawkins, 1998). La primera incluye el estudio del animal intacto como un todo y busca entender que factores afectan un dado comportamiento. Puede desarrollarse en el ambiente natural del animal o en el laboratorio, bajo condiciones más controladas. La segunda aproximación busca entender cómo un comportamiento es generado: qué partes del cuerpo lo componen, cómo se desencadena, etc. Esta aproximación requiere condiciones controladas de laboratorio y preparaciones semi-intactas o aún más invasivas para el animal. Ambas aproximaciones pueden interrelacionarse para dar lugar a un mayor entendimiento de un dado comportamiento (Manning & Dawkins, 1998).

La aproximación holística puede ser abordada desde la etología, que estudia el comportamiento en animales libres y como éstos interactúan con su entorno natural; o desde la psicología, cuyo esfuerzo se enfoca en entender las capacidades cognitivas y su relación con el aprendizaje de los animales en condiciones

controladas, usualmente, en laboratorio (Manning & Dawkins, 1998; Shettleworth, 2001). A su vez, estas dos disciplinas han dado lugar, en las últimas décadas, a nuevas ramas del estudio del comportamiento como la ecología del comportamiento, la sociobiología, la neuroecología, la psicología comportamental y la psicología cognitiva, entre otras (Choe, 2019), que han integrado los aspectos psicológicos y los biológicos con algunos mecanismos como el procesamiento de la información y la toma de decisiones (Shettleworth, 2001).

Aprendizaje y memoria

El aprendizaje es un cambio relativamente permanente en el comportamiento asociado a la práctica o a la experiencia y permite a los animales ajustar su comportamiento adecuándose a las condiciones del entorno (Shettleworth, 2010). Este cambio se produce a través de las experiencias propias (aprendizaje individual) o a través de la observación de individuos de la misma u otra especie (aprendizaje social) (Danchin, Giraldeau, Valone, & Wagner, 2004) y la información resultante es almacenada en la memoria (Sweatt, 2010). El aprendizaje es un fenómeno plástico que depende mucho de las características del individuo: edad, sexo, especie, experiencias pasadas, estado reproductivo, etc.

Originalmente, el estudio del aprendizaje se centró en comprender asociaciones y relaciones entre eventos adquiridos y como éstos modifican el comportamiento, mientras que estudios de la memoria buscaban entender cómo la información se almacena, retiene y recupera (Shettleworth, 2010). Sin embargo, hoy en día dicha dicotomía ya no es tan clara dado que ambos fenómenos están muy interrelacionados (Shettleworth, 2010).

Existen distintos tipos de memorias que pueden ser clasificadas en cortas o largas según el periodo de retención (Aben, Stapert, & Blokland, 2012). Normalmente, la duración de una memoria depende de la cantidad de veces que un animal experimenta un estímulo determinado y del intervalo de presentación entre los sucesivos estímulos (Sweatt, 2010). Además, las memorias pueden clasificarse en no-declarativas o implícitas, si se generan a partir de aprendizajes no-asociativos como la habituación o sensibilización, condicionamientos simples, desarrollo de habilidades motoras o hábitos y “priming” o facilitación; o en declarativas o explícitas, que incluyen memorias semánticas y episódicas, en humanos o tipo episódicas en animales no humanos (Schacter, 1992; Squire & Zola, 1996; Sweatt, 2010).

Memoria espacial

Las memorias episódicas o tipo episódicas almacenan información de eventos pasados y las relaciones espacio temporales entre estos eventos (Tulving, 1972). Un subtipo particularmente interesante de memoria de tipo episódica es la memoria espacial, la cual es considerada parte de este grupo dado que codifica información en un marco espacio-temporal (O’Keefe & Nadel, 1978). O’Keefe y Nadel sugirieron que esta memoria dependería del hipocampo, lo cual más tarde fue apoyado por diversos estudios en animales humanos y no humanos en los cuales individuos con daño o lesiones hipocampales tenían un aprendizaje dificultoso o nulo en tareas que involucraban codificar información espacial (revisado en Sharma, Rakoczy, & Brown-Borg, 2010). Particularmente en aves, se encontró que lesiones en el hipocampo de palomas enlentecían su navegación en un espacio conocido (Bingman, Ioalé, Casini, & Bagnoli, 1988) probablemente debido a una mayor desorientación que producía una

aumento en la cantidad de cambios de la dirección de vuelo (Bingman & Mench, 1990); mientras que en pájaros se encontró que estas lesiones disminuían la memoria relacionada a la posición, pero no la relacionada con otro tipo de claves visuales (Hampton & Shettleworth, 1996; Sherry & Vaccarino, 1989)

La asociación entre hipocampo y memoria espacial ha sido muy estudiada en aves, principalmente en especies que almacenan alimento (revisado en: Brodin, 2010; Raby & Clayton, 2010; y citas allí incluidas) y migradoras (LaDage, Roth, & Pravosudov, 2011; Mettke-Hofmann & Gwinner, 2003, 2004; Pravosudov, Kitaysky, & Omanska, 2006). Varios estudios comparativos han apoyado la hipótesis de que las demandas especiales sobre la memoria espacial asociadas al almacenamiento de alimento han seleccionado la evolución de un aumento del tamaño relativo del hipocampo (Garamszegi & Eens, 2004; Hampton, Sherry, Shettleworth, Khurgel, & Ivy, 1995; Healy & Krebs, 1992c, 1996; Krebs, Sherry, Healy, Perry, & Vaccarino, 1989; Lucas, Brodin, de Kort, & Clayton, 2004; Sherry, Vaccarino, Buckenham, & Herz, 1989). Algo similar ha sido encontrado al comparar especies emparentadas migradoras y no migradoras (Healy, Gwinner, & Krebs, 1996; Pravosudov et al., 2006). Además del tamaño relativo del hipocampo, se ha visto que la neurogénesis, que es un proceso que se genera a partir de la proliferación de células en la zona ventricular que luego migran a diferentes partes del cerebro y se diferencian en neuronas (Sherry & Hoshoooley, 2010), también se incrementa en pájaros que almacenan alimento (Hoshoooley & Sherry, 2007; Patel, Clayton, & Krebs, 1997) y migradores (LaDage, Roth, Fox, & Pravosudov, 2010; LaDage et al., 2011).

Estos resultados dan soporte a la idea de que una presión de selección como es recordar la ubicación de múltiples sitios de almacenamiento de comida favorecería la evolución de cambios en el tamaño y conformación de ciertas partes

del cerebro. En este caso, ese cambio estaría representado por un mayor volumen relativo del hipocampo de las especies que almacenan comida, los que beneficiaría no sólo la tarea de almacenamiento, sino a cualquier actividad que requiera el uso de memoria espacial (Clayton & Krebs, 1994; revisado en Shettleworth, 2001). Esta idea, denominada Hipótesis de Especialización Adaptativa, tuvo su origen en 1971 de la mano de Rozin y Kalat quienes proveyeron de un marco de trabajo para la noción de especializaciones adaptativas, las cuales podrían explicar ciertos aprendizajes y comportamientos en base a su valor adaptativo (Rozin & Kalat, 1971). Más tarde, esta hipótesis se desarrolló en el contexto de los estudios de almacenamiento de comida y su asociación con un mayor desarrollo del hipocampo (Krebs, 1990; Shettleworth, 1990) y más aún, relacionando estas características con condiciones ambientales de distinto grado de severidad (Pravosudov & Clayton, 2002; Roth, LaDage, & Pravosudov, 2011; Roth & Pravosudov, 2009). Sin embargo, cabe destacar que no todos los resultados encontrados hasta el momento apoyan de manera contundente dicha hipótesis (revisado en: Brodin, 2010; Raby & Clayton, 2010; Roth, Brodin, Smulders, LaDage, & Pravosudov, 2010; Shettleworth, 2003). Algunos autores atribuyen dichas discrepancias a fallas metodológicas, a la excesiva permanencia de los animales en cautiverio, a la no independencia al muestrear o a confusiones en la filogenia de los grupos (Roth et al., 2010; Roth & Pravosudov, 2009; Smulders, Gould, & Leaver, 2010). Al analizar estos resultados, es importante tener en cuenta que el hipocampo cumple muchas otras funciones además de las relacionadas con la navegación y memoria espacial (revisado en: Pravosudov & Roth, 2013; Suzuki & Clayton, 2000) y que otros comportamientos podrían estar generando una presión selectiva sobre el hipocampo a través de estas otras funciones.

Los tordos

El género *Molothrus* está compuesto de cinco especies reconocidas de ictéridos (Clements et al., 2021; Remsen et al., 2021) que se encuentran ampliamente distribuidos en América y tiene la particularidad de que todas sus especies son parásitas de cría interespecíficas (Billerman, Keeney, Rodewald, & Schulenberg, 2020; Lanyon, 1992). Comúnmente a estas especies se las denominan tordos y en Buenos Aires, Argentina coexisten dos de ellas: el tordo renegrado (*M. bonariensis*) y el tordo pico corto (*M. rufoaxillaris*) (Fig. 1.1).

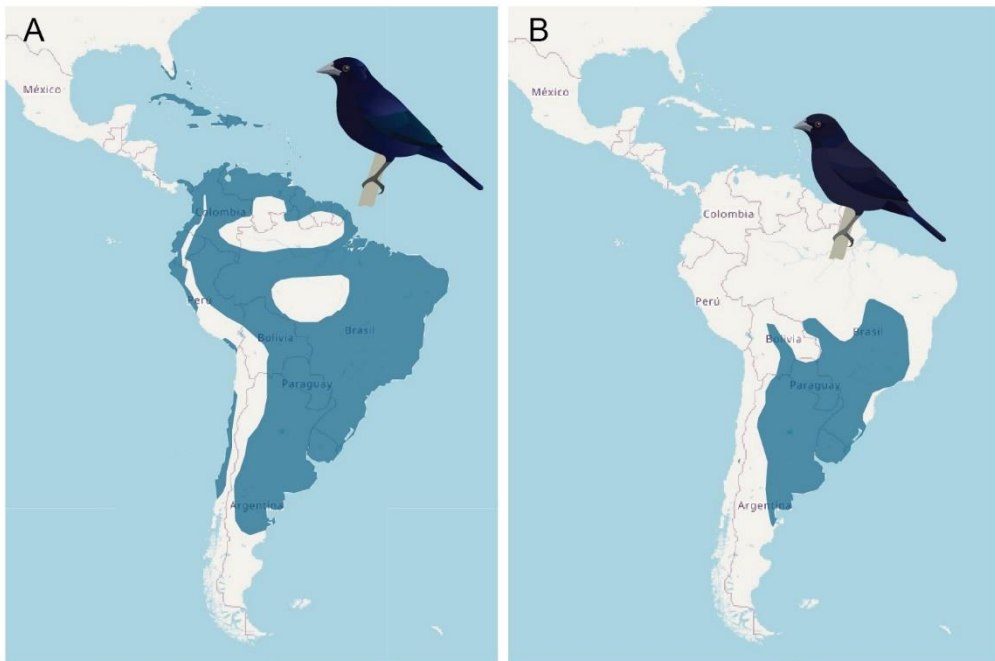


Figura 1.1. Distribución de las especies estudiadas en la presente tesis: (A) tordo renegrado, *Molothrus bonariensis* y (B) tordo pico corto, *M. rufoaxillaris*. Los datos utilizados para la confección de los mapas fueron tomados de (BirdLife International & Handbook of the Birds of the World, 2020). Ilustraciones: Raúl Orencio Gómez.

Los tordos son pájaros de mediano tamaño que se alimentan principalmente de semillas y artrópodos que normalmente colectan en el piso (Ellison & Lowther, 2020; Lowther, 2020a, 2020b; Lowther & Post, 2020; Ortega, 1998). El forrajeo suele darse en bandadas de ambos sexos y con otras especies de ictéridos. Algunos tordos también se encuentran asociados al ganado y pueden alimentarse de ectoparásitos de mamíferos grandes (Bent, 1958; Lowther & Post, 2020; Ortega, 1998). Las especies presentes en Argentina no son migradoras, aunque se han registrado desplazamientos de varios cientos de kilómetros en algunos casos (Billerman et al., 2020). Pasan la noche en dormideros comunales en árboles, que se pueden extender varios cientos de metros y generalmente, se encuentran cerca de los sitios de alimentación (Scardamaglia, Kacelnik, & Reboreda, 2018).

El tordo renegrado (Fig. 1.2A) presenta dimorfismo y un marcado dicromatismo sexual, siendo la hembra más pequeña (la subespecie presente en Argentina pesa alrededor de 45 g) (Mason, 1987) y mayormente marrón, mientras que los machos, de mayor tamaño (55,5 g) (Mason, 1987), son completamente negros con iridiscencia verde azulada y violácea en las plumas (Lowther & Post, 2020). Esta especie presenta un sistema de apareamiento social de tipo promiscuo (Mason, 1987) y la hembra es quien desarrolla las tareas asociadas a la búsqueda y localización de nidos sin la ayuda de los machos (Gloag, Fiorini, Reboreda, & Kacelnik, 2013; Scardamaglia, Fiorini, Kacelnik, & Reboreda, 2017; Scardamaglia & Reboreda, 2014). Algo similar ocurre en la especie norteamericana *M. ater*, en la cual también se ha reportado que la búsqueda y parasitismo de nidos es realizado por las hembras sin la asistencia de los machos (Hahn, Sedgwick, Painter, & Casna, 1999).

El tordo pico corto (Fig. 1.2B), por el contrario, no presenta dicromatismo sexual evidente siendo ambos sexos de color negro brillante con un parche de

plumas rufas de tamaño variable en la axila (Cabezas, Tella, Carrete, & Bortolotti, 2011). Las hembras pesan alrededor de 48,4 g y los machos aproximadamente 58 g (Mason, 1987). Esta especie presenta monogamia social durante la temporada reproductiva, lo cual se evidencia por la asociación tan alta que se suele encontrar entre los individuos de una pareja en sucesivas capturas y registros (Mason, 1987; Scardamaglia et al., 2018, 2022; Scardamaglia & Reboreda, 2014). La búsqueda y relocalización de nidos la realizan ambos sexos de manera conjunta (Scardamaglia et al., 2018, 2022; Scardamaglia & Reboreda, 2014).

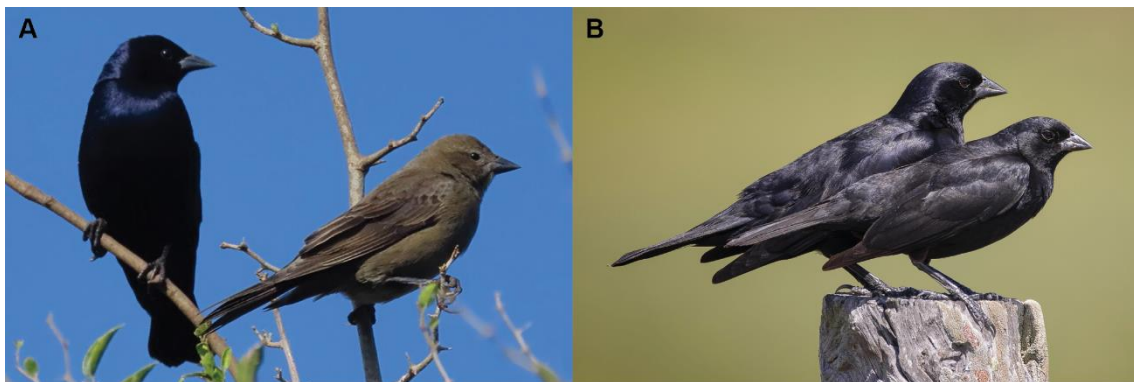


Figura 1.2. Fotografías de adultos de (A) tordo renegrado, *Molothrus bonariensis*, a la izquierda el macho, a la derecha hembra, autor: José Luis Ianiro; y (B) pareja de tordo pico corto, *M. rufoaxillaris*, autor: Gabriel Paladino Ibáñez.

Parasitismo de cría obligado en tordos

El parasitismo de cría interespecífico es una estrategia reproductiva en la que la hembra parásita deposita sus huevos en nidos de otras especies, los hospedadores, para que éstos lleven a cabo el cuidado de los huevos y pichones del parásito (Spottiswoode, Kilner, & Davies, 2012). En las aves, el parasitismo de cría ha evolucionado de manera independiente en al menos siete oportunidades y

actualmente se desarrolla en unas 109 especies (cerca del 1% de las aves) (Mann, 2017). El parasitismo puede tener distintos grados de especialización abarcando desde una especie hospedadora, como es el caso de *M. rufoaxillaris*, quien parasita principalmente a otro ictérido, *Agelaioides badius* (Lowther, 2020b) hasta decenas o cientos de hospedadores como sucede en las demás especies del género *Molothrus*: *M. oryzivorus* (10 spp.), *M. bonariensis* (más de 250 spp.), *M. ater* (más de 220 spp.) y *M. aeneus* (101 spp.) (Billerman et al., 2020).

A diferencia de otras especies que construyen o utilizan nidos y, por lo tanto, conocen su ubicación, los parásitos de cría deben localizar nidos de hospedadores y regresar a parasitarlos al cabo de uno o más días, en el momento correcto. Por ejemplo, durante la temporada reproductiva, las hembras de tordo buscan nidos durante el día en áreas de acción relativamente constantes (Hahn et al., 1999; Scardamaglia & Rebores, 2014) y una vez que localizan un nido, lo visitan repetidas veces para monitorear su progreso y volver a parasitarlo durante el periodo de puesta del hospedador (Scardamaglia et al., 2017). Además, las hembras no suelen regresar a los nidos que ya han parasitado para evitar la competencia entre hermanos (Ellison, Sealy, & Gibbs, 2006; Gloag, Fiorini, Rebores, & Kacelnik, 2014; Hahn et al., 1999; Scardamaglia et al., 2017; Ursino, Strong, Rebores, & Riehl, 2020).

El comportamiento de parasitismo genera demandas especiales en el procesamiento de la información ya que los parásitos deben recordar y actualizar constantemente la información acerca de los nidos, su progreso en el ciclo reproductivo (i.e., construcción, puesta, incubación temprana o tardía), si el nido permanece activo o ha sido depredado y si lo han parasitado previamente. Es decir, cuando las hembras están listas para depositar un huevo (cada día durante el ciclo ovulatorio) deben tomar la decisión de en qué nido ponerlo basándose en un

inventario de potenciales nidos de hospedadores. A esta estrategia de inventariar nidos se la ha denominado “book keeping” (Clayton, Reboreda, & Kacelnik, 1997) y se la ha relacionado con un mayor tamaño relativo del hipocampo y mayor neurogénesis hipocampal en la temporada reproductiva en tordos, pero solo en el sexo que busca y relocaliza nidos (Clayton et al., 1997; Guigueno, MacDougall-Shackleton, & Sherry, 2016; Reboreda, Clayton, & Kacelnik, 1996; Sherry, Forbes, Khurgel, & Ivy, 1993). En estos estudios, también se analizaron otras especies no parásitas de ictéridos (*A. badius*, *Agelaius phoeniceus*, *Quiscalus quiscula*) y se encontró que no sólo tienen un menor volumen relativo y menor neurogénesis en el hipocampo que las especies de tordos parásitos, sino que tampoco presentan dimorfismo sexual en esta región de cerebro (Clayton et al., 1997; Guigueno et al., 2016; Reboreda et al., 1996; Sherry et al., 1993).

A raíz de estas diferencias comportamentales tan marcadas entre sexos y especies asociadas al parasitismo, las cuáles a su vez se relacionan con cambios neuroanatómicos, se propuso que los tordos serían buenos candidatos para testear la Hipótesis de Especialización Adaptativa (Guigueno, 2015; Guigueno, Snow, MacDougall-Shackleton, & Sherry, 2014; Reboreda et al., 1996; Sherry et al., 1993). Sin embargo, una de las dificultades para poner a prueba dicha hipótesis en este grupo es encontrar una tarea de laboratorio similar a la de encontrar y relocalizar nidos de hospedadores, que pueda ser realizada por ambos sexos, y en la que las posibles diferencias en el desempeño no se deban a diferencias sexuales en motivación o habilidades motrices. Uno de los procedimientos utilizados hasta ahora (ver detalles en la siguiente sección) ha sido comparar el desempeño de hembras y machos en localizar una fuente de alimento y volver a la misma cierto tiempo después utilizando claves espaciales o visuales. Esta y otras aproximaciones asumen que el mecanismo

cognitivo subyacente en la búsqueda y relocalización de fuentes de alimento es el mismo que el utilizado para encontrar y volver a nidos de hospedadores unos días después. Esta premisa cuenta con el apoyo de un estudio realizado en tordos cabeza marrón (*M. ater*) en el que encontraron que estas eran consistentes en su desempeño en dos tipos de tareas: búsqueda de nidos en cautiverio y búsqueda de alimento (Davies & White, 2018).

Cognición en tordos

La selección natural puede modificar los mecanismos neuronales de manera que se incremente el “fitness” (Anderson & Finlay, 2014; Montgomery, Mundy, & Barton, 2016; Sherry et al., 1989). En este contexto, es plausible pensar que en aves parásitas de cría, las cuales tienen una mayor demanda de memoria espacial, su cognición y memoria espacial hayan sido modificadas por selección natural para ajustarse a las demandas ecológicas de esta estrategia reproductiva.

En las últimas décadas, varios trabajos han intentado encontrar una relación entre el parasitismo de cría, el mayor volumen relativo y neurogénesis del hipocampo y las capacidades cognitivas relacionadas con la memoria espacial, pero hasta el presente ha sido difícil demostrar que el dimorfismo sexual en el volumen relativo del hipocampo de los tordos parásitos de cría está asociado con diferencias sexuales en la capacidad de resolver tareas que demandan el uso de la memoria espacial (revisado en: Guigueno & Sherry, 2017; Sherry & Guigueno, 2019).

En un primer trabajo en tordos renegridos, Astié et al. (1998) estudiaron las diferencias sexuales en la capacidad de aprender una fuente de alimento utilizando claves de posición o visuales locales (color). Los autores utilizaron un panel en dos

dimensiones en los que los tordos debían encontrar el sitio con alimento entre 64 sitios posibles. La fuente de alimento estaba siempre en la misma posición (tratamiento “espacial” del experimento) o señalada por una tapa de color distinto cuya posición cambiaba al azar de ensayo a ensayo (tratamiento “visual” del experimento). Contrariamente a lo esperado, las hembras aprendieron más rápido que los machos a encontrar la fuente de alimento sólo cuando la misma estaba asociada con la clave visual, pero no se observaron diferencias sexuales cuando estaba asociada con claves espaciales (Astié, Kacelnik, & Reborada, 1998).

Más recientemente, Astié et al. (2015) evaluaron si existían diferencias sexuales en tordos renegridos en un aprendizaje discriminatorio utilizando claves de posición (derecha vs. izquierda) y claves visuales locales (rojo vs. verde). Los autores utilizaron un paradigma de discriminación-reversión, el cual consiste en entrenar a los animales a discriminar entre dos estímulos, en una primera instancia, y cuando la tarea se adquiere, la contingencia de la recompensa se invierte y el animal tiene que aprender a ignorar el estímulo que previamente estaba asociado con la recompensa (Shettleworth, 2010). En este trabajo, las hembras tuvieron un desempeño similar al de los machos en las fases de adquisición y reversión, ya sea con claves visuales como con claves espaciales (Astié, Scardamaglia, Muzio, & Reborada, 2015). Sin embargo, durante una posterior etapa de extinción, el desempeño de las hembras fue mejor que el de los machos, cuando los individuos fueron testeados hasta 50 días después del último ensayo recompensado tanto en el tratamiento con claves visuales como con claves espaciales (Astié et al., 2015).

Hace menos de un década, se empezaron a estudiar las capacidades cognitivas en otra especie parásita de cría del género *Molothrus* que habita el norte del continente: el tordo cabeza marrón. Guigueno et al. (2014) estudiaron las

diferencias sexuales en memoria espacial en una tarea del tipo “delayed matching to sample” en la que los sujetos debían volver a un sitio en el que habían encontrado alimento 24 hs antes, utilizando sólo claves de posición. Los autores utilizaron un panel cuadrado en dos dimensiones de más de 3 m² que contaba con ocho posibles fuentes de alimento. El estudio se realizó en sujetos “reproductivos” y “no reproductivos” para ver posibles diferencias en memoria espacial asociadas al momento en que se produce el aumento relativo del volumen del hipocampo y la búsqueda de nidos (Guigueno et al., 2014). Las hembras cometieron menos errores para encontrar el sitio previamente recompensado y utilizaron caminos más directos para llegar a éste que los machos, pero no se encontró un efecto del estado (reproductivo o no) en el que se encontraban los individuos (Guigueno et al., 2014).

En un trabajo posterior de estos autores, en el que también se utilizó un procedimiento del tipo “delayed matching to sample” pero esta vez usando claves de posición o visuales locales en pantallas táctiles, los autores observaron que tanto machos como hembras resolvían mejor la tarea utilizando claves de posición (Guigueno, MacDougall-Shackleton, & Sherry, 2015). Sin embargo y de manera contraria a lo esperado, los machos “reproductivos” tuvieron un desempeño similar o incluso mejor al de las hembras “reproductivas” en la tarea espacial con un intervalo de retención de hasta 60 segundos y no se encontraron diferencias sexuales en la tarea visual (Guigueno et al., 2015).

Además de testear capacidades cognitivas que demandan memoria espacial, White et al. han estudiado otras habilidades cognitivas en hembras de tordo cabeza marrón en cautiverio (revisado en White, 2019). Estos autores encontraron que las tordas son capaces de discriminar colores (blanco vs. negro), tamaño y patrones (liso vs. manchado) de huevos en nidadas artificiales y dichas preferencias son tenidas en

cuenta a la hora de decidir cuál nido parasitan entre varios disponibles (White, 2020; White, Ho, de los Santos, & Godoy, 2007). Además, las tordas mostraron ciertas capacidades numéricas, al discriminar entre 0 vs. 1, 1 vs. 2, 1 vs. 3 y 3 vs. 6 huevos presentes en las nidadas (White, 2019; White et al., 2007; White, Ho, & Freed-Brown, 2009).

Por último, las habilidades numéricas también fueron testeadas como tasas de cambio en el número de huevos en función del tiempo y se encontró que las tordas prefieren nidos en los cuales no sólo aumenta el número de huevos a lo largo de los días (“nidos activos”), sino que el aumento es específicamente un huevo por día (White, 2020; White et al., 2009). Estos resultados, aunque obtenidos a partir de experimentos en cautiverio, podrían dar cuenta de la existencia de una memoria tipo episódica en tordas, que contiene información interrelacionada acerca de la ubicación de los nidos (¿dónde?), si el nido está activo o no (¿qué?) y el grado de avance de la puesta (¿cuándo?). Un clásico ejemplo de este tipo de memoria en pájaros fue publicado por Clayton y Dickinson en 1998 usando a la especie *Aphelocoma coerulescens* como modelo. Los autores demostraron que esos córvidos eran capaces de recordar qué tipo de comida (larva = perecedera o maní = no perecedero) habían almacenado en cada ubicación, ya que si el intervalo entre esconder y recolectar el alimento era corto, preferían la larva, la cual no se había descompuesto aún, pero si el intervalo era largo, optaban por el maní (Clayton & Dickinson, 1998). Ese trabajo inspiró otros estudios en aves, incluyendo urracas (*Pica pica*), carboneros (*Poecile atricapillus*), picaflores (*Selasphorus rufus*) y palomas (*Columba livia*) (Marshall, Hurly, Sturgeon, Shuker, & Healy, 2013; revisado en: Salwiczek, Watanabe, & Clayton, 2010).

Objetivo general de la tesis

El objetivo general de este trabajo es poner a prueba la hipótesis de que las aves parásitas de cría, en particular los tordos renegridos y los tordos pico corto presentan diferencias sexuales en sus capacidades cognitivas asociadas a diferencias en el comportamiento de encontrar y recordar la ubicación de nidos de sus hospedadores. Estas dos especies difieren en el grado de participación de las hembras y los machos en la búsqueda y relocalización de nidos: en el tordo renegrido, sólo la hembra busca y relocaliza nidos, mientras que en el tordo pico corto ambos sexos participan en la búsqueda y relocalización de nidos. Además, estas especies presentan diferencias en el volumen relativo del hipocampo en la etapa reproductiva: dimorfismo, en el tordo renegrido, y monomorfismo, en el tordo pico corto. A partir de estas diferencias neuroanatómicas y comportamentales se derivan las siguientes predicciones generales que se pondrán a prueba: (1) las hembras de tordo renegrido resuelven mejor que los machos, tareas que requieren el uso de memoria espacial pero no difieren en su desempeño en tareas que requieren memoria visual; (2) las hembras y los machos de tordo pico corto no presentan diferencias sexuales en la resolución de tareas espaciales o visuales.

Objetivos específicos de la tesis

En el segundo capítulo de esta tesis, se abordará la comparación entre sexos de las dos especies de tordos en una tarea que consiste en aprender la ubicación de una fuente de alimento usando claves de posición y visuales locales. Este diseño difiere al realizado previamente en tordos ya que el aprendizaje se realizará con ambos tipos

de claves presentes (en simultáneo), pero se evaluará el desempeño de los individuos en un ensayo donde la clave visual local ya no resulte informativa, dejando sólo la clave de posición como guía para ubicar la fuente de alimento. De esta manera, será posible conocer si existen diferencias sexuales en el uso de claves de posición que fueron aprendidas en un contexto con otros tipos de claves presentes (i.e., claves visuales locales). Se espera que existan diferencias sexuales en el uso de la clave espacial en tordo renegrado, por sus diferencias comportamentales de búsqueda y relocalización de nidos y en la neuroanatomía, pero no se esperan dichas diferencias en tordo pico corto, ya que ambos sexos realizan las tareas de búsqueda de nidos y no se han reportado diferencias sexuales en el volumen relativo del hipocampo.

En el tercer capítulo, se trabajará con ambos sexos de tordo renegrado y se estudiará otra capacidad cognitiva como lo es la flexibilidad comportamental. Dado que las hembras son quienes monitorean el progreso de los nidos a diario y deben remover de su inventario los nidos depredados y los ya parasitados (para así evitar el parasitismo repetido de un mismo nido), se espera que las hembras sean más flexibles que los machos, debido a la mayor demanda que tienen éstas en procesar información cambiante. Los animales serán evaluados en un paradigma de discriminación-reversión de dos claves de posición (derecha vs. izquierda) y dos patrones de formas (X vs. O). La flexibilidad será evaluada en la fase de reversión de la contingencia del estímulo asociado a la recompensa y en este caso, se espera que las hembras reviertan más rápido que los machos. Este capítulo abordará la discriminación entre patrones en tordos, lo cual no ha sido estudiado previamente mediante este paradigma, a la vez que comparará el desempeño entre las etapas de adquisición y reversión del aprendizaje, lo cual no ha sido reportado en la especie.

En el cuarto capítulo, nuevamente se trabajará con ambos sexos de tordo

renegrido, pero en esta oportunidad, los individuos serán evaluados en dos tipos de experimentos en tareas del tipo "delayed matching to sample" con el objetivo de evaluar su desempeño en tareas que requieren el uso de memorias más cortas. Uno de los experimentos se desarrollará en un espacio mayor y con un intervalo de retención de 6-7 minutos. En este caso, los individuos deberán buscar y relocalizar la fuente de alimento siguiendo sólo claves de posición. El otro experimento se hará en un espacio reducido, en jaulas operantes con dos teclas de respuesta y el intervalo de retención será de 2 s en la condición estándar. Este experimento se hará usando claves de posición y de color para poder comparar las dos situaciones. Una vez concluida esta etapa de manera exitosa, los individuos serán testeados con intervalos de retención más prolongados (hasta 124 s).

Este último capítulo se enmarca en una idea formulada a partir de estudios recientes que estipulan que las mejores capacidades espaciales de las hembras no se expresan en cualquier tipo de tarea y que dependen de la afinidad o similitud entre la demanda en la memoria generada por la tarea y la demanda ecológica natural que enfrenta el animal (Guigueno & Sherry, 2017; Sherry & Guigueno, 2019). Es decir, en tareas donde el uso del espacio sea mayor y la memoria requerida más larga, las hembras tendrán una ventaja sobre los machos, pero en el caso contrario, es posible que las diferencias sexuales no se aprecien por un compromiso entre diferentes tipos de habilidades espaciales, ya sea por incompatibilidad entre distintos sistemas de memorias (Sherry & Schacter, 1987) o por los costos asociados a la especialización en un tipo de habilidad cognitiva (Cole, Morand-Ferron, Hinks, & Quinn, 2012; Kotrschal et al., 2013).

Para este capítulo se formularon dos predicciones contrapuestas: (1) en el caso de que no exista tal compromiso entre sistemas de memorias o habilidades

espaciales, se espera que las hembras sean mejores que los machos para recordar la posición asociada a la fuente de alimento en ambas tareas, pero no se esperan diferencias sexuales cuando la tarea involucre recordar el color asociado a la recompensa; sin embargo, (2) si el compromiso entre distintos tipos de memorias existe, entonces se espera que no haya diferencias sexuales en las tareas estudiadas, ya que serán testeados en tareas que involucran memorias de muy corto plazo y desplazamientos reducidos (sobre todo en el caso del segundo experimento).

Capítulo 2. Uso de claves espaciales en tordo renegrado y tordo pico corto

El contenido de este capítulo fue publicado en: Lois-Milevicich, J., Kacelnik, A., & Reboreda, J. C. (2021) Sex differences in the use of spatial cues in two avian brood parasites. *Animal Cognition*, 24, 205–212. <https://doi.org/10.1007/s10071-020-01434-8>

Resumen

El tordo renegrado y el tordo pico corto son aves parásitas de cría interespecíficas que buscan y localizan nidos de hospedadores durante el día y regresan luego de uno o varios días a poner un huevo antes del amanecer. Durante la búsqueda y localización de nidos, los tordos tienen disponible información espacial sobre la ubicación y características visuales del entorno, pero estas últimas se vuelven menos salientes cuando los nidos son visitados por las hembras para la puesta de huevos lo cual ocurre en condiciones de baja luminosidad. A raíz de esto, surge la pregunta sobre cómo interactúan los distintos tipos de información y si existen especializaciones comportamentales dependientes del sexo de los tordos, dado que, en el tordo renegrado, sólo las hembras parasitan nidos, mientras que en el tordo pico corto ambos sexos realizan las visitas exploratorias y de puesta en conjunto. Machos y hembras de ambas especies fueron entrenados a localizar una fuente de comida señalada por claves asociadas de color y de posición. A continuación, se evaluó el desempeño de los tordos cuando se desplazó la clave de color haciéndola no informativa (claves disociadas). No hubo diferencias entre los sexos, ni entre las especies en la adquisición de la etapa de claves asociadas. Cuando la clave de color

fue desplazada, los tordos de ambos sexos y especies visitaron menos posiciones no recompensadas hasta llegar a la recompensa que lo esperado por azar, lo cual indicaría que fueron capaces de retener la posición como una clave informativa. En esta etapa, sin embargo, las hembras de tordo renegrido, pero no las de tordo pico corto fueron mejores que los machos de su especie, visitando menos posiciones no recompensadas hasta llegar a la recompensa y teniendo recorridos más directos a la fuente de comida. Estos resultados son consistentes con una mayor dependencia de la memoria espacial, como se espera en hembras de tordo renegrido debido a su especialización en el comportamiento de búsqueda de nidos.

Introducción

Los tordos son aves que parasitan nidos de otras especies, las cuales proveen el cuidado parental a huevos y pichones parásitos (Ortega, 1998). Las búsquedas de potenciales nidos y visitas a los mismos se llevan a cabo durante el día (De Mársico & Reboreda, 2008; Gloag et al., 2013; Rothstein, Yokel, & Fleischer, 1986; Scardamaglia et al., 2017), momento en el cual, presuntamente, los tordos realizan un monitoreo del progreso de los nidos disponibles (White, 2020). Sin embargo, las visitas de parasitismo, en las que las hembras ponen el huevo, ocurren en otro momento del día: previo al amanecer (Gloag et al., 2013; Peer & Sealy, 1999; Scardamaglia et al., 2017, 2018), cuando las condiciones lumínicas son peores. En estas visitas, se ha observado que los tordos no buscan y recorren toda el área de acción, sino que vuelan directo desde el dormidero a un nido en particular (Scardamaglia et al., 2018). Esta navegación tan precisa no puede estar guiada por claves visuales locales respecto al nido elegido, ya que son muy poco visibles cuando los tordos salen del

dormidero. Por lo tanto, es plausible pensar que los animales están utilizando una memoria espacial para la navegación (basada en claves visuales más generales y no relacionadas con el nido target), idea que es apoyada por los estudios neuroanatómicos que han encontrado un mayor desarrollo relativo del hipocampo (Clayton et al., 1997; Reboreda et al., 1996) y una mayor neurogénesis hipocampal en la temporada reproductiva, en el sexo asociado a la búsqueda y localización de nidos (Guigueno et al., 2016): las hembras, en tordo renegrado (Gloag et al., 2013; Scardamaglia et al., 2017; Scardamaglia & Reboreda, 2014) y tordo cabeza marrón (Hahn et al., 1999) y ambos sexos en tordo pico corto (Scardamaglia et al., 2018; Scardamaglia & Reboreda, 2014).

Para resumir, los tordos buscan y monitorean nidos pudiendo utilizar claves espaciales (i.e., que le permiten posicionar el nido elegido y comprenden claves visuales distales y puntos de referencia (e.g., antena, ruta, camino, laguna) que permiten crear un mapa mental) y claves visuales locales (i.e., características del nido elegido, como el color y forma), pero al momento de parasitar estos nidos, las claves visuales locales se vuelven menos salientes. A raíz de esto, surge la pregunta sobre cómo interactúan estas diferentes fuentes de información sensorial y si existen diferencias sexuales en el uso y dependencia de cada tipo de información.

En este capítulo, se estudiaron las diferencias sexuales en el uso de claves espaciales y visuales en tordo renegrado y tordo pico corto. Para ello se entrenaron hembras y machos de ambas especies para encontrar una fuente de alimento que estaba indicada con claves espaciales (i.e., posición) y visuales (i.e., color) asociadas. El desempeño de los individuos en encontrar la fuente de alimento fue evaluado en una siguiente etapa, donde se desplazó la clave de color para hacerla no informativa (claves disociadas) y poder evaluar qué información retuvieron de la clave de

posición en un contexto donde no les era necesario almacenar ese tipo de información. Se espera que existan diferencias sexuales en tordo renegrado, por las diferencias que presenta cada sexo en el comportamiento de búsqueda y relocalización de nidos y en la neuroanatomía, pero no se esperan dichas diferencias en tordo pico corto, ya que ambos realizan las tareas de búsqueda y monitoreo de nidos y no se han reportado diferencias sexuales en el volumen relativo del hipocampo.

Materiales y métodos

Animales

Se utilizaron seis hembras y cuatro machos de tordo pico corto, *M. rufoaxillaris*, y seis hembras y siete machos de tordo renegrado, *M. bonariensis*. Los individuos utilizados fueron sexados e identificados como adultos por su plumaje (Ursino, Facchinetti, & Rebores, 2012). Los tordos pico corto fueron sexados utilizando la mancha axilar rufa (generalmente más reducida en hembras (Cabezas et al., 2011)) y el peso como indicadores. Los tordos pico corto fueron capturados utilizando trampas de piso tipo “walk-in” y redes de niebla en el municipio de Magdalena, provincia de Buenos Aires, Argentina (35° 80' 80" S, 57° 82' 30" W) y en Ciudad Universitaria, Ciudad de Buenos Aires, Argentina (34° 32' 33" S 58° 26' 25" W), durante enero de 2017, mientras que los tordos renegrados fueron capturados usando los mismos métodos en Ciudad Universitaria entre agosto y octubre de 2017. Luego de las capturas, los individuos fueron alojados en jaulas de metal de 120 x 40 x 40 cm (largo x ancho x altura) en grupos de hasta tres aves por jaula. Las jaulas se mantuvieron visualmente aisladas,

pero no tenían aislamiento acústico. Los individuos fueron mantenidos bajo un ciclo de luz natural, a temperatura ambiente (entre 18 y 30 °C).

La alimentación se basó en una mezcla comercial de semillas para canario que contenía semillas de alpiste (*Phalaris canariensis*), semillas de lino (*Linum usitatissimum*) y semillas de colza (*Brassica napus*) administrada a diario en comederos colgantes y larvas y pupas de *Tenebrio molitor* tres veces por semana, cinco insectos por pájaro. Las aves fueron mantenidas en cautiverio al menos 15 días previos al inicio del entrenamiento (tordo pico corto: 15-27 días; tordo renegrado: 87-97 días). Durante la etapa experimental, todo el alimento era removido de las jaulas entre las 17:00 y 18:00, hasta el inicio de la sesión a la mañana siguiente, alrededor de las 8:00 o 9:00. Luego de cada sesión experimental, la cual terminaba entre las 11:30 y 12:00, los individuos volvían a tener acceso *ad libitum* a la comida. El peso de los tordos se mantuvo estable en el transcurso del experimento.

Los experimentos se llevaron a cabo dentro de la época reproductiva de los tordos: durante febrero-marzo de 2017 para tordo pico corto y durante diciembre de 2017 para tordo renegrado. Una vez finalizado los experimentos, los pájaros fueron liberados.

Arena experimental y procedimientos

La arena experimental consistió en un tablero de madera de 40 x 40 x 2 cm (largo x ancho x altura) con 36 pocillos cóncavos de 1 cm de diámetro y 0,5 cm de profundidad distribuidas regularmente en un arreglo de 6 x 6. Cada pocillo estaba cubierto por una tapita de madera de 2 cm de diámetro y 0,2 cm de grosor que podía rotar dejando libre el acceso al pocillo.

Los experimentos se realizaron en las mismas jaulas donde residían los animales. Cada sesión diaria consistió en dos ensayos de 5 minutos cada uno con un intervalo entre ensayos de 8 minutos. Antes de cada sesión, la jaula fue dividida en tres partes de 40 x 40 x 40 cm por divisores de acrílico opacos. Uno de los laterales de la jaula era utilizado para testear al individuo experimental. El medio de la jaula se utilizó para mantener al individuo experimental antes del inicio de la sesión y durante el intervalo entre ensayos. El otro lateral de la jaula se utilizó para mantener a los restantes individuos de la jaula que no estaban siendo testeados (Fig. 2.1). El orden en que los animales fueron testeados fue asignado aleatoriamente entre individuos y entre jaulas. Cada ensayo fue grabado utilizando una microcámara colocada en el techo de la jaula, sobre la arena experimental, la cual estaba conectada a una videograbadora tipo PVR (Portable Video Recorder, PV-500 ECO, LawMate Int., Taiwán).

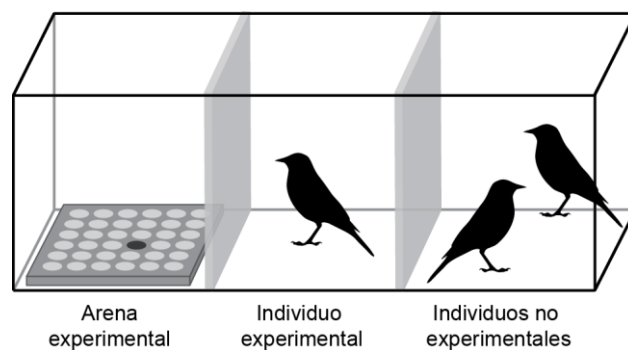


Figura 2.1. Esquema representativo de la jaula donde se condujeron los experimentos. Uno de los laterales de la jaula fue utilizado para testear al individuo en la arena experimental. En la parte central se mantuvo a éste individuo experimental antes del inicio de la sesión y durante el intervalo entre ensayos, mientras los restantes individuos de la jaula estaban aislados visualmente en el otro lateral. Los tordos no están representados a escala. Ilustración: Raúl Orencio Gómez.

Las aves fueron entrenadas para recuperar comida (semillas de mijo) de la arena experimental siguiendo un protocolo de una sesión diaria con dos ensayos iguales basándose en el esquema temporal de la Tabla 2.1. Si fallaban en encontrar la comida en una sesión, ésta se repetía al día siguiente; si fallaban en dos sesiones consecutivas, se retrocedía a la etapa anterior. El entrenamiento duró entre 8 y 9 días, excepto para tres tordos renegridos (dos hembras y un macho) que tardaron 14 días y para tres tordos pico corto (una hembra y dos machos) que debieron ser reentrenados y su entrenamiento total fue entre 15 y 17 días. Durante el entrenamiento, todas las tapitas cobertoras eran del mismo color (marrón claro). Luego de que las aves completaran el entrenamiento, se dio inicio a la siguiente etapa en la cual sólo un pocillo contenía las semillas y mantenía la misma ubicación entre ensayos para cada individuo. La ubicación del pocillo con comida fue seleccionada aleatoriamente entre individuos. Este pocillo además de identificarse por su ubicación estaba señalado por una tapa de diferente color (roja). Por lo tanto, en esta etapa, los sujetos podían encontrar la comida siguiendo dos claves redundantes: la posición y el color diferencial (claves asociadas). El criterio para finalizar esta etapa fue que el individuo visitara tres o menos pocillos no recompensados antes de encontrar la recompensa durante tres ensayos consecutivos. Luego de finalizar esta etapa, las claves de posición y color fueron disociadas: la comida se mantuvo en la posición previa, pero la tapa roja se colocó en una posición aleatoria diferente a la previa (Fig. 2.2).

Tabla 2.1. Esquema utilizado para el entrenamiento de tordo renegrido y tordo pico corto para recuperar comida de la arena experimental.

Sesión	Pocillos con comida	Semillas por pocillo	Pocillos descubiertos	Pocillos semi-cubiertos	Pocillos cubiertos
1	16	2	36	0	0
2	16	2	18	18	0
3	16	2	0	18	18
4	16	2	0	0	36
5	8	5	0	0	36
6	4	10	0	0	36
7	2	20	0	0	36
8	1	40	0	0	36

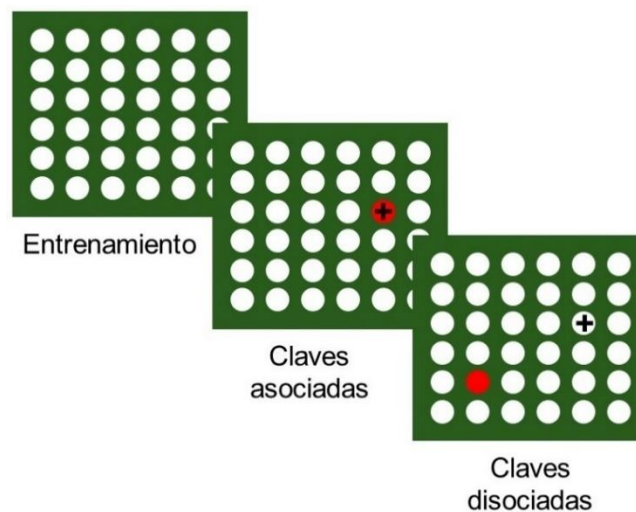


Fig. 2.2. Diagrama esquemático de las tres etapas que formaron parte del experimento. Las aves comenzaron con un entrenamiento, donde todas las tapas eran del mismo color y la comida podía encontrarse en varias ubicaciones. Luego pasaron a una etapa de claves asociadas, donde había sólo un pocillo con comida (+) el cuál estaba señalado por una ubicación constante (siempre la misma para un mismo individuo) y un tapa roja, diferente a las restantes. Para finalizar, las aves fueron testeadas con las claves disociadas, donde la ubicación de la comida se mantuvo, pero el tapa roja cambió a otra posición no recompensada.

La cantidad de semillas diarias se calculó de modo tal que las aves consumieran menos del 3 % de su masa corporal de mijo en concepto de recompensas y no bajara la motivación debido a la saciedad del pájaro. Para ello se tuvo en cuenta el peso máximo de 100 semillas de mijo perlado de la especie *Pennisetum glaucum L.* en condiciones normales (Aparna, Hash, Yadav, & Vadez, 2014) como referencia. Estas precauciones se tuvieron en particular consideración porque los dos ensayos diarios estaban muy cercanos en el tiempo y se necesitaba mantener alta la motivación de los individuos a lo largo de toda la sesión experimental, la cual tenía una duración de 18 min aproximadamente.

Análisis de los datos

Para cada ensayo, se registró la latencia y el número de visitas a pocillos sin comida hasta que el individuo recuperó la comida. Se consideró una visita si el sujeto tocaba la tapa con el pico, sin importar si el pocillo ya se encontraba abierto o si éste había sido tocado previamente. Por lo tanto, en algunos ensayos, el número de visitas fue superior al número de pocillos en la arena experimental (36). En la etapa de claves asociadas, se calculó el número de sesiones que los individuos tardaron en llegar al criterio de aprendizaje estipulado. En el ensayo en que las claves de posición y color se disociaron, se registró la latencia y el número de visitas a pocillos sin comida hasta que el individuo recuperó la comida y se calculó el índice de direccionalidad de éste recorrido. Este índice fue estimado como una división entre la distancia mínima teórica entre el primer pocillo que el individuo visitó y el pocillo dónde se encontraba la comida y el recorrido mínimo observado (Benhamou, 2004). La distancia mínima teórica fue calculada como largo de una línea recta entre los pocillos mencionados y

el recorrido mínimo observado fue definido como la sumatoria de las distancias lineales entre los pocillos visitados de manera consecutiva (Fórmula 2.1). Este índice ayuda a entender mejor cómo los animales recorrieron la arena experimental y si abrieron pocillos cercanos (recorridos más cortos) o pocillos lejanos (recorridos más largos) al pocillo con la comida. Este estimador tiene un rango que varía desde valores cercanos a cero (recorridos largos y tortuosos) a uno (recorrido directo). Si un individuo fue directo al pocillo con comida, se le asignó el valor de uno en este índice.

Fórmula 2.1

$$I = \frac{d_{min}T}{d_{min}O} = \frac{d_{(P_1-P_R)}}{d_{(P_1-P_2)} + d_{(P_2-P_3)} + d_{(P_3-P_i)} + d_{(P_i-P_R)}} = \frac{d_{(P_1-P_R)}}{\sum_{i=1;R-1} d_{(P_i-P_{i+1})}}$$

Dónde I es el índice de direccionalidad del recorrido, $d_{min}T$ es la distancia mínima teórica entre dos pocillos y $d_{min}O$ es la distancia mínima observada. P_1, P_2, P_3, P_i son los pocillos visitados en primer, segundo, tercer e i -ésimo lugar. P_R es el último pocillo y corresponde al pocillo asociado a la recompensa.

Análisis estadístico

Las especies se analizaron de manera independiente ya que fueron testeadas en diferentes momentos. Se construyeron modelos lineales generalizados (GLM) usando una distribución Binomial Negativa (función de enlace: log) para evaluar las diferencias en el número de sesiones hasta llegar a criterio cuando las claves de posición y color estaban asociadas y para la variable del número de visitas a pocillos sin comida hasta llegar al pocillo con comida durante el ensayo de claves disociadas.

La latencia y el índice de direccionalidad del recorrido también fueron estudiados mediante GLMs, pero usando la distribución Gamma (función de enlace: inversa) para las latencias y la distribución Beta (función de enlace: logit) para los índices. El sexo fue incluido en todos los modelos como un factor fijo. Los GLMs fueron hechos usando el paquete de R, glmmTMB (Brooks et al., 2017). Para cada modelo se hizo un análisis de los residuos mediante un gráfico de dispersión de residuos vs. predichos y un QQ-plot en el cual se evaluó que no hubiese una desviación significativa de los cuantiles observados respecto de los teóricos. Estos análisis se hicieron usando el paquete de R, DHARMA (Hartig, 2020). Dos individuos de tordo renegrado (uno de cada sexo) debieron ser removidos del análisis del ensayo de claves disociadas debido a su comportamiento atípico (el valor de errores que mostraron superaba los 15 desvíos estándar de la media de su grupo). Además, una hembra de tordo pico corto no pudo ser incluida en el análisis porque no encontró la fuente de alimento durante este ensayo.

Para evaluar si en el ensayo de claves disociadas los individuos encontraron la comida visitando menos pocillos sin comida que lo esperado por azar, se generaron 1000 muestras con reposición a partir del grupo de números de visitas a pocillos sin comida previo a encontrar la comida para cada especie. Los tamaños de las muestras coincidieron con con el número de individuos testeados para cada especie, agrupando los datos de sexo. Se calculó la media de cada muestra generada por “bootstrap” y a partir de estos valores se generó una distribución de medias. A partir de esta distribución se calculó el intervalo de confianza del 95% (IC_{95}) de la media poblacional como el intervalo entre los cuantiles 0,025 y 0,975 de la distribución por “bootstrap”. Por último, se comparó si el valor esperado de una distribución hipergeométrica negativa con los parámetros de nuestro experimento ($E(X) = \mu =$

18.5) estaba incluido en el IC₉₅. Esta distribución asume un desempeño por azar, con lo cual, si el valor 18,5 se encuentra dentro del IC₉₅ de la distribución por “bootstrap”, entonces no es posible descartar la posibilidad de que las aves encontraron el pocillo con comida por azar. Esta distribución describe una búsqueda sin reposición, sin embargo, los individuos solían visitar algunos pocillos de manera reiterativa. En ese caso, el valor esperado de una distribución con reposición sería 36. Todos los análisis estadísticos fueron realizados usando R 3.6.3 (R Core Team, 2020).

Resultados

Todos los individuos aprendieron a recuperar la comida cuando las claves de posición y color estaban asociadas. El número de sesiones hasta llegar a criterio varió entre 2 y 11 para tordos renegrado y entre 3 y 7 para tordos pico corto (Fig. 2.3), no encontrándose diferencias significativas entre sexos (GLM, tordo renegrado: $p = 0,944$; tordo pico corto: $p = 0,082$).

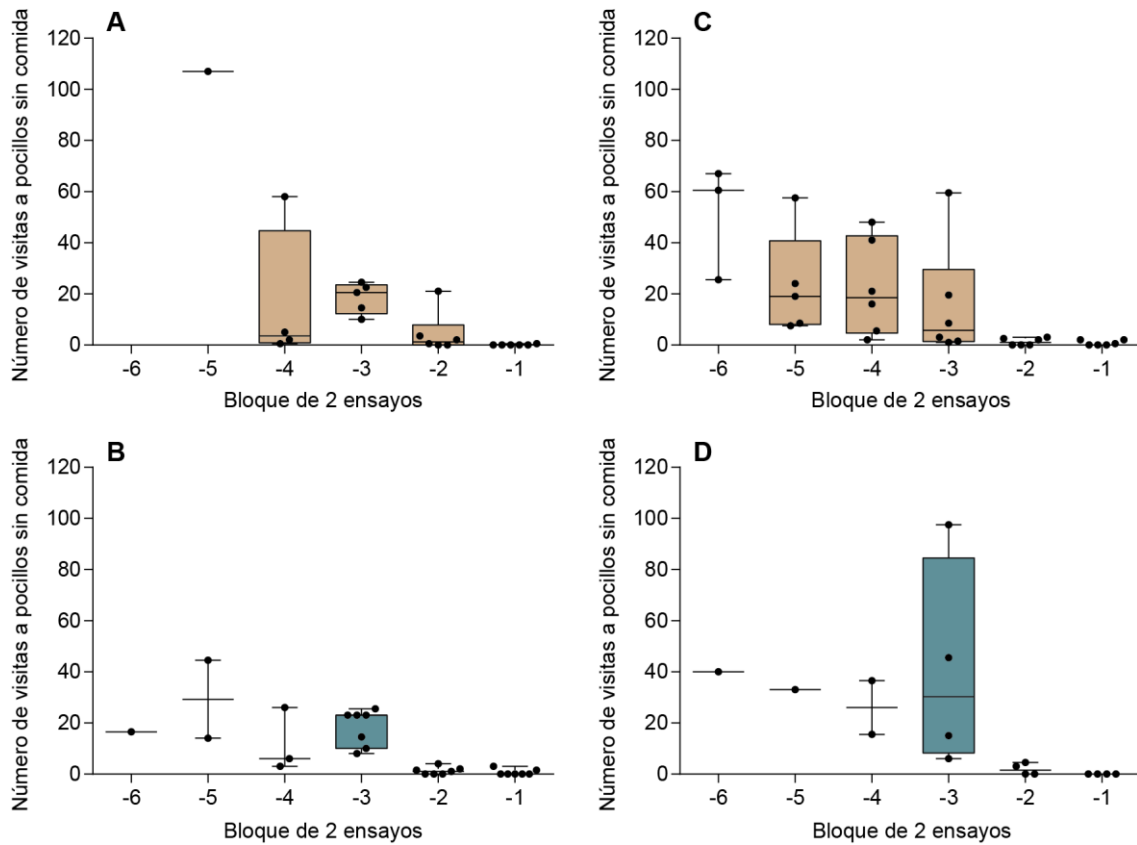


Figura 2.3. Número de visitas a pocillos sin comida hasta encontrar la comida. A la izquierda se graficaron los tordos renegridos (A) hembras y (B) machos; a la derecha se graficaron los tordos pico corto (C) hembras y (D) machos durante la etapa de claves de posición y color asociadas. La posición se mantuvo fija para un mismo individuo durante todas las sesiones de esta etapa. Cada punto representa la media de un individuo de dos ensayos consecutivos (una sesión). En el eje x se representan los bloques de dos ensayos previos al ensayo donde las claves se disociaron (día 0). Dado que el número de ensayos de claves asociadas fue variable entre individuos, el número de individuos decrece a medida que aumentan los ensayos previos al ensayo de disociación (eje x hacia la izquierda). Por motivos comparativos, no se muestra los datos de los bloques entre los días -7 a -11. Los boxplots señalan la mediana, intercuartiles y rango de los datos.

Durante el ensayo de claves asociadas, las hembras de tordo renegrado visitaron menos pocillos sin comida que los machos hasta encontrar la fuente de alimento (GLM, $p = 0,03$), pero no se encontraron diferencias sexuales en tordo pico corto (GLM, $p = 0,78$) (Fig. 2.4A). Las hembras de tordo renegrado también tuvieron recorridos más directos que los machos conspecíficos para localizar la fuente de alimento (GLM, $p = 0,04$), pero estas diferencias no se encontraron en tordo pico corto (GLM, $p = 0,189$) (Fig. 2.4B). Para ambas especies, el número de visitas a pocillos sin comida antes de localizar la fuente de alimento fue menor que lo esperado por azar (IC_{95} por "bootstrap", tordo renegrado: 3,36-8,46; tordo pico corto: 3,78-15,78).

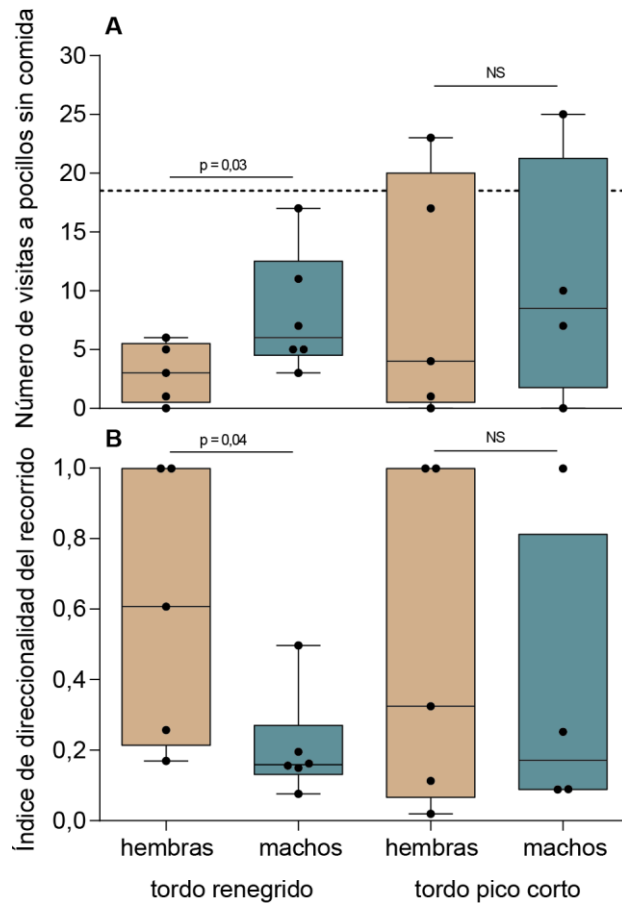


Figura 2.4. (A) Número de visitas a pocillos sin comida antes de localizar la fuente de alimento y (B) índice de direccionalidad del recorrido para el ensayo con las claves de posición y color disociadas. La línea gris en el gráfico superior indica el número de visitas esperado por azar (18,5). Los boxplots señalan la mediana, intercuartiles y rango de los datos. Los puntos representan los datos individuales.

Respecto a la preferencia entre los dos tipos de claves en el ensayo de disociación, no se encontró una clara tendencia dado que algunos individuos tocaron la clave de color antes de visitar la posición (Tabla 2.2) mientras otros individuos fueron directo a la posición asociada con la recompensa.

Tabla 2.2. Número de individuos por sexo y especie que tocaron la tapa de color antes de ir a la ubicación de la comida, es decir, eligieron la clave de color antes que la de posición en el ensayo con las claves disociadas del número final de individuos incluidos en el análisis.

	Tordo renegrido	Tordo pico corto
Hembras	4/5	4/6
Machos	4/6	3/4

Discusión

No se encontraron diferencias sexuales en el aprendizaje de búsqueda del pocillo con comida cuando el mismo estaba señalado por claves de posición y color. Pero cuando la clave de color se desplazó a un pocillo no asociado con la recompensa, los individuos de ambas especies visitaron menos pocillos sin comida hasta encontrar la recompensa que lo esperado por azar, lo cual indica que recordaban la ubicación del pocillo con comida. En esta etapa de claves disociadas, las hembras de tordo renegrido, pero no las de pico corto fueron mejores que los machos conspecíficos, visitando menos pocillos sin comida y teniendo trayectorias más directas hasta encontrar el pocillo con comida. Estos resultados muestran un mejor desempeño espacial en hembras de tordo renegrido, respecto a los machos conspecíficos, lo cual era lo esperado dada su especialización en buscar y relocalizar nidos de hospedadores. Estos resultados son consistentes con los de un trabajo previo de Guigueno et al. (2014) en el que mostraron que en el tordo cabeza marrón, una especie que muestra el mismo comportamiento sexo-específico de búsqueda de nidos para parasitar, las hembras fueron mejores que los machos en una tarea espacial. Sin embargo, cabe destacar que existe otra interpretación posible de los

resultados acá presentados y es que los machos de tordo renegrado podrían tener una mayor sensibilidad que las hembras a fenómenos como el ensombrecimiento, en el cual la asociación de un estímulo débil con la recompensa se ve atenuado cuando éste se presenta junto a un estímulo más intenso (Pavlov, 1927). En este caso, la posición debería representar el estímulo débil y el color, el intenso. De esta manera, la asociación de la posición con la recompensa se vería más comprometida en machos que en hembras.

Estudios en diferentes especies de passeriformes, entre ellos, tordos cabeza marrón encontraron que el cautiverio disminuye el volumen del hipocampo (Day, Guerra, Schlinger, & Rothstein, 2008; LaDage, Roth II, Fox, & Pravosudov, 2009; Tarr, Rabinowitz, Imtiaz, & DeVoogd, 2009). Si bien la permanencia en cautiverio de ambas especies en este trabajo fue diferente (tordo pico corto: 15-27 días; tordo renegrado: 87-97 días), este efecto no puede explicar las diferencias encontradas, ya que la especie que presentó las diferencias sexuales es la que estuvo mayor cantidad de tiempo en cautiverio.

Las aves parásitas de cría tienen un comportamiento muy especializado de búsqueda de nidos para parasitar. La búsqueda y el monitoreo de los mismos ocurre durante el día (De Mársico & Rebores, 2008; Gloag et al., 2013; Rothstein et al., 1986; Scardamaglia et al., 2017), pero el evento de parasitismo ocurre antes del amanecer, en condiciones de muy baja luminosidad y con un desplazamiento directo desde el dormitorio hasta el nido a parasitar (Gloag et al., 2013; Peer & Sealy, 1999; Scardamaglia et al., 2017, 2018). Así pues, el recorrido directo que las hembras realizan desde el dormitorio hasta el nido del hospedador que visitaron los días previos (Scardamaglia et al., 2018) debe estar guiado por la memoria más que por una detección sensorial del nido. Aunque las claves de color podrían servir para

identificar los potenciales nidos durante las búsquedas diurnas, éstas no pueden ser usadas como señalizaciones del nido al momento del parasitismo. Por lo tanto, el escenario más plausible es que luego de identificar un nido apropiado, el ave parásita incorpore ese hallazgo a un mapa cognitivo pre-existente de su área de acción (O'Keefe & Nadel, 1978) listo para ser usado en el momento del parasitismo. En dicho momento, el ave podría navegar desde su dormitorio hasta el nido seleccionado utilizando "landmarks" conspicuos incorporados en su propia memoria espacial. Este mecanismo de navegación contrasta con el formulado para otras especies de aves, en el cual la localización de un objetivo específico se hace utilizando estímulos sensoriales visuales como "hitos" o guías que orientan la navegación (Feenders & Smulders, 2011; Gray, Bloomfield, Ferrey, Spetch, & Sturdy, 2005; Hornsby, Hurly, Hamilton, Pritchard, & Healy, 2014; Hurly, Fox, Zwueste, & Healy, 2014; Kelly, 2010; Pearce, Graham, Good, Jones, & McGregor, 2006; Pritchard, Hurly, & Healy, 2015; revisado en: Gould, Kelly, & Kamil, 2010).

Las diferencias sexuales en el uso de claves espaciales han sido extensamente estudiadas en mamíferos (Bettis & Jacobs, 2013; Galea, Kavaliers, & Ossenkopp, 1996; Gaulin & FitzGerald, 1986, 1989; Gaulin, FitzGerald, & Wartell, 1990, revisado en: Coluccia & Louse, 2004). En cuanto a las aves, varios estudios han investigado las preferencias por el uso de claves espaciales o visuales en especies con alta demanda de memoria espacial como las aves que almacenan alimento y las nectarívoras y han encontrado que, de manera general, estas especies prefieren el uso de claves espaciales (distales) sobre las claves locales de color (Brodbeck, 1994; Brodbeck & Shettleworth, 1995; Clayton & Krebs, 1994; Hurly & Healy, 1996, 2002), aunque no todos los resultados apoyan esta idea (Feenders & Smulders, 2011). En contraste, aquellas especies que no tienen altas demandas de memoria espacial no muestran un

claro patrón en la preferencia por el uso de estos dos tipos de claves (Brodbeck, 1994; Clayton & Krebs, 1994; Mayer & Bischof, 2012).

Las diferencias sexuales en la preferencia por el uso de claves espaciales o de color ha sido menos estudiado en las aves (Hodgson & Healy, 2005; Vallortigara, 1996). Vallortigara (1996) no encontró diferencias sexuales en pollitos *Gallus gallus domesticus* en una tarea de aprendizaje cuando las claves de color y posición estaban asociadas, pero cuando las claves fueron disociadas, las hembras se desempeñaron mejor en la tarea en la cual importaba la clave de color, mientras que los machos fueron mejores en la tarea en la cual debían guiarse por la posición. Por el contrario, Hodgson y Healy (2005) encontraron que las hembras y machos de la especie de carbonero *Parus major* que habían aprendido a encontrar comida utilizando claves de color y posición asociadas, al disociar estas claves, no mostraban diferencias sexuales en el uso de cada tipo de clave. Los resultados de este capítulo en tordo renegrado y tordo pico corto se encuentran en línea con este último trabajo, ya que vimos que el uso de estos tipos de claves en ambas especies es variable y no parecería existir una diferencia entre sexos. Algunos individuos (15/21) visitaron antes el pocillo con tapa roja y luego se guiaron por la clave de posición, mientras que otros (2/21), fueron directo al pocillo con la comida, ignorando por completo la clave de color desplazada. En 2009, LaDage et al. publicaron un trabajo en la especie de carbonero *Poecile gambeli*, donde reportaban que pájaros que habían aprendido a encontrar comida en un comedero con claves de posición y color asociadas, al disociarlas, inspeccionaban antes el comedero asociado al color correcto y luego visitaban los comederos en las posiciones correctas (LaDage, Roth, Fox, & Pravosudov, 2009). Este y otros resultados (Healy & Krebs, 1992a, 1992b; Hodgson & Healy, 2005; Morandi-Raikova, Vallortigara, & Mayer, 2020) no son consistentes con

la idea de que en especies con alta demanda de memoria espacial, la memoria por las claves espaciales siempre tiene prioridad sobre la memoria por otro tipo de claves no espaciales (Brodbeck, 1994; Brodbeck & Shettleworth, 1995; Clayton & Krebs, 1994; Hurly & Healy, 1996, 2002).

Para concluir, los resultados de este capítulo son consistentes con una asociación entre adaptaciones en la cognición, la neuroanatomía y las demandas ecológicas sexo-específicas (Clayton et al., 1997; Guigueno & Sherry, 2017; Sherry, 2006; Sherry & Guigueno, 2019), lo cual fue evaluado en dos especies de tordos.

Capítulo 3. Flexibilidad comportamental en tordo renegrado

El contenido de este capítulo fue publicado en: Lois-Milevicich, J., Cerrutti, M., Kacelnik, A., & Reboresda, J. C. (2021) Sex differences in learning flexibility in an avian brood parasite, the shiny cowbird. *Behavioural Processes*, 189, 104438.
<https://doi.org/10.1016/j.beproc.2021.104438>

Resumen

Las hembras de tordo renegrado buscan y localizan nidos de hospedadores, sincronizando el parasitismo con la puesta del hospedador. Este comportamiento es específico de las hembras, ya que ellas realizan estas actividades sin la asistencia de los machos. Se cree que las tordas generan una “inventario” mental de nidos de hospedadores disponibles, el cual debe ser actualizado cuando los nidos son parasitados para evitar el parasitismo múltiple o cuando éstos son depredados. Por este motivo, las hembras deben ajustar la información almacenada acerca del estatus de los nidos de manera dinámica, lo cual podría haber favorecido el desarrollo de diferencias sexuales en la flexibilidad comportamental. En este capítulo, se estudió si existen diferencias sexuales en una tarea de aprendizaje del tipo discriminación y reversión usando claves visuales locales y espaciales de posición. Se espera que las hembras tengan un mejor desempeño que los machos como una expresión de su mayor flexibilidad comportamental. Ambos sexos aprendieron de manera más rápida la tarea de posición que la de patrón tanto en la adquisición como en la reversión. En la tarea de patrón, no hubo diferencias sexuales en la adquisición, pero las hembras revirtieron más rápido que los machos. En la tarea de posición no se encontraron

diferencias sexuales en ninguna de las dos etapas, posiblemente debido a un “efecto techo” ya que ambos sexos aprendieron esta tarea demasiado rápido como para detectarse diferencias sexuales. Las diferencias encontradas en la reversión de la tarea de patrón indicarían que la mayor flexibilidad comportamental de las hembras sólo puede ser evidenciada a partir de cierto nivel de dificultad de aprendizaje en la tarea.

Introducción

La mayoría de los animales se enfrentan frecuentemente a cambios impredecibles de su ambiente biótico y abiótico, por lo que resultaría adaptativo para ellos desarrollar estrategias que les permitan hacer frente a esta variabilidad. Una de esas estrategias es la flexibilidad comportamental, la cual le permite a los animales ajustar su comportamiento en respuesta a cambios en el ambiente (Bond, Kamil, & Balda, 2007). La flexibilidad comportamental incluye la habilidad de inhibir ciertos comportamientos aprendidos para favorecer el aprendizaje de nuevos comportamientos que se ajusten mejor a los requerimientos de nuevas situaciones (Shettleworth, 2010; Wright, Eberhard, Hobson, Avery, & Russello, 2010). El nivel de flexibilidad comportamental varía ampliamente entre especies (Bond et al., 2007; Fragaszy, 1981; Fuss & Witte, 2019; Gaalema, 2011; Laude, Pattison, Rayburn-Reeves, Michler, & Zentall, 2016; Rayburn-Reeves, Molet, & Zentall, 2011; Rayburn-Reeves, Stagner, Kirk, & Zentall, 2013). Además, estudios en peces (Lucon-Xiccato & Bisazza, 2014, 2017), aves (Rogers, 1974; pero ver: Brust, Wuerz, & Krüger, 2013) y ratas (Guillamón, Valencia, Calés, & Segovia, 1986) indican que en algunas especies las hembras son más flexibles que los machos. Estas diferencias parecieran estar

mediadas por efectos de la testosterona en la vida temprana de los machos (Guillamón et al., 1986), los cuales incrementan la persistencia de contingencias aprendidas previamente (Rogers, 1974). Estas diferencias podrían resultar mayores en especies donde su historia de vida conlleve una mayor diferenciación comportamental entre sexos.

Uno de los protocolos que ha sido frecuentemente utilizado para testear la flexibilidad comportamental es la tarea de discriminación y reversión (Shettleworth, 2001). En este paradigma, los animales son entrenados para discriminar entre dos estímulos y luego de que esta tarea se aprende completamente, la contingencia de la recompensa se revierte. En esta instancia, el animal tiene que aprender a ignorar el estímulo que previamente estaba asociado con la recompensa, inhibiendo así lo que había aprendido. Este procedimiento ha sido extensamente estudiado en aves (Bond et al., 2007; Boogert, Anderson, Peters, Searcy, & Nowicki, 2011; Boogert, Monceau, & Lefebvre, 2010; Croston et al., 2017; Guido, Biondi, Vasallo, & Muzio, 2017; Laude et al., 2016; McMillan et al., 2017; O'Hara, Huber, & Gajdon, 2015; Range, Bugnyar, & Kotrschal, 2008; Rayburn-Reeves et al., 2011, 2013), aunque rara vez en el contexto de las diferencias sexuales en la flexibilidad (e.g., Brust et al., 2013).

Las hembras de tordos parásitos de cría, en particular las de tordo renegrido y tordo cabeza marrón, buscan y monitorean nidos de hospedadores sin la ayuda de los machos (Gloag et al., 2013; Hahn et al., 1999; Scardamaglia et al., 2017; Scardamaglia & Reboresda, 2014). El monitoreo diario del estado de los nidos, les permite sincronizar el evento de parasitismo con la puesta del hospedador (Scardamaglia et al., 2017; White, 2019, 2020) y debido a que el tiempo de incubación de los huevos de tordo es menor al de muchos de sus hospedadores (Kattan, 1995; Mermoz & Reboresda, 1994), los pichones parásitos terminan naciendo antes que los

del hospedador, haciéndolos más competitivos que estos otros. Además, de esta manera, las tordas también evitan poner huevos antes o después del periodo de puesta del hospedador, que serían fácilmente identificables por éste como ajenos y descartados del nido (Mermoz, 1996).

Se ha postulado que las hembras generarían un “inventario” mental de potenciales nidos durante sus búsquedas diarias (Clayton et al., 1997), el cuál deben actualizar constantemente, según la nueva información recabada: ubicación de los nuevos nidos encontrados, progreso en la etapa en la que se encuentran los nidos ya conocidos, descarte de nidos depredados, etc. Además, las hembras deben remover los nidos que ellas ya han parasitado para evitar la competencia entre su propia descendencia (Ellison et al., 2006; Gloag et al., 2014; Hahn et al., 1999; Scardamaglia et al., 2017).

En este capítulo, se estudiaron las diferencias sexuales en la flexibilidad comportamental en tordo renegrido. Dado que, en esta especie, las hembras enfrentan mayores demandas de procesar y responder a la información cambiante del entorno, es razonable esperar una mayor flexibilidad en el aprendizaje general en éstas. La presencia de diferencias sexuales en la flexibilidad comportamental se exploró cuantificando la velocidad de la adquisición y de la reversión de dos tareas, que se basaron en asociar una recompensa alimenticia a: (1) una posición determinada (derecha vs. izquierda, tarea de posición), o (2) a una forma determinada (X vs. O, tarea de patrón). La flexibilidad debería evidenciarse en un mejor desempeño durante la fase de reversión de la contingencia del estímulo asociado a la recompensa.

Materiales y métodos

Animales

Los adultos de tordo renegrado utilizados para este capítulo fueron capturados en Ciudad Universitaria, Ciudad Autónoma de Buenos Aires, entre agosto y octubre de 2017. El sexo de los adultos se determinó a partir del dicromatismo sexual de la especie (Ortega, 1998; Ursino et al., 2012). Luego de la captura, las aves fueron alojadas en jaulas de 120 x 40 x 40 cm (largo x ancho x altura) en grupos de hasta tres aves por jaula. Las jaulas se encontraron visualmente aisladas, pero sin aislamiento acústico. Los animales fueron mantenidos bajo un ciclo natural de iluminación y a temperatura ambiente (entre 18 y 30 °C). La alimentación consistió en una mezcla comercial de semillas para canarios enriquecida con vitaminas e insectos vivos. Una semana antes de comenzar los experimentos, las aves fueron trasladadas a un cuarto con un ciclo de iluminación controlado (11 horas luz : 13 horas oscuridad), en el cual la luz blanca se encendía entre las 7:00 y 18:00 y la luz negra (usada como luz de luna) se encendía entre las 18:00 y 7:00 del día siguiente. La temperatura de este cuarto no fue regulada. Durante este periodo, las aves fueron mantenidas en las jaulas experimentales (120 x 80 x 80 cm, altura x ancho x altura) en parejas. Estas jaulas también se encontraron aisladas visualmente, pero no acústicamente.

Durante los experimentos, se removió la comida de las jaulas entre las 17:00 y 18:00 hasta el final de la sesión experimental al día siguiente (entre las 11:00 y 12:00 del mediodía). A partir de ese momento, las aves tenían acceso *ad libitum* a la comida. El peso de los individuos se mantuvo estable en el transcurso del experimento. Los experimentos fueron realizados durante la etapa reproductiva de la

especie, desde septiembre de 2017 hasta febrero de 2018. Luego de completar los experimentos, las aves fueron liberadas en el mismo sitio donde habían sido capturadas.

Procedimiento y dispositivos experimentales

Antes de comenzar cada sesión experimental diaria, las jaulas eran divididas en tres secciones de 40 x 80 x 80 cm (largo x ancho x altura) usando divisiones metálicas. En cada uno de los laterales había un panel operante ubicado en el medio de la pared. Los paneles tenían tres caras (10 cm de ancho), la central enfrentada a la jaula y dos laterales adheridas a la jaula con un ángulo de 70° (Fig. 3.1). En cada cara había una tecla de respuesta cuadrada (4 x 4 cm, a una altura de 9 cm desde la plataforma del panel; Campden Instruments, Loughborough, Leicestershire, RU) que podía iluminarse con diferentes formas y colores mediante un arreglo de 4 x 4 luces LED y que el sujeto experimental debía picotear. Adicionalmente, en la cara central había una ventana cuadrada de 3 x 3 cm conectada a un alimentador automático (Campden Instruments) donde las aves recibían la recompensa. Dentro de una misma jaula, los individuos fueron asignados al azar a cada uno de los laterales y fueron testeados en ese lateral durante todo el experimento.

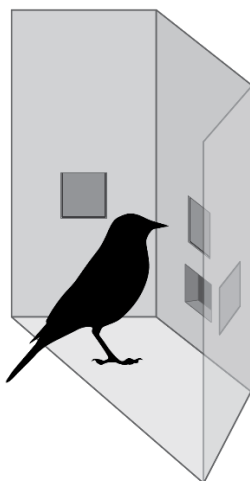


Figura 3.1. Esquema del panel operante utilizado. Los tres cuadrados superiores representan las teclas de respuesta, las cuales podían iluminarse con diferentes patrones y colores. En la cara del medio, el cuadrado inferior representa la ventana a través de la cual las aves podían acceder a la recompensa, la cual era administrada a través de un alimentador automático. Ilustración: Raúl Orencio Gómez.

Se realizaron dos sesiones por día de 30 ensayos cada una en días consecutivos. Cada ensayo consistió en la presentación durante 10 s de un estímulo en la tecla central durante la etapa de pre-entrenamiento o dos estímulos en las teclas laterales durante las etapas de discriminación y reversión. Si el ave picoteaba la tecla correcta dentro de los 10 s, recibía una recompensa de $6,2 \pm 1,1$ (media \pm desvío estándar, $n = 60$) semillas de mijo y continuaba con el intervalo entre ensayos de 40 s. Si el ave picoteaba la tecla incorrecta o no respondía durante los 10 s, pasaba directamente el intervalo entre ensayos. Cada sesión duró 30 min aproximadamente, dependiendo de cuánto tardaban en completar los 30 ensayos. El intervalo entre las dos sesiones diarias duró 60 min. El tamaño de la recompensa, la duración de los intervalos entre ensayos y entre sesiones, el número de ensayos por sesión y de

sesiones diarias fueron los mismos para cada fase del experimento (pre-entrenamiento, adquisición y reversión).

Las contingencias fueron programas usando el software Microsoft Visual Studio 2008. Los paneles estaban conectados a un controlador (BehaviourNet Controller MkII, Campden Instruments) mediante el servidor WhiskerServer v.3.5 (<https://www.whiskercontrol.com>).

Pre-entrenamiento y tareas de discriminación

Cada ensayo de pre-entrenamiento comenzaba con la iluminación de la tecla central completa (16 LEDs) en color blanco. Luego de 10 s, la recompensa era dada independientemente de si el ave había picoteado la tecla o no (entrenamiento por “autoshaping”). Una vez que las aves respondían picoteando la tecla al menos una vez durante una o dos sesiones, pasaban a un entrenamiento condicional, donde la recompensa era otorgada sólo si el ave picoteaba en la tecla durante la presentación del estímulo. El criterio para finalizar el pre-entrenamiento fue que las aves picotearan en más del 80 % de los ensayos durante cuatro sesiones consecutivas.

Las tareas de discriminación tuvieron dos etapas: adquisición y reversión. Durante la adquisición, los individuos debían aprender a responder a uno de dos estímulos que presentaban una forma diferente (una X o una O generada por ocho luces LED) y aparecían en las teclas laterales. En la tarea de discriminación de patrones, el estímulo correcto (S+) estaba asociado con una de las dos formas y era presentado con igual probabilidad en la tecla derecha o izquierda (Fig. 3.2A); mientras que la otra forma aparecía en la otra tecla. En la tarea de discriminación de posiciones, el S+ estaba asociado con uno de los lados, mientras que las dos formas

aparecían en cualquiera de éstos con igual probabilidad (Fig. 3.2B). Se asignó de manera aleatoria qué estímulo era el S+ en la etapa de adquisición para cada individuo. El criterio de aprendizaje que se siguió fue que los individuos respondiesen de manera correcta en más del 80% de los ensayos de una sesión durante dos días consecutivos (cuatro sesiones). Una vez que éstos alcanzaban este criterio, el estímulo asociado a la recompensa se revertía. Luego de completar la etapa de reversión, siguiendo el mismo criterio que para la adquisición, las aves recibieron cuatro sesiones de pre-entrenamiento condicional para pasar a la otra tarea. El orden de las tareas fue contrabalanceado entre individuos. El color de los estímulos usados en la segunda tarea fue diferente al usado en la primera tarea: algunos individuos comenzaron con estímulos de color verde y pasaron a estímulos de color amarillo en la segunda tarea, mientras otros tuvieron la combinación opuesta.

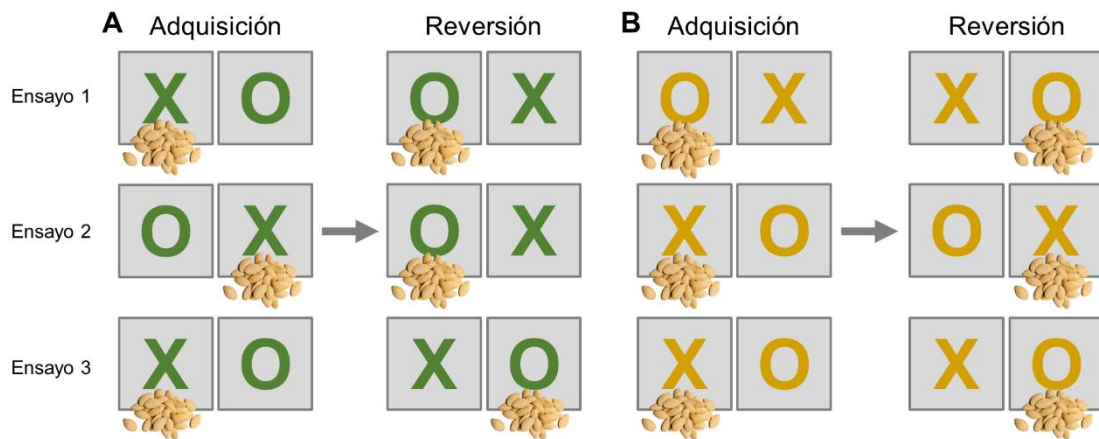


Figura 3.2. Diagrama esquemático de la tarea de discriminación (A) de patrón y (B) de posición. A modo de ejemplo se muestran tres ensayos de cada una de las etapas: adquisición y reversión. Los ejemplos ilustrados son teóricos. En la tarea de patrón se muestra cómo sería la asignación de la recompensa (semillas) en el caso en que el estímulo asociado a ésta sea el patrón X; en la tarea de posición, se muestra como ejemplo un caso donde el estímulo asociado a la recompensa sea la tecla izquierda. El color de los estímulos varió entre las dos tareas de discriminación.

Análisis de datos y estadística

Nueve de diez hembras y siete de nueve machos completaron exitosamente el pre-entrenamiento y empezaron alguna de las tareas de discriminación, pero sólo seis hembras y cuatro machos completaron la adquisición y reversión de ambas tareas (de patrón y de posición). El número de individuos que completaron cada fase y tarea se muestran en la Tabla 3.1.

Tabla 3.1. Individuos de cada sexo que llegaron a criterio en cada una de las etapas (adquisición y reversión) en cada una de las tareas de discriminación (de patrón y de posición).

Sexo	Tarea de patrón		Tarea de posición	
	Adquisición	Reversión	Adquisición	Reversión
Hembras	8	7	9	6
Machos	5	4	7	5

Para analizar las diferencias sexuales en el número de sesiones hasta llegar a criterio durante el pre-entrenamiento, se usó un GLM con distribución Poisson (función de enlace: logit) dada la naturaleza discreta de la variable. El modelo incluyó el sexo como un factor fijo. Para analizar el número de sesiones hasta llegar a criterio durante las etapas de adquisición y de reversión en ambas tareas, se usó un modelo lineal generalizado mixto (GLMM) con tarea, etapa, sexo y orden de presentación de las tareas como factores fijos e individuo como factor aleatorio. Dada la sobredispersión del modelo, se usó la distribución Binomial Negativa (función de enlace: log) para modelar esta variable discreta. Los análisis fueron hechos usando el paquete glmmTMB (Brooks et al., 2017). Las comparaciones a posteriori de a pares se hicieron con el paquete de R, emmeans (Lenth, 2020). Para cada modelo se hizo un análisis de los residuos mediante un gráfico de dispersión de residuos vs. predichos y un QQ-plot en el cual se evaluó que no hubiese una desviación significativa de los cuantiles observados respecto de los teóricos. Estos análisis se hicieron usando el paquete DHARMA (Hartig, 2020). Todos los análisis estadísticos fueron realizados usando R 4.0.2 (R Core Team, 2020).

Resultados

No se encontraron diferencias sexuales en el número de sesiones requeridas para llegar a criterio durante el pre-entrenamiento (GLM, $p = 0,21$). Las hembras necesitaron $5,9 \pm 2,9$ sesiones (media \pm desvío estándar, $n = 9$) y los machos $4,4 \pm 1,1$ sesiones ($n = 7$). Los sujetos necesitaron casi cuatro veces más sesiones para aprender la tarea de patrón (diferentes formas) que la de posición. Tanto la adquisición como la reversión fueron completadas de manera más rápida en la tarea de posición que en la de patrón (GLMM, $p < 0,01$; Fig. 3.3A,B). En la tarea de patrón, el número de sesiones hasta llegar a criterio en la etapa de adquisición no difirió entre hembras y machos (GLMM comparación a posteriori, $p = 0,36$), pero en la etapa de reversión, las hembras llegaron a criterio en menos sesiones que los machos (GLMM, comparación a posteriori, $p < 0,01$) (Fig. 3.3A). En la tarea de posición, no se encontraron diferencias sexuales ni en la etapa de adquisición, ni en la de reversión (GLMM, $p > 0,24$ para todas las comparaciones a posteriori; Fig. 3.3B).

No se encontró ningún efecto significativo del orden en que los individuos desarrollaron cada una de las tareas (GLMM, $p = 0,91$), el cual había sido asignado de manera aleatoria y contrabalanceado entre individuos.

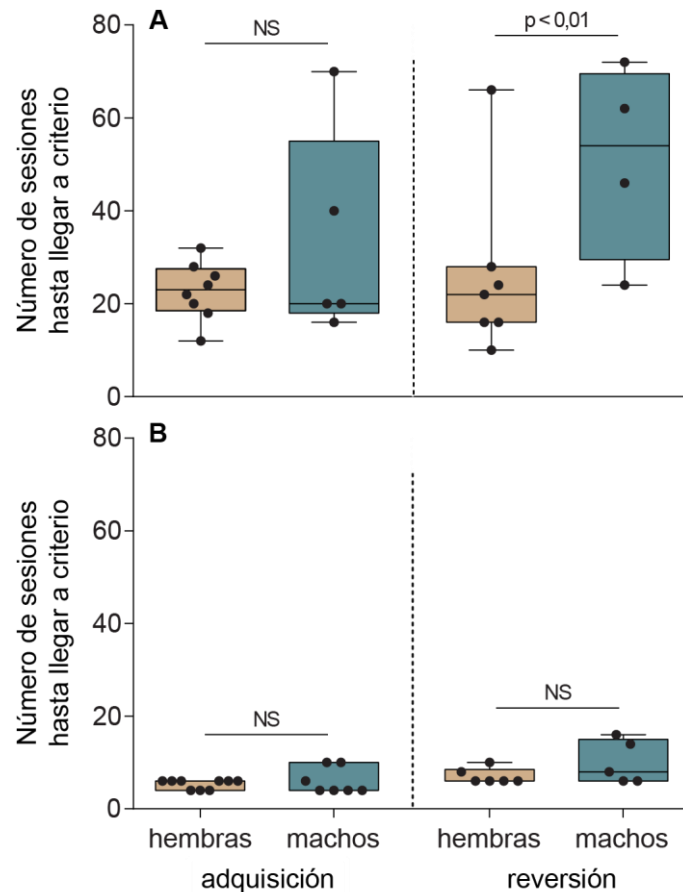


Figura 3.3. Número de sesiones hasta llegar a criterio durante las etapas de adquisición y reversión durante la tarea (A) de patrón (discriminación entre formas) y (B) de posición. Los boxplots señalan la mediana, intercuartiles y rango de los datos. Los puntos representan los datos individuales.

Discusión

Se testeó si los machos y hembras de tordo renegrado diferían en su flexibilidad comportamental usando dos tareas, las cuales requerían que los animales adquiriesen una discriminación binaria y posteriormente revirtieran ese aprendizaje. En la tarea de posición, sólo las respuestas en uno de los laterales (derecho o izquierdo) eran recompensadas, mientras que, en la otra tarea, las respuestas a una de las dos formas (X u O) eran recompensadas, sin importar la ubicación del estímulo,

que variaba de manera aleatoria entre ensayos. Se esperaban diferencias sexuales en la flexibilidad comportamental dado que en esta especie, sólo las hembras buscan y monitorean los potenciales nidos de los hospedadores (Gloag et al., 2013; Scardamaglia et al., 2017; Scardamaglia & Reboresda, 2014) y estos pueden cambiar de estado (aptos o no para ser parasitados) a medida que avanza el ciclo de nidificación del hospedador o los nidos son depredados. Esta diferencia comportamental entre hembras y machos correlaciona con diferencias neuroanatómicas (Reboresda et al., 1996) y diferencias en algunos aprendizajes espaciales (Lois-Milevicich, Kacelnik, & Reboresda, 2021). Se encontró que alcanzar el criterio de aprendizaje tomó más sesiones en la tarea de patrón que en la de posición para ambos sexos. Sin embargo, en la tarea de patrón (pero no en la de posición) las hembras revirtieron en menos sesiones que los machos. Esta diferencia en el desempeño dependiente de la tarea difiere de lo que se esperaba dados los argumentos ecológicos y neuroanatómicos, ya que el comportamiento de “inventariado de nidos” de las hembras en su ambiente natural se cree que es más espacial que basado en claves visuales locales. Una posible explicación de estos resultados es que la dificultad de la tarea y la evidencia de diferencias sexuales estén interrelacionadas: si la tarea es demasiado fácil o difícil, efectos de techo o piso podrían enmascarar las diferencias sexuales. En este caso, aprender una discriminación de posición binaria pudo haber sido lo suficientemente fácil para ambos sexos como para ocultar posibles diferencias. Esta interpretación es consistente con evidencias previas que muestran que una tarea de adquisición y reversión espacial parece ser intrínsecamente más fácil que tareas que requieren una discriminación basada en claves locales como el color o la forma (Astié et al., 2015; Bond et al., 2007; Range et al., 2008). Esto puede deberse a cómo animales inexpertos o naïve experimentan diferentes tipos de contingencias recompensadas

asociadas a sus propios comportamientos. Típicamente, animales naïve muestran algún tipo de preferencia o sesgo por un lado (Diekamp, Regolin, Güntürkün, & Vallortigara, 2005; Fuss & Witte, 2019; Rugani, Vallortigara, Priftis, & Regolin, 2015a, 2015b; Szabo, Noble, & Whiting, 2019; Versace, Morgante, Pulina, & Vallortigara, 2007). Por lo tanto, en una discriminación espacial entre dos opciones, una a cada lado, un sujeto naïve podría experimentar un refuerzo constante o una ausencia total de recompensa dependiendo de si la recompensa se encontrara asociada con su lado de preferencia o no. El primer escenario se asemejaría a una adquisición inmediata, mientras que el segundo escenario forzaría al animal a optar por el lado alternativo. Por el contrario, en una discriminación entre formas o colores, un animal naïve con sesgo por un lado que ignore la contingencia programada recibe un refuerzo parcial sin importar qué lado prefiera y puede llevar a que el individuo tarde más tiempo en atribuir la recompensa recibida a un comportamiento propio. Otra potencial razón para falsos negativos podría ser el tamaño chico de la muestra, un problema común al trabajar con algunos animales silvestres. Como consecuencia de este problema, la potencia de las pruebas estadísticas se ve reducida y las diferencias entre grupos resultan más difíciles de evidenciar, aun cuando estas existan, lo que resulta en la obtención de falsos negativos o ausencia de diferencias. Sin embargo, se encontraron diferencias en la tarea de patrón con un tamaño de muestra similar al de la tarea de posición, lo cual sugiere que podrían existir diferentes magnitudes del efecto del sexo para cada tarea, el cual podría sumarse a la dificultad causada por el efecto techo.

También existen diferencias en la dificultad del aprendizaje de tareas de discriminación de claves visuales locales. Resultados de varios protocolos utilizados han encontrado que la discriminación entre colores pareciera ser más fácil que la

discriminación entre formas (Lucon-Xiccato, Manabe, & Bisazza, 2019; Range et al., 2008). Esto podría explicarse si se tiene en cuenta que los estímulos de color podrían resultar más salientes o biológicamente más relevantes que las formas, lo cual es plausible en diversos grupos taxonómicos para los cuales los colores son muy importantes en el forrajeo y la reproducción, como sería el caso de los peces (Lucon-Xiccato et al., 2019). Aunque en este trabajo no se hizo una comparación entre claves visuales del tipo colores vs. formas, ambos sexos de tordo renegrado tardaron casi cuatro veces más sesiones en aprender la discriminación entre formas que entre posiciones, lo que representa el doble de la diferencia encontrada por Astié et al. (2015) al comparar el desempeño de esta misma especie en una discriminación de color con una espacial. Esto es consistente con la idea de que la discriminación entre formas es más difícil de aprender que una basada en colores, al menos entre los pares de estímulos estudiados.

El estudio de las diferencias sexuales en la flexibilidad comportamental estuvo motivado por el dimorfismo ecológico en el comportamiento asociado al parasitismo de cría de esta especie. Estas mismas razones han motivado otros autores a buscar diferencias sexuales en diversos tipos de aprendizajes, sin embargo, dichas diferencias podrían tener otras causas adaptativas. Estudios en flexibilidad comportamental llevados a cabo en otras especies no parásitas como algunos peces (Lucon-Xiccato & Bisazza, 2014, 2017), pollos (Rogers, 1974) y ratas (Guillamón et al., 1986) han mostrado que las hembras tienen comportamientos más flexibles, mientras que los machos muestran una mayor persistencia del comportamiento. Estas diferencias sexuales no han sido atribuidas a adaptaciones ecológicas, pero sí se les ha otorgado una explicación en base a los mecanismos. En un trabajo reciente se ha postulado que existiría un compromiso entre la retención de la memoria y la

flexibilidad cognitiva, el cual se explica por una interferencia entre adquirir nuevas memorias relacionadas con claves pre-existentes o por una competencia entre memorias nuevas y viejas durante el proceso de evocación (revisado en Tello-Ramos, Branch, Kozlovsky, Pitera, & Pravosudov, 2019).

El hecho de que la flexibilidad de las hembras sea mayor que la de los machos en la tarea de patrón, pero no en la de posición, contradice de algún modo nuestras expectativas, dado que la demanda extra de procesamiento de información cambiante pareciera ser más espacial que visual. Sin embargo, una revisión de la evidencia indica que la asociación entre el tamaño relativo del hipocampo y la memoria espacial en tordos no está absolutamente establecida (revisado en: Guigueno & Sherry, 2017) y que experimentos en laboratorio han obtenido resultados disímiles. Es posible que este complicado escenario se presente porque las diferencias sexuales hipotéticas no existen o son muy pequeñas para ser demostradas de manera consistente en tareas artificiales de laboratorio, pero también se puede plantear como alternativa que estas diferencias sí existen, pero sólo son evidentes dentro de un rango apropiado de dificultad de la tarea experimental, de manera tal que no sean enmascaradas por efectos de techo o piso. En el caso particular de los tordos, podría ocurrir que las diferencias sexuales en memoria espacial no se detecten en protocolos donde la escala espacial es reducida y los individuos sean observados en un pequeño espacio con pocos ítems para recordar (e.g., Guigueno et al., 2015).

A modo de resumen, en este capítulo se muestran resultados que señalan que existe una mayor flexibilidad comportamental en hembras de tordo renegrido. Paradójicamente, dicha expresión se encontró en la discriminación entre formas y no en la discriminación espacial. Este resultado, así como otras tantas observaciones

previas inconsistentes, pueden deberse a la sensibilidad del protocolo experimental: las diferencias sexuales podrían sólo aparecer cuando la dificultad de la tarea caiga en un rango determinado o zona de Goldilocks, haciendo una analogía con la Astronomía, en la cual, las diferencias no sean enmascaradas por un desempeño demasiado bueno o malo de ambos sexos. Un estudio paramétrico de la interacción entre la complejidad de la tarea y las diferencias sexuales en tareas de memoria resulta entonces oportuno.

Capítulo 4. Estudio de memorias de corto plazo a través de tareas simples en tordo renegrado

Resumen

Las hembras de los tordos parásitos enfrentan diferentes demandas cognitivas que los machos. Las hembras buscan y localizan nidos de hospedadores durante el día y regresan a parasitarlos antes del amanecer uno o varios días después, un comportamiento que no está presente en machos. Estudios previos en tordos renegrado y tordos cabeza marrón encontraron una correlación entre esta diferencia comportamental y diferencias sexuales neuroanatómicas: en la temporada reproductiva, las hembras de estas especies tienen un mayor volumen hipocampal que los machos. Además, las hembras de tordo cabeza marrón tienen mayor neurogénesis que los machos conespecíficos. En algunas tareas de laboratorio, las hembras de tordos resultaron mejores que los machos, especialmente en tareas que involucraban mayores desplazamientos y memorias de largo término. Sin embargo, esta ventaja desaparecía o incluso se revertía cuando la tarea involucraba memorias de corto término y respuestas de los animales en espacios restringidos. Hembras y machos de tordo renegrado fueron evaluados en dos experimentos que involucraban tareas tipo “delayed matching to sample” para estudiar las diferencias sexuales en la memoria espacial de corto término. En el primer experimento, los individuos aprendieron a localizar una fuente de alimento (“muestra”) en una arena con 36 opciones y luego de un intervalo de retención de 6-7 minutos, debieron relocalizar la muestra usando como clave la posición. Ambos sexos aprendieron a relocalizar la muestra luego de 7 días, pero no se encontraron diferencias sexuales en el

desempeño ya sea analizando el número de errores que cometieron hasta llegar a la posición de la muestra durante el testeo, ni en cuánto tiempo tardaron en hacerlo. En el segundo experimento, las aves debían responder sobre una tecla donde aparecía la muestra y luego de un intervalo de retención de 2 s, debían elegir entre dos teclas: la que tenía el mismo color o la que tenía la misma posición que la muestra. En la tarea de posición los machos cometieron menos errores y llegaron a criterio en menos sesiones que las hembras, pero no se encontraron diferencias entre sexos en la tarea de color. Esta última tarea resultó más difícil que la tarea de posición y ningún sujeto llegó al criterio de éxito estipulado. En el caso de la tarea de posición, se continuó testeando a los individuos exitosos con intervalos de retención mayores (hasta 124 s). Durante esta etapa no se encontraron diferencias sexuales, aunque el número de individuos testeados resultó muy escaso. De manera general, se encontró que en tareas que involucran memorias cortas, las diferencias sexuales en favor de las hembras no se evidenciaron e incluso, dependiendo de la dificultad de la tarea y el tiempo de retención, los machos tuvieron un mejor desempeño que las hembras. Esto apoya la idea de que las ventajas cognitivas asociadas al parasitismo podrían cooptarse sólo para tareas afines a las ecológicas y que podría existir un compromiso entre los distintos tipos de memoria. O bien, que no existen tales ventajas cognitivas asociadas al parasitismo de manera general.

Introducción

Los tordos son parásitos de cría que presentan comportamientos específicos asociados a su modo de reproducción. Uno de estos comportamientos es la búsqueda y monitoreo de nidos que realizan durante el día y en algunas especies, como el tordo renegrado y el tordo cabeza marrón, lo realizan exclusivamente las

hembras, sin la ayuda de los machos (Gloag et al., 2013; Hahn et al., 1999; Scardamaglia et al., 2017; Scardamaglia & Rebores, 2014). Este comportamiento genera una mayor demanda en el procesamiento y almacenamiento de memoria espacial, dado que las hembras deben recordar la ubicación y estado de potenciales nidos de hospedadores en un “inventario mental” de nidos que debe actualizarse diariamente (Clayton et al., 1997). Estudios previos en estas especies encontraron una correlación de este comportamiento y diferencias neuroanatómicas entre sexos (Clayton et al., 1997; Guigueno et al., 2016; Rebores et al., 1996; Sherry et al., 1993) que estarían asociadas a ventajas cognitivas por parte de las hembras. Sin embargo, una asociación entre estas diferencias neuroanatómicas y el desempeño de individuos ambos sexos en tareas de laboratorio aún no pudo establecerse de manera consistente (revisado en: Guigueno & Sherry, 2017). Las hembras tendrían una mejor memoria espacial que los machos sólo en tareas que involucran memorias más largas y escalas espaciales de mayor tamaño (Guigueno et al., 2014; Lois-Milevicich, Kacelnik, et al., 2021) pero en otro tipo de tareas no se observaron diferencias sexuales o incluso los machos tuvieron un mejor desempeño que las hembras (Astié et al., 2015; Brodbeck, Huang, Sherry, & MacDougall-Shackleton, 2020; Guigueno et al., 2015; Lois-Milevicich, Cerrutti, Kacelnik, & Rebores, 2021). En 2019, Sherry y Guigueno propusieron que podría existir un compromiso entre distintos tipos de actividades que requieren recursos cognitivos y neuronales limitados. Esta idea podría explicarse por dos mecanismos: (1) la incompatibilidad entre distintos sistemas de memorias (Sherry & Schacter, 1987) o (2) los costos asociados a la especialización en un tipo de habilidad cognitiva (Cole et al., 2012; Kotrschal et al., 2013). Entonces, en las hembras, estaría seleccionada una asignación mayor de recursos a tareas de navegación y memoria espacial más relevantes desde

el punto de vista ecológico. Esto quiere decir que, en tareas donde el uso del espacio sea mayor y la memoria requerida más larga, las hembras tendrían una ventaja sobre los machos por la mayor afinidad entre este tipo de tareas y el comportamiento de búsqueda y monitoreo de nidos. Por el contrario, en tareas más disímiles con las ecológicas, es posible que no exista una diferencia en el desempeño de ambos sexos. Sin embargo, las memorias cortas han sido poco estudiadas en tordos (e.g., Guigueno et al., 2015) y no hay hasta el momento estudios realizados en tordo renegrido en los que se ponga a prueba la hipótesis de que en este tipo de condiciones experimentales, las diferencias sexuales asociadas a las ventajas cognitivas de las hembras no se evidencian.

Protocolos del tipo “delayed matching to sample” (DMTS) han sido utilizados desde hace varias décadas para testear memoria en vertebrados, como mamíferos (Wallace, Steinert, Scobie, & Spear, 1980; Yerkes & Nissen, 1939), aves (Blough, 1959; Healy & Krebs, 1992b) y peces (Bloch, Froc, Pontiggia, & Yamamoto, 2019), e invertebrados, mayormente insectos (Giurfa, Zhang, Jenett, Menzel, & Srinivasan, 2001; Thompson & Plowright, 2016). Típicamente, un ensayo de DMTS comienza con la presentación de un estímulo “muestra”, el cual continúa con un intervalo de retención donde no hay presentación de estímulos. Al finalizar este intervalo, se realiza la prueba o testeo que consiste en presentar dos o más estímulos, de los cuales sólo uno coincide con la muestra. Si el animal elige el estímulo correcto, es decir, aquel que coincide con la muestra, es recompensado. En caso contrario, el mismo no es recompensado y se pasa a un intervalo entre ensayos, para comenzar luego un nuevo ensayo. Este protocolo tiene la ventaja de ser fácilmente adaptable para examinar distintos aspectos de la memoria (revisado en: Zentall & Smith, 2016) y dada la capacidad de modificar el intervalo de retención, puede ser utilizado para

estudiar memorias que duran desde unos pocos segundos a varios minutos u horas (Guigueno et al., 2014; Lind, Enquist, & Ghirlanda, 2015).

La memoria de corto término es un componente temprano de la memoria que se encarga de procesar estímulos temporarios y abarca desde segundos a pocos minutos (Sweatt, 2010). Este tipo de memoria engloba varios subsistemas como el de la “working memory” o memoria de trabajo que almacena una cantidad limitada de información mientras ésta se encuentre en uso durante periodos de segundos de duración (Baddeley, 1983; Sweatt, 2010). La memoria de trabajo está involucrada en el mantenimiento activo y la manipulación controlada de la información antes del proceso de evocación (Baddeley, 1992). La distinción entre la memoria de corto término y la memoria de trabajo o la definición de una como un subsistema de la otra es controversial y no hay un claro consenso aún (revisado en: Aben et al., 2012). En este trabajo no se intentará proveer ninguna nueva diferenciación entre estos tipos de memoria. Más bien, se intentará contextualizar los resultados en el uso de algún tipo de memoria de corta duración en los animales.

En este capítulo, se estudiaron las diferencias sexuales en dos tareas del tipo DMTS en tordo renegrado. Estas tareas involucraron diferentes procedimientos, dado que una de ellas requirió que las aves se movieran en una arena de 40 x 40 cm y tuvo un intervalo de retención de 6-7 min, mientras que la otra se desarrolló utilizando un panel operante donde las aves debían recordar el color o la ubicación de una tecla de respuesta, la “muestra”, durante un intervalo de retención de 2 a 124 s. Se formularon dos predicciones contrapuestas: (1) en el caso en que no exista un compromiso entre los distintos tipos de memorias se espera que las hembras sean mejores que los machos para recordar la ubicación de la muestra en ambas tareas de posición, como muestra de una capacidad cognitiva espacial general aumentada en este sexo, pero

no se esperan diferencias sexuales cuando la tarea involucre recordar el color de la muestra; sin embargo, (2) en el caso en que exista un compromiso entre los distintos tipos de memorias, entonces se espera que no haya diferencias sexuales entre las tareas, ya que serán testeados en tareas que involucran memorias de muy corto plazo y desplazamientos reducidos (sobre todo en el caso del segundo experimento).

Materiales y métodos

Animales

Se trabajó con 11 hembras y 11 machos adultos de tordo renegrado. La determinación de los tordos adultos se hizo siguiendo las pautas del trabajo de Ursino et al. (2012). Las aves fueron capturadas usando redes de niebla en El Renacer de la Laguna, Facultad de Ciencias Veterinarias, Ciudad de Buenos Aires, Argentina (34° 35' 39" S 58° 28' 52" W), en el Instituto Tecnológico de Chascomús, Chascomús, Provincia de Buenos Aires, Argentina (35° 37' 28" S 57° 59' 36" W) y en Ciudad Universitaria, Ciudad Autónoma de Buenos Aires, durante septiembre y octubre de 2019. Luego de la captura, las aves fueron alojadas, durante al menos un mes, en jaulas de 120 x 40 x 40 cm (largo x ancho x altura) en grupos de hasta tres aves por jaula. Las jaulas se mantuvieron visualmente aisladas, pero sin aislamiento acústico. Los animales fueron mantenidos bajo un ciclo natural de iluminación y a temperatura ambiente (entre 18 y 30 °C). La alimentación consistió en una mezcla de semillas comercial para canarios enriquecida en vitaminas e insectos vivos. Los experimentos iniciaban diariamente entre las 8:00 y 11:30 dependiendo de la tarea. Durante los mismos, la comida se removió de las jaulas entre las 16:00 y las 18:00, hasta el final de la sesión

experimental al día siguiente (entre las 12:00-13:00 aproximadamente), momento en el cual, las aves volvían a tener acceso *ad libitum* a la comida. El peso de las aves se mantuvo estable en el transcurso de los experimentos. Los experimentos fueron realizados durante la temporada reproductiva de la especie (desde noviembre de 2019 a mediados de febrero de 2020). Una vez finalizados los experimentos, las aves fueron liberadas en su respectivo sitio de captura.

Experimento 1: Tarea de DMTS de posición en arena experimental con intervalo de retención de 6-7 min

Arena experimental y procedimientos

La arena experimental consistió en un tablero de madera de 40 x 40 x 2 cm (largo x ancho x altura) con 36 concavidades de 1 cm de diámetro y 0,5 cm de profundidad distribuidas regularmente en un arreglo de 6 x 6. Cada concavidad o pocillo estaba cubierta por una tapita de madera de 2 cm de diámetro y 0,2 cm de grosor que podía rotar dejando libre el acceso al pocillo.

Los experimentos se realizaron en las mismas jaulas donde residían los animales. Antes de cada sesión, la jaula fue dividida en tres partes de 40 x 40 x 40 cm por divisores de acrílico opacos. Uno de los laterales de la jaula era utilizado para testear al individuo experimental. La parte media de la jaula se utilizó para mantener al individuo experimental antes del inicio de la sesión y durante el intervalo de retención. El otro lateral de la jaula se utilizó para mantener a los individuos que no estaban siendo testeados. El orden en que los animales fueron testeados fue asignado aleatoriamente entre individuos y entre jaulas. Cada ensayo fue grabado utilizando

una microcámara colocada en el techo de la jaula sobre la arena experimental, la cual estaba conectada a una videograbadora tipo PVR (Portable Video Recorder, PV-500 ECO).

Los individuos (seis hembras y siete machos) fueron entrenados a recuperar comida (semillas de mijo) de la arena experimental siguiendo el esquema presentado en el Capítulo 2 (Tabla 2.1). Al finalizar el entrenamiento, etapa en la que todas las aves, excepto un macho, lograron aprender la tarea, los individuos comenzaron el protocolo de DMTS, el cual incluyó una muestra y un testeo diarios de 4 min de duración cada uno, con un intervalo de retención entre ellos de 6-7 minutos. Durante la muestra, las aves tenían que aprender a localizar un pocillo con 40 semillas cuya posición era asignada de manera pseudoaleatoria diariamente. Luego del intervalo de retención, las aves debían relocalizar el pocillo asociado a la recompensa que se encontraba en la misma posición que la muestra. Durante el intervalo de retención, las aves se encontraban visualmente aisladas de la arena experimental y no podían, por lo tanto, ver qué pocillo era recargado con semillas. Para reducir el posible uso de claves olfatorias para localizar el pocillo recompensado, la arena era limpiada y ventilada activamente después de cada muestra y cada testeo. Si un ave no encontraba la fuente de alimento durante el intervalo de 4 min de la muestra, se le adicionaban 2 min extras. Si este tiempo adicional no era suficiente, el ensayo finalizaba y se computaba como no exitoso en la muestra y, por lo tanto, ese individuo no hacía el testeo. Si esto sucedía durante el testeo, el mismo era computado como no exitoso. Cada individuo tuvo 15 sesiones (muestra + testeo) totales, de las cuales, las primeras siete sesiones se consideraron entrenamiento para aprender el tipo de tarea a desarrollar: recordar la ubicación de la muestra de ese día y suprimir la tendencia a visitar la ubicación de la muestra del día previo (la cual fue

doblemente recompensada, si el individuo fue exitoso en la muestra y el testeó). Este número de sesiones de entrenamiento ha sido utilizado previamente en experimentos de este tipo en tordos cabeza marrón (Guigueno et al., 2014). Algunas aves (cuatro hembras y dos machos) realizaron esta tarea entre 10 y 24 días de haber finalizado la tarea del Experimento 2 en las jaulas operantes, mientras que los restantes individuos realizaron sólo esta tarea.

Análisis de datos y estadística

Para cada sesión diaria, se registró el número de errores (pocillos abiertos sin comida) y la latencia hasta que el animal encontró la fuente de alimento en el ensayo de muestra y el de testeó. Todo contacto del pico con las tapitas que cubrían los pocillos fue considerado un error, incluso si el ave ya había entrado en contacto con esa tapita previamente. Por lo tanto, en algunos ensayos, el número de errores superó el número de pocillos de la arena (36).

El número de errores y la latencia fueron analizadas usando GLMMs. Para la primera variable se usó una distribución Binomial Negativa (función de enlace: log) y para la segunda, una distribución Gamma (función de enlace: log). La naturaleza del ensayo (si era muestra o testeó) y el sexo fueron agregados a los modelos como factores fijos y los individuos como un factor aleatorio. Además, se incorporó al modelo una función de correlación AR1 asociada a las sesiones. Los datos de los días 1 a 7 fueron analizados separados de los de las sesiones 8 a 15, dado que las primeras sesiones se consideraron como un entrenamiento de la tarea de DMTS. Los análisis fueron realizados usando el paquete glmmTMB (Brooks et al., 2017). Para cada modelo se hizo un análisis de los residuos mediante un gráfico de dispersión de

residuos vs. predichos y un QQ-plot en el cual se evaluó que no hubiese una desviación significativa de los cuantiles observados respecto de los teóricos. Estos análisis se hicieron usando el paquete DHARMA (Hartig, 2020). Todos los análisis estadísticos fueron realizados usando R 4.0.2 (R Core Team, 2020).

La significancia de la diferencia entre la proporción de hembras y machos que pudieron ser entrenados fue analizada usando una prueba de z para dos proporciones.

Experimento 2: Tarea de DMTS binaria en jaulas operantes con intervalo de retención corto

Procedimiento y dispositivos experimentales

Una semana antes de comenzar los experimentos, las aves fueron trasladadas a un cuarto con un ciclo de iluminación controlado (11 horas luz : 13 horas oscuridad), en el cual la luz blanca se encendía entre las 7:00 y 18:00 y la luz negra (usada como luz de luna) se encendía entre las 18:00 y 7:00 del día siguiente. La temperatura de este cuarto no fue regulada. Durante este periodo, las aves fueron mantenidas en las jaulas experimentales (120 x 80 x 80 cm, altura x ancho x altura) en parejas. Estas jaulas también se encontraron aisladas visualmente, pero no acústicamente.

Antes de comenzar cada sesión experimental diaria, las jaulas fueron divididas en tres secciones de 40 x 80 x 80 cm (largo x ancho x altura) usando divisiones metálicas. En cada uno de los laterales había un panel operante ubicado en el medio de la pared. Los paneles tenían tres caras (10 cm de ancho), la central enfrentada a la jaula y dos laterales adheridas a la jaula con un ángulo de 70° (ver Capítulo 3: Fig. 3.1).

En cada cara había una tecla de respuesta cuadrada (4 x 4 cm, a una altura de 9 cm desde la plataforma del panel; Campden Instruments) que podía iluminarse con diferentes patrones y/o colores mediante un arreglo de 4 x 4 luces LED.

Adicionalmente, en la cara central había una ventana cuadrada de 3 x 3 cm conectada a un alimentador automático (Campden Instruments) donde las aves recibían la recompensa.

Dentro de una misma jaula, los individuos fueron asignados al azar a cada uno de los laterales y fueron testeados en ese lateral durante todo el experimento. Se realizaron tres sesiones diarias de 20 ensayos (muestra + testeo) cada una. El intervalo entre ensayos fue de 45 s (en la condición estándar, ver más adelante el detalle de las otras condiciones) y el intervalo entre sesiones de 40 min.

Todos los individuos comenzaron con un periodo de entrenamiento previo el cual consistió en ensayos donde se presentaba un estímulo en alguna de las teclas laterales durante 10 s, seguido de una recompensa completa ($6,2 \pm 1,1$ semillas de mijo, media \pm desvío estándar). La recompensa era entregada independientemente de si el ave picoteaba o no la tecla (entrenamiento por “autoshaping”). Una vez que las aves picoteaban al menos una vez por sesión durante dos días, pasaban a un entrenamiento condicional en el cual sólo se otorgaba la recompensa si las aves picoteaban la tecla durante la presentación del estímulo. La duración de esta fase del entrenamiento fue de dos días completos (seis sesiones). Una vez que los individuos finalizaron el entrenamiento condicional, comenzaron con la fase de DMTS.

Cada ensayo de las tareas de DMTS consistió en una presentación de 10 s de un estímulo muestra en una de las teclas laterales seguido de un intervalo de retención de 2 s (en la condición estándar, ver más adelante el detalle de las otras condiciones). Durante este intervalo, se otorgaba una recompensa parcial ($3,2 \pm 0,5$

semillas de mijo). Esta recompensa era entregada en el comedero central lo que evitaba que las aves se mantuviesen frente a la tecla de la muestra durante el intervalo de retención. Luego del intervalo de retención, las aves experimentaban un ensayo de testeo en el cual debían elegir cuál de los dos estímulos presentados coincidía con la muestra. Para esto, debían picotear en una de las teclas laterales que se prendían durante 10 s. Si el ave picoteaba en la tecla correcta durante la presentación de los estímulos en el testeo, ésta recibía una recompensa completa y pasaba al intervalo entre ensayos. Si el ave no respondía o picoteaba una tecla incorrecta durante la presentación de la muestra o del testeo, ésta pasaba directamente al intervalo entre ensayos sin recibir la recompensa. Cada sesión duraba aproximadamente 20 min, dependiendo de cuánto tardaban los individuos en completar los 20 ensayos.

Se testearon dos tipos de tareas de DMTS, una en la que los individuos debían seleccionar cuál de las opciones del testeo era igual al color de la muestra independientemente de la ubicación de ésta (tarea de color) y otra en la que debían seleccionar la posición en la que se había presentado la muestra de manera independiente del color de ésta (tarea de posición) (Fig. 4.1). El color y la posición de la muestra variaban aleatoriamente, así como las opciones que se presentaban en cada lateral en el testeo. Cada tarea se realizó durante 15 días; entre éstas, los individuos recibieron un día completo (tres sesiones) de entrenamiento condicional con estímulos blancos con el objetivo de señalar la finalización de una tarea y comienzo de la siguiente. Esta diferenciación para los animales también fue favorecida utilizando dos pares de colores distintos para cada tarea: (1) rojo y azul, (2) naranja y violeta. Cada par de colores fue utilizado de manera continua durante los 15 días asignados a una misma tarea y se modificó por el otro par de colores para la

segunda tarea. A cada sujeto le fue asignado aleatoriamente con cuál tarea comenzaba y qué par de colores le correspondía a la primera tarea.

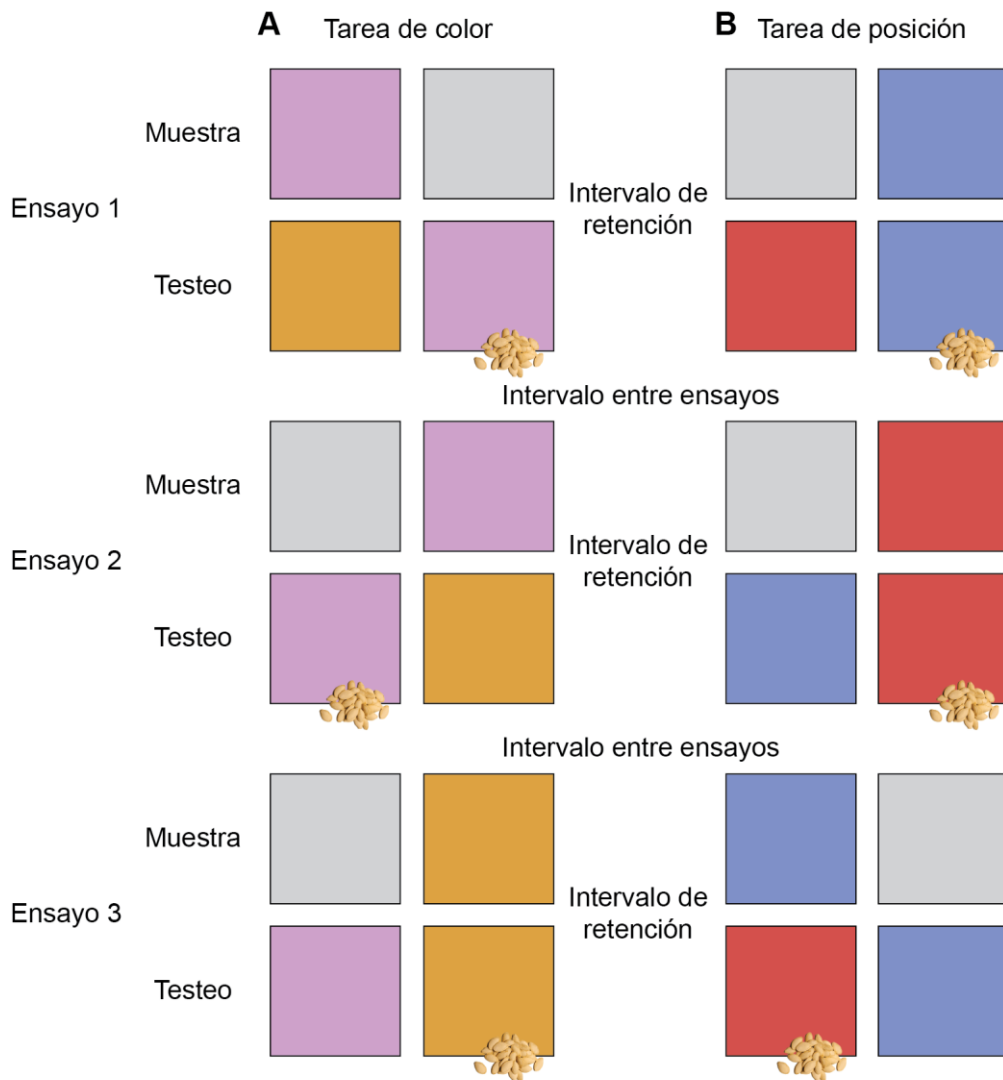


Figura 4.1. Diagrama esquemático de la tarea de DMTS (A) de color y (B) de posición. A modo de ejemplo se muestran tres ensayos que contiene cada uno una muestra y un testeo. Los ejemplos ilustrados son teóricos. Para simplificar el esquema, no se ilustraron las teclas centrales ya que la misma no intervino en estas tareas. La tecla gris corresponde a una pantalla apagada. Las semillas representan qué opción del testeo estaría asociada con la recompensa. El par de colores de los estímulos varió entre las dos tareas de DMTS.

Para llegar al criterio de éxito, los individuos debían tener al menos cinco sesiones con más del 80 % de respuestas correctas de un total de al menos 10 respuestas en el testeo (es decir, se aceptaba hasta un 50 % de ensayos vacíos los cuales podían deberse a la no respuesta en la muestra o en el testeo). Cuando los sujetos alcanzaron el criterio de éxito, se testearon otros intervalos de retención siguiendo un procedimiento de “titration” o titulación. Se evaluaron los intervalos de retención de 4, 8, 16, 32, 64 y 124 s. Los individuos comenzaban con el intervalo de retención de 4 s, si tenían más del 80 % de respuestas correctas en una sesión con al menos el 50 % de los ensayos con respuesta en el testeo, continuaban con el intervalo que les seguía en duración. Si no llegaban al criterio de éxito estipulado para esta etapa, repetían el mismo intervalo de retención. Si fallaban durante nueve sesiones consecutivas, retrocedían al intervalo de retención inmediatamente más corto en el cual había sido alcanzado el criterio de éxito. Para los intervalos de retención de 64 y 124 s, dada la mayor extensión de cada ensayo, se modificaron dos parámetros: (1) el intervalo entre ensayos se alargó a 75 y 150 s, respectivamente para mantener un valor superior al intervalo de retención; (2) el número total de ensayos por sesión se redujo a 10, para no extender demasiado en el tiempo cada sesión y que el individuo testeado pudiese terminar la sesión aproximadamente en el mismo momento que los restantes individuos. Este protocolo fue testeado durante los 15 días correspondientes a la tarea de posición en aquellos individuos que aprendieron la tarea en menos de 45 sesiones. Dado que ningún individuo llegó al criterio de éxito en la tarea de color, no se pudieron testear otros intervalos de retención para dicha tarea.

Las contingencias fueron programadas usando el software Microsoft Visual Studio 2008. Los paneles estaban conectados a un controlador (BehaviourNet

Controller MkII) mediante el servidor WhiskerServer v.3.5

(<https://www.whiskercontrol.com>).

Análisis de datos y estadística

Algunos tordos no pudieron ser entrenados (cuatro hembras y seis machos) dado que no se logró que picotearan en las teclas durante 15 días (45 sesiones), por lo tanto, los datos incluyen la participación de siete hembras y cinco machos. La significancia de la diferencia entre estas proporciones fue analizada usando una prueba de z para dos proporciones.

Algunas sesiones fueron filmadas usando una microcámara adherida al panel metálico divisor de las jaulas, enfrentada al panel operante, la cual estaba conectada a una videograbadora tipo PVR (Portable Video Recorder, PV-500 ECO). Esto se realizó para verificar que los animales no descansaban frente a la tecla de la muestra durante el intervalo de retención, lo que hubiese confundido las conclusiones desprendidas de los resultados. En todos los casos observados, se pudo comprobar que las aves se movían hacia el centro del panel para acceder al alimentador o fuera del panel, hacia la jaula. Los días con menos de 30 respuestas totales en el testeo (i.e., 50 % de respuestas), sin importar si éstas fueron correctas o no, fueron excluidas de los análisis ya que podrían estar indicando una desmotivación de los individuos. Se descartaron 60 días de un total de 279 días.

Se calculó la proporción de éxito como la sumatoria de todas las respuestas correctas en el testeo dividido por el total de respuestas en el testeo. Para esto se agruparon los datos de las tres sesiones diarias para reducir la dispersión intra-individuo. De todas maneras, la significancia de las diferencias encontradas y las

conclusiones desprendidas de estos resultados no se modifica si en vez de utilizar la sumatoria se calcula el promedio de la proporción de respuestas correctas en el testeo de las tres sesiones diarias. También se calculó el número de sesiones de entrenamiento que cada individuo necesitó, el número de sesiones que los individuos tardaron para llegar a criterio de éxito en la tarea de posición, el intervalo de retención más largo en el cual un individuo resultó exitoso y la proporción de individuos de cada sexo que llegaron al criterio de éxito en la tarea de posición. Esta última variable se analizó usando una prueba de z para comparar dos proporciones.

La proporción de éxito fue analizada usando un GLMM con los factores fijos: día, tarea (color/posición) y sexo. Los individuos fueron incluidos como un factor aleatorio y también se incluyó una estructura de correlación AR1 para los días. Se usó una distribución Binomial (función de enlace: log). Para el número de sesiones de entrenamiento requeridas y el número de sesiones para llegar a criterio en la tarea de posición se usaron GLMs usando una distribución Gaussiana (función de enlace: identidad) dado el buen ajuste a una distribución normal, el cual fue chequeado usando la prueba de normalidad de Shapiro. Estos GLMs incluyeron el factor fijo sexo y, para la variable número de sesiones para llegar a criterio en la tarea de posición, también se incluyó la primera tarea asignada a cada individuo como un factor fijo y la interacción entre éste y el sexo. Dado que el supuesto de homocedasticidad no se cumplió en esta variable, se modeló la varianza usando la función VarIdent para cada uno de los factores fijos. El intervalo de retención más largo se analizó mediante un GLM usando la distribución Binomial Negativa (función de enlace log) dada la sobre dispersión de los datos. Este modelo también incluyó al sexo como factor fijo. Para completar los datos de las tres hembras que no llegaron a criterio en la tarea de posición, se les asignó el intervalo de retención de 2 s como si hubiesen sido exitosas

sólo en ese tiempo; y el número de sesiones hasta llegar a criterio de 50 que se desprende de las 45 sesiones realizadas, más las 5 sesiones que se exigían como parte del criterio, esto es como si justo hubiesen empezado a responder correctamente al día siguiente que terminaron la experiencia. Estos valores asignados responden a un criterio conservador, ya que, en la realidad, el intervalo de retención debería ser menor a 2 s dado que con ese intervalo no pudieron adquirir la tarea y las sesiones en alcanzar el éxito sería como mínimo 50, pero podrían ser muchas más. Sin embargo, por cuestiones de protocolo experimental, se decidió cortar el experimento a los 15 días en vez de continuar testeando a los animales. En resumen, esto implica que las diferencias encontradas a favor de los machos podrían ser mayores a las reportadas.

Se estudió el efecto de la tarea con la cual comenzó cada individuo para evaluar si el mismo era significativo en el desempeño de cada sujeto. El modelo que incluía la variable proporción de éxito volvió a correrse incluyendo la primera tarea (color o posición) como factor fijo o como factor aleatorio. En el primer caso, el factor resultó no significativo ($p = 0,968$) y en ambos modelos, el valor de AIC aumentó, por lo que se decidió excluir dicho factor del modelo para evitar la sobreparametrización del mismo. Lo mismo ocurrió al incorporar este factor en el modelo del máximo intervalo de retención, en el cual, al incorporar el factor de la primera tarea asignada, éste resultaba no significativo ($p = 0,726$) y el valor de AIC aumentaba respecto al del modelo más simple. En ambos casos se chequeó que los modelos tuviesen un buen ajuste a la distribución planteada y se corroboró que las conclusiones desprendidas de los resultados del modelo que incluía el factor de la primera tarea como el que no lo incluía fuesen las mismas. Para la variable número de sesiones para llegar a criterio en la tarea de posición sí se incluyó el factor asociado a

la primera tarea dado que su incorporación disminuía el valor de AIC del modelo. En este caso, también se compararon modelos que tenían buen ajuste a la distribución planteada y, nuevamente, se pudo corroborar que las conclusiones continuaban siendo las mismas tanto si se incluía como si no se incluía dicho factor.

Los GLMs y GLMM se realizaron usando los paquetes `glmmTMB` (Brooks et al., 2017) y `nlme` (Pinheiro, Bates, DebRoy, Sarkar, & R Core Team, 2020). Debido a una triple interacción significativa en el GLMM, se hicieron comparaciones a posteriori usando el paquete `emmeans` (Lenth, 2020). Para cada modelo se hizo un análisis de los residuos mediante un gráfico de dispersión de residuos vs. predichos y un QQ-plot en el cual se evaluó que no hubiese una desviación significativa de los cuantiles observados respecto de los teóricos. Estos análisis se hicieron usando el paquete `DHARMA` (Hartig, 2020). Todos los análisis estadísticos fueron realizados usando R 4.0.2 (R Core Team, 2020).

Resultados

Experimento 1: Tarea de DMTS de posición en arena experimental con intervalo de retención de 6-7 min

No se halló ningún sesgo referido al sexo de los individuos en la proporción de animales que lograron ser entrenados (prueba de z para dos proporciones, $z = 0,964$, $p = 0,34$).

En las primeras siete sesiones diarias (entrenamiento) no se encontraron diferencias en el número de errores entre la muestra y el testeo (GLMM Días: 1 a 7, $p = 0,108$; Fig. 4.2A). Luego de este entrenamiento, los individuos fueron capaces de localizar la fuente de alimento en el testeo con menos errores que la muestra (GLMM

Días: 8 a 15, $p = 0,026$; Fig. 4.2B). No se encontraron diferencias sexuales en el número de errores de la muestra, ni del testeo tanto en las sesiones 1 a 7 (GLMM_{Días: 1 a 7}, $p = 0,93$; Fig. 4.2A), como en las sesiones 8 a 15 (GLMM_{Días: 8 a 15}, $p = 0,354$; Fig. 4.2B).

En los primeros siete días, el tiempo utilizado para encontrar la fuente de alimento en el testeo fue algo más breve que el tiempo utilizado en la muestra, pero esta tendencia fue marginalmente no significativa (GLMM_{Días: 1 a 7}, $p = 0,059$; Fig. 4.2C). Durante los días 8 a 15, la diferencia se acentuó, y los individuos tardaron menos tiempo en encontrar la fuente de alimento en el testeo que en la muestra (GLMM_{Días: 8 a 15}, $p = 0,032$; Fig. 4.2D). Nuevamente, no se encontraron diferencias sexuales en el número de errores, ni en la muestra ni en el testeo, medidos durante los días 1 a 7 (GLMM_{Días: 1 a 7}, $p = 0,704$; Fig. 4.2C), u 8 a 15 (GLMM_{Días: 8 a 15}, $p = 0,191$; Fig. 4.2D).

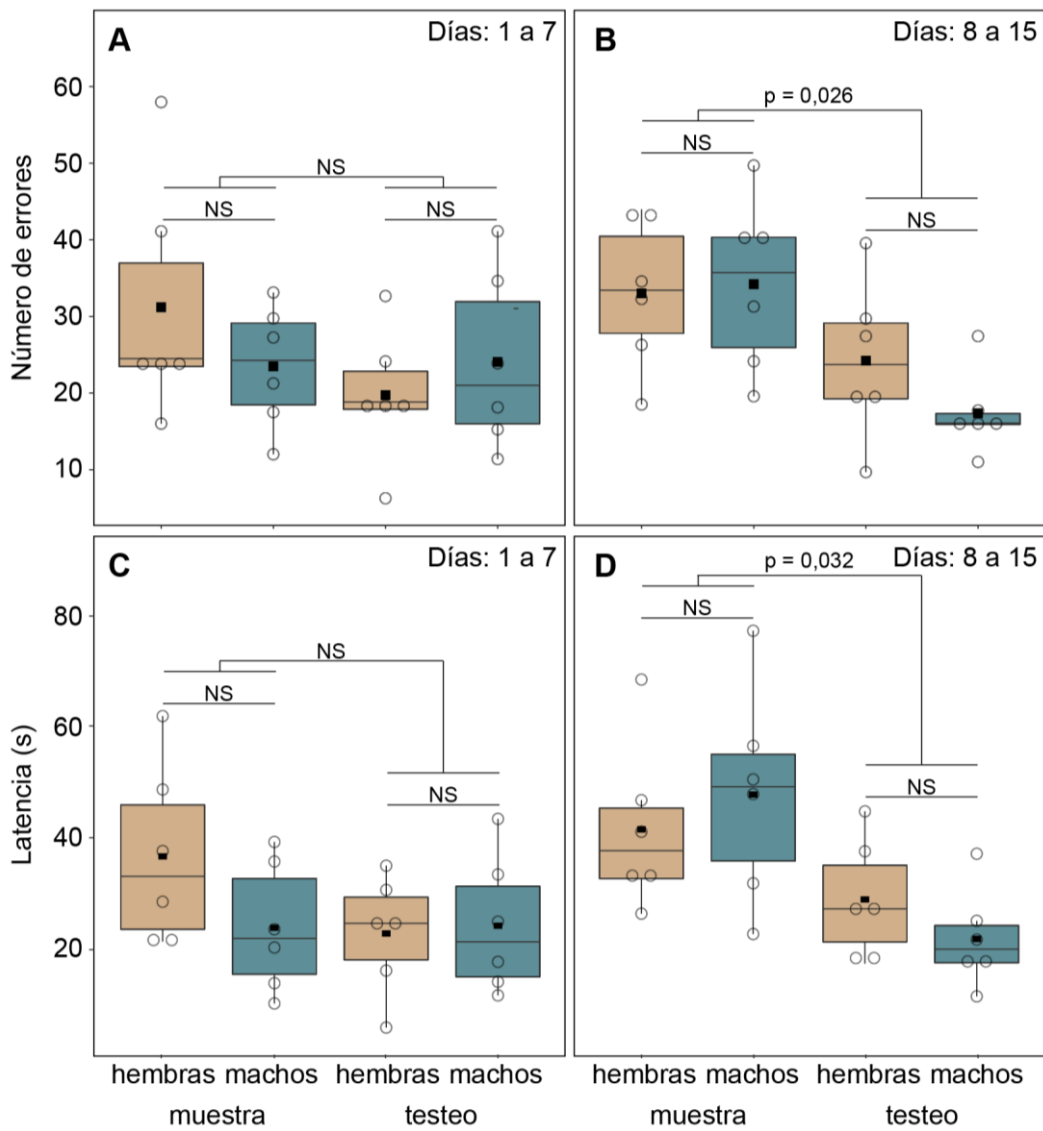


Figura 4.2. Número de errores durante (A) los días 1-7, considerados como entrenamiento a la tarea de DMTS, (B) los días 8-15; y latencia en segundos durante (C) los días 1-7 y (D) los días 8-15 para hembras y machos de tordo renegrido durante la muestra y testeo. Los boxplots señalan la mediana, intercuartiles y rango de los datos. El cuadrado negro representa la media de cada grupo. Los círculos vacíos representan los datos individuales.

Experimento 2: Tarea de DMTS binaria en jaulas operantes con intervalo de retención corto

No se encontró ningún sesgo referido al sexo de los individuos en la proporción de animales que lograron ser entrenados (prueba de z para dos proporciones, $z = 0,856$, $p = 0,39$) y tampoco se encontraron diferencias sexuales en el número de sesiones requeridas para terminar el entrenamiento (GLM, $p = 0,426$). Las hembras necesitaron en promedio $12 \pm 10,97$ sesiones (media \pm desvío estándar, $n = 7$) y los machos $7,6 \pm 4,98$ ($n = 5$).

Ninguno de los individuos llegó al criterio de aprendizaje estipulado en la tarea de color, sin embargo, 4/7 hembras y 5/5 machos llegaron a dicho criterio en la tarea de posición. Esta diferencia entre sexos no resultó significativa (prueba de z para dos proporciones, $z = -1,69$, $p = 0,091$). Sin embargo, teniendo en cuenta el número de sesiones que tardaron en llegar a criterio, se encontró que los machos tardaron menos sesiones que las hembras en aprender la tarea de posición (GLM, $p = 0,031$; Fig. 4.3). La primera tarea asignada a cada individuo no tuvo un efecto significativo sobre la rapidez en la que los individuos de cada sexo llegaron a criterio (GLM, $p = 0,776$, $p_{\text{interacción(sexo/tarea)}} = 0,51$).

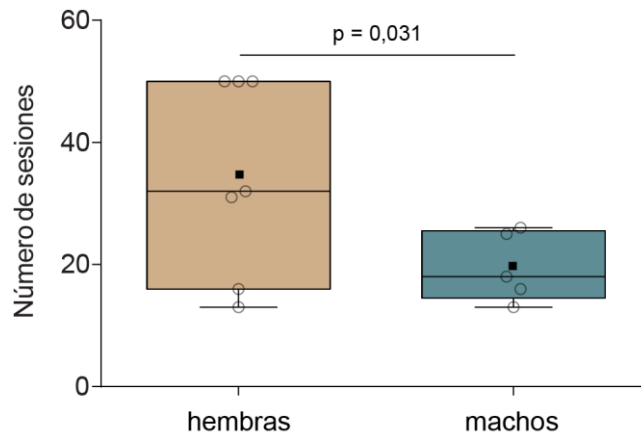


Figura 4.3. Número de sesiones hasta llegar al criterio de éxito en la tarea de posición para hembras y machos de tordo renegrido. Los boxplots señalan la mediana, intercuartiles y rango de los datos. El cuadrado negro representa la media de cada grupo. Los círculos vacíos representan los datos individuales.

Para entender mejor la mejora en el desempeño en cada una de las tareas, se analizó la proporción de éxito diaria en cada tarea. La tarea de posición resultó más fácil de adquirir que la tarea de color (GLMM, comparaciones a posteriori, $p < 0,001$; Fig. 4.4). En la tarea de posición, los machos resultaron mejores que las hembras (GLMM, comparaciones a posteriori, $p = 0,018$; Fig. 4.4B). Dicha diferencia sexual no fue encontrada en la tarea de color (GLMM, comparaciones a posteriori, $p > 0,999$; Fig. 4.4A).

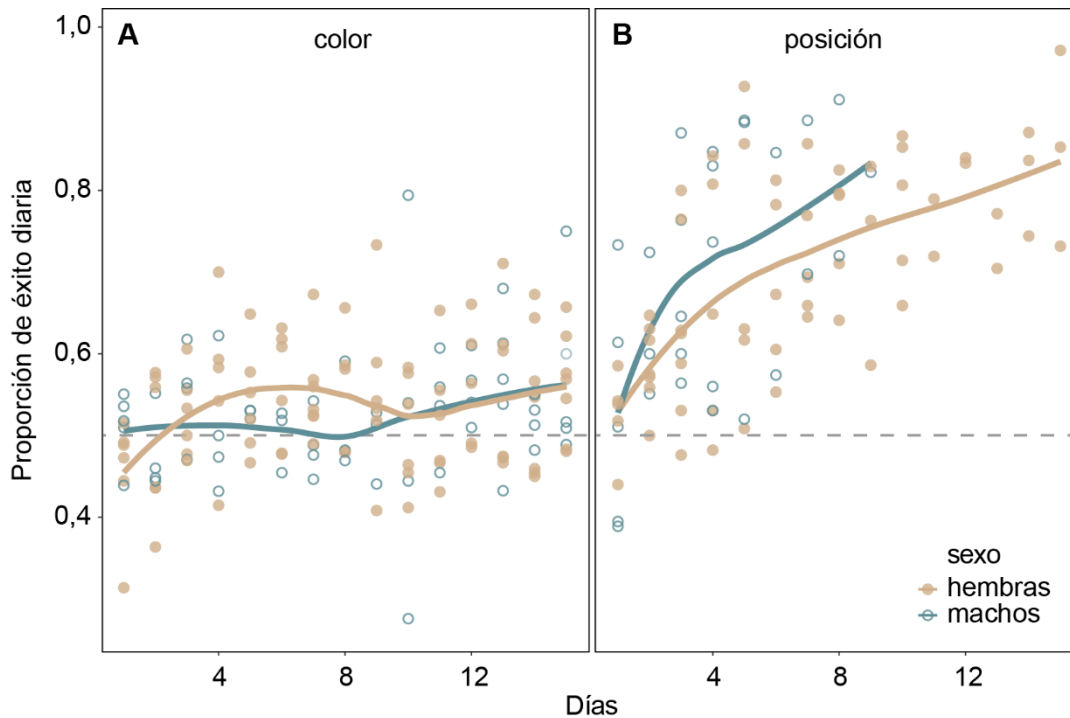


Figura 4.4. Proporción de éxito diaria durante (A) la tarea de color y (B) la tarea de posición para hembras (círculos llenos y líneas beige) y machos (círculos vacíos y líneas azules) de tordo renegrido. Las líneas representan las curvas estimadas mediante una función de suavizado de las medias de cada sexo a lo largo de los días. Estas fueron calculadas mediante la función `geom_smooth()`¹ del paquete de R `ggplot2` (Wickham, 2016). Los puntos representan la proporción de respuestas correctas en un día para cada individuo, calculada como la sumatoria de las respuestas correctas durante el testeado dividido por la totalidad de los testeos respondidos para un mismo individuo durante las tres sesiones diarias. La línea punteada señala el valor = 0,5 que representa el valor esperado para el caso de no aprendizaje (elección aleatoria).

¹ Esta función utiliza el método “loess”: Local Polynomial Regression Fitting. El ajuste por este método se hace localmente. Esto quiere decir que, para cada punto, se realiza el ajuste utilizando puntos cercanos a este valor, ponderando la distancia entre éstos.

Luego de llegar a criterio en la tarea de posición, los animales fueron testeados en un protocolo de titulación donde se estudió el desempeño de los mismos con intervalos de retención progresivamente más largos. Mientras que algunos individuos sólo lograron el criterio de éxito con el intervalo de retención más corto de esta etapa (4 s), otros llegaron al criterio con intervalos de retención superiores (Tabla 4.1). En particular, un macho tuvo un 90 % de respuestas correctas durante el testeo luego de un intervalo de retención de 124 s. No se encontraron diferencias sexuales en el máximo intervalo de retención en el cual los animales resultaron exitosos (GLM, $p = 0,163$).

Tabla 4.1. Número de individuos de cada sexo que alcanzaron el criterio de éxito para cada uno de los intervalos de retención evaluados (4, 8, 16, 32, 64 y 124 s). Notar que tres hembras no pudieron ser testeadas en esta etapa debido a que no resultaron exitosas con el intervalo estándar de 2 s.

Sexo	4 s	8 s	16 s	32 s	64 s	124 s
Hembras	4	4	3	2	2	0
Machos	5	5	5	3	2	1

La tarea con la que los individuos comenzaron el experimento (color o posición) no tuvo un efecto significativo sobre las variables estudiadas (ver Métodos). Tampoco se encontró un sesgo de la tarea con la que los individuos comenzaron el experimento y el mayor intervalo de retención en la tarea de posición (Tabla 4.2). La tabla 4.2 presenta estos resultados detallados por individuo.

Tabla 4.2 Tabla de individuos utilizados, detallando el sexo, máximo intervalo de retención y tarea con la cual comenzó el experimento.

Individuo	Sexo	Máximo intervalo (s)	Primera tarea asignada
Red	H	No aprendió	Color
SS	H	No aprendió	Posición
MMH	H	No aprendió	Posición
RR	H	4	Color
CCS	H	16	Posición
VV	H	64	Color
NN	H	64	Posición
NN	M	16	Color
RR	M	16	Posición
GG	M	32	Color
AA	M	64	Posición
BBM	M	124	Color

Discusión

Se testearon dos tareas del tipo DMTS con distinto grado de dificultad e intervalo de retención. En la tarea testeada con mayor dificultad (mayor número de posibles ubicaciones) e intervalo de retención más largo, los individuos lograron aprender la tarea luego de 7 días, pero no mostraron diferencias sexuales en su desempeño.

Estos resultados no apoyan la idea de que las hembras se desempeñan mejor que los machos en cualquier tarea que requiera el uso de memoria espacial. En las tareas con testeo binario e intervalo de retención de 2 s, los machos aprendieron más rápido y fueron más exitosos que las hembras en la tarea de posición, pero no en la tarea de color. En ambos sexos, la tarea de posición fue más sencilla de adquirir que la tarea de color. Estos resultados son consistentes con los hallados en la especie tordo cabeza marrón, que mostraron que los machos son mejores que las hembras en

tareas del tipo DMTS con claves espaciales en pantallas táctiles con intervalos de retención de 15 s; pero dicha diferencia se deja de apreciar en la tarea de color, la cual, también resultó más difícil de aprender (Guigueno et al., 2015). De manera general, se encontró que las diferencias sexuales en la cognición de los tordos parecen depender del tipo de tarea que realizan y la dificultad de esta.

Estudios previos en el tordo renegrado y el de cabeza marrón mostraron un mejor desempeño de las hembras en tareas que involucraban un mayor desplazamiento espacial y memorias más largas (Astié et al., 2015; Guigueno et al., 2014; Lois-Milevicich, Kacelnik, et al., 2021), sin embargo, otros han encontrado que las supuestas ventajas cognitivas de las hembras no se evidencian en cualquier tipo de tarea de laboratorio (Astié et al., 1998; Brodbeck et al., 2020; Guigueno et al., 2015; Lois-Milevicich, Cerrutti, et al., 2021), lo cual podría explicarse por diferencias sexuales en el uso de distintos sistemas de memorias. En el caso particular de la memoria espacial, dichas diferencias han sido muy estudiadas en humanos y se sabe que su magnitud depende del tipo de tarea involucrada (Miller & Halpern, 2014; Postma, Jager, Kessels, Koppeschaar, & van Honk, 2004). Existen distintas hipótesis evolutivas que han intentado explicar las diferencias sexuales encontradas con apoyo parcial o total de varias especies de mamíferos (revisado en: Jones, Braithwaite, & Healy, 2003). Una de estas hipótesis plantea que los machos de especies poligínicas, como algunos roedores del género *Microtus*, cuyos territorios y desplazamientos son mayores que los de las hembras, superan a estas en la resolución de tareas espaciales (Gaulin & FitzGerald, 1986, 1989). Esta hipótesis también ha recibido sustento en estudios hechos con peces (Lucon-Xiccato & Bisazza, 2017), sepias (Jozet-Alves, Modéran, & Dickel, 2008) y carnívoros (Perdue, Snyder, Zhihe, Marr, & Maple, 2011). Los machos de tordo renegrado tienen áreas de acción más grandes que

las hembras (Scardamaglia & Reboveda, 2014), por lo que el mejor desempeño de estos en una de las tareas de posición podría relacionarse con este factor ecológico, independiente del parasitismo de cría. Sin embargo, esta idea no tendría un sustento neuroanatómico, ya que el hipocampo de los machos tiene un menor volumen relativo que el de las hembras (Reboveda et al., 1996). De este modo, se plantea que, en los tordos, existirían múltiples demandas ecológicas relacionadas, no sólo con el parasitismo de cría, sino también con la reproducción y el forrajeo que podrían generar presiones de selección diferentes en cada sexo sobre distintas habilidades cognitivas. El mecanismo a través del cual los machos podrían superar a las hembras en ciertos aspectos cognitivos espaciales continúa siendo un interrogante.

Las hormonas sexuales, como la testosterona y el estradiol, juegan un rol importante en la modulación de ciertas funciones cognitivas en animales humanos y no humanos (revisado en: Luine, 2014). De manera general, se ha visto que, en mamíferos, estos esteroides mejoran el aprendizaje y la memoria espacial (revisado en: Luine, 2014). Se cree que esto ocurre mediante dos mecanismos que mejoran la actividad y conectividad neuronal en el hipocampo (revisado en: Mukai et al., 2010): (1) favoreciendo la formación de espinas dendríticas (Leranth, Shanabrough, & Redmond Jr, 2002; Woolley, 1998) y (2) promoviendo la potenciación de largo término (Córdoba Montoya & Carrer, 1997; Smith & McMahon, 2005, 2006). Sin embargo, el efecto de las hormonas sexuales en la memoria espacial y sus funciones no es siempre positivo y depende de varios factores intrínsecos al animal y de la dosificación del esteroide (Galea, Lee, Kostaras, Sidhu, & Barr, 2002; Lipatova, Byrd, Green, & Toufexis, 2014; Lipatova & Toufexis, 2013). En las aves, la aromatasa, una enzima involucrada en la síntesis de estrógenos, está presente en el hipocampo de machos y hembras de varias especies (Saldanha, Ramage-Healey, & Schlinger, 2013). Además,

en esta región del cerebro se ha encontrado expresión de receptores de estrógenos (Gahr, Güttinger, & Kroodsma, 1993; Hodgson, Meddle, Christians, Sperry, & Healy, 2008; Metzdorf, Gahr, & Fusani, 1999). Por estos motivos, las aves resultan buenas candidatas para explorar el efecto de estos esteroides en el hipocampo y la memoria espacial. Sin embargo, los estudios que han abordado este tópico son escasos (Bailey, Ma, Soma, & Saldanha, 2013; Hodgson et al., 2008; Oberlander, Schlinger, Clayton, & Saldanha, 2004; Rensel, Ellis, Harvey, & Schlinger, 2015; Rensel, Salwiczek, Roth, & Schlinger, 2013). Guigueno et al. (2015) propusieron que el mayor aumento de andrógenos en los machos respecto al de las hembras, ambos en estado reproductivo, podría explicar el mejor desempeño de estos. Si bien en este capítulo no es posible corroborar dicha explicación en tordo renegrado, ya que no se realizó una cuantificación de esteroides circulantes, los estudios en aves hasta el momento han mostrado resultados diversos, que van desde un efecto positivo del estradiol y la testosterona sobre la memoria espacial (Oberlander et al., 2004) hasta ausencia de efecto o efecto negativo del estradiol en el desempeño de las aves dependiendo de la tarea espacial llevada a cabo (Hodgson et al., 2008; Rensel et al., 2015, 2013).

De manera consistente con los resultados de flexibilidad comportamental en esta especie (Astié et al., 2015; Lois-Milevicich, Cerrutti, et al., 2021), la tarea de posición fue más fácil de adquirir que la tarea basada en claves visuales locales (i.e., colores, formas) comparando las que tenían un protocolo similar. Esta dificultad dependiente del tipo de clave se evidenció en ambos sexos y ha sido encontrada también en otras especies de aves con alta demanda de procesamiento de información espacial (Brodbeck & Shettleworth, 1995; Guigueno et al., 2015, pero ver: Healy, 1995). La tarea de color, en este caso, directamente no pudo ser adquirida en el tiempo pautado por ninguno de los animales, imposibilitando que se pueda hacer

un estudio de las posibles diferencias sexuales. Estos resultados suman otro ejemplo de cómo un efecto de piso debido a la dificultad de la tarea puede enmascarar diferencias sexuales en el desempeño. Si bien la ocurrencia de diferencias sexuales en tareas que involucran memorias no espaciales no estaría en línea con la Hipótesis de Especialización Adaptativa, hubiese sido interesante poder contrastar dichos resultados con los previos reportados en la especie, donde se encontró que las hembras se desempeñaron mejor que los machos en tareas que involucraban el uso de claves visuales de color o forma (Astié et al., 1998; Lois-Milevicich, Kacelnik, et al., 2021).

El uso de protocolos de titulación para extender los intervalos de retención ha sido mucho menos estudiado en este tipo de tareas de DMTS en relación con intervalos de retención fijos (revisado en: Kangas, Vaidya, & Branch, 2010; Lind et al., 2015). Al aumentar progresivamente este intervalo, es posible alargar la duración de una memoria mediante el entrenamiento sucesivo del animal, lo cual ha sido reportado en varias especies como macacos, delfines y palomas (revisado en: Lind et al., 2015); además, se puede disminuir el efecto de la interferencia proactiva, la cual ocurre debido a eventos, o en este caso, ensayos previos que experimenta el animal (Zentall & Smith, 2016). A pesar de esto, el desempeño de los individuos puede disminuir a medida que el intervalo de retención aumenta (Lind et al., 2015) y existen varias teorías que intentan explicar las posibles causas o mecanismos detrás de ello (revisado en: Zentall & Smith, 2016). A partir de esta aproximación progresiva, se puede obtener información sobre el máximo intervalo de retención al cual el animal puede sostener un determinado nivel de éxito, lo cual es considerado una medida de desempeño cognitivo (Olson, Kamil, Balda, & Nims, 1995). Una ventaja de esta aproximación es que se trabaja con el intervalo de retención como variable entre

individuos, la cual está menos acotada que el porcentaje de éxito (Wenger & Kimball, 1992) que, normalmente tiene un rango que abarca desde el 50 % (resolución binaria por azar) al 100 %. Esto permite minimizar los efectos de piso y techo observados al usar el porcentaje de éxito, lo cual es posible que haya ocurrido en el caso de la tarea de color reportada en este capítulo. Otra ventaja de este procedimiento es que es adaptable a las capacidades de cada individuo y permite que cada uno avance a su propio ritmo, lo cual resulta más accesible que imponerles un determinado tiempo fijo, que ignore las diferencias interindividuales (Colares Leal, de Faria Brino, de Almeida Costa, de Faria Galvão, & McIlvane, 2020).

Los estudios de DMTS con protocolos de titulación han sido abordados principalmente con palomas (Dayer, Baron, Light, & Wenger, 2000; Kangas et al., 2010; Wenger & Kimball, 1992) y resultan muy escasos en otras especies de aves, sobre todo en paseriformes (Olson et al., 1995). En este capítulo, aplicamos este tipo de protocolo en los individuos que llegaron al criterio de éxito con un intervalo inicial de 2 s, lo cual ocurrió sólo para la tarea de posición en todos los machos evaluados y en cuatro de siete hembras. Individuos de ambos sexos pudieron sostener un éxito de más del 80% y de manera consistente con intervalos de retención de 64 s. Este valor es consistente con el máximo intervalo reportado para palomas de 60 s (Grant, 1976; Kangas et al., 2010) y tordos cabeza marrón (60 s, Guigueno et al., 2015) y resulta superior al encontrado en algunas especies de córvidos (15-45 s, Olson et al., 1995). Es destacable que un macho llegó a tener un desempeño superior al 90% de éxito en varias sesiones con un intervalo de retención de 124 s. Si bien sólo se cuenta con la información de este individuo, sería interesante poder evaluar con un mayor tamaño de muestra, si este desempeño se repite, ya que intervalos de retención tan largos sólo han sido reportados en delfines, monos capuchinos y macacos (Lind et al.,

2015). A su vez, sería interesante también poder testear las diferencias sexuales en esta variable, ya que, en este caso, el pequeño tamaño de muestra resultó insuficiente para detectar diferencias significativas, en caso de que las mismas existiesen.

En este capítulo se buscó determinar si las diferencias sexuales en la memoria y cognición de los tordos se podían generalizar a otras tareas de laboratorio o si dichas diferencias son dependientes de la tarea realizada. Los resultados no apoyan la idea de que exista dicha generalización y que las hembras de tordo renegrido tengan síndrome cognitivo mejor que los machos. Por el contrario, se encontró que, en las tareas realizadas que involucran memorias cortas, las diferencias sexuales no se evidenciaron e incluso, dependiendo de la dificultad de la tarea y el tiempo de retención, los machos tuvieron un mejor desempeño que las hembras. Los resultados están en línea con la idea de que las ventajas cognitivas asociadas al parasitismo podrían estar seleccionadas sólo para tareas afines a las desarrolladas en el ambiente natural y que existiría entonces un compromiso entre los distintos tipos de memoria en tordos. Desde luego, estos resultados también podrían implicar que la Hipótesis de Especialización Adaptativa no es correcta, o al menos, lo suficientemente robusta para ser validada en otro modelo como los tordos, parásitos de cría.

Capítulo 5. Discusión general y conclusiones

En esta tesis se abordaron estudios cognitivos en tordos renegrado y pico corto de ambos sexos. En primer lugar, se investigó el uso de claves espaciales y se encontró que las dos especies son capaces de relocalizar una fuente de alimento utilizando sólo claves espaciales. Considerando que el aprendizaje inicial se hizo con claves visuales locales y espaciales asociadas, es interesante pensar que los individuos procesan ambas modalidades sensoriales en simultáneo y pueden usarlas de manera independiente cuando un tipo de clave deja de ser informativo. Cabe destacar que este diseño podría traer aparejado un fenómeno de ensombrecimiento de la memoria en algunos individuos, lo cual implica una atenuación de la asociación de un estímulo débil con la recompensa, cuando éste se presenta junto a un estímulo más intenso. Dicha posibilidad es discutida más adelante.

En cuanto a las diferencias sexuales, se encontró que las hembras de tordo renegrado resultaron mejores en esta relocalización, ya que cometieron menos errores y tuvieron recorridos más directos que los machos conespecíficos, mientras que estas diferencias no fueron evidentes en tordo pico corto. Estos resultados se condicen con lo esperado dado el modo reproductivo de cada una de las especies y las diferencias sexuales neuroanatómicas halladas previamente. Posteriormente, se trabajó exclusivamente con tordos renegrados ya que en esta especie se predecían diferencias sexuales, mientras que en tordo pico corto no. Se investigó la flexibilidad comportamental en ambos sexos y se encontró que las hembras fueron más flexibles que los machos en una tarea de discriminación de formas, pero, contrario a lo esperado, no hubo diferencias sexuales en la flexibilidad asociada a una discriminación entre posiciones. Las dos tareas evaluadas resultaron muy distintas en

cuanto a la dificultad que les implicó a los individuos adquirirlas, siendo la discriminación entre formas cuatro veces más difícil de adquirir y revertir que la discriminación entre posiciones. A raíz de esto, se pensó que la posibilidad de detectar diferencias sexuales podría estar acotada a cierto rango de dificultad de la tarea en cuestión y que, si la misma era demasiado sencilla, ambos sexos podrían aprenderla muy rápido, enmascarando las diferencias bajo un efecto techo. Por el contrario, si la tarea era muy difícil, las diferencias sexuales también podrían ser opacadas tras un efecto piso, si resultara que ningún individuo lograra resolver o aprender la tarea exitosamente. Este punto se discutió con mayor detalle en el Capítulo 3. Finalmente, se realizaron dos experimentos para estudiar si existían diferencias sexuales en tareas que involucraban memorias de corto término, las cuales se presumían muy diferentes a las utilizadas en el contexto ecológico de los animales durante la búsqueda y parasitismo de nidos. De manera general, este tipo de tareas no evidenció diferencias sexuales, excepto en una tarea del tipo espacial con un intervalo de retención muy corto, donde se encontró que el desempeño de los machos fue mejor que el de las hembras, ya que estos fueron capaces de adquirir la tarea en menos sesiones y con mayor proporción de éxito.

Varios trabajos han abordado el estudio de las diferencias sexuales en la cognición en el tordo renegrado (Astié et al., 1998, 2015) y en el tordo cabeza marrón (Guigueno et al., 2015, 2014), dos especies muy emparentadas y con similitudes neuroanatómicas (dimorfismo sexual en el hipocampo en la temporada reproductiva) y comportamentales (búsqueda de nidos a cargo sólo de las hembras). En esta tesis se estudió por primera vez en este contexto a otra especie de tordo, el tordo pico corto, la cual es la que divergió más tempranamente entre las especies vivientes de *Molothrus* y posee hábitos reproductivos diferentes (la búsqueda de nidos la realizan

ambos sexos). Los resultados obtenidos permitieron comparar el desempeño del tordo pico corto con el del tordo renegrado, posibilitando relacionar el aspecto cognitivo de los animales con su estrategia reproductiva.

Se ha estudiado previamente el uso de claves de color y de posición con tordos renegrados (Astié et al., 1998) pero mediante un diseño experimental que difiere del protocolo utilizado en el Capítulo 2, dado que las claves fueron testeadas de manera independiente. Los autores encontraron que las hembras resultaron mejores que los machos al utilizar las claves de color, pero no encontraron diferencias sexuales en el uso de claves espaciales. En esta tesis, fue posible detectar diferencias sexuales en el uso de claves espaciales y esto pudo deberse a que justamente no eran las únicas claves que tenían disponibles los animales, ya que el aprendizaje se había realizado con claves de color y posición asociadas. Sería interesante continuar estudiando si el desempeño diferencial se debió a una preferencia de un tipo de clave sobre la otra, ya que, si bien no se encontró ningún patrón evidente según el sexo, el número de sujetos experimentales acotado perjudica la potencia de las pruebas estadísticas pudiendo enmascarar diferencias menos marcadas. Podría suceder que los machos se guíen mejor utilizando claves locales como el color y al no estar presente en el testeo, su desempeño se vea desfavorecido en un escenario donde las hembras puedan presentar una mayor facilidad para almacenar información espacial; o bien, que los machos sean más sensibles a un fenómeno de ensombrecimiento, donde la posición ocuparía el lugar de estímulo débil y el color, el intenso. De esta manera, la asociación de la posición con la recompensa se vería más comprometida en machos que en hembras.

Por otro lado, el tema de flexibilidad comportamental había sido abordado previamente (si bien en forma no explícita) utilizando un paradigma de discriminación-reversión entre colores y posiciones con tordos renegridos (Astié et al., 2015). El Capítulo 3 provee más información sobre el tema al incorporar el uso de otro tipo de clave visual como son las formas. Este tipo de clave resultó ser la más difícil de aprender y permitió detectar diferencias sexuales en la flexibilidad, las cuales no se presentaron en la discriminación entre posiciones, ni en la discriminación entre colores (Astié et al., 2015).

En el caso del tordo cabeza marrón, estudios previos han analizado las posibles diferencias sexuales en tareas del tipo DMTS modificando las variables desplazamiento de los individuos/tamaño del entorno y duración de la retención de la memoria implicada (Tabla 5.1). En 2014, Guigueno et al. publicaron un trabajo en el que mostraban que las hembras eran mejores que los machos para recordar la ubicación de una fuente de alimento en un espacio abierto luego de 24 horas tanto en época reproductiva como no reproductiva (Guigueno et al., 2014). Al año siguiente, estos autores presentaron otro trabajo, esta vez utilizando pantallas táctiles donde mostraban claves espaciales y de color en un espacio reducido con intervalos de retención más acotados (hasta 60 s) y encontraron que las diferencias a favor de las hembras desaparecían e incluso, en la tarea espacial, los machos resultaban mejores cuando los intervalos de retención eran de 15 s (Guigueno et al., 2015). Estos resultados son similares a los reportados en el Capítulo 4 para el tordo renegrido. Cabe mencionar que en este capítulo no sólo se estudiaron este tipo de tareas cognitivas por primera vez en tordo renegrido, sino que los resultados suman evidencia a favor de la idea de que las supuestas ventajas cognitivas de las hembras de tordo renegrido y tordo cabeza marrón asociadas con el comportamiento

parasitario, enmarcadas en la Hipótesis de Especialización Adaptativa, se presentan sólo en tareas con demandas más similares al comportamiento natural de parasitismo (mayor desplazamiento espacial y memorias largas), mientras que el desempeño en tareas con demandas diferentes (menor desplazamiento espacial y memorias cortas) no muestra claras diferencias sexuales.

Tabla 5.1. Comparación entre las tareas simples del tipo “delayed matching to sample” desarrolladas en tordo cabeza marrón y tordo renegrado. El desplazamiento fue estimado como la superficie en la cual debían moverse las aves en dos dimensiones.

Tipo de tarea	Cantidad de opciones	Desplazamiento (dm ²)	Intervalo de retención	Tipo de clave	Resultado
Panel con pocillos ¹	8	324	Largo (24 horas)	Posición	♀ > ♂
Panel con pocillos ²	36	16	Intermedio (6-7 min)	Posición	♀ = ♂
Pantalla táctil ³	3	0,68	Corto (hasta 60")	Posición	♀ < ♂ ^a ♀ = ♂ ^b
				Color	♀ = ♂
Tecla de respuesta ²	2	0,013	Corto (2")	Posición	♀ < ♂
				Color	♀ = ♂

¹Guigueno et al., 2014; ²Capítulo 4; ³Guigueno et al., 2015

^a Sólo para un intervalo de retención de 15 s. ^b Para los intervalos de retención de 5, 30, 45 y 60 s

La interpretación de los resultados obtenidos asume, como ya fue mencionado previamente, el supuesto de que el mecanismo cognitivo subyacente en la búsqueda y relocalización de nidos es el mismo que el utilizado para

buscar y recordar fuentes de alimento. Si bien en esta tesis no se hizo ningún estudio que permita asociar u homologar dichos mecanismos, se ha visto que las tordas cabeza marrón son consistentes en su desempeño en tareas de búsqueda de nidos en cautiverio y en localización de alimento (Davies & White, 2018). Dicho esto, resultaría interesante poder monitorear el desempeño de los individuos estudiados en laboratorio una vez liberados para evaluar si existe alguna correlación entre su desempeño en las tareas de laboratorio y sus habilidades en el ambiente natural. El desarrollo de esta investigación tendría algunos problemas logísticos si se realizase con individuos de ambientes urbanos, ya que en sus desplazamientos cotidianos podrían alejarse del sitio de suelta y terminar utilizando áreas inaccesibles (Billerman et al., 2020). Sin embargo, esto podría resolverse realizando experimentos cognitivos en el campo, por ejemplo, en la Reserva Natural “El Destino”, en Magdalena, provincia de Buenos Aires, donde habitan tordos renegrido y pico corto y se los puede monitorear en una gran área natural sin interferencia de propiedades privadas de acceso restringido, edificaciones, etc.

Durante el desarrollo de esta tesis, existieron algunas limitaciones que se considera pertinente mencionar. Una de ellas ya fue discutida previamente en el Capítulo 3, pero resulta una problemática general a lo largo de todos los experimentos de este trabajo y de muchos otros experimentos comportamentales y es el escaso tamaño muestral con el que se termina trabajando (Farrar, Voudouris, & Clayton, 2021). Esto genera problemas de baja representatividad de la muestra y poca reproducibilidad del experimento (Farrar et al., 2021; Laraway, Snyckerski, Pradhan, & Huitema, 2019). En el caso particular de esta tesis, la mayoría de los experimentos fueron diseñados con un tamaño muestral superior, pero luego, debido a diversos inconvenientes (e.g., los individuos no se adaptaron a los dispositivos o no

aprendieron a usarlos en muchos casos y en algunas otras ocasiones, surgieron problemas de salud de los animales, incluyendo mortalidad, que interfirieron con la continuidad de los protocolos), el tamaño muestral final fue más acotado, lo cual, además de generar los problemas ya mencionados, disminuye la potencia de las pruebas estadísticas o incluso sesga los resultados si la muestra termina siendo poco representativa de la población (Farrar et al., 2021). Cuando el problema del tamaño muestral pequeño no puede modificarse por cuestiones de logística, una posible solución es aumentar el número de ensayos y buscar testear efectos de mayor magnitud, es decir, modificar el parámetro que se evalúa entre grupos para incrementar la diferencia esperada entre ellos o achicar el valor de α contra el cual se contrasta la hipótesis nula (Farrar, Boeckle, & Clayton, 2020).

Otra problemática que resulta muy común en estudios comportamentales es el sesgo de muestreo que afecta directamente la pertinencia y reproducibilidad de los resultados (Webster & Rutz, 2020). El sesgo de muestreo puede deberse a diferentes características de los individuos, tanto los utilizados como los excluidos en los experimentos a campo y en el laboratorio (Webster & Rutz, 2020). En una reciente propuesta de marco de trabajo denominada "STRANGE" para intentar que la ciencia sea más transparente y favorecer la descripción qué tan atípicos pueden resultar los sujetos experimentales seleccionados, se mencionan los siguientes motivos como fuente de sesgo propio de los animales: la historia de vida previa y experiencia, el método de captura, los procesos de habituación y aclimatación, la genética y causas naturales que modifiquen la respuesta. Por ejemplo, se sabe que ciertos momentos del día o épocas del año pueden modificar el comportamiento de los animales (Webster & Rutz, 2020). En esta tesis, el método de captura pudo haber sido una fuente de sesgo ya que se utilizó principalmente un sólo método (redes de niebla),

excepto en el Capítulo 2 que también se incluyeron individuos capturados con trampas de piso. Si bien la utilización de más de un método es aconsejada para disminuir el sesgo (Webster & Rutz, 2020), esto no resuelve el problema ya que resulta evidente que hay individuos que son capaces de evitar ambos métodos y no se los logra capturar (obs. pers.). Es posible que estas ventajas correlacionen con una mejor maniobrabilidad en el vuelo o mejor visión, lo cual podría modificar de manera directa el desempeño de los individuos en tareas de discriminación visual o en tareas donde se requiera desplazamientos. Además, resultaría interesante saber si existe alguna ventaja cognitiva asociada a esta capacidad de evitar ser capturado. De ser así, se deberían incluir individuos más difíciles de capturar en estudios cognitivos para tener una muestra más representativa de la población real.

El momento del año en el cual se realizaron las capturas y los experimentos también puede representar una fuente de sesgo de acuerdo a lo postulado en el marco de trabajo “STRANGE” (Webster & Rutz, 2020). Todas las capturas y experimentos de esta tesis fueron realizadas en la temporada reproductiva, que es cuando se incrementa de manera diferencial según el sexo el volumen relativo del hipocampo en el tordo renegrido, pero no así en el tordo pico corto (Clayton et al., 1997; Reborada et al., 1996). Sería interesante replicar estos experimentos fuera de la etapa reproductiva para evaluar si las diferencias sexuales a favor de las hembras desaparecen cuando éstas dejan de tener un mayor volumen relativo del hipocampo que los machos y para investigar qué sucede a través de las estaciones del año con las diferencias sexuales cognitivas a favor de los machos. En estudios previos con tordos cabeza marrón se encontró que en tareas con desplazamiento, donde los individuos deben localizar la fuente de alimento y recordarla durante 24 hs, las hembras tuvieron un mejor desempeño que los machos tanto en la temporada

reproductiva como en la no-reproductiva y no se modificó el desempeño de ninguno de los sexos de una etapa a la otra (Guigueno et al., 2014). En ese trabajo, los autores modificaron el fotoperiodo para inducir el estado reproductivo o no-reproductivo de los individuos, lo cual luego fue corroborado mediante medición de niveles circulantes de hormonas reproductivas, tasa de canto y estado de las gónadas, pero puede que la manipulación del fotoperiodo no haya sido suficiente para inducir cambios neuroanatómicos como los que se darían en los individuos en libertad. La ausencia de cambios en el desempeño de las hembras según la época también fue encontrada en tareas con poco o nulo desplazamiento e intervalos de retención muy breves (Guigueno et al., 2015). Curiosamente, en ese trabajo los machos sí mejoraron su desempeño entre el estado no-reproductivo y el estado reproductivo, por lo que en el Capítulo 4, se discute las ventajas que podría tener aparejado el aumento de ciertas hormonas sexuales esteroideas sobre la cognición.

Otra limitación de este trabajo es la escasa información sobre la historia de vida que se puede obtener de los individuos capturados. Si bien fue posible seleccionar individuos adultos, teóricamente reproductivos, en base a su plumaje (Ursino et al., 2012), se desconocen diversos aspectos de la historia de vida de cada ejemplar como la edad de los mismos, si ya se reprodujeron o no, su éxito reproductivo, aprendizajes individuales y sociales previos, etc. Toda esta información relevante resulta imposible de recabar al trabajar con animales silvestres adultos; sin embargo, uno podría incurrir en un sesgo aún mayor si decidiese criar a los animales para conocer estos aspectos de su vida, ya que los mismos podrían dejar de ser representativos de la población natural (Cabezas, Carrete, Tella, Marchant, & Bortolotti, 2013, pero ver: Feenders & Bateson, 2013). A todo esto, se suman ciertos aspectos determinados por la genética que pueden cambiar de individuo a individuo

y modificar el comportamiento de los mismos (Réale, Dingemans, Kazem, & Wright, 2010; van Oers & Mueller, 2010). Sin embargo, algunos de estos aspectos pueden estudiarse mediante pruebas específicas para diferentes dimensiones de la variabilidad interindividual o “personalidad” (e.g., neofobia, exploración del espacio, agresividad, sociabilidad) (Griffin, Guillette, & Healy, 2015; White, Pascall, & Wilson, 2020) y ser incluidos en los modelos mediante la adición de una covariable que incluya información multivariada de la respuesta de cada individuo en cada una de las pruebas (White et al., 2020). En línea con esta propuesta, sería interesante poder evaluar la variación interindividual en tordos para tratar de asignar parte de la variabilidad no explicada de los modelos estadísticos a esta variación entre individuos. En tordos sólo existen algunos trabajos preliminares que abordan el estudio de la variación interindividual (Lois-Milevicich, Caro, Kacelnik, & Reboreda, 2019; Scardamaglia et al., 2020).

En esta tesis, se pudo corroborar que existen diferencias sexuales cognitivas, en particular sobre la memoria espacial y que las mismas se evidencian dependiendo de la tarea que el individuo realice. Además, se aportó evidencia a favor de que existiría un compromiso entre distintos tipos de memorias (i.e., cortas y largas) y capacidades cognitivas en tordos. Es decir, el sexo que busca y localiza nidos para parasitar no presentó un mejor desempeño en todas las tareas estudiadas, sino sólo en aquellas cuyas características se asemejaban más a las demandas ecológicas que estos animales enfrentan naturalmente. Los resultados obtenidos brindan un soporte parcial a la Hipótesis de Especialización Adaptativa y plantean la necesidad de futuros estudios a campo y en laboratorio en los que se considere la variabilidad interindividual como fuente de variación y se controle el grado de dificultad de las tareas a realizar.

Bibliografía

- Aben, B., Stapert, S., & Blokland, A. (2012). About the distinction between working memory and short-term memory. *Frontiers in Psychology, 3*, 301.
<https://doi.org/10.3389/fpsyg.2012.00301>
- Anderson, M. L., & Finlay, B. L. (2014). Allocating structure to function: the strong links between neuroplasticity and natural selection. *Frontiers in Human Neuroscience, 7*, 918. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2013.00918>
- Aparna, K., Hash, C. T., Yadav, R. S., & Vadez, V. (2014). Seed number and 100-seed weight of pearl millet (*Pennisetum glaucum L.*) respond differently to low soil moisture in genotypes contrasting for drought tolerance. *Journal of Agronomy and Crop Science, 200*(2), 119–131. <https://doi.org/10.1111/jac.12052>
- Astié, A. A., Kacelnik, A., & Reboreda, J. C. (1998). Sexual differences in memory in shiny cowbirds. *Animal Cognition, 1*(2), 77–82.
<https://doi.org/10.1007/s100710050011>
- Astié, A. A., Scardamaglia, R. C., Muzio, R. N., & Reboreda, J. C. (2015). Sex differences in retention after a visual or a spatial discrimination learning task in brood parasitic shiny cowbirds. *Behavioural Processes, 119*, 99–104.
<https://doi.org/10.1016/j.beproc.2015.07.016>
- Baddeley, A. (1983). Working memory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 302*(1110), 311–324. <https://doi.org/10.1098/rstb.1983.0057>
- Baddeley, A. (1992). Working memory. *Science, 255*(5044), 556–559.
<https://doi.org/10.1126/science.1736359>
- Bailey, D. J., Ma, C., Soma, K. K., & Saldanha, C. J. (2013). Inhibition of hippocampal aromatization impairs spatial memory performance in a male songbird. *Endocrinology, 154*(12), 4707–4714. <https://doi.org/10.1210/en.2013-1684>

- Benhamou, S. (2004). How to reliably estimate the tortuosity of an animal's path: straightness, sinuosity, or fractal dimension? *Journal of Theoretical Biology*, 229(2), 209–220. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2004.03.016>
- Bent, A. C. (1958). Life histories of North American blackbirds, orioles, tanagers, and allies. *Bulletin of the United States National Museum*, 1–549. <https://doi.org/10.5479/si.03629236.211.1>
- Bettis, T. J., & Jacobs, L. F. (2013). Sex differences in memory for landmark arrays in C57BL/J6 mice. *Animal Cognition*, 16(6), 873–882. <https://doi.org/10.1007/s10071-013-0619-x>
- Billerman, S. M., Keeney, B. K., Rodewald, P. G., & Schulenberg, T. (2020). Birds of the world. Recuperado de <https://birdsoftheworld.org/bow/home>
- Bingman, V. P., Ioalé, P., Casini, G., & Bagnoli, P. (1988). Hippocampal ablated homing pigeons show a persistent impairment in the time taken to return home. *Journal of Comparative Physiology A*, 163(4), 559–563. <https://doi.org/10.1007/BF00604909>
- Bingman, V. P., & Mench, J. A. (1990). Homing behavior of hippocampus and parahippocampus lesioned pigeons following short-distance releases. *Behavioural Brain Research*, 40(3), 227–238. [https://doi.org/10.1016/0166-4328\(90\)90079-T](https://doi.org/10.1016/0166-4328(90)90079-T)
- BirdLife International, & Handbook of the Birds of the World. (2020). Bird species distribution maps of the world. Version 2020.1. Recuperado de <http://datazone.birdlife.org/species/requestdis>
- Bloch, S., Froc, C., Pontiggia, A., & Yamamoto, K. (2019). Existence of working memory in teleosts: establishment of the delayed matching-to-sample task in adult zebrafish. *Behavioural Brain Research*, 370, 111924.

<https://doi.org/10.1016/j.bbr.2019.111924>

- Blough, D. S. (1959). Delayed matching in the pigeon. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 2(2), 151–160. <https://doi.org/10.1901/jeab.1959.2-151>
- Bond, A. B., Kamil, A. C., & Balda, R. P. (2007). Serial reversal learning and the evolution of behavioral flexibility in three species of North American corvids (*Gymnorhinus cyanocephalus*, *Nucifraga columbiana*, *Aphelocoma californica*). *Journal of Comparative Psychology*, 121(4), 372. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.121.4.372>
- Boogert, N. J., Anderson, R. C., Peters, S., Searcy, W. A., & Nowicki, S. (2011). Song repertoire size in male song sparrows correlates with detour reaching, but not with other cognitive measures. *Animal Behaviour*, 81(6), 1209–1216. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2011.03.004>
- Boogert, N. J., Monceau, K., & Lefebvre, L. (2010). A field test of behavioural flexibility in Zenaida doves (*Zenaida aurita*). *Behavioural Processes*, 85(2), 135–141. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2010.06.020>
- Brodbeck, D. R. (1994). Memory for spatial and local cues: a comparison of a storing and a nonstoring species. *Animal Learning & Behavior*, 22(2), 119–133. <https://doi.org/10.3758/BF03199912>
- Brodbeck, D. R., & Shettleworth, S. J. (1995). Matching location and color of a compound stimulus: comparison of a food-storing and a nonstoring bird species. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 21(1), 64–77. <https://doi.org/10.1037/0097-7403.21.1.64>
- Brodbeck, M. I. R., Huang, N. X., Sherry, D. F., & MacDougall-Shackleton, S. A. (2020). Male brown-headed cowbirds outperform females on a touchscreen task. En *Animal Behavior Society Virtual Meeting*.

- Brodin, A. (2010). The history of scatter hoarding studies. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *365*(1542), 869–881.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0217>
- Brooks, M. E., Kristensen, K., van Benthem, K. J., Magnusson, A., Berg, C. W., Nielsen, A., Skaug, H. J., Maechler, M., & Bolker, B. M. (2017). glmmTMB balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling. *The R Journal*, *9*, 378–400. Recuperado de <https://journal.r-project.org/archive/2017/RJ-2017-066/index.html>
- Brust, V., Wuerz, Y., & Krüger, O. (2013). Behavioural flexibility and personality in zebra finches. *Ethology*, *119*(7), 559–569. <https://doi.org/10.1111/eth.12095>
- Cabezas, S., Carrete, M., Tella, J. L., Marchant, T. A., & Bortolotti, G. R. (2013). Differences in acute stress responses between wild-caught and captive-bred birds: a physiological mechanism contributing to current avian invasions? *Biological Invasions*, *15*(3), 521–527. <https://doi.org/10.1007/s10530-012-0304-z>
- Cabezas, S., Tella, J. L., Carrete, M., & Bortolotti, G. R. (2011). Is the rufous axillary patch of the screaming cowbird a secondary sexual character? *Ardeola*, *58*(2), 309–313. <https://doi.org/10.13157/arla.58.2.2011.309>
- Choe, J. C. (Ed.). (2019). *Encyclopedia of animal behavior* (2da Edición). Academic Press.
- Clayton, N. S., & Dickinson, A. (1998). Episodic-like memory during cache recovery by scrub jays. *Nature*, *395*(6699), 272–274. <https://doi.org/10.1038/26216>
- Clayton, N. S., & Emery, N. J. (2015). Avian models for human cognitive neuroscience: a proposal. *Neuron*, *86*(6), 1330–1342.
<https://doi.org/10.1016/j.neuron.2015.04.024>
- Clayton, N. S., & Krebs, J. R. (1994). Hippocampal growth and attrition in birds affected

- by experience. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *91*(16), 7410–7414. <https://doi.org/10.1073/pnas.91.16.7410>
- Clayton, N. S., Reboreda, J. C., & Kacelnik, A. (1997). Seasonal changes of hippocampus volume in parasitic cowbirds. *Behavioural Processes*, *41*(3), 237–243. [https://doi.org/10.1016/S0376-6357\(97\)00050-8](https://doi.org/10.1016/S0376-6357(97)00050-8)
- Clements, J. F., Schulenberg, T. S., Iliff, M. J., Billerman, S. M., Fredericks, T. A., Gerbracht, J. A., Lepage, D., Sullivan, B. L., & Wood, C. L. (2021). The eBird/Clements checklist of birds of the world: v2021. Recuperado de: <https://www.birds.cornell.edu/clementschecklist/download/>
- Colares Leal, T. R., de Faria Brino, A. L., de Almeida Costa, L. A., de Faria Galvão, O., & McIlvane, W. J. (2020). Acquisition and maintenance of delayed matching-to-sample in tufted capuchin monkeys. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, *113*(3), 549–564. <https://doi.org/10.1002/jeab.599>
- Cole, E. F., Morand-Ferron, J., Hinks, A. E., & Quinn, J. L. (2012). Cognitive ability influences reproductive life history variation in the wild. *Current Biology*, *22*(19), 1808–1812. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.07.051>
- Coluccia, E., & Louse, G. (2004). Gender differences in spatial orientation: a review. *Journal of Environmental Psychology*, *24*(3), 329–340. <https://doi.org/10.1016/j.jenvp.2004.08.006>
- Córdoba Montoya, D. A., & Carrer, H. F. (1997). Estrogen facilitates induction of long term potentiation in the hippocampus of awake rats. *Brain Research*, *778*(2), 430–438. [https://doi.org/10.1016/S0006-8993\(97\)01206-7](https://doi.org/10.1016/S0006-8993(97)01206-7)
- Croston, R., Branch, C. L., Pitera, A. M., Kozlovsky, D. Y., Bridge, E. S., Parchman, T. L., & Pravosudov, V. V. (2017). Predictably harsh environment is associated with reduced cognitive flexibility in wild food-caching mountain chickadees. *Animal*

- Behaviour*, 123, 139–149. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2016.10.004>
- Danchin, E., Giraldeau, L.-A., Valone, T. J., & Wagner, R. H. (2004). Public information: from nosy neighbors to cultural evolution. *Science*, 305(5683), 487–491. <https://doi.org/10.1126/science.1098254>
- Davies, H. B., & White, D. J. (2018). Specializations in cognition generalize across contexts: cowbirds are consistent in nest prospecting and foraging tasks. *Animal Behaviour*, 144, 1–7. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2018.07.019>
- Day, L. B., Guerra, M., Schlinger, B. A., & Rothstein, S. I. (2008). Sex differences in the effects of captivity on hippocampus size in brown-headed cowbirds (*Molothrus ater obscurus*). *Behavioral Neuroscience*, 122(3), 527–534. <https://doi.org/10.1037/0735-7044.122.3.527>
- Dayer, C. A., Baron, S., Light, K. E., & Wenger, G. R. (2000). Effects of ethanol on working memory and attention in pigeons. *Journal of Pharmacology and Experimental Therapeutics*, 293(2), 551–558. Recuperado de <http://jpet.aspetjournals.org/content/293/2/551.abstract>
- De Mársico, M. C., & Reboreda, J. C. (2008). Egg-laying behavior in screaming cowbirds: why does a specialist brood parasite waste so many eggs. *The Condor*, 110(1), 143–153. <https://doi.org/10.1525/cond.2008.110.1.143>
- Diekamp, B., Regolin, L., Güntürkün, O., & Vallortigara, G. (2005). A left-sided visuospatial bias in birds. *Current Biology*, 15(10), R372–R373. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2005.05.017>
- Dukas, R. (2004). Evolutionary biology of animal cognition. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35(1), 347–374. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.35.112202.130152>
- Ellison, K., & Lowther, P. E. (2020). Bronzed cowbird (*Molothrus aeneus*), version 1.0.

- En A. F. Poole (Ed.), *Birds of the world*. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA. <https://doi.org/10.2173/bow.brocow.01>
- Ellison, K., Sealy, S. G., & Gibbs, H. L. (2006). Genetic elucidation of host use by individual sympatric bronzed cowbirds (*Molothrus aeneus*) and brown-headed cowbirds (*M. ater*). *Canadian Journal of Zoology*, *84*(9), 1269–1280. <https://doi.org/10.1139/z06-091>
- Farrar, B. G., Boeckle, M., & Clayton, N. S. (2020). Replications in comparative cognition: what should we expect and how can we improve? *Animal Behavior and Cognition*, *7*(1), 1–22. <https://doi.org/10.26451/abc.07.01.02.2020>
- Farrar, B. G., Voudouris, K., & Clayton, N. S. (2021). Replications, comparisons, sampling and the problem of representativeness in animal cognition research. *Animal Behavior and Cognition*, *8*(2), 273–295. <https://doi.org/10.26451/abc.08.02.14.2021>
- Feenders, G., & Bateson, M. (2013). Hand rearing affects emotional responses but not basic cognitive performance in European starlings. *Animal Behaviour*, *86*(1), 127–138. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.05.002>
- Feenders, G., & Smulders, T. V. (2011). Magpies can use local cues to retrieve their food caches. *Animal Cognition*, *14*(2), 235–243. <https://doi.org/10.1007/s10071-010-0357-2>
- Fragaszy, D. M. (1981). Comparative performance in discrimination learning tasks in two New World primates (*Saimiri sciureus* and *Callicebus moloch*). *Animal Learning & Behavior*, *9*(1), 127–134. <https://doi.org/10.3758/BF03212034>
- Fuss, T., & Witte, K. (2019). Sex differences in color discrimination and serial reversal learning in mollies and guppies. *Current Zoology*, *65*(3), 323–332. <https://doi.org/10.1093/cz/zoz029>

- Gaalema, D. E. (2011). Visual discrimination and reversal learning in rough-necked monitor lizards (*Varanus rudicollis*). *Journal of Comparative Psychology*, 125(2), 246. <https://doi.org/10.1037/a0023148>
- Gahr, M., Güttinger, H.-R., & Kroodsma, D. E. (1993). Estrogen receptors in the avian brain: survey reveals general distribution and forebrain areas unique to songbirds. *Journal of Comparative Neurology*, 327(1), 112–122. <https://doi.org/10.1002/cne.903270109>
- Galea, L. A. M., Kavaliers, M., & Ossenkopp, K. P. (1996). Sexually dimorphic spatial learning in meadow voles *Microtus pennsylvanicus* and deer mice *Peromyscus maniculatus*. *The Journal of Experimental Biology*, 199(1), 195–200. <https://doi.org/10.1242/jeb.199.1.195>
- Galea, L. A. M., Lee, T. T.-Y., Kostaras, X., Sidhu, J. A., & Barr, A. M. (2002). High levels of estradiol impair spatial performance in the Morris water maze and increase “depressive-like” behaviors in the female meadow vole. *Physiology & Behavior*, 77(2), 217–225. [https://doi.org/10.1016/S0031-9384\(02\)00849-1](https://doi.org/10.1016/S0031-9384(02)00849-1)
- Garamszegi, L. Z., & Eens, M. (2004). The evolution of hippocampus volume and brain size in relation to food hoarding in birds. *Ecology Letters*, 7(12), 1216–1224. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00685.x>
- Gaulin, S. J. C., & FitzGerald, R. W. (1986). Sex differences in spatial ability: an evolutionary hypothesis and test. *The American Naturalist*, 127(1), 74–88. <https://doi.org/10.1086/284468>
- Gaulin, S. J. C., & FitzGerald, R. W. (1989). Sexual selection for spatial-learning ability. *Animal Behaviour*, 37, 322–331. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(89\)90121-8](https://doi.org/10.1016/0003-3472(89)90121-8)
- Gaulin, S. J. C., FitzGerald, R. W., & Wartell, M. S. (1990). Sex differences in spatial ability and activity in two vole species (*Microtus ochrogaster* and *M.*

pennsylvanicus). *Journal of Comparative Psychology*, 104(1), 88–93.

<https://doi.org/10.1037/0735-7036.104.1.88>

Giurfa, M., Zhang, S., Jenett, A., Menzel, R., & Srinivasan, M. V. (2001). The concepts of “sameness” and “difference” in an insect. *Nature*, 410, 930–933.

<https://doi.org/10.1038/35073582>

Gloag, R., Fiorini, V. D., Reboreda, J. C., & Kacelnik, A. (2013). The wages of violence: mobbing by mockingbirds as a frontline defence against brood-parasitic cowbirds. *Animal Behaviour*, 86(5), 1023–1029.

<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.09.007>

Gloag, R., Fiorini, V. D., Reboreda, J. C., & Kacelnik, A. (2014). Shiny cowbirds share foster mothers but not true mothers in multiply parasitized mockingbird nests. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 68(4), 681–689.

<https://doi.org/10.1007/s00265-014-1682-2>

Gould, K. L., Kelly, D. M., & Kamil, A. C. (2010). What scatter-hoarding animals have taught us about small-scale navigation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1542), 901–914.

<https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0214>

Grant, D. S. (1976). Effect of sample presentation time on long-delay matching in the pigeon. *Learning and Motivation*, 7(4), 580–590. [https://doi.org/10.1016/0023-9690\(76\)90008-4](https://doi.org/10.1016/0023-9690(76)90008-4)

Gray, E. R., Bloomfield, L. L., Ferrey, A., Spetch, M. L., & Sturdy, C. B. (2005). Spatial encoding in mountain chickadees: features overshadow geometry. *Biology Letters*, 1(3), 314–317. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2005.0347>

Griffin, A. S., Guillette, L. M., & Healy, S. D. (2015). Cognition and personality: an analysis of an emerging field. *Trends in Ecology & Evolution*, 30(4), 207–214.

<https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.01.012>

Guido, J. M., Biondi, L. M., Vasallo, A. I., & Muzio, R. N. (2017). Neophobia is negatively related to reversal learning ability in females of a generalist bird of prey, the chimango caracara, *Milvago chimango*. *Animal Cognition*, *20*(4), 591–602.

<https://doi.org/10.1007/s10071-017-1083-9>

Guigueno, M. F. (2015). *Sex and seasonal differences in cognition and the brain in broodparasitic brown-headed cowbirds (Molothrus ater)*. *Electronic Thesis and Dissertation Repository*. Tesis doctoral. The University of Western Ontario.

Recuperado de <https://ir.lib.uwo.ca/etd/2781>

Guigueno, M. F., MacDougall-Shackleton, S. A., & Sherry, D. F. (2015). Sex differences in spatial memory in brown-headed cowbirds: males outperform females on a touchscreen task. *PLOS ONE*, *10*(6), e0128302.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0128302>

Guigueno, M. F., MacDougall-Shackleton, S. A., & Sherry, D. F. (2016). Sex and seasonal differences in hippocampal volume and neurogenesis in brood-parasitic brown-headed cowbirds (*Molothrus ater*). *Developmental Neurobiology*, *76*(11), 1275–1290. <https://doi.org/10.1002/dneu.22421>

Guigueno, M. F., & Sherry, D. F. (2017). Hippocampus and spatial memory in brood parasitic cowbirds. En Manuel Soler (Ed.), *Avian brood parasitism: behaviour, ecology, evolution and coevolution* (pp. 203–218). Cham: Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-73138-4_11

Guigueno, M. F., Snow, D. A., MacDougall-Shackleton, S. A., & Sherry, D. F. (2014). Female cowbirds have more accurate spatial memory than males. *Biology Letters*, *10*(2), 20140026. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2014.0026>

Guillamón, A., Valencia, A., Calés, J., & Segovia, S. (1986). Effects of early postnatal

- gonadal steroids on the successive conditional discrimination reversal learning in the rat. *Physiology & Behavior*, *38*(6), 845–849. [https://doi.org/10.1016/0031-9384\(86\)90052-1](https://doi.org/10.1016/0031-9384(86)90052-1)
- Hahn, D. C., Sedgwick, J. A., Painter, I. S., & Casna, N. J. (1999). A spatial and genetic analysis of cowbird host selection. En M. L. Morrison, L. S. Hall, S. K. Robinson, S. I. Rothstein, D. C. Hahn, & T. D. Rich (Eds.), *Research and management of the brown-headed cowbird in Western landscapes* (pp. 204–217). Recuperado de <http://pubs.er.usgs.gov/publication/5210834>
- Hampton, R. R., Sherry, D. F., Shettleworth, S. J., Khurgel, M., & Ivy, G. (1995). Hippocampal volume and food-storing behavior are related in parids. *Brain, Behavior and Evolution*, *45*(1), 54–61. <https://doi.org/10.1159/000113385>
- Hampton, R. R., & Shettleworth, S. J. (1996). Hippocampal lesions impair memory for location but not color in passerine birds. *Behavioral Neuroscience*, *110*(5), 946–964. <https://doi.org/10.1037/0735-7044.110.4.831>
- Hartig, F. (2020). DHARMA: residual diagnostics for hierarchical (multi-level/mixed) regression models. v. 0.3.1. Recuperado de <https://florianhartig.github.io/DHARMA>
- Healy, S. D. (1995). Memory for objects and positions: delayed non-matching-to-sample in storing and non-storing tits. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology Section B*, *48*(2b), 179–191. <https://doi.org/10.1080/14640749508401446>
- Healy, S. D., Gwinner, E., & Krebs, J. R. (1996). Hippocampal volume in migratory and non-migratory warblers: effects of age and experience. *Behavioural Brain Research*, *81*(1), 61–68. [https://doi.org/10.1016/S0166-4328\(96\)00044-7](https://doi.org/10.1016/S0166-4328(96)00044-7)
- Healy, S. D., & Krebs, J. R. (1992a). Comparing spatial memory in two species of tit:

- recalling a single positive location. *Animal Learning & Behavior*, 20(2), 121–126.
<https://doi.org/10.3758/BF03200409>
- Healy, S. D., & Krebs, J. R. (1992b). Delayed-matching-to-sample by marsh tits and great tits. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology Section B*, 45(1b), 33–47. <https://doi.org/10.1080/14640749208401023>
- Healy, S. D., & Krebs, J. R. (1992c). Food storing and the hippocampus in corvids amount and volume are correlated. *Proceedings: Biological Sciences*, 248(1323), 241–245.
- Healy, S. D., & Krebs, J. R. (1996). Food storing and the hippocampus in Paridae. *Brain, Behavior and Evolution*, 47(4), 195–199. <https://doi.org/10.1159/000113239>
- Hodgson, Z. G., & Healy, S. D. (2005). Preference for spatial cues in a non-storing songbird species. *Animal Cognition*, 8(3), 211–214.
<https://doi.org/10.1007/s10071-004-0249-4>
- Hodgson, Z. G., Meddle, S. L., Christians, J. K., Sperry, T. S., & Healy, S. D. (2008). Influence of sex steroid hormones on spatial memory in a songbird. *Journal of Comparative Physiology A*, 194(11), 963. <https://doi.org/10.1007/s00359-008-0369-4>
- Hornsby, M. A. W., Hurly, T. A., Hamilton, C. E., Pritchard, D. J., & Healy, S. D. (2014). Wild, free-living rufous hummingbirds do not use geometric cues in a spatial task. *Behavioural Processes*, 108, 138–141.
<https://doi.org/10.1016/j.beproc.2014.10.003>
- Hoshooley, J. S., & Sherry, D. F. (2007). Greater hippocampal neuronal recruitment in food-storing than in non-food-storing birds. *Developmental Neurobiology*, 67(4), 406–414. <https://doi.org/10.1002/dneu.20316>
- Hurly, T. A., Fox, T. A. O., Zwieste, D. M., & Healy, S. D. (2014). Wild hummingbirds rely

- on landmarks not geometry when learning an array of flowers. *Animal Cognition*, *17*(5), 1157–1165. <https://doi.org/10.1007/s10071-014-0748-x>
- Hurly, T. A., & Healy, S. D. (1996). Memory for flowers in rufous hummingbirds: location or local visual cues? *Animal Behaviour*, *51*(5), 1149–1157. <https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0116>
- Hurly, T. A., & Healy, S. D. (2002). Cue learning by rufous hummingbirds (*Selasphorus rufus*). *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, *28*(2), 209–223. <https://doi.org/10.1037/0097-7403.28.2.209>
- Jones, C. M., Braithwaite, V. A., & Healy, S. D. (2003). The evolution of sex differences in spatial ability. *Behavioral Neuroscience*, *117*(3), 403–411. <https://doi.org/10.1037/0735-7044.117.3.403>
- Jozet-Alves, C., Modéran, J., & Dickel, L. (2008). Sex differences in spatial cognition in an invertebrate: the cuttlefish. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *275*(1646), 2049–2054. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0501>
- Kamil, A. C. (1998). On the proper definition of cognitive ethology. En R. P. Balda, I. M. Pepperberg, & A. C. Kamil (Eds.), *Animal cognition in nature* (pp. 1–28). London: Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-012077030-4/50053-2>
- Kangas, B. D., Vaidya, M., & Branch, M. N. (2010). Titrating-delay matching-to-sample in the pigeon. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, *94*(1), 69–81. <https://doi.org/10.1901/jeab.2010.94-69>
- Kattan, G. H. (1995). Mechanisms of short incubation period in brood-parasitic cowbirds. *The Auk*, *112*(2), 335–342. <https://doi.org/10.2307/4088721>
- Kelly, D. M. (2010). Features enhance the encoding of geometry. *Animal Cognition*, *13*(3), 453–462. <https://doi.org/10.1007/s10071-009-0296-y>
- Kotrschal, A., Rogell, B., Bundsen, A., Svensson, B., Zajitschek, S., Brännström, I.,

- Immler, S., Maklakov, A. A., & Kolm, N. (2013). Artificial selection on relative brain size in the guppy reveals costs and benefits of evolving a larger brain. *Current Biology*, 23(2), 168–171. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.11.058>
- Krebs, J. R. (1990). Food-storing birds: adaptive specialization in brain and behaviour? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 329(1253), 153–160. <https://doi.org/10.1098/rstb.1990.0160>
- Krebs, J. R., Sherry, D. F., Healy, S. D., Perry, V. H., & Vaccarino, A. L. (1989). Hippocampal specialization of food-storing birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 86(4), 1388–1392. <https://doi.org/10.1073/pnas.86.4.1388>
- LaDage, L. D., Roth II, T. C., Fox, R. A., & Pravosudov, V. V. (2009). Effects of captivity and memory-based experiences on the hippocampus in mountain chickadees. *Behavioral Neuroscience*, 123(2), 284–291. <https://doi.org/10.1037/a0014817>
- LaDage, L. D., Roth, T. C., Fox, R. A., & Pravosudov, V. V. (2009). Flexible cue use in food-caching birds. *Animal Cognition*, 12(3), 419–426. <https://doi.org/10.1007/s10071-008-0201-0>
- LaDage, L. D., Roth, T. C., Fox, R. A., & Pravosudov, V. V. (2010). Ecologically relevant spatial memory use modulates hippocampal neurogenesis. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277, 1071–1079. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1769>
- LaDage, L. D., Roth, T. C., & Pravosudov, V. V. (2011). Hippocampal neurogenesis is associated with migratory behaviour in adult but not juvenile sparrows (*Zonotrichia leucophrys* ssp.). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1702), 138–143. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.0861>
- Lanyon, S. M. (1992). Interspecific brood parasitism in blackbirds (Icterinae): a phylogenetic perspective. *Science*, 255(5040), 77–79.

<https://doi.org/10.1126/science.1553533>

Laraway, S., Snycerski, S., Pradhan, S., & Huitema, B. E. (2019). An overview of scientific reproducibility: consideration of relevant issues for behavior science/analysis. *Perspectives on Behavior Science*, *42*(1), 33–57.

<https://doi.org/10.1007/s40614-019-00193-3>

Laude, J. R., Pattison, K. F., Rayburn-Reeves, R. M., Michler, D. M., & Zentall, T. R. (2016).

Who are the real bird brains? Qualitative differences in behavioral flexibility between dogs (*Canis familiaris*) and pigeons (*Columba livia*). *Animal Cognition*, *19*(1), 163–169. <https://doi.org/10.1007/s10071-015-0923-8>

Lenth, R. (2020). emmeans: estimated marginal means, aka least-squares means.

Recuperado de <https://cran.r-project.org/package=emmeans>

Leranth, C., Shanabrough, M., & Redmond Jr, D. E. (2002). Gonadal hormones are

responsible for maintaining the integrity of spine synapses in the CA1 hippocampal subfield of female nonhuman primates. *Journal of Comparative Neurology*, *447*(1), 34–42. <https://doi.org/10.1002/cne.10230>

Lind, J., Enquist, M., & Ghirlanda, S. (2015). Animal memory: a review of delayed matching-to-sample data. *Behavioural Processes*, *117*, 52–58.

<https://doi.org/10.1016/j.beproc.2014.11.019>

Lipatova, O., Byrd, D., Green, J. T., & Toufexis, D. J. (2014). Effects of continuous vs.

cycling estrogen replacement on the acquisition, retention and expression of place- and response-learning in the open-field tower maze. *Neurobiology of Learning and Memory*, *114*, 81–89. <https://doi.org/10.1016/j.nlm.2014.05.001>

Lipatova, O., & Toufexis, D. J. (2013). Estrogen enhances the retention of spatial reference memory in the open field tower task, but disrupts the expression of spatial memory following a novel start position. *Neurobiology of Learning and*

Memory, 99, 50–58. <https://doi.org/10.1016/j.nlm.2012.11.002>

Lois-Milevicich, J., Caro, I., Kacelnik, A., & Reboreda, J. C. (2019). Variación intraespecífica comportamental en el tordo renegrado (*Molothrus bonariensis*): métodos e interacción con el aprendizaje. En *Reunión Argentina de Ornitología XVIII - Libro de Resúmenes* (p. 26). Tandil, Buenos Aires. Recuperado de http://www.cecara.com.ar/web/wp-content/uploads/RAO2019_Libro-de-Resumenes.pdf

Lois-Milevicich, J., Cerrutti, M., Kacelnik, A., & Reboreda, J. C. (2021). Sex differences in learning flexibility in an avian brood parasite, the shiny cowbird. *Behavioural Processes*, 189, 104438. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2021.104438>

Lois-Milevicich, J., Kacelnik, A., & Reboreda, J. C. (2021). Sex differences in the use of spatial cues in two avian brood parasites. *Animal Cognition*, 24, 205–212. <https://doi.org/10.1007/s10071-020-01434-8>

Lowther, P. E. (2020a). Brown-headed cowbird (*Molothrus ater*), version 1.0. En A. F. Poole & F. B. Gill (Eds.), *Birds of the world*. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA. <https://doi.org/10.2173/bow.bnhcow.01>

Lowther, P. E. (2020b). Screaming cowbird (*Molothrus rufoaxillaris*), version 1.0. En T. S. Schulenberg (Ed.), *Birds of the world*. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA. <https://doi.org/10.2173/bow.scrrow1.01>

Lowther, P. E., & Post, W. (2020). Shiny cowbird (*Molothrus bonariensis*), version 1.0. En S. M. Billerman (Ed.), *Birds of the world*. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA. <https://doi.org/10.2173/bow.shicow.01>

Lucas, J. R., Brodin, A., de Kort, S. R., & Clayton, N. S. (2004). Does hippocampal size correlate with the degree of caching specialization? *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271(1556), 2423–2429.

- <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2912>
- Lucon-Xiccato, T., & Bisazza, A. (2014). Discrimination reversal learning reveals greater female behavioural flexibility in guppies. *Biology Letters*, *10*(6), 20140206. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2014.0206>
- Lucon-Xiccato, T., & Bisazza, A. (2017). Sex differences in spatial abilities and cognitive flexibility in the guppy. *Animal Behaviour*, *123*, 53–60. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2016.10.026>
- Lucon-Xiccato, T., Manabe, K., & Bisazza, A. (2019). Guppies learn faster to discriminate between red and yellow than between two shapes. *Ethology*, *125*(2), 82–91. <https://doi.org/10.1111/eth.12829>
- Luine, V. N. (2014). Estradiol and cognitive function: past, present and future. *Hormones and Behavior*, *66*(4), 602–618. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2014.08.011>
- Mann, C. F. (2017). A taxonomic review of obligate and facultative interspecific avian brood parasitism. En M Soler (Ed.), *Avian brood parasitism: behaviour, ecology, evolution and coevolution* (pp. 61–92). Cham: Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-73138-4_4
- Manning, A., & Dawkins, M. S. (1998). *An introduction to animal behaviour* (5ta Edición). Cambridge: University Press.
- Marshall, R. E. S., Hurly, T. A., Sturgeon, J., Shuker, D. M., & Healy, S. D. (2013). What, where and when: deconstructing memory. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *280*(1772), 20132194. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.2194>
- Mason, P. (1987). Pair formation in cowbirds: evidence found for screaming but not shiny cowbirds. *The Condor*, *89*(2), 349–356. <https://doi.org/10.2307/1368487>
- Mayer, U., & Bischof, H.-J. (2012). Brain activation pattern depends on the strategy

- chosen by zebra finches to solve an orientation task. *Journal of Experimental Biology*, 215(3), 426–434. <https://doi.org/10.1242/jeb.063941>
- McMillan, N., Hahn, A. H., Congdon, J. V., Campbell, K. A., Hoang, J., Scully, E. N., Spetch, M. L., & Sturdy, C. B. (2017). Chickadees discriminate contingency reversals presented consistently, but not frequently. *Animal Cognition*, 20(4), 655–663. <https://doi.org/10.1007/s10071-017-1088-4>
- Mermoz, M. E. (1996). *Interacciones entre el tordo renegrado Molothrus bonariensis y el pecho amarillo Pseudoleistes virescens: estrategias del parásito de cría y mecanismos de defensa del hospedador*. Tesis doctoral. Universidad de Buenos Aires. Recuperado de https://bibliotecadigital.exactas.uba.ar/greenstone3/exa/collection/tesis/document/tesis_n2878_Mermoz
- Mermoz, M. E., & Reboreda, J. C. (1994). Brood parasitism of the shiny cowbird, *Molothrus bonariensis*, on the brown-and-yellow marshbird, *Pseudoleistes virescens*. *The Condor*, 96(3), 716–721. <https://doi.org/10.2307/1369474>
- Mettke-Hofmann, C., & Gwinner, E. (2003). Long-term memory for a life on the move. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100(10), 5863–5866. <https://doi.org/10.1073/pnas.1037505100>
- Mettke-Hofmann, C., & Gwinner, E. (2004). Differential assessment of environmental information in a migratory and a nonmigratory passerine. *Animal Behaviour*, 68(5), 1079–1086. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2004.02.012>
- Metzdorf, R., Gahr, M., & Fusani, L. (1999). Distribution of aromatase, estrogen receptor, and androgen receptor mRNA in the forebrain of songbirds and nonsongbirds. *Journal of Comparative Neurology*, 407(1), 115–129. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1096-9861\(19990428\)407:1<115::AID-](https://doi.org/10.1002/(SICI)1096-9861(19990428)407:1<115::AID-)

CNE9>3.0.CO;2-W

Miller, D. I., & Halpern, D. F. (2014). The new science of cognitive sex differences.

Trends in Cognitive Sciences, 18(1), 37–45.

<https://doi.org/10.1016/j.tics.2013.10.011>

Montgomery, S. H., Mundy, N. I., & Barton, R. A. (2016). Brain evolution and

development: adaptation, allometry and constraint. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1838), 20160433.

<https://doi.org/10.1098/rspb.2016.0433>

Morandi-Raikova, A., Vallortigara, G., & Mayer, U. (2020). The use of spatial and local

cues for orientation in domestic chicks (*Gallus gallus*). *Animal Cognition*, 23(2),

367–387. <https://doi.org/10.1007/s10071-019-01342-6>

Mukai, H., Kimoto, T., Hojo, Y., Kawato, S., Murakami, G., Higo, S., Hatanaka, Y., &

Ogiue-Ikeda, M. (2010). Modulation of synaptic plasticity by brain estrogen in the hippocampus. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - General Subjects*, 1800(10),

1030–1044. <https://doi.org/10.1016/j.bbagen.2009.11.002>

O'Hara, M., Huber, L., & Gajdon, G. K. (2015). The advantage of objects over images in

discrimination and reversal learning by kea, *Nestor notabilis*. *Animal Behaviour*,

101, 51–60. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.12.022>

O'Keefe, J., & Nadel, L. (1978). *The hippocampus as a cognitive map*. Oxford: Oxford

University Press.

Oberlander, J. G., Schlinger, B. A., Clayton, N. S., & Saldanha, C. J. (2004). Neural

aromatization accelerates the acquisition of spatial memory via an influence on the songbird hippocampus. *Hormones and Behavior*, 45(4), 250–258.

<https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2003.12.003>

Olson, D. J., Kamil, A. C., Balda, R. P., & Nims, P. J. (1995). Performance of four-seed

- caching corvid species in operant tests of nonspatial and spatial memory. *Journal of Comparative Psychology*, *109*(2), 173–181.
<https://doi.org/10.1037/0735-7036.109.2.173>
- Ortega, C. (1998). *Cowbirds and other brood parasites*. Tucson: The University of Arizona Press.
- Patel, S. N., Clayton, N. S., & Krebs, J. R. (1997). Spatial learning induces neurogenesis in the avian brain. *Behavioural Brain Research*, *89*(1), 115–128.
[https://doi.org/10.1016/S0166-4328\(97\)00051-X](https://doi.org/10.1016/S0166-4328(97)00051-X)
- Pavlov, I. P. (1927). *Conditioned Reflexes*. London: Oxford University Press.
- Pearce, J. M., Graham, M., Good, M. A., Jones, P. M., & McGregor, A. (2006). Potentiation, overshadowing, and blocking of spatial learning based on the shape of the environment. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, *32*(3), 201–214. <https://doi.org/10.1037/0097-7403.32.3.201>
- Peer, B. D., & Sealy, S. G. (1999). Laying time of the bronzed cowbird. *The Wilson Bulletin*, *111*(1), 137–139. Recuperado de <http://www.jstor.org/stable/4164046>
- Perdue, B. M., Snyder, R. J., Zhihe, Z., Marr, M. J., & Maple, T. L. (2011). Sex differences in spatial ability: a test of the range size hypothesis in the order Carnivora. *Biology Letters*, *7*(3), 380–383. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2010.1116>
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., & Team, R. C. (2020). nlme: linear and nonlinear mixed effects models. Recuperado de <https://cran.r-project.org/package=nlme>
- Plomin, R., DeFries, J., McClearn, G., & McGuffin, P. (2001). *Behavioral genetics* (4ta Edición). New York: Worth Publishers.
- Postma, A., Jager, G., Kessels, R. P. C., Koppeschaar, H. P. F., & van Honk, J. (2004). Sex differences for selective forms of spatial memory. *Brain and Cognition*,

54(1), 24–34. [https://doi.org/10.1016/S0278-2626\(03\)00238-0](https://doi.org/10.1016/S0278-2626(03)00238-0)

Pravosudov, V. V., & Clayton, N. S. (2002). A test of the adaptive specialization hypothesis: population differences in caching, memory, and the hippocampus in black-capped chickadees (*Poecile atricapilla*). *Behavioral Neuroscience*. <https://doi.org/10.1037/0735-7044.116.4.515>

Pravosudov, V. V., Kitaysky, A. S., & Omanska, A. (2006). The relationship between migratory behaviour, memory and the hippocampus: an intraspecific comparison. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1601), 2641–2649. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3624>

Pravosudov, V. V., & Roth, T. C. (2013). Cognitive ecology of food hoarding: the evolution of spatial memory and the hippocampus. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 44(1), 173–193. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110512-135904>

Pritchard, D. J., Hurly, T. A., & Healy, S. D. (2015). Effects of landmark distance and stability on accuracy of reward relocation. *Animal Cognition*, 18(6), 1285–1297. <https://doi.org/10.1007/s10071-015-0896-7>

R Core Team. (2020). R: a language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Recuperado de <https://www.r-project.org>

Raby, C. R., & Clayton, N. S. (2010). Chapter 1 - The cognition of caching and recovery in food-storing birds. En H. J. Brockmann, T. J. Roper, M. Naguib, K. E. Wynne-Edwards, J. C. Mitani, & L. W. B. T. Simmons (Eds.), *Advances in the study of behavior* (Vol. 41, pp. 1–34). Academic Press. [https://doi.org/10.1016/S0065-3454\(10\)41001-3](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(10)41001-3)

Range, F., Bugnyar, T., & Kotrschal, K. (2008). The performance of ravens on simple

- discrimination tasks: a preliminary study. *Acta Ethologica*, *11*(1), 34–41.
<https://doi.org/10.1007/s10211-008-0039-0>
- Rayburn-Reeves, R. M., Molet, M., & Zentall, T. R. (2011). Simultaneous discrimination reversal learning in pigeons and humans: anticipatory and perseverative errors. *Learning & Behavior*, *39*(2), 125–137. <https://doi.org/10.3758/s13420-010-0011-5>
- Rayburn-Reeves, R. M., Stagner, J. P., Kirk, C. R., & Zentall, T. R. (2013). Reversal learning in rats (*Rattus norvegicus*) and pigeons (*Columba livia*): qualitative differences in behavioral flexibility. *Journal of Comparative Psychology*, *127*(2), 202. <https://doi.org/10.1037/a0026311>
- Réale, D., Dingemanse, N. J., Kazem, A. J. N., & Wright, J. (2010). Evolutionary and ecological approaches to the study of personality. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *365*(1560), 3937–3946.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0222>
- Reboreda, J. C., Clayton, N. S., & Kacelnik, A. (1996). Species and sex differences in hippocampus size in parasitic and non-parasitic cowbirds. *Neuroreport*, *7*(2), 505–508. <https://doi.org/10.1097/00001756-199601310-00031>
- Remsen, J. V. J., Areta, J. I., Bonaccorso, E., Claramunt, S., Jaramillo, A., Lane, D. F., Pacheco, J. F., Robbins, M. B., Stiles, F. G., & Zimmer, K. J. (2021). A classification of the bird species of South America. American Ornithological Society. Versión 10 november 2021. Recuperado de
<http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.htm>
- Rensel, M. A., Ellis, J. M. S., Harvey, B., & Schlinger, B. A. (2015). Sex, estradiol, and spatial memory in a food-caching corvid. *Hormones and Behavior*, *75*, 45–54.
<https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2015.07.022>
- Rensel, M. A., Salwiczek, L., Roth, J., & Schlinger, B. A. (2013). Context-specific effects

- of estradiol on spatial learning and memory in the zebra finch. *Neurobiology of Learning and Memory*, 100, 41–47. <https://doi.org/10.1016/j.nlm.2012.12.005>
- Richards, R. J. (1987). *Darwin and the emergence of evolutionary theories of mind and behavior*. Chicago: University of Chicago Press.
- Rogers, L. J. (1974). Persistence and search influenced by natural levels of androgens in young and adult chickens. *Physiology & Behavior*, 12(2), 197–204. [https://doi.org/10.1016/0031-9384\(74\)90173-5](https://doi.org/10.1016/0031-9384(74)90173-5)
- Roth, T. C., Brodin, A., Smulders, T. V., LaDage, L. D., & Pravosudov, V. V. (2010). Is bigger always better? A critical appraisal of the use of volumetric analysis in the study of the hippocampus. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1542), 915–931. <https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0208>
- Roth, T. C., LaDage, L. D., & Pravosudov, V. V. (2011). Variation in hippocampal morphology along an environmental gradient: controlling for the effects of day length. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1718), 2662–2667. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.2585>
- Roth, T. C., & Pravosudov, V. V. (2009). Hippocampal volumes and neuron numbers increase along a gradient of environmental harshness: a large-scale comparison. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1656), 401–405. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1184>
- Rothstein, S. I., Yokel, D. A., & Fleischer, R. C. (1986). Social dominance, mating and spacing systems, female fecundity, and vocal dialects in captive and free-ranging brown-headed cowbirds. En R. F. Johnston (Ed.), *Current ornithology* (pp. 127–185). New York: Plenum. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-6784-4_3
- Rozin, P., & Kalat, J. W. (1971). Specific hungers and poison avoidance as adaptive specializations of learning. *Psychological Review*, 78(6), 459–486.

<https://doi.org/10.1037/h0031878>

Rugani, R., Vallortigara, G., Priftis, K., & Regolin, L. (2015a). Number-space mapping in the newborn chick resembles humans' mental number line. *Science*, *347*(6221), 534–536. <https://doi.org/10.1126/science.aaa1379>

Rugani, R., Vallortigara, G., Priftis, K., & Regolin, L. (2015b). Response to comments on “Number-space mapping in the newborn chick resembles humans' mental number line”. *Science*, *348*(6242), 1438. <https://doi.org/10.1126/science.aab0002>

Saldanha, C. J., Remage-Healey, L., & Schlinger, B. A. (2013). Neuroanatomical distribution of aromatase in birds: cellular and subcellular analyses. En J. Balthazart & G. F. Ball (Eds.), *Brain aromatase, estrogens and behaviour* (pp. 100–114). New York: Oxford University Press.

Salwiczek, L. H., Watanabe, A., & Clayton, N. S. (2010). Ten years of research into avian models of episodic-like memory and its implications for developmental and comparative cognition. *Behavioural Brain Research*, *215*(2), 221–234. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2010.06.011>

Scardamaglia, R. C., Fiorini, V. D., Kacelnik, A., & Reboreda, J. C. (2017). Planning host exploitation through prospecting visits by parasitic cowbirds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *71*(1), 23. <https://doi.org/10.1007/s00265-016-2250-8>

Scardamaglia, R. C., Kacelnik, A., & Reboreda, J. C. (2018). Roosting behaviour is related to reproductive strategy in brood parasitic cowbirds. *Ibis*, *160*(4), 779–789. <https://doi.org/10.1111/ibi.12587>

Scardamaglia, R. C., Lew, A. A., Gravano, A., Winkler, D. W., Kacelnik, A., & Reboreda, J. C. (2022). Automated radio tracking provides evidence for social pair bonds in an obligate brood parasite. *Ibis*, *164*(4), 1180–1191. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/ibi.13086>

- Scardamaglia, R. C., Memelsdorff, N., Vázquez, M., Craig, M. I., Vagnozzi, A. E., & Ferretti, V. (2020). Variation in behavioral syndromes in brood parasites of the genus *Molothrus* not explained by genetic variation in DRD4 fragment. En *North American Ornithological Conference VII - Abstract Book* (p. 175). Virtual.
- Recuperado de
https://amornithmeeting.files.wordpress.com/2020/08/naoc2020_abstractbook_v4.pdf
- Scardamaglia, R. C., & Reboreda, J. C. (2014). Ranging behavior of female and male Shiny Cowbirds and Screaming Cowbirds while searching for host nests. *The Auk*, *131*(4), 610–618. <https://doi.org/10.1642/AUK-14-54.1>
- Schacter, D. L. (1992). Priming and multiple memory systems: perceptual mechanisms of implicit memory. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *4*(3), 244–256.
<https://doi.org/10.1162/jocn.1992.4.3.244>
- Seed, A., Emery, N., & Clayton, N. (2009). Intelligence in corvids and apes: a case of convergent evolution? *Ethology*, *115*(5), 401–420. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2009.01644.x>
- Sharma, S., Rakoczy, S., & Brown-Borg, H. (2010). Assessment of spatial memory in mice. *Life Sciences*, *87*(17), 521–536. <https://doi.org/10.1016/j.lfs.2010.09.004>
- Sherry, D. F. (2006). Neuroecology. *Annual Review of Psychology*, *57*(1), 167–197.
<https://doi.org/10.1146/annurev.psych.56.091103.070324>
- Sherry, D. F., Forbes, M. R., Khurgel, M., & Ivy, G. O. (1993). Females have a larger hippocampus than males in the brood-parasitic brown-headed cowbird. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *90*(16), 7839–7843.
<https://doi.org/10.1073/pnas.90.16.7839>
- Sherry, D. F., & Guigueno, M. F. (2019). Cognition and the brain of brood parasitic

- cowbirds. *Integrative Zoology*, *14*(2), 145–157. <https://doi.org/10.1111/1749-4877.12312>
- Sherry, D. F., & Hoshoooley, J. S. (2010). Seasonal hippocampal plasticity in food-storing birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *365*(1542), 933–943. <https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0220>
- Sherry, D. F., & Schacter, D. L. (1987). The evolution of multiple memory systems. *Psychological Review*, *94*(4), 439–454. <https://doi.org/10.1037/0033-295X.94.4.439>
- Sherry, D. F., & Vaccarino, A. L. (1989). Hippocampus and memory for food caches in black-capped chickadees. *Behavioral Neuroscience*, *103*(2), 308–318. <https://doi.org/10.1037/0735-7044.103.2.308>
- Sherry, D. F., Vaccarino, A. L., Buckenham, K., & Herz, R. S. (1989). The hippocampal complex of food-storing birds. *Brain, Behavior and Evolution*, *34*(5), 308–317. <https://doi.org/10.1159/000116516>
- Shettleworth, S. J. (1990). Spatial memory in food-storing birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *329*(1253), 143–151. <https://doi.org/10.1098/rstb.1990.0159>
- Shettleworth, S. J. (1993). Where is the comparison in comparative cognition? Alternative research programs. *Psychological Science*, *4*(3), 179–184. <https://doi.org/10.1111/j.1467-9280.1993.tb00484.x>
- Shettleworth, S. J. (2001). Animal cognition and animal behaviour. *Animal Behaviour*, *61*(2), 277–286.
- Shettleworth, S. J. (2003). Memory and hippocampal specialization in food-storing birds: challenges for research on comparative cognition. *Brain, Behavior and Evolution*, *62*(2), 108–116. <https://doi.org/10.1159/000072441>

- Shettleworth, S. J. (2010). *Cognition, evolution, and behavior*. Oxford: Oxford University Press.
- Smith, C. C., & McMahon, L. L. (2005). Estrogen-induced increase in the magnitude of long-term potentiation occurs only when the ratio of NMDA transmission to AMPA transmission is increased. *The Journal of Neuroscience*, *25*(34), 7780–7791. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0762-05.2005>
- Smith, C. C., & McMahon, L. L. (2006). Estradiol-induced increase in the magnitude of long-term potentiation is prevented by blocking NR2B-containing receptors. *The Journal of Neuroscience*, *26*(33), 8517–8522. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.5279-05.2006>
- Smulders, T. V., Gould, K. L., & Leaver, L. A. (2010). Using ecology to guide the study of cognitive and neural mechanisms of different aspects of spatial memory in food-hoarding animals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *365*(1542), 883–900. <https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0211>
- Spottiswoode, C. N., Kilner, R. M., & Davies, N. B. (2012). Brood parasitism. En N. J. Royle, P. T. Smiseth, & M. Kölliker (Eds.), *The evolution of parental care* (pp. 226–243). Oxford: Oxford University Press.
- Squire, L. R., & Zola, S. M. (1996). Structure and function of declarative and nondeclarative memory systems. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *93*(24), 13515–13522. <https://doi.org/10.1073/pnas.93.24.13515>
- Suzuki, W. A., & Clayton, N. S. (2000). The hippocampus and memory: a comparative and ethological perspective. *Current Opinion in Neurobiology*, *10*(6), 768–773. [https://doi.org/10.1016/S0959-4388\(00\)00148-3](https://doi.org/10.1016/S0959-4388(00)00148-3)
- Sweatt, J. D. (2010). *Mechanism of memory*. Academic Press.
- Szabo, B., Noble, D. W. A., & Whiting, M. J. (2019). Context-specific response inhibition

- and differential impact of a learning bias in a lizard. *Animal Cognition*, 22(3), 317–329. <https://doi.org/10.1007/s10071-019-01245-6>
- Tarr, B. A., Rabinowitz, J. S., Imtiaz, M. A., & DeVogd, T. J. (2009). Captivity reduces hippocampal volume but not survival of new cells in a food-storing bird. *Developmental Neurobiology*, 69(14), 972–981. <https://doi.org/https://doi.org/10.1002/dneu.20736>
- Tello-Ramos, M. C., Branch, C. L., Kozlovsky, D. Y., Pitera, A. M., & Pravosudov, V. V. (2019). Spatial memory and cognitive flexibility trade-offs: to be or not to be flexible, that is the question. *Animal Behaviour*, 147, 129–136. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2018.02.019>
- Thompson, E., & Plowright, C. (2016). Learned use of picture cues by bumblebees (*Bombus impatiens*) in a delayed matching task. *Behavioral Sciences*. <https://doi.org/10.3390/bs6040022>
- Tinbergen, N. (1963). On aims and methods of ethology. *Zeitschrift Für Tierpsychologie*, 20(4), 410–433. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1963.tb01161.x>
- Tulving, E. (1972). Episodic and semantic memory. En E. Tulving & W. Donaldson (Eds.), *Organization of memory* (pp. 381–402). New York: Academic Press.
- Ursino, C. A., Facchinetti, C., & Reboreda, J. C. (2012). Preformative molt in brood parasitic screaming (*Molothrus rufoaxillaris*) and shiny (*M. bonariensis*) cowbirds, 23, 163–171.
- Ursino, C. A., Strong, M. J., Reboreda, J. C., & Riehl, C. (2020). Genetic patterns of repeat and multiple parasitism by screaming cowbirds, a specialist brood parasite. *Animal Behaviour*, 167, 177–183. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2020.07.012>

- Vallortigara, G. (1996). Learning of colour and position cues in domestic chicks: males are better at position, females at colour. *Behavioural Processes*, *36*(3), 289–296. [https://doi.org/10.1016/0376-6357\(95\)00063-1](https://doi.org/10.1016/0376-6357(95)00063-1)
- van Oers, K., & Mueller, J. C. (2010). Evolutionary genomics of animal personality. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *365*(1560), 3991–4000. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0178>
- Versace, E., Morgante, M., Pulina, G., & Vallortigara, G. (2007). Behavioural lateralization in sheep (*Ovis aries*). *Behavioural Brain Research*, *184*(1), 72–80. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2007.06.016>
- Wallace, J., Steinert, P. A., Scobie, S. R., & Spear, N. E. (1980). Stimulus modality and short-term memory in rats. *Animal Learning & Behavior*, *8*(1), 10–16. <https://doi.org/10.3758/BF03209724>
- Wasserman, E. A., & Zentall, T. R. (2006). *Comparative cognition: experimental explorations of animal intelligence*. Oxford: Oxford University Press.
- Webster, M. M., & Rutz, C. (2020). How STRANGE are your study animals? *Nature*, *582*, 337–340. <https://doi.org/10.1038/d41586-020-01751-5>
- Wenger, G. R., & Kimball, K. A. (1992). Titrating matching-to-sample performance: effects of drugs of abuse and intertrial interval. *Pharmacology Biochemistry and Behavior*, *41*(2), 283–288. [https://doi.org/10.1016/0091-3057\(92\)90099-2](https://doi.org/10.1016/0091-3057(92)90099-2)
- White, D. J. (2019). Chapter four - Cowbird cognition: examinations of the mental skills of a brood parasite. En M. Naguib, L. Barrett, S. D. Healy, J. Podos, L. W. Simmons, & M. B. T. Zuk (Eds.), *Advances in the study of behavior* (Vol. 51, pp. 143–175). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/bs.asb.2018.12.002>
- White, D. J. (2020). Avian egg timers: female cowbirds judge past, present, and future when making nest parasitism decisions. *Frontiers in Ecology and Evolution*, *8*,

203. <https://doi.org/10.3389/fevo.2020.00203>

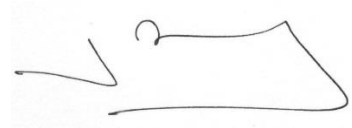
- White, D. J., Ho, L., de los Santos, G., & Godoy, I. (2007). An experimental test of preferences for nest contents in an obligate brood parasite, *Molothrus ater*. *Behavioral Ecology*, *18*(5), 922–928. <https://doi.org/10.1093/beheco/arm062>
- White, D. J., Ho, L., & Freed-Brown, G. (2009). Counting chicks before they hatch: female cowbirds can time readiness of a host nest for parasitism. *Psychological Science*, *20*(9), 1140–1145. <https://doi.org/10.1111/j.1467-9280.2009.02418.x>
- White, S. J., Pascall, D. J., & Wilson, A. J. (2020). Towards a comparative approach to the structure of animal personality variation. *Behavioral Ecology*, *31*(2), 340–351. <https://doi.org/10.1093/beheco/arz198>
- Wickham, H. (2016). *ggplot2: elegant graphics for data analysis*. New York: Springer-Verlag. Recuperado de <https://ggplot2.tidyverse.org>
- Woolley, C. S. (1998). Estrogen-mediated structural and functional synaptic plasticity in the female rat hippocampus. *Hormones and Behavior*, *34*(2), 140–148. <https://doi.org/10.1006/hbeh.1998.1466>
- Wright, T. F., Eberhard, J. R., Hobson, E. A., Avery, M. L., & Russello, M. A. (2010). Behavioral flexibility and species invasions: the adaptive flexibility hypothesis. *Ethology Ecology & Evolution*, *22*(4), 393–404. <https://doi.org/10.1080/03949370.2010.505580>
- Yerkes, R. M., & Nissen, H. W. (1939). Pre-linguistic sign behavior in chimpanzee. *Science*, *89*(2321), 585–587. <https://doi.org/10.1126/science.89.2321.585>
- Zentall, T. R., & Smith, A. P. (2016). Delayed matching-to-sample: a tool to assess memory and other cognitive processes in pigeons. *Behavioural Processes*, *123*, 26–42. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.beproc.2015.07.002>



Lic. Jimena Lois Milevicich



Professor Alex Kacelnik



Dr. Juan Carlos Reboreda