

UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

**SINCRONIZACIÓN DE PUESTA Y ELECCIÓN DE
HOSPEDADOR EN EL PARÁSITO DE CRÍA GENERALISTA
MOLOTHRUS BONARIENSIS (ICTERINAE, AVES)**

Autor:

VANINA DAFNE FIORINI

Director:

JUAN CARLOS REBOREDA

Lugar de Trabajo:

DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA GENETICA Y EVOLUCION –
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES –
UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

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

Buenos Aires, Marzo 2007.

Sincronización de puesta y elección de hospedador en el parásito de cría generalista *Molothrus bonariensis* (Icterinae, Aves).

Resumen:

Se estudiaron la sincronización del parasitismo con la puesta del hospedador y el comportamiento de picadura y rotura de huevos del hospedador que realiza el Tordo Renegrado *Molothrus bonariensis* (45-55 g), un parásito de cría generalista, en dos de sus hospedadores; la Calandria Grande *Mimus saturninus* (75 g) y la Ratona Común *Troglodytes aedon* (15 g). El 74 % de los nidos de calandria y el 60 % de los nidos de ratona fueron parasitados y recibieron en promedio 2.3 y 1.7 huevos por nido parasitado, respectivamente. El 74 % de los eventos de parasitismo estuvo sincronizado con la puesta de las calandrias, y el 57 % con la puesta de las ratonas. En los nidos de calandria, los tordos picaron 1.7 huevos del hospedador por evento de parasitismo y el número de huevos picados estuvo asociado positivamente con el número de huevos del hospedador al momento de parasitar el nido. En los nidos de ratona los tordos picaron 0.7 huevos del hospedador por evento de parasitismo y el número de huevos del hospedador en el nido no estuvo asociado con el número de huevos picados. En ambos hospedadores el parasitismo y la picadura de huevos disminuyeron el número de huevos del hospedador al final de la incubación y estuvieron asociadas positivamente con la probabilidad de abandono de los nidos. En los nidos de ratona, el éxito de eclosión y la supervivencia de los pichones del hospedador disminuyeron por efecto del parasitismo. La proporción del tiempo que el nido estuvo atendido por las calandrias durante la puesta, no explicó el patrón observado de sincronización entre el parasitismo y la puesta del hospedador. Se analizó si los tordos usaron para decidir el parasitismo: 1) la actividad de los hospedadores, y 2) la información obtenida a través de las picaduras de los huevos del hospedador. Se determinó la frecuencia de parasitismo durante la puesta en nidos que difirieron en la actividad de los hospedadores (con o sin) y el tipo de huevos (naturales o de yeso). Como nidos sin actividad, se utilizaron nidos abandonados en los cuales se agregó un huevo natural o uno artificial por día, simulando la puesta del hospedador. En los nidos con actividad y huevos de yeso, se reemplazaron los huevos naturales apenas fueron puestos. Ninguno de los nidos sin actividad fue parasitado (huevos naturales: 0/9, huevos de yeso: 0/9). Por el contrario, la mayoría de los nidos con actividad de los hospedadores fueron parasitados sin importar si tenían huevos naturales (39/49) o de yeso (11/13). Por lo tanto, la actividad de los hospedadores durante la puesta, pero no la información obtenida a través de las picaduras, fue utilizada para decidir si parasitar o no los nidos. Se analizó la relación entre: 1) las características del sitio de nidificación y 2) el comportamiento de los hospedadores con la probabilidad de parasitismo. Ambas especies pasaron más tiempo cerca del modelo de hembra parásita que del modelo de la especie control, pero las calandrias fueron más agresivas. A nivel intraespecífico, se observó que en los nidos de calandria parasitados los individuos pasaron menor tiempo cerca del modelo parásito. Los nidos de calandria donde los individuos mostraron una mayor actividad tardaron más días en ser parasitados. En ratonas, las cajas nido donde el largo de la abertura de entrada había sido reducido fueron menos parasitadas que las cajas donde la abertura mantuvo su tamaño original. La probabilidad de parasitismo en nidos de calandria no estuvo asociada con el grado de aislamiento del árbol donde estaba el nido, la cobertura de éste, o su

altura. En nidos de ratona el tipo de ambiente donde estaban ubicadas las cajas-nido, o la distancia entre el borde del monte y la caja-nido estuvieron asociados con la probabilidad de parasitismo. Se analizó si el comportamiento de picadura de huevos y de sincronización del parasitismo estuvo asociado al éxito de eclosión y de supervivencia del parásito en nidos de ambos hospedadores. Se parasitaron nidos de los hospedadores con huevos naturales de Tordo Renegrado y se midió el éxito de eclosión y la supervivencia del pichón en cuatro grupos experimentales: huevo parásito bien sincronizado con la puesta del hospedador y un tamaño de nidada normal o reducida, y huevo parásito mal sincronizado y un tamaño de nidada normal o reducida. La mala sincronización de la puesta del huevo parásito redujo la supervivencia del pichón parásito en los nidos del hospedador de mayor tamaño, pero no en los nidos del de menor tamaño. El número de huevos del hospedador no afectó la eficiencia de incubación en ninguno de los hospedadores, pero afectó la supervivencia del pichón en el hospedador grande. Debido a que la proporción de huevos de Tordo Renegrado puestos sincrónicamente y el número de huevos del hospedador picados por evento de parasitismo es mayor en el hospedador más grande; se sugiere que los tordos podrían ajustar su comportamiento en función de las características del hospedador.

Synchronization of parasitism and host selection in a generalist brood parasite, the Shiny Cowbird *Molothrus bonariensis* (Icterinae, Aves).

Abstract:

I studied synchronization of parasitism with host laying and host egg puncture behavior of Shiny Cowbirds, *Molothrus bonariensis* (45-55 g), a generalist brood parasite, in two of its hosts: Chalk-browed Mockingbirds, *Mimus saturninus* (85 g), and House Wrens *Troglodytes aedon* (15 g). Seventy-four per cent of mockingbird nests and 60 % of wren nests were parasitized and received, on average, 2.3 and 1.7 cowbird eggs per parasitized nests, respectively. Seventy-four per cent of the parasitic events were synchronized with mockingbird laying, and 57 % with wren laying. In mockingbirds, cowbirds punctured 1.7 host eggs per parasitic event and the number of eggs destroyed was positively associated with the number of host eggs at the time parasitism occurred. In wrens, the number of host eggs punctured per parasitic event was 0.7 and there was no association between the number of eggs destroyed and the number of host eggs at the time parasitism occurred. In both hosts, parasitism and punctures were positively associated with probability of nest desertion and decreased the number of host eggs at the end of the incubation. In wrens, hatching and fledging success decreased as a result of parasitism. The proportion of time that the nest was attended by mockingbirds during host laying did not explain synchronization between parasitism and host laying. I analyzed if cowbirds used: 1) host activity, and 2) information gathered from puncturing host eggs, to decide whether to parasitize a nest or not. I determined frequency of parasitism during laying in nests that differed in host activity (with or without) and egg type (natural or plaster). I used deserted nests at which I added one natural or artificial egg per day as nests without activity. In nests with activity and plaster eggs I replaced natural eggs as soon as they were laid. None of the nests without host activity was parasitized (natural eggs: 0/9, plaster eggs: 0/9). On the contrary, most nests with host activity were parasitized regardless of they had natural (39/49) or plaster (11/13) eggs. Therefore, host activity during laying but not information gathered from punctures was used to decide parasitism. I analyzed the relationship between 1) nest site characteristics and 2) host behavior, with probability of parasitism. Both hosts spent more time close to a cowbird female model than to a control model, but mockingbirds were more aggressive towards the model than wrens. At intraspecific level, mockingbirds spent less time close to the parasite model in nests that were parasitized than in nests that were not parasitized. Latency to parasitism was longer in nests where mockingbirds were more active. In wrens, nest boxes where the length of the entrance was reduced were less parasitized than nest boxes in which the entrance hole was not reduced. The probability of parasitism in mockingbird nests was not associated with the degree of isolation of the tree where the nest was built, the concealment of the nest, or the height of the nest. In wrens, the type of habitat where the nest boxes were placed and the distance between the edge of the patch of woodland and the nest box were not associated with probability of parasitism. I analyzed if puncture behavior and synchronization between parasitism and host laying were associated with hatching success and survival of the parasite chick. We parasitized both hosts with natural Shiny Cowbird eggs and measured hatchability and chick survival in four experimental groups: parasite egg synchronized with host laying and normal or reduced number of host eggs, and parasite egg no synchronized and normal or reduced number of host eggs. Poor synchronization reduced survival of parasite chicks in mockingbirds but not in

wrens. Number of host eggs did not affect the efficiency of incubation in both hosts, but it affected chick survival in mockingbirds. The proportion of Shiny Cowbird eggs synchronized and host eggs punctured were higher in mockingbirds than in wrens which suggests that cowbirds may adjust these behaviors to host characteristics.

Agradecimientos

A mi director; Juan Carlos Reboreda; por confiar en mi y darme la oportunidad y el apoyo que necesité para llevar a cabo este trabajo. Por permitirme, e impulsarme a tomar las decisiones que fueron dando forma y concretando cada día un poco más mi doctorado. Por su presencia en los momentos más necesarios para que pudiésemos siempre llegar a cumplir con todas las fechas estipuladas.

A la Fundación Elsa Shaw de Pearson por permitirme llevar a cabo este trabajo en la Estancia “El Destino”. A Maria Luisa Pique, Juana y Miguel Rosa, Alejandra y Jorge, Cacho, Lozano y Campos y a todos aquellos que formaron parte de mi vida en “El Destino”, con quienes compartí charlas, mates y asados. Porque fueron los que me hicieron sentir “como en casa”, cada año durante los meses de campaña.

A Gustavo Fernandez; porque, a su manera, me impulsó a tratar de llegar siempre un poco más allá, de buscar respuestas donde al principio parecía no haberlas, por compartir conmigo sus principios, los cuales me ayudaron a tratar de ser una mejor científica. A Viviana Massoni y a Myriam Mermoz por ser ellas también dos referentes durante todo este periodo. Por las charlas compartidas sobre “los pajaritos”, pero también sobre la vida.

A Cecilia De Mársico, Bettina Mahler, Igor Berkurnsky, Andrea Astié, Lula May, Marcela Ortiz-Imlach, y resto de la gente que circula por el 40 y por el 43. A todos por sus ideas enriquecedoras y por el tiempo que cada uno compartió conmigo y que hizo que los proyectos vayan materializándose. También a Fabián Rabuffetti por acompañarme y ayudarme durante mi primer campaña.

A Laura Cobas y Joaquín Cereguetti. Por su ayuda durante el trabajo de campo y su excelente predisposición. Por todas las horas dedicadas a este proyecto y por pincharse con las espinas de los talas cada vez que revisaban los nidos.

A Caro Jaliffa por su enorme amistad, por tantas horas compartidas. Por estar siempre presente, cada vez que la necesité.

A “las chicas”, a todas por apoyarme y poner la oreja en tantas ocasiones. Además, a Mae por sus consejos, por escucharme, y formar parte de mi vida. A Dai por su sinceridad y sus palabras que me hicieron reflexionar más de una vez. A Malala por su humor y su buena onda. Y a Magda por su amistad a lo largo de estos años.

A Mati; por su forma de ser, intensa y explosiva. Por hacer que me divierta tanto cuando nos encontramos, por los tecitos compartidos y por dejarme entrar en su vida.

A Lau y Hugo, Jose y Gaby, Gus, Gero, Clau, Ceci, Marce. Porque cada uno me enriqueció de una manera diferente y en etapas distintas, pero todos permanecen en mi vida.

Al Clan; Carina, Martín, Pablo y Emiliano, porque hicieron que mis almuerzos en la facu sean divertidos...e instructivos.

A mi mamá; por estar conmigo desde el principio. Por su contención permanente y en cada uno de los aspectos en que la necesité. Por su ayuda con Gael, sin ella no hubiese logrado llegar hoy hasta acá. Por ser parte fundamental de mi vida, por su enorme amor.

A mi hermana Vale, mi amiga. Por compartir cada uno de los pasos que fui dando durante estos años, y desde siempre. Por hacerme sentir siempre acompañada y poder confiar en ella como en nadie. También por las veces que vino a ayudarme al campo y todas las fotos que son registro de este proyecto.

A mi papá; por su presencia. Por trasmitirme el amor por la naturaleza, el cual creo que fue el puntapié inicial para elegir esta carrera y llevar a cabo mi proyecto. Por contagiarme el entusiasmo por las cosas, que me acompañó a lo largo de la realización de mi doctorado.

A Haydee; por acompañarme desde hace tanto con sus palabras, esas que me ayudaron a ir tomando decisiones a lo largo de estos años en los que fui recorriendo este camino que empezó hace mucho, y que continúa.

A Diego; por haber elegido compartir su vida conmigo. Por su paciencia, por su sentido del humor, por su ayuda en todos los sentidos, y durante las campañas y la realización de la tesis. Por su contención, y por su profundo amor que me colma y que me hace tan feliz.

A Gael por hacer, con su presencia, que estos últimos meses de mi doctorado sean los más felices de mi vida.

A mis dos amores; Diego y Gael.

Índice

Capítulo 1. Introducción al parasitismo de cría en aves	1
1.1. Parasitismo de cría	1
1.2. Descripción de los parásitos de cría interespecíficos	3
1.3. Objetivos generales	5
Capítulo 2. Biología reproductiva de dos hospedadores; la Calandria Grande y la Ratona Común, y caracterización del parasitismo	7
2.1. Introducción	7
2.1.1. El parásito: el Tordo Renegrido	7
2.1.2. Los hospedadores	9
2.2. Metodología	12
2.2.1. Área de estudio	12
2.2.2. Sitios de nidificación y búsqueda de nidos de los hospedadores	12
2.2.3. Seguimiento de nidos	13
2.2.4. Biología reproductiva de las especies hospedadoras: la Calandria Grande y la Ratona Común	14
2.2.4.1. Distribución de nidos a lo largo de la temporada	14
2.2.4.2. Éxito de nidificación	15
2.2.4.3. Tamaño de nidada y de huevos	15
2.2.4.4. Periodo de incubación	16
2.2.4.5. Curvas de crecimiento de los pichones	16
2.2.5. Parasitismo	17
2.2.5.1. Frecuencia e intensidad de parasitismo	17
2.2.5.2. Frecuencia e intensidad de parasitismo a lo largo de la temporada reproductiva de los hospedadores	17
2.2.5.3. Sincronización del parasitismo con la puesta de huevos del hospedador	17
2.2.6. Picaduras	18
2.2.6.1. Frecuencia, intensidad y momento en que ocurren las picaduras de huevos del hospedador	18
2.2.6.2. Relación entre picaduras y parasitismo	19

2.2.6.3. Picaduras por evento de parasitismo	19
2.2.6.4. Picaduras en función del número de huevos en el nido	19
2.3. Resultados	20
2.3.1. Biología reproductiva de las especies hospedadoras: la Calandria Grande y la Ratona Común	20
2.3.1.1. Distribución de nidos a lo largo de la temporada	20
2.3.1.2. Éxito de nidificación	21
2.3.1.3. Tamaño de nidada y de huevos	23
2.3.1.4. Periodo de incubación	23
2.3.1.5. Curvas de crecimiento de los pichones	24
2.3.2. Parasitismo	25
2.3.2.1. Frecuencia e intensidad de parasitismo	25
2.3.2.2. Frecuencia e intensidad de parasitismo a lo largo de la temporada reproductiva de los hospedadores	26
2.3.2.3. Sincronización del parasitismo con la puesta de huevos del hospedador	27
2.3.3. Picaduras	29
2.3.3.1. Frecuencia, intensidad y momento en que ocurren las picaduras de huevos del hospedador	29
2.3.3.2. Relación entre picaduras y parasitismo	31
2.3.3.3. Picaduras por evento de parasitismo	32
2.3.3.4. Picaduras en función del número de huevos en el nido	32
2.4. Discusión	34
2.4.1. Éxito de nidificación de los hospedadores	34
2.4.2. Éxito del Tordo Renegrado	34
2.4.3. Frecuencia e intensidad de parasitismo	35
2.4.4. Tamaño de los huevos parásitos en nidos de ambos hospedadores	36
2.4.5. Sincronización del parasitismo con la puesta de huevos del hospedador	37
2.4.6. Relación entre picaduras y parasitismo	38
Capítulo 3. Costos del parasitismo del Tordo Renegrado sobre el éxito reproductivo de la Calandria Grande y la Ratona Común	45
3.1. Introducción	45

3.2. Metodología	49
3.2.1. Pérdida de huevos del hospedador y abandono del nido	49
3.2.2. Pérdida de huevos del hospedador en nidos exitosos	49
3.2.3. Éxito de eclosión de los huevos del hospedador	50
3.2.4. Supervivencia y tasa de crecimiento de los pichones del hospedador	50
3.3. Resultados	51
3.3.1. Pérdida de huevos del hospedador y abandono del nido	51
3.3.2. Pérdida de huevos del hospedador en nidos exitosos	51
3.3.3. Éxito de eclosión de los huevos del hospedador	57
3.3.4. Supervivencia y tasa de crecimiento de los pichones del hospedador	59
3.4. Discusión	62
3.4.1. Costos del parasitismo y las picaduras.	62
3.4.2. Éxito de eclosión de los huevos del hospedador	63
3.4.3. Supervivencia y tasa de crecimiento de los pichones del hospedador	64

Capítulo 4. Claves utilizadas por el Tordo Renegrado para localizar y parasitar los nidos de la Calandria Grande	66
4.1. Introducción	66
4.2. Metodología	70
4.2.1. Momento de parasitismo y picaduras	70
4.2.2. Atención del nido, parasitismo y picadura de huevos	71
4.2.3. Claves utilizadas por los tordos para localizar y parasitar los nidos de su hospedador	71
4.2.4. Análisis estadístico	73
4.3. Resultados	74
4.3.1. Atención del nido, parasitismo y picadura de huevos	74
4.3.2. Claves utilizadas por los tordos para localizar y parasitar los nidos de su hospedador	75
4.4. Discusión	78
4.4.1. Atención del nido, parasitismo y picadura de huevos	78

4.4.2. Claves utilizadas por los tordos para localizar y parasitar los nidos de su hospedador	78
---	----

Capítulo 5. Relación entre el sitio de nidificación y el comportamiento de los hospedadores con el parasitismo del Tordo Renegrado	81
5.1. Introducción	81
5.2. Metodología	86
5.2.1. Respuesta comportamental hacia la hembra parásita	86
5.2.2. Variables del sitio de nidificación	87
5.2.3. Variables comportamentales	88
5.2.4. Caracterización del parasitismo	89
5.2.5. Análisis estadísticos	91
5.3. Resultados	92
5.3.1. Respuesta comportamental hacia la hembra parásita	92
5.3.2. Sitio de nidificación y parasitismo	93
5.3.3. Comportamiento de los hospedadores y parasitismo	98
5.4. Discusión	104

Capítulo 6. Beneficios del comportamiento de picadura de huevos y sincronización del parasitismo en dos hospedadores de distinto tamaño corporal y periodo de incubación	110
6.1. Introducción	110
6.2. Metodología	115
6.2.1. Diseño experimental	115
6.2.2. Manipulación y registro de datos en los nidos experimentales	120
6.2.3. Análisis correlacionales	121
6.3. Resultados	123
6.3.1. Análisis experimental del éxito de eclosión y la supervivencia del parásito	123
6.3.1.1. Éxito de eclosión del parásito	123
6.3.1.2. Supervivencia y crecimiento del parásito	126
6.3.1.3. Supervivencia y peso del parásito en ambos hospedadores	133

6.3.2. Análisis correlacional del éxito de eclosión y la supervivencia del parásito	134
6.3.2.1. Éxito de eclosión del parásito	134
6.3.2.2. Supervivencia del parásito	138
6.4. Discusión	140
Capítulo 7. Conclusiones	147
Bibliografía	150

Capítulo 1

Introducción al parasitismo de cría en aves

1.1. Parasitismo de cría

El parasitismo de cría en aves es una estrategia reproductiva en la que un individuo; el parásito, deposita sus huevos en el nido de otro individuo; el hospedador, no emparentado con el parásito. El hospedador se encarga de la incubación de los huevos y de la alimentación de los pichones del parásito. Generalmente, el cuidado parental de los pichones parásitos por parte del hospedador continúa por un tiempo variable luego de que éstos abandonan exitosamente el nido (Davies 2000).

El parasitismo de cría puede ser intraespecífico o interespecífico. Las especies que son parásitas de cría intraespecíficas no han perdido la capacidad de incubar los huevos y alimentar a sus pichones y ejercen el parasitismo de forma facultativa. En una población donde esté presente este tipo de estrategia existen individuos parásitos y otros no parásitos y/o individuos que alternan entre ambas opciones. La mayoría de las especies que presentan parasitismo intraespecífico son aves acuáticas nidífugas (Yom-Tov 1980, Rohwer y Freeman 1989, Lyon 1993).

Por el contrario, en todos los casos conocidos de parasitismo interespecífico éste ocurre como una estrategia reproductiva obligada y la especie parásita depende completamente de su hospedador para completar su ciclo reproductivo (Ortega 1998, Davies 2000). Las hembras parásitas de cría obligada no poseen la habilidad de construir nidos y de incubar huevos, y tampoco pueden alimentar a sus pichones (Sealy y col. 2002). Los parásitos exhiben características que les permiten ser exitosos a través de esta poco común manera de reproducirse. Ellos buscan los nidos a través de la observación del comportamiento de los hospedadores en las cercanías de los nidos (Norman y Robertson 1975, Smith y col. 1984, Grief y Sealy 2000), aunque también existen

evidencias de que pueden hallarlos sin la presencia de los mismos en el área (Svagelj y col. 2003). Además, suelen parasitar los nidos después de que el hospedador comenzó la puesta para disminuir la probabilidad de abandono del nido o el rechazo de los huevos (Briskie y Sealy 1987, Hill y Sealy 1994, Fraga 1998), pero antes de que el hospedador haya iniciado la etapa de incubación, para que su huevo tenga posibilidad de eclosionar tempranamente y su pichón no se encuentre en desventaja competitiva respecto a los pichones del hospedador (Rothstein y Robinson 1998). La puesta parásita suele ser sumamente rápida, durando apenas unos pocos segundos (Arias de Reyna y col. 1982, Sealy y col. 1995). De esta manera, el parásito evitaría ser visto por los hospedadores, aumentando la probabilidad de que su huevo sea aceptado en el nido (Sealy y col. 1995, Mosksnes y col. 2000). Los parásitos de cría suelen picar o remover un huevo del hospedador cuando parasitan los nidos (Davies y Brooke 1988, Massoni y Reboreda 1999), y este comportamiento produce una disminución en el éxito reproductivo del hospedador (Sealy 1992, Mermoz y Reboreda 1994).

Por otro lado, los huevos de las especies parásitas suelen tener cáscaras más fuertes de lo esperado para su tamaño corporal (Sealy y col. 2002), debido a que son esféricos y poseen una cáscara más gruesa (Rohwer y Spaw 1988, Picman 1989, Soler 1990), que los hace más difíciles de perforar y eliminar por los hospedadores (Hoy y Ottow 1964, Spaw y Rohwer 1987). Los huevos parásitos pueden ser miméticos en su coloración con los huevos de su hospedador (Davies y Brooke 1988) y suelen ser más pequeños y poseer un periodo de incubación más corto que el de sus hospedadores (Payne 1974, Briskie y Sealy 1990, Soler 1990, pero ver Mermoz y Ornelas 2004).

En algunas especies, los pichones parásitos eliminan los huevos y pichones del hospedador, empujándolos y dejándolos caer del nido (Wyllie 1981), o matándolos con un gancho que poseen en el pico (Friedmann 1955). En las especies en las que los pichones parásitos comparten el nido con otros pichones, estos presentan otras características que le permiten competir por el alimento. Algunas especies poseen patrones de coloración en su boca que imitan al de los pichones de sus hospedadores (Nicolai 1974), otros poseen comportamiento de pedido de alimento más intenso (Gochfeld 1979, Lichtenstein y Sealy 1998), y una mayor tasa de crecimiento que la esperable para una especie de su tamaño corporal (Wiley 1986, Soler y Soler 1991, Kattan 1996). Estas últimas

adaptaciones pueden en algunos casos aumentar la probabilidad de muerte por inanición de los pichones del hospedador (Marvil y Cruz 1989).

Respecto a la fecundidad de las hembras parásitas, existen trabajos que muestran que la tasa de producción anual de huevos es alta (Scott y Ankney 1980, Kattan 1996), pero trabajos más recientes sugieren que la producción de huevos es mucho más baja que lo estimado anteriormente (Alderson y col. 1999, Hahn y col. 1999, Strausberger and Ashley 2003, Woolfenden y col. 2003).

1.2. Descripción de los parásitos de cría interespecíficos

El parasitismo de cría obligatorio es una estrategia reproductiva poco común que está presente sólo en el 1 % de las especies de aves y que ha evolucionado en forma independiente en al menos siete oportunidades dentro del grupo de las aves (Rothstein 1990). Estos eventos ocurrieron en dos subfamilias de cuclillos (Cuculinae y Neomorphinae), en los pinzones parásitos africanos (*Anomalospiza imberbis* y los viduas dentro de Estrilidae), en los “indicadores de miel” (Indicatoridae), en el Pato de Cabeza Negra *Heteronetta atricapilla* (Anatidae), y en los tordos (Icterinae) (Payne 1977, Rothstein 1990).

Los parásitos de cría pueden clasificarse en generalistas o especialistas, según la cantidad de especies hospedadoras que utilicen. Los parásitos generalistas pueden llegar a utilizar un gran número de hospedadores de taxa muy diversos (Ortega 1998). La subfamilia Cuculinae cuenta con 54 especies parásitas obligadas, todas distribuidas en el viejo mundo. A pesar de que para algunas especies se han registrado eventos de parasitismo en nidos de más de 100 especies (por ejemplo en *Cuculus canorus*, Baker 1942, Lack 1968, Wyllie 1981, Moksnes y Røskaft 1995), la mayoría utiliza principalmente unos pocos hospedadores (Davies 2000). Dentro de este amplio grupo, la especie más estudiada es el Cuclillo Común (*Cuculus canorus*) (Teuschl y col. 1998, Vogl y col. 2002). Las hembras de esta especie forman razas o gentes, cada una especializada en un hospedador (Newton 1893, Lack 1968, Wyllie 1981, Davies y Brooke 1988). Estos gentes se diferencian por la variación en el ADN mitocondrial que existe entre ellos (Gibbs y col. 2000). Las hembras de distintos gentes difieren en la coloración y patrón de manchas de sus huevos que a su vez se asemejan al de sus hospedadores (Gibbs y col. 2000). Una vez que el pichón parásito de cuclillo eclosiona, y todavía ciego y sin plumas, empuja los huevos o pichones del hospedador con la parte dorsal de su cuerpo y los expulsa del nido, logrando de esta manera ser el único ocupante del nido (Davies y Brooke 1998).

Dentro de la subfamilia Neomorphae existen tres especies parásitas; *Tapera naevia*, *Dromococcys phasianellus* y *D. pavoninus* que parasitan principalmente especies que construyen nidos cerrados. Los pichones de *Tapera naevia* poseen un gancho en su pico con el que matan a los pichones del hospedador, al igual que los pichones de los “indicadores de miel” (Morton y Faragaugh 1979, Davies 2000).

En el tercer grupo de parásitos se encuentran los Viduas y el Pinzón Cuclillo; *Anomalospiza imberis*. Esta última es una especie de la sabana africana que parasita 11 especies dentro de los géneros *Prinia* y *Cisticola* (Friedmann 1960, Vernon 1964). No se cuenta con muchos estudios de su biología reproductiva, pero se sabe que sus huevos tienden a parecerse a los de sus hospedadores y poseen una coloración que fluctúa desde el blanco al celeste, a veces presentando manchas (Lahti y Payne 2003). Por el contrario, los Viduas (19 especies parásitas africanas) han sido bastante estudiados, en particular en lo que respecta a sistemas de apareamiento, dialectos y coevolución con sus hospedadores. Los principales estudios se realizaron en *Vidua chalybeata* (Nicolai 1964, Payne y col. 1998, 2000). Los machos de esta especie imitan los cantos de su especie hospedadora; *Lagonosticta senegala* (Payne 1973). El patrón de manchas y colores en la boca de los pichones del parásito imita al que poseen los pichones del hospedador y esto les permitiría ser aceptados en el nido y recibir cuidado parental del hospedador (Payne y col. 2000). El macho de esta especie parásita al copiar e imitar los cantos de la especie hospedadora, informa a la hembra acerca de dónde fue criado y ella al elegirlo se garantiza que su descendencia posea el mismo patrón de manchas que los pichones de su hospedador (Nicolai 1964; Payne 1983, 1990).

Dentro de los “indicadores de miel” africanos, 9 especies del género *Indicator* utilizan hospedadores que hacen sus nidos en cavidades y 3 especies de *Prodotiscus* utilizan especies que construyen nidos abiertos. De las dos especies de *Melignomon* y de *Melichneutes robustus* no se conocen los hospedadores. Se presume que las 2 especies asiáticas dentro de Indicatoridae son parásitas pero no hay datos acerca de su biología reproductiva (Rothstein y Robinson 1998). Algunas de estas especies parecen tener una de las asociaciones más prolongadas con sus hospedadores. La adaptación más marcada en relación al parasitismo es el pico que poseen los pichones, que termina en forma de gancho. Con esta estructura matan a los pichones del hospedador y permanecen como únicos ocupantes del nido (Rothstein y Robinson 1998).

El Pato de Cabeza Negra *Heteronetta atricapilla* se distribuye en Sudamérica y es la única especie parásita dentro de la familia Anatidae. Sus hospedadores principales son otras especies de patos y gallaretas, aunque también utilizan cuervillos y gaviotas (Weller 1968, Lyon y Eadie 2004). El pichón parásito deja el nido el mismo día que eclosiona (Lyon y Eadie 2004).

El grupo de los Tordos (Icterinae) posee distribución americana (Ortega 1998) y abarca a 5 especies parásitas, todas incluidas dentro del género *Molothrus* (Lanyon 1992). Estas especies varían en el número de hospedadores que utilizan. *M. ater* y *M. bonariensis* son especies sumamente generalistas que parasitan a más de 200 hospedadores. *M. aeneus* parasita alrededor de 70 especies, mientras que *M. rufoaxillaris* y *M. oryzivora* son las más especialistas, ya que utilizan tres y siete hospedadores, respectivamente (Ortega 1998, Jaramillo y Burke 1999). Las hembras parásitas buscan los nidos a través de la observación del comportamiento de sus hospedadores, aunque también pueden hacerlo moviéndose a través de la vegetación, o espantando a los hospedadores de sus nidos (Norman y Robertson 1975, Wiley 1988, Strausberger 1998). Los huevos de los tordos suelen poseer una cáscara más dura y un desarrollo más rápido que el de los hospedadores (Spaw y Rohwer 1987, Kattan 1995). La gruesa cáscara de los huevos hace que sean difíciles de destruir y por lo tanto esta característica podría disminuir la probabilidad de que los huevos sean rechazados por los hospedadores (Rothstein y Robinson 1998). Sin embargo, a diferencia de lo que ocurre en otros parásitos, los huevos de este grupo de aves no son miméticos con los de sus hospedadores (Rothstein y Robinson 1998). Los pichones parásitos comparten el nido con los pichones del hospedador, pero poseen ciertas características como ser un comportamiento de pedido de alimento intenso (Redondo 1993, Lichtenstein y Sealy 1998, Dearbon y Lichtenstein 2002) y un rápido desarrollo (Wiley 1986, Kattan 1996), que les ayuda a competir por el alimento con los demás pichones del nido (Rothstein 1990).

1.3. Objetivos generales

El objetivo general de esta tesis es analizar la biología reproductiva de un parásito de cría extremadamente generalista, el Tordo Renegrado (*Molothrus bonariensis*) en los nidos de la Calandria Grande (*Mimus saturninus*), uno de sus hospedadores más frecuentes. También se presenta la información de la biología reproductiva de la Ratona Común (*Troglodytes aedon*) y los costos de parasitismo

en esta especie *. Se analiza como la hembra parásita selecciona los nidos de la Calandria Grande a parasitar, la manera en que sincroniza su puesta con la de este hospedador y la asociación entre variables del sitio de nidificación y del comportamiento de la Calandria Grande y la Ratona Común con la probabilidad de parasitismo. Además se analizan los beneficios del comportamiento de picadura y destrucción de huevos del hospedador que realiza el parásito cuando visita los nidos de la Calandria Grande y de la Ratona Común.

En el Capítulo 2 se describe la biología reproductiva de la Calandria Grande y de la Ratona Común y se caracteriza el parasitismo del Tordo Renegrado en los nidos de ambos hospedadores.

En el Capítulo 3 se analizan los costos del parasitismo y el comportamiento de picadura de huevos en los nidos de ambos hospedadores.

En el Capítulo 4 se analizan las claves utilizadas por las hembras parásitas para hallar y parasitar los nidos de la Calandria Grande.

En el Capítulo 5 se analiza la asociación entre las variables del sitio de nidificación y del comportamiento de ambos hospedadores con la probabilidad de parasitismo del Tordo Renegrado.

En el Capítulo 6 se analiza el efecto de la sincronización de la puesta parásita con la puesta del hospedador y del comportamiento de picadura de huevos sobre el éxito de eclosión y supervivencia del parásito en los nidos de la Calandria Grande y la Ratona Común.

En el Capítulo 7 se presentan las conclusiones generales de la tesis.

*La información de los nidos de Ratona Común fue obtenida y registrada por Diego T. Tuero y forman parte de su tesis de licenciatura (Tuero 2004). Aquí se presentan, por un lado, ciertos análisis ya realizados en la tesis, y, por otro, nuevos análisis a partir de la información recolectada por él durante el año 2003. El objetivo de presentar estos resultados en los capítulos 2 y 3, es facilitar la interpretación y comparación de los resultados de los capítulos 5 y 6.

Capítulo 2

Biología reproductiva de dos hospedadores, la Calandria Grande y la Ratona Común, y caracterización del parasitismo

2.1. Introducción

2.1.1. El parásito: el Tordo Renegrado

El Tordo Renegrado (*Molothrus bonariensis*), es un parásito generalista extremo cuyos huevos han sido encontrados en nidos de más de 200 especies (Friedmann y Kiff 1985, Lowther y Post 1999, Fraga 2002), aunque solo se conocen 68 hospedadores que crían exitosamente a sus pichones (Ortega 1998). El Tordo Renegrado es uno de los miembros del género *Molothrus*, familia Icteridae (Lanyon y Omland 1999), compuesta por los siguientes linajes: quiscales y aliados, caciques y oropéndolas, oriolas, loicas y aliados, y el linaje del Cacique Pico Amarillo *Amblycercus holoceriseus*. El grupo de los tordos pertenece al linaje de los quiscales y aliados, y además del Tordo Renegrado, existen otras cuatro especies dentro de este género que poseen la misma estrategia reproductiva.

El centro de distribución del Tordo Renegrado es la zona centro-este de la Argentina. Originalmente, su distribución estaba restringida a Sudamérica y Trinidad y Tobago, pero a principios del siglo XX comenzó su expansión hacia las Antillas (Bond 1956), habiendo ya ingresado en el estado de Florida en Estados Unidos (Post y col. 1993). Este parásito está muy asociado a ambientes transformados con presencia de actividad ganadera (Ortega 1998) pero es poco frecuente en zonas no disturbadas de bosques y selvas (Cavalcanti y Pimentel 1988). Por lo tanto, su expansión podría estar asociada a la transformación del hábitat producida por el hombre al convertir áreas de selva en zonas ganaderas o

agrícolas (Post y Wiley 1977, Wiley 1988, Cruz y col. 1990). Además, otras características como su flexibilidad en la selección de hábitats, el amplio rango de ítems alimentarios que consume, el ser parásitos extremadamente generalistas y su conducta gregaria hacen de ellos una buena especie colonizadora (Ortega 1998).

El Tordo Renegrido es una especie sexualmente dimórfica tanto en tamaño como en coloración. El macho alcanza un peso de 55 g. y su plumaje es negro con iridiscencias púrpura y azul-verdosas (foto 2.1.), mientras que la hembra tiene un peso de 45 g. y su plumaje es de color marrón ceniciento, con el vientre más claro (Mason 1987, Ortega 1998, foto 2.2.). Sus huevos poseen un alto polimorfismo en la coloración de la cáscara. Éstos pueden ser totalmente blancos, intermedios (fondo blanco con pequeñas manchas rosadas o grises) o manchados (fondo blanco, celeste pálido, verde pálido, gris, crema o marrón claro, y manchas gris claro, marrón amarillentas, marrón rojizas, marrones o gris rojizas (Hudson 1874, Friedmann 1929, Fraga 1978, Ortega 1998). El tamaño promedio de los huevos es de 22.7 x 18.2 mm (Fraga 1978) y su periodo de incubación de 11-13 días, siendo éste por lo general más corto que el de sus hospedadores (Cruz y col. 1990, Mermoz y Reboreda 1994, Massoni y Reboreda 1998). La información sobre la fecundidad de las hembras de este parásito es controvertida, dado que la estimación del número de huevos que podría poner una hembra por temporada reproductiva varía entre 10 (Friedmann 1929) y 100 (Hudson 1874).

Al nacer, los pichones de tordo tienen sus ojos cerrados y poseen la piel de color amarillenta, con franjas de plumón gris claras (foto 2.3.). Las comisuras de la boca pueden variar entre el blanco y el amarillo, y el interior de la boca siempre posee un tinte rojizo (Fraga 1985, foto 2.4.). Hasta que los pichones tienen 4 o 5 días emiten sonidos similares a “pips”, que se transforman en llamadas más largas y trémulas, del tipo de un silbido, que poseen un rango de 4 a 9 kHz. en pichones más grandes (Fraga 1985). Los pichones permanecen en el nido del hospedador entre 11 y 15 días (Fraga 1985, Mermoz y Reboreda 2003). Luego de abandonar el nido, permanecen junto a sus padres adoptivos durante varias semanas (Fraga 1985).

Las hembras parásitas suelen poner sus huevos durante la etapa de puesta de los hospedadores (Massoni y Reboreda 1998, Mermoz y Reboreda 1999). Debido a que los tordos poseen un periodo de incubación por lo general más corto que el de sus hospedadores (Briskie y Sealy 1990, Kattan 1995), sus

huevos suelen eclosionar tempranamente y los pichones logran una ventaja en la competencia por alimento con los pichones del hospedador (Payne 1977, Mermoz y Reboreda 2003).

Otro comportamiento frecuente de las hembras de tordo cuando visitan los nidos de sus hospedadores es el de picar y destruir uno o más de sus huevos (Hudson 1874, Friedmann 1929, Fraga 1978, Lichtenstein 1998, Massoni y Reboreda 1998). Este comportamiento podría mejorar la eficiencia de incubación de sus huevos y reducir la competencia por el alimento con los demás pichones, pero suele estar asociado a una mayor frecuencia de abandono de los nidos por parte de los hospedadores (Massoni y Reboreda 1998, Astié y Reboreda 2007, Tuero y col. 2007).

2.1.2. Los hospedadores

Calandria Grande

La familia Mimidae es exclusiva del nuevo mundo y está compuesta por aproximadamente 34 especies (Kaufman 1996), de las cuales 10 están incluidas en el género *Mimus*, y 4 de ellas se encuentran en la Argentina. La Calandria Grande (*Mimus saturninus*) es la especie más grande de su género en la Argentina, con adultos que alcanzan un peso de 75 g. (Sackmann y Reboreda 2003). Su plumaje es gris-pardusco en el dorso con un leve estriado. Sus alas son negras y poseen filetes blancos en las cubiertas. La cola también es negra, larga, semirecta, con vexilo externo y ancho ápice de timoneras (salvo las centrales) blanco. Posee una conspicua ceja y ventral blancuzcos (Narosky y Yzurieta 1993, foto 2.5.). Esta especie habita zonas semiabiertas, incluyendo ambientes modificados por el hombre (Fraga 1985) y se distribuye solamente en el este de Sudamérica. Se la encuentra desde las sabanas dispersas al norte de la parte más baja del Río Amazonas hasta los 40° de latitud Sur en la Argentina (Fraga 1985). Su rango de distribución está incluido dentro del rango del Tordo Renegrido (Olrog 1979).

Las calandrias forman parejas que se mantienen durante todo el año y en la temporada no reproductiva forman grupos familiares con los juveniles de la temporada reproductiva anterior (Fraga 1985). Los adultos poseen un comportamiento sumamente sedentario y durante el invierno utilizan para percharse los mismos árboles donde construyen sus nidos en el verano. El tipo de vegetación que prefieren para construir sus nidos son arbustos o pequeños

árboles con follaje denso, probablemente debido a que los pichones una vez que abandonan el nido, permanecen escondidos entre las ramas cercanas al mismo durante al menos una semana (Fraga 1985). La biología reproductiva de esta especie fue estudiada previamente por Fraga (1985) en Lobos, provincia de Buenos Aires (Fraga 1985). En ese estudio se determinó que el tamaño de puesta de las calandrias varía entre 3-5 huevos. El tamaño promedio de los huevos es 28 mm. de largo y 21 mm. de ancho, y su periodo de incubación es de 13 a 15 días. Los huevos de calandria poseen manchas en los tonos del marrón, sobre un color de fondo verde-celeste (foto 2.6.).

Los pichones nacen con los ojos cerrados y tienen la piel rosada, con franjas de plumón negruzcas. Las comisuras de la boca son amarillo pálido y el interior de la boca es amarillo brillante (foto 2.7.). Los pichones producen un sonido que puede ser descrito como un suave silbido, con una frecuencia que va de 3 a 7 kHz (Fraga 1985). Éstos permanecen en el nido entre 12 y 15 días y luego de abandonarlo poseen un comportamiento silencioso y críptico que mantienen hasta que comienzan a volar siguiendo a los adultos a quienes continúan pidiendo alimento.

Ratona Común

La familia Troglodytidae está compuesta por alrededor de 70 especies, la mayoría de ellas de distribución en los trópicos. Dentro de esta familia, el género *Troglodytes* es el que se encuentra más ampliamente distribuido (desde Alaska hasta Argentina y también en Eurasia, Kaufman 1996). En este género se encuentra la Ratona Común (*Troglodytes aedon*, foto 2.8.), especie de pequeño tamaño (15.4 g; Kattan 1996), cuyo rango de distribución abarca prácticamente todo el continente americano. Su límite norte se encuentra en Oaxaca, México y su límite sur es en la zona austral de Argentina (Brumfield y Capparella 1996). Su hábitat comprende zonas semiabiertas, bosques abiertos o jardines. Los sitios de nidificación son muy variados pero siempre anidan en cavidades, tanto naturales (cavidades en árboles, nidos abandonados de carpinteros, etc.) como de origen antrópico (por ejemplo, cavidades en techos de edificaciones, Skutch 1953). Los machos poseen territorios que defienden muy activamente y son polígamos si las condiciones lo permiten (Johnson y Kermott 1991). El cuidado parental es compartido pero la incubación es realizada por la hembra (Skutch 1953). Esta especie posee un marcado comportamiento agresivo tanto hacia individuos de su propia especie como de otras especies (Quinn y Holroyd 1989).

En estudios previos realizados en esta especie se encontró que el tamaño de puesta era de 3 huevos en el norte de América del Sur (Kattan 1996), y de 4-5 huevos en Centro América (Skutch 1953). Los huevos son de color crema con manchas marrón-rojizas (Kattan 1998, foto 2.9.). El tamaño promedio de los huevos es 18.5 mm. de largo y 13.8 mm. de ancho, y poseen un periodo de incubación de aproximadamente 15 días (Kattan 1998).

Al nacer, los pichones tienen los ojos cerrados. Su piel es de tonalidad rosa fuerte y poseen un plumón gris-ceniciento. Las comisuras de la boca son de color crema y el interior de la boca es amarillo (observación personal, foto 2.10.). El tiempo de permanencia en el nido de los pichones es de 18 días (Skutch 1953).

En este capítulo se describen: 1) las características de la biología reproductiva de la Calandria Grande y de la Ratona Común, y 2) el parasitismo del Tordo Renegrado en los nidos de ambas especies.

2.2. Metodología

2.2.1. Área de estudio

El estudio fue realizado cerca de la ciudad de Magdalena, en la reserva privada de Flora y Fauna autóctona “El Destino” (35° 08' S, 57° 23' W), en la provincia de Buenos Aires. La reserva tiene una superficie de 2400 hectáreas y forma parte de la Reserva de la Biosfera Parque Costero del Sur (MAB-UNESCO) y del Refugio de Vida Silvestre (Ley provincial 12016/97, Decreto 2846/97). El área de estudio posee cordones de conchilla y arena donde se asientan parches de bosque formados principalmente por Talas (*Celtis tala*) y Coronillos (*Scutia buxifolia*) que alcanzan los 10 m de altura (Cagnoni y col. 1996, figura 2.11. a, b).

2.2.2. Sitios de nidificación y búsqueda de nidos de los hospedadores

En la provincia de Buenos Aires las calandrias anidan desde mediados de septiembre hasta mediados de enero (Fraga 1985). En el presente trabajo, los nidos de esta especie fueron encontrados desde principios de octubre hasta finales de enero. Las calandrias construyen nidos abiertos, generalmente en árboles con follaje denso, a una altura de 1.5-2.5 m. El nido posee la forma de una gran taza, de 20-25 cm. de diámetro y es fabricado con ramitas, con un relleno de barro y tapizado con pasto fino y pelos de caballo (foto 2.12). El procedimiento utilizado para encontrar estos nidos fue observar la actividad de la pareja en el territorio y luego realizar una inspección exhaustiva de los potenciales sitios de nidificación en la zona.

Las ratonas anidaron en el área de estudio desde principio de octubre a fines de enero. Debido a que esta especie construye sus nidos dentro de cavidades, se colocaron cajas-nido hechas en madera (foto 2.13), para facilitar el seguimiento de los nidos y la manipulación de su contenido. Las dimensiones internas de las cajas fueron 23 x 14 x 10 cm. (alto, ancho, profundidad). En el área de estudio se colocaron 100 cajas nido para Ratona Común. Estas se dispusieron dentro y en los bordes de los parches de bosque. Las cajas estaban

separadas entre sí por al menos 30 m. Se adoptó este criterio porque en esta especie los machos defienden territorios, pudiendo picar y destruir huevos puestos en otros nidos ubicados cerca de su territorio (Belles-Isles y Picman 1986). En cada parche de bosque se colocaron tantas cajas como las dimensiones de los mismos lo permitieron (de una a seis cajas por parche). Todas las cajas fueron colocadas en talas a una altura de entre 1.5 y 2 m. Además, se colocaron 50 cajas nido de dimensiones internas de 28 x 18 x 14 cm., con el objetivo de realizar un estudio en el Tordo Músico (*Agelaioides badius*). Si bien estas cajas no estaban destinadas al presente estudio, 11 de ellas fueron utilizadas por la Ratona y los datos de estos nidos fueron incorporados al análisis.

Como la temporada reproductiva del Tordo Renegrado comienza hacia fines de septiembre y dura hasta principios de febrero (Fraga 1985), las temporadas reproductivas de ambos hospedadores coinciden casi totalmente con la del parásito.

2.2.3. Seguimiento de nidos

Los nidos de calandria fueron revisados diariamente o cada dos días. Los nidos de ratona fueron visitados diariamente en la etapa de construcción avanzada y puesta, y cada 1-3 días durante la etapa de incubación y de pichones.

Las variables registradas en cada visita dependieron de la etapa del ciclo de nidificación en la que se encontraba el nido. Durante la etapa de puesta e incubación se determinó: la fecha de puesta de cada huevo del hospedador y del parásito (los huevos fueron rotulados con un marcador indeleble para su posterior identificación individual), sus medidas (eje mayor y menor utilizando un calibre con un error de 0.1 mm.), y la presencia de picaduras en los huevos del hospedador y del parásito. Además, a lo largo del periodo de puesta e incubación se determinó si cada uno de los huevos permanecía o desaparecía del nido. En la etapa de pichones se registró la fecha de nacimiento de cada pichón, el peso de los mismos y la fecha aproximada de abandono del nido. Cada pichón fue identificado con marcas en sus patas utilizando un marcador indeleble. Los pichones se pesaron cada 1-3 días hasta el día once en los nidos de ratona y hasta el día nueve en los nidos de calandria, ya que partir de esta fecha la probabilidad que los pichones abandonen prematuramente el nido es alta (Fraga 1985). Para registrar el peso se usó una balanza digital portátil (Ohaus LS 200) con un error de 0.1 g., o pesolas de 10 y 60 g.

Se consideró que el nido fue predado cuando su contenido (huevos o pichones) desapareció entre 2 visitas consecutivas, y abandonado si los huevos estaban fríos al tacto (luego de completada la puesta) en 2 visitas consecutivas, o si los pichones estaban muertos sin lastimaduras. Se consideró que un nido fue exitoso si produjo al menos un pichón exitoso, ya fuera del hospedador o del parásito.

La fecha de inicio de la puesta (aparición del primer huevo) en los nidos que fueron encontrados en la etapa de incubación fue determinada a partir de la fecha de eclosión del primer huevo (para el caso de las ratonas, se presumió una puesta de 5 huevos y un periodo de incubación de 15 días, mientras que para el caso de las calandrias, se presumió una puesta de 4 huevos y un periodo de incubación de 14 días (ver resultados). Para ambas especies se presumió que la incubación se inició con la puesta del penúltimo huevo. En los nidos en los que la fecha de eclosión no pudo determinarse en forma directa ésta se estimó sumándole quince o catorce días (dependiendo de la especie) a la fecha de puesta del anteúltimo huevo.

2.2.4. Biología reproductiva de las especies hospedadoras: la Calandria Grande y la Ratona Común

Para esta parte del trabajo se utilizaron los datos de la temporada de año 2002 para los nidos de Calandria y del año 2003 para los nidos de Calandria y Ratona. Esto se debe a que durante estas temporadas no se realizaron manipulaciones a los nidos. Por lo tanto, es adecuado utilizarlos para realizar la descripción de la biología reproductiva y para realizar los correspondientes análisis correlacionales.

2.2.4.1. Distribución de nidos a lo largo de la temporada

Para ambas especies se consideró como fecha de inicio de la temporada el primer día del mes de Octubre, tanto para el año 2002 como para el 2003, debido a que antes de esta fecha no se observó puesta de huevos en ninguno de los dos hospedadores. Para cada nido se determinó la fecha de puesta del primer huevo del hospedador y se consideró a ésta como día de inicio del nido. La fecha de inicio se determinó en forma directa en la mayoría de los casos dado que el nido era encontrado durante la etapa de construcción. En los casos en que los nidos eran hallados durante la etapa de puesta e incubación, la determinación de la fecha de inicio del nido se realizó de forma indirecta utilizando la fecha de

finalización de la puesta, o la de eclosión del primer huevo del hospedador, respectivamente. En el caso en que la estimación se basó en la fecha de eclosión del primer huevo del hospedador, se presumió un tamaño de puesta de 4 y 5 huevos, y un periodo de incubación de 14 y 15 días para los nidos de calandria y de ratona, respectivamente. Para ambas especies se asumió que la incubación se inició con la puesta del penúltimo huevo. De acuerdo a esta información se asignó cada nido a una de las 7 quincenas que duró la temporada reproductiva (1-15 Octubre = 1° quincena, 16-31 Octubre = 2° quincena, etc.). Con esta información se determinó la distribución de nidos, por quincena, a lo largo de la temporada.

2.2.4.2. Éxito de nidificación

Para cada uno de los nidos que fueron seguidos se determinó si éste fue exitoso, predado, o abandonado. Se consideró a un nido como exitoso si al menos producía un pichón que lograba independizarse, fuera del hospedador o del parásito. Se lo consideró predado si su contenido, fuesen huevos o pichones, desaparecían entre dos visitas, y abandonado si los huevos estaban fríos en dos visitas consecutivas una vez finalizada la puesta. No se observaron nidos abandonados en la etapa de pichones. Además, se calculó el tiempo transcurrido entre la fecha de inicio del nido y la de inicio de la temporada. Luego se analizó a través de regresiones logísticas si existía una relación entre el día de la temporada en que los nidos se iniciaban y el éxito de los nidos, o las causa del fracaso (abandono o predación).

Además se calculó el éxito total de ambos hospedadores y del parásito como el porcentaje de huevos puestos que dieron pichones que lograron independizarse exitosamente. Para este análisis se utilizaron los nidos hallados durante las etapas de construcción y puesta.

2.2.4.3. Tamaño de nidada y de huevos

El tamaño de puesta fue calculado a partir de una muestra de nidos no parasitados que fueron seguidos diariamente durante todo el período de puesta (n= 32 nidos de ratona y n= 16 nidos de calandria).

Los huevos fueron medidos con calibre con una precisión de 0.1 mm. Para estimar el tamaño de los huevos de cada hospedador se calculó la longitud y el ancho promedio de los huevos de cada nido y luego se promediaron estos valores (se consideraron a los nidos como datos independientes).

Para el cálculo del tamaño promedio de los huevos parásitos se usaron las medidas de todos los huevos ya que se presumió que los eventos de parasitismo fueron independientes entre si.

2.2.4.4. Periodo de incubación

El período de incubación de los hospedadores se estimó como el tiempo transcurrido desde la puesta del último huevo hasta la eclosión del último huevo (Nice 1954). En ratonas, para este análisis sólo se utilizaron nidos donde la secuencia de puesta y eclosión de todos los huevos era conocida y que no fueron parasitados, ya que la presencia de huevos de Tordo Renegrado podría modificar el período de incubación del hospedador.

El período de incubación de los huevos del parásito, en los casos en que éste fue puesto antes de la puesta del anteúltimo huevo del hospedador, fue calculado como el tiempo transcurrido entre la puesta del anteúltimo huevo del hospedador y la eclosión del huevo parásito. En los casos en que el huevo del parásito fue puesto luego de iniciada la incubación, el período de incubación se calculó como el tiempo transcurrido entre la puesta del huevo parásito y su eclosión.

2.2.4.5. Curvas de crecimiento de los pichones

Los pichones de calandria fueron pesados utilizando pesolas de 10 ± 0.1 y de 60 ± 0.5 g. Los pichones de ratona fueron pesados con una balanza digital portátil (Ohaus LS 200) con un error de 0.1 g. El peso inicial es el correspondiente al día de nacimiento del pichón, considerado como día 0. El peso final corresponde al del día 9. Luego de este día, los pichones no eran pesados para evitar que intentaran abandonar el nido prematuramente.

Para obtener las curvas de crecimiento, cada nido fue tomado como un punto independiente. Los pesos utilizados para obtener el peso promedio de cada nido, fueron los de todos los pichones que sobrevivieron al menos hasta el día 9 en el nido. Por lo tanto las curvas corresponden al crecimiento de los pichones exitosos.

Los nidos fueron revisados diariamente o día por medio. El tiempo de permanencia de los pichones en el nido se obtuvo como el período de tiempo transcurrido desde la fecha de nacimiento del pichón y la fecha de abandono del nido. Se tomó como fecha de abandono a la fecha intermedia entre la última

visita al nido cuando se vio al pichón y la primera visita cuando éste ya no estaba.

2.2.5. Parasitismo

2.2.5.1. Frecuencia e intensidad de parasitismo

La frecuencia de parasitismo se calculó como el número de nidos parasitados sobre el número total de nidos. Un nido fue considerado parasitado si recibió al menos un huevo de tordo mientras permaneció activo (desde la puesta del primer huevo del hospedador hasta que fue predado, abandonado o al menos uno de los pichones se independizó). La intensidad de parasitismo se calculó como el número de huevos parásitos por nido parasitado. Para calcular la frecuencia e intensidad de parasitismo se consideraron los nidos encontrados durante la construcción, puesta o incubación, en los que el hospedador completó la puesta.

2.2.5.2. Frecuencia e intensidad de parasitismo a lo largo de la temporada reproductiva de los hospedadores

Para analizar si la frecuencia e intensidad de parasitismo varió a lo largo de la temporada, el criterio para seleccionar los nidos fue el mismo que para el punto anterior. Para el caso de la frecuencia, se realizaron regresiones logísticas en las que la variable independiente fue el mes de la temporada y la dependiente si el nido era o no parasitado. Para el caso de la intensidad, se realizó una prueba de Kruskal Wallis, donde los meses en que ocurrió la puesta eran las categorías, y el número de huevos parásitos por nido la variable dependiente.

2.2.5.3. Sincronización del parasitismo con la puesta de huevos del hospedador

Se calculó el número promedio de huevos parásitos puestos por nido durante cada día del ciclo de nidificación (puesta – incubación), dividiendo el número de huevos parásitos puestos un determinado día del ciclo por el número de nidos que estaban activos ese día del ciclo.

En los nidos de calandria, se estimó la sincronización del parasitismo a partir de una muestra de 180 huevos de tordo puestos en 130 nidos encontrados durante las etapas de construcción o puesta. En el 47% de los casos se pudo estimar directamente la fecha de parasitismo (i.e. los nidos fueron visitados en días consecutivos y el parasitismo ocurrió entre visitas). En los casos donde el nido no fue visitado en días consecutivos (i.e. día por medio), se presumió que en

la mitad de los casos, el huevo era puesto el día antes y en la otra mitad de los casos el mismo día que se visitó el nido.

En los nidos de ratona, se estimó la sincronización del parasitismo a partir de una muestra de 69 huevos de tordo, puestos en 72 nidos encontrados durante la construcción o la puesta. En los casos en que no se pudo determinar exactamente la fecha de puesta del huevo parásito, esta se estimó a partir de la fecha de eclosión del huevo o se presumió que el parasitismo había ocurrido entre visitas.

2.2.6. Picaduras

2.2.6.1. Frecuencia, intensidad y momento en que ocurren las picaduras de huevos del hospedador

Se calculó el número promedio de huevos del hospedador picados en el nido durante cada día del ciclo de nidificación dividiendo el número de huevos del hospedador picados en un determinado día por el número de nidos que estaban activos ese día.

En los nidos de calandria, en la muestra de 130 nidos, también se determinó el momento en que habían ocurrido las picaduras. En estos nidos se registraron 137 eventos de picadura. En 79 casos (58%), se observó el huevo del hospedador picado mientras que en los otros 58 casos (42%), se observó que uno de los huevos del hospedador había desaparecido entre visitas. En estos casos, se presumió que la desaparición del huevo era el resultado de la limpieza de nido realizada por el hospedador luego de que el huevo fuese picado por tordos (Kemal y Rothstein 1988). Es improbable que la desaparición de los huevos del hospedador sea el resultado de la depredación parcial de los nidos, ya que no se observó depredación parcial en 13 nidos en donde los huevos fueron reemplazados por huevos de yeso (ver capítulo 3). Además, la mayoría de los huevos desaparecieron durante el periodo de puesta (42/58 casos), momento en que ocurre el 74 % del parasitismo (ver resultados). También se determinó el momento en que habían ocurrido las picaduras en 72 nidos de ratona en los que se registraron 58 eventos de picaduras. En este caso también se consideró a los huevos desaparecidos como picados y eliminados por el hospedador en la limpieza del nido y no como un evento de depredación parcial por los siguientes motivos: 1) en el 42 % de los casos en que desapareció un huevo del hospedador, este huevo fue observado previamente en el nido con picaduras, 2) en la mayoría

de los casos las desapariciones de los huevos del hospedador estuvieron asociados a la aparición de huevos parásitos, y 3) cuando no fue así, estas desapariciones ocurrieron mayoritariamente durante el período de puesta e inicio de la incubación, período en que también ocurren la mayoría de los eventos de parasitismo y visitas de las hembras de tordo a los nidos. En cambio, los eventos de predación total se distribuyeron homogéneamente a lo largo de la puesta y la incubación. Por lo antes expuesto, se consideró que la explicación más parsimoniosa para la desaparición de huevos del hospedador era que estos habían sido picados por el parásito y, posteriormente, removidos por el hospedador.

2.2.6.2. Relación entre picaduras y parasitismo

Para estimar la asociación temporal entre eventos de picaduras y parasitismo dentro del nido, se utilizó una muestra de 37 nidos de calandria y 17 nidos de ratrona que tuvieron parasitismo simple (en nidos con parasitismo múltiple, no es posible asignar en forma no ambigua la picadura a un evento de parasitismo). Se presumió que en los nidos con parasitismo simple, la misma hembra parásita estaba involucrada en el evento de parasitismo y en el de picadura.

2.2.6.3. Picaduras por evento de parasitismo

Se analizó si el número y la proporción de huevos del hospedador picados o desaparecidos hasta el día en que el primer huevo parásito era puesto en el nido, difería para nidos de ambos hospedadores (temporadas 2002-3 y 2003-4). Para estos análisis se utilizó una submuestra de nidos que tenían por lo menos tres huevos del hospedador el día en que ocurrió el evento de parasitismo. De esta manera se controló el número de huevos del hospedador disponible para ser picado.

2.2.6.4. Picaduras en función del número de huevos en el nido

Se analizó a través de una correlación de Spearman, si el número de huevos del hospedador picados o desaparecidos estaba asociado positivamente con el número de huevos del hospedador presentes en el nido al momento de producirse el primer evento de parasitismo.

2.3. Resultados

2.3.1. Biología reproductiva de las especies hospedadoras: la Calandria Grande y la Ratona Común

2.3.1.1. Distribución de nidos a lo largo de la temporada

Calandria

Tanto para el año 2002, como para el 2003 (Figura 2.1), el primer intento de nidificación se observó el 1° de octubre (fecha de puesta del primer huevo del hospedador), y el número máximo de intentos de nidificación ocurrió en la segunda quincena de Octubre. El último intento de nidificación se inició el 4 de Enero en el 2002 y el 14 de enero en el 2003.

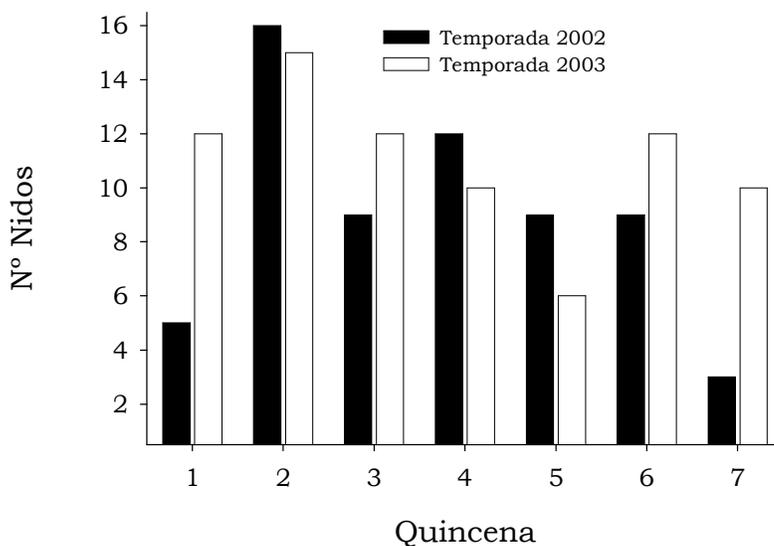


Figura 2.1. Nidos de calandria iniciados por quincena durante las temporadas reproductivas 2002-2003 y 2003-2004.

Ratona

El primer intento de nidificación se observó el 16 de octubre (fecha de puesta del primer huevo del hospedador) y el número máximo de intentos de nidificación ocurrió en el mes de noviembre (Figura 2.2.). El último intento de nidificación se inició el 14 de enero.

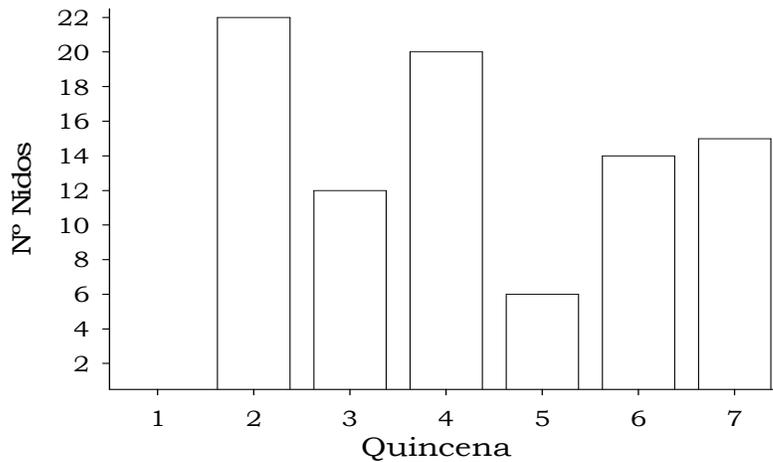


Figura 2.2. Nidos de ratona iniciados por quincena durante la temporada reproductiva 2003-2004.

2.3.1.2. Éxito de nidificación

Calandria

De los 173 nidos seguidos (80 durante el 2002 y 93 durante el 2003) se pudo determinar el destino de 137 (los 36 nidos restantes no fueron seguidos hasta el final del período de nidificación). De estos 137 nidos, 26 (19%) fueron exitosos, 53 (39%) predados y 58 (42%) abandonados.

Se calculó la fecha de inicio del nido respecto al inicio de la temporada de 131 nidos de los cuales se conocía la fecha de puesta del primer huevo del hospedador. Al evaluar si el día de la temporada en que el nido se inició estaba asociado al éxito o fracaso del nido, no se halló una relación significativa entre ambas variables (Regresión logística: Log-likelihood = -61.40, $\chi^2 = 1.97$; P = 0.16).

Para los nidos en los que se pudo determinar si el fracaso se debía a la predación o al abandono ($n = 92$), se evaluó si la causa del fracaso se relacionaba con el día de la temporada. En este caso tampoco se halló una asociación significativa entre estas variables (Regresión logística: Log-likelihood = -63.50, $\chi^2 = 1.36$; $P = 0.55$).

En 126 nidos, fueron puestos 371 huevos de calandria, de los cuales sólo 28 pichones, distribuidos en 15 nidos, lograron independizarse exitosamente (7.5 % de los huevos). En 80 de los nidos, fueron puestos también 169 huevos parásitos, de los cuales 21 pichones, distribuidos en 14 nidos, abandonaron el nido exitosamente (12.4 % de los huevos).

Ratona

De los 90 nidos seguidos se pudo determinar el destino de 84 de ellos (los 6 nidos restantes no fueron seguidos hasta el final del período de nidificación). De estos 84 nidos, 35 (42%) fueron exitosos, 24 (28%) predados y 25 (30%) abandonados.

En 82 nidos, de los que conocía su fecha de inicio, se evaluó si el día de la temporada en que el nido se inició se relacionó con el éxito del mismo. Existió una relación significativa y negativa entre ambas variables (Regresión logística: Log-likelihood = -53.03, $\chi^2 = 5.22$; $P = 0.02$). Por lo tanto hubo menos nidos exitosos al final de la temporada reproductiva que al principio. Para los nidos en los que se pudo determinar si el fracaso se debía a la predación o al abandono ($n=48$), se evaluó si la causa del fracaso se relacionaba con el día de la temporada. Se halló que la probabilidad de que un nido fracasara por abandono fue mayor al inicio de la temporada (Regresión logística: Log-likelihood = -30.74, $\chi^2 = 4.57$; $P = 0.03$), y en consecuencia, el fracaso por predación fue mayor hacia el final de la temporada.

En 68 nidos, fueron puestos 297 huevos de ratona, de los cuales sólo 65 pichones, distribuidos en 21 nidos, lograron independizarse exitosamente (21.9 % de los huevos). En 41 de los nidos, fueron puestos también 73 huevos parásitos, de los cuales 17 pichones, distribuidos en 14 nidos, abandonaron el nido exitosamente (23.3 % de los huevos).

2.3.1.3. Tamaño de nidada y de huevos

Calandria

El tamaño de la puesta fue de 3.7 ± 0.2 huevos, y el rango de 3 a 5 huevos ($n = 16$ nidos encontrados durante la construcción o la puesta y que terminaron la puesta). El tamaño promedio de los huevos fue 28.3 ± 0.2 mm. de largo y 20.4 ± 0.1 mm. de ancho ($n = 46$ nidos) y el peso promedio de cada huevo fue 6.4 ± 0.1 g. ($n = 27$ nidos).

Ratona

El tamaño de la puesta fue de 5.3 ± 0.1 huevos, y el rango de 4 a 6 huevos ($n = 32$ nidos). El tamaño promedio de los huevos fue 17.5 ± 0.08 mm. de largo y 13.1 ± 0.4 mm. de ancho ($n = 74$ nidos).

Tordo Renegrido

El tamaño promedio de los huevos de Tordo Renegrido en los nidos de Calandria Grande fue 23.90 ± 0.11 mm. de largo y 18.56 ± 0.11 mm. de ancho ($n = 90$ huevos), y su peso promedio 4.6 ± 0.05 g. ($n = 80$ huevos). En los nidos de Ratona Común, el tamaño de los huevos de tordo fue 23.09 ± 0.30 de largo, 18.11 ± 0.19 de ancho ($n = 18$ huevos), y el peso promedio 3.88 g. ($n = 14$ huevos). Los huevos del parásito encontrados en los nidos de calandria fueron significativamente más largos ($F_{1, 106} = 7.97$, $P = 0.006$), más anchos ($F_{1, 106} = 6.24$, $P = 0.014$) y más pesados ($F_{1, 92} = 31.83$, $P < 0.0001$) que aquellos hallados en los nidos de ratona.

2.3.1.4. Periodo de incubación

Calandria

Los huevos fueron puestos cada 24 horas aproximadamente, entre las 8 y las 10 de la mañana. La incubación comenzó con la puesta del penúltimo huevo y se extendió por 13.7 ± 0.2 días ($n = 10$ nidos).

Ratona

Los huevos fueron puestos cada 24 horas aproximadamente y la incubación comenzó con la puesta del penúltimo huevo y se extendió por 14.8 ± 0.3 días ($n = 11$ nidos).

Tordo Renegrado

Los huevos de tordo puestos en nidos de calandria tuvieron un periodo de incubación fue 12.7 ± 0.2 días ($n = 9$ huevos) mientras que en los nidos de ratona éste fue de 12.7 ± 0.5 días ($n = 13$ huevos).

2.3.1.5. Curvas de crecimiento de los pichones

Calandria

El peso de los pichones el día de su eclosión (considerado como día 0) fue 6.1 ± 0.1 g. ($n = 59$ nidos), mientras que su peso a los 9 días de edad fue de 50.4 ± 1.2 g ($n = 31$ nidos, figura 2.3.). El tiempo de permanencia de los pichones en el nido fue de aproximadamente 13-14 días. Sin embargo, para evitar que los pichones abandonaran el nido prematuramente, éstos dejaron de ser pesados a la edad de 9 días.

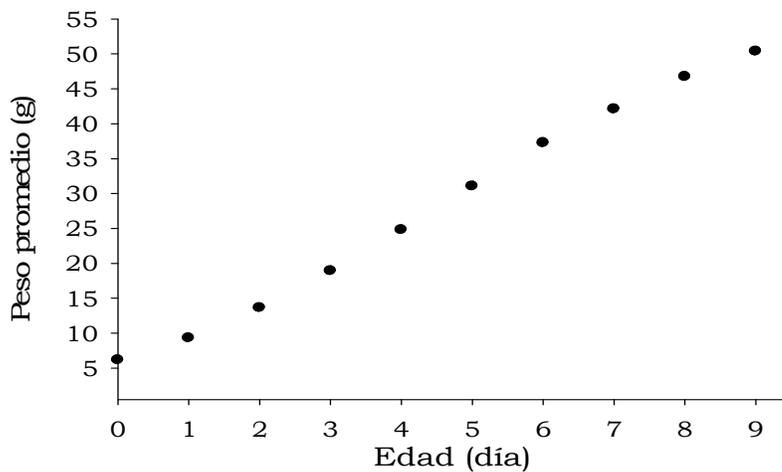


Figura 2.3. Curva de crecimiento de los pichones de Calandria Grande.

La información sobre los pichones de tordo en este hospedador, se presenta en el capítulo 6.

Ratona

El peso de los pichones el día de su eclosión fue 1.5 ± 0.7 g (n = 10 nidos), mientras que su peso a los 9 días de edad fue 11.5 ± 0.4 g (n = 5 nidos, figura 2.4). El tiempo de permanencia de los pichones en el nido fue de 15 ± 0.8 días (n = 14 nidos).

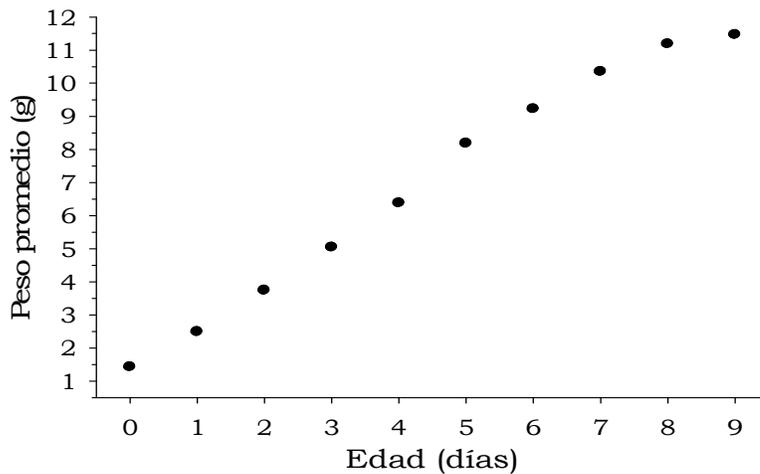


Figura 2.4. Curva de crecimiento de los pichones de Ratona Común.

La información sobre los pichones de tordo en este hospedador, se presenta en el capítulo 6.

2.3.2. Parasitismo

2.3.2.1. Frecuencia e intensidad de parasitismo

Calandria

En la temporada 2002-2003 la frecuencia de parasitismo fue 74.0 % (37/50 nidos) y su intensidad 2.5 ± 0.2 huevos por nido parasitado mientras que en la temporada 2003-2004 la frecuencia de parasitismo fue 74.6 % (44/59 nidos) y su intensidad 2.1 ± 0.2 huevos por nido parasitado. La frecuencia y la intensidad de parasitismo no difirieron significativamente entre años (frecuencia: test de Chi cuadrado, $\chi^2 = 0.005$, $P = 0.95$, intensidad: prueba de Mann Whitney: $U' = 893$, $Z = -0.78$, $P = 0.47$).

Ratona

La frecuencia de parasitismo en los nidos de ratona, en la temporada 2003-2004 fue 60 % (46/76 nidos) y su intensidad 1.7 ± 0.1 huevos por nido parasitado.

2.3.2.2. Frecuencia e intensidad de parasitismo a lo largo de la temporada reproductiva de los hospedadores

Calandria

Durante la temporada 2002-2003, la frecuencia del parasitismo mostró una tendencia a aumentar a lo largo de los meses de la temporada reproductiva de las calandrias (octubre-enero), pero esta no fue significativa (Regresión logística: log likelihood = -27.1, $\chi^2 = 3.1$, $P = 0.08$, $n = 50$ nidos). En la muestra de nidos donde se conocía el número de huevos parásitos se determinó que la intensidad de parasitismo fue en octubre de 1.7 ± 0.3 huevos por nido parasitado ($n = 10$ nidos), en noviembre de 2.9 ± 0.4 huevos por nido parasitado ($n = 16$ nidos), en diciembre de 2.6 ± 0.5 huevos por nido parasitado ($n = 10$ nidos), y en enero de 2 huevos, pero para este mes sólo se contó con 1 nido parasitado y dos sin parasitar. La intensidad de parasitismo no difirió significativamente entre meses (prueba de Kruskal Wallis; $H_3 = 3.73$, $P = 0.29$).

Durante la temporada 2003-4, la frecuencia de parasitismo aumentó a lo largo de la temporada reproductiva de las calandrias (Regresión logística: log likelihood = -30.25, $\chi^2 = 6.4$, $P = 0.01$, $n = 59$ nidos). En la muestra de los nidos donde se conocía el número de huevos parásitos se determinó que la intensidad de parasitismo fue en octubre de 1.9 ± 0.3 huevos por nido parasitado ($n = 9$ nidos), en noviembre de 2.0 ± 0.2 huevos por nido parasitado ($n = 14$ nidos), en diciembre de 2.3 ± 0.3 huevos por nido parasitado ($n = 15$ nidos), y en enero de 2.5 ± 0.7 huevos por nido parasitado ($n = 6$ nidos). La intensidad de parasitismo no difirió significativamente entre meses (prueba de Kruskal Wallis; $H_3 = 0.39$, $P = 0.94$).

Ratona

La frecuencia de parasitismo disminuyó a lo largo de la temporada reproductiva del hospedador (regresión logística; $\chi^2 = 5.5$; $P < 0.05$). La intensidad de parasitismo en el mes de octubre fue de 1.3 ± 0.2 huevos por nido parasitado ($n = 22$ nidos), en noviembre de 1.1 ± 0.2 huevos por nido parasitado ($n = 32$ nidos),

en diciembre de 0.5 ± 0.2 huevos por nido parasitado ($n = 16$ nidos) y en enero de $1 \pm 0,3$ huevos por nido parasitado ($n= 20$ nidos). La intensidad de parasitismo no difirió significativamente entre meses (prueba de Kruskal Wallis; $H_3 = 2.7$, $P = 0.44$).

2.3.2.3. Sincronización del parasitismo con la puesta de huevos del hospedador

Calandria

Se detectaron un total de 333 huevos de tordo, 243 (73%) fueron puestos en 109 nidos activos (i.e. nidos donde el hospedador comenzó con la puesta), 38 (11%) en 21 nidos donde el hospedador completó la construcción del nido pero no inició la puesta, y 26 (8%) en 19 nidos que ya habían sido abandonados el día que el huevo parásito fue puesto (18, 1 día, y nueve, 2 o 3 días después del abandono del nido). Otros 26 huevos (8%) fueron puestos el mismo día que el nido fue abandonado. En estos casos, no se pudo determinar si el huevo de tordo fue puesto antes o después del abandono del nido. La mayoría de los nidos (74%) que recibieron huevos de tordo el mismo día, o 1 o 2 días después de ser abandonados, fueron abandonados durante el periodo de puesta del hospedador.

Se estimó el momento del parasitismo, a nivel poblacional, a partir de una muestra de 181 huevos parásitos puestos en 130 nidos encontrados antes que las Calandrias empiecen la puesta o durante la puesta. El número de nidos con los que se cuenta para este análisis es mayor que el utilizado para calcular la frecuencia e intensidad de parasitismo, porque en este caso fueron incluidos 21 nidos más que no terminaron la puesta. En esos nidos la mayoría de los eventos de parasitismo ocurrieron durante la puesta (días 0–3, figura 2.5). El número promedio de huevos parásitos puestos por nido durante esta etapa (considerando nidos parasitados y no parasitados) fue 1.22 (74% de los huevos) mientras que durante la incubación (días 4–16), fue de 0.59 (23% de los huevos). El número de huevos de tordo puestos en esos nidos antes de que el hospedador inicie su puesta fue 0.08 (3% de los huevos).

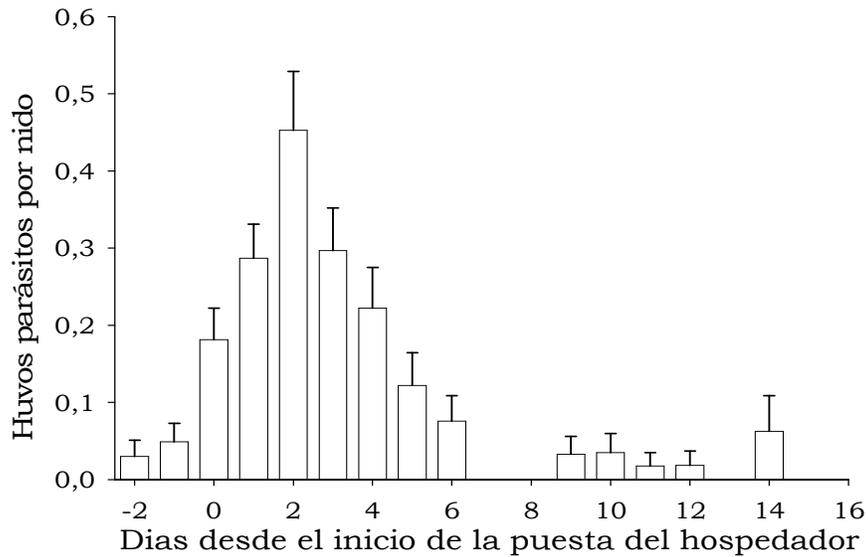


Figura 2.5. Las barras indican el número promedio y las líneas el error estándar de huevos de Tordo Renegrado puestos por día en nidos de Calandria Grande durante la prepuesta, puesta e incubación. El día 0 corresponde a la puesta del primer huevo del hospedador. El número de nidos observados entre los días -2 y 16 fue: 67, 82, 127, 122, 106, 91, 81, 74, 66, 64, 65, 61, 57, 57, 54, 52, 48, 43 y 21.

Ratona

Se detectaron un total de 93 huevos de tordo. Para 72 de estos huevos se determinó el momento en que fueron puestos. De estos 72 huevos, 69 (96%) huevos fueron puestos en 72 nidos activos, un solo huevo (1%) fue puesto en un nido donde el hospedador completó la construcción del nido pero no inició la puesta, y 2 huevos (2%) fueron puestos en 2 nidos que ya habían sido abandonados el día del parasitismo.

Se estimó el momento del parasitismo, a nivel poblacional, a partir de la muestra de 69 huevos puestos en los 72 nidos encontrados antes de que las ratonas empiecen la puesta, o durante la puesta. El número promedio de huevos parásitos puestos por nido (considerando nidos parasitados y no parasitados) fue 0.57 durante la puesta (56.5 % de los huevos, figura 2.6), mientras que durante la incubación (días 5-19), fue del 0.61 (43.5 % de los huevos). No hubo huevos de tordo puestos en estos nidos antes de que el hospedador inicie su puesta.

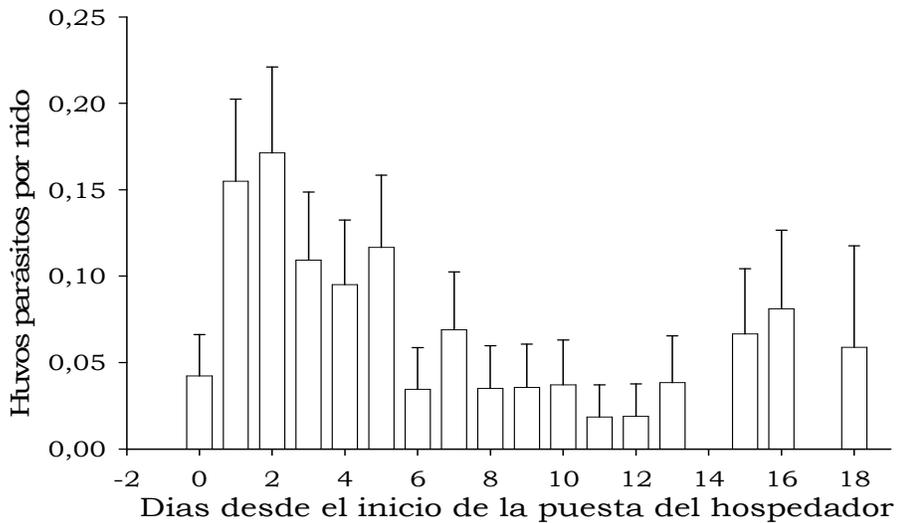


Figura 2.6. Las barras indican el número promedio y las líneas el error estándar de huevos de Tordo Renegrado puestos por día en los nidos de Ratona Común durante la prepuesta, puesta e incubación. El día 0 corresponde a la puesta del primer huevo del hospedador. El número de nidos de ratona observados entre los días -2 y 18 fue: 72, 71, 71, 70, 64, 63, 60, 58, 58, 57, 56, 54, 54, 53, 52, 51, 45, 37, 24, 17 y 8.

Se comparó el porcentaje de huevos parásitos puestos sincrónicamente en nidos de ambos hospedadores. En los nidos de calandria, existió una mayor proporción de eventos de parasitismo sincronizados con la puesta del hospedador que en nidos de ratona (134/181 (74 %) vs 39/69 (56.5 %), test de Chi cuadrado, $\chi^2 = 6.39$, $P = 0.01$).

2.3.3. Picaduras

2.3.3.1. Frecuencia, intensidad y momento en que ocurren las picaduras de los huevos del hospedador

Calandria

Al comparar la frecuencia de picaduras en nidos con y sin parasitismo se halló que en las temporadas 2002-3 y 2003-4 al menos un huevo de calandria fue

picado en el 72.9 % (78/107) de los nidos parasitados y en el 38.5 % (20/52) de los nidos no parasitados ($\chi^2 = 16.1$, $P < 0.0001$). El número de huevos promedio del hospedador picados durante el periodo de puesta (días 0-3) fue 0.92 (73.7 % de los 137 eventos de picaduras de los huevos del hospedador, figura 2.7). Durante la incubación (días 4-16) el promedio de huevos picados fue 0.55 (26.3 % de los 137 eventos de picaduras).

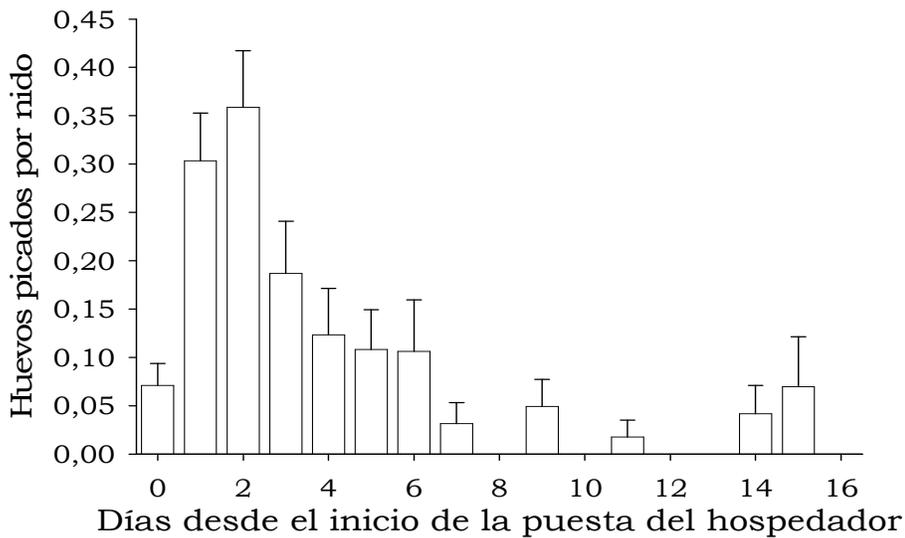


Figura 2.7. Las barras indican el número promedio y las líneas el error estándar de huevos del hospedador picados por día en los nidos de Calandria Grande durante la puesta y la incubación. El día 0 corresponde a la puesta del primer huevo del hospedador. El número de nidos de calandria observados entre los días 0 y 16 fueron: 127, 122, 106, 91, 81, 74, 66, 64, 65, 61, 57, 57, 54, 52, 48, 43 y 21.

Ratona

Al comparar la frecuencia de picaduras en nidos con y sin parasitismo, se halló que al menos un huevo del ratona fue picado en el 64.1% (25/39) de los nidos parasitados y en el 36.4 % (12/33) de los nidos no parasitados ($\chi^2 = 4.45$, $P = 0.03$). El número de huevos promedio del hospedador picados durante el periodo de puesta (días 0-4) fue 0.44 (51.7 % de los 58 eventos de picaduras de los huevos del hospedador, figura 2.8) mientras que durante la incubación (días 5-

19) el promedio de huevos picados fue 0.55 (48.3 % de los 58 eventos de picaduras).

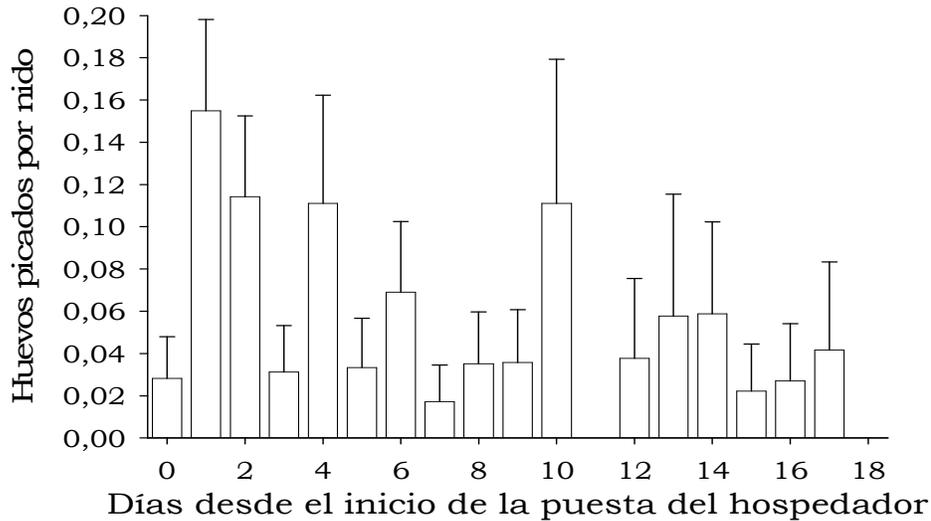


Figura 2.8. Las barras indican el número promedio y las líneas el error estándar de huevos del hospedador picados por día en los nidos de Ratona Común durante la puesta y la incubación. El día 0 corresponde a la puesta del primer huevo del hospedador. El número de nidos de ratona observados entre los días 0 y 18 fueron: 71, 70, 64, 63, 60, 58, 58, 57, 56, 54, 54, 53, 52, 51, 45, 37, 24, 17 y 8.

2.3.3.2. Relación entre picaduras y parasitismo

Calandria

Se estimó la asociación entre picaduras y parasitismo, a nivel individual, a partir de una muestra de 37 nidos que recibieron sólo un huevo parásito. En 22 de estos nidos (59%), se observaron picaduras asociadas con el parasitismo. En 17 de los 22 casos, el evento de picadura ocurrió el mismo día en que ocurrió el parasitismo, en 2 de los 22 casos 1 día antes y en 2 de los 22 casos 2 días antes. Sólo en un caso el evento de picadura ocurrió después del parasitismo (fue al día siguiente). En los otros 15 nidos, no se observaron picaduras. También se registraron 21 eventos de picaduras en 16 nidos que no fueron parasitados.

Ratona

Se estimó la asociación entre picaduras y parasitismo, a nivel individual, a partir de una muestra de 17 nidos que recibieron sólo un huevo parásito. En 10 de estos nidos (59%), se observaron picaduras asociadas con el parasitismo. En 6 de los 10 casos, el evento de picadura ocurrió el mismo día en que ocurrió el parasitismo y en 4 de los 10 casos, 1 día antes. En los otros 7 nidos, no se registraron picaduras. También se observaron 20 eventos de picaduras en 12 nidos que no fueron parasitados.

2.3.3.3. Picaduras por evento de parasitismo

En los nidos de calandria, el número de huevos del hospedador picados hasta el primer evento de parasitismo fue mayor que en nidos de Ratona (test de Mann-Whitney: $U' = 182$, $Z = -2.62$, $P = 0.009$, calandria: 1.7 ± 0.3 , $n = 14$ y ratona: 0.7 ± 0.2 , $n = 17$). Por lo tanto, por evento de parasitismo, las hembras de tordo picaron más huevos del hospedador en nidos de calandria que en nidos de ratona.

La proporción de huevos del hospedador picados por evento de parasitismo fue mayor en nidos de calandria que en nidos de ratona (test de Mann-Whitney: $U' = 197.5$, $Z = -3.22$, $P = 0.001$, calandria: 0.53 ± 0.08 , $n = 14$; ratona: 0.18 ± 0.06 , $n = 17$).

2.3.3.4. Picaduras en función del número de huevos en el nido

En los nidos de calandria existió una relación positiva y significativa entre el número de huevos del hospedador picados o desaparecidos y el número de huevos del hospedador presentes en el nido al momento de producirse el primer evento de parasitismo (Correlación de Spearman, $r_s = 0.56$ $n = 35$, $Z = 3.28$, $P < 0.005$, figura 1.9) pero no existió tal relación en los nidos de ratona (Correlación de Spearman, $r_s = 0.03$ $n = 18$; $Z = 0.11$; $P = 0.90$, figura 2.9.).

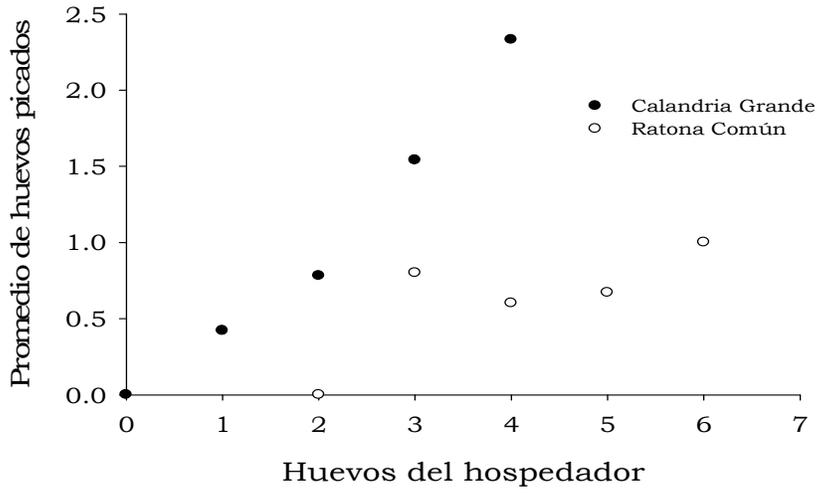


Figura 2.9. Promedio de huevos del hospedador picados o desaparecidos, en función del número de huevos del hospedador que había en el nido el día en que se produjo el primer evento de parasitismo.

2.4. Discusión

2.4.1. Éxito de nidificación de los hospedadores

El éxito de nidificación de la Calandria Grande (19 %) no varió a lo largo de la temporada reproductiva, y fue aproximadamente la mitad del de la Ratona Común (42 %). En las ratonas, sí existió un efecto de la temporada sobre el éxito, y los nidos que comenzaron más tarde tuvieron una mayor probabilidad de fracasar debido a la depredación. Además, menos del 8 % de los huevos de calandria produjeron pichones que lograron independizarse exitosamente, mientras que en los nidos de ratona este porcentaje fue casi el triple. Los nidos de ratona fueron menos predados y menos abandonados que los de calandria. La menor depredación en los nidos de ratona podría deberse a que esta especie construye sus nidos en cavidades, y por lo tanto, el tamaño de la entrada de la cavidad (en este estudio cajas-nido) podría restringir el ingreso de algunas especies de la comunidad de predadores. El abandono de los nidos suele estar asociado a las picaduras y pérdida de huevos del hospedador. En consecuencia, es esperable que la tasa de abandono haya sido menor en los nidos de ratona, donde la cantidad de huevos picados fue menor. A la vez, si la pareja ocupante de la caja-nido construye una base suficientemente alta (ver capítulo 5), es posible que el tamaño de la abertura se reduzca y en consecuencia disminuya la probabilidad de ingreso de los parásitos al nido.

2.4.2. Éxito del Tordo Renegrado

En el presente trabajo, el éxito reproductivo del Tordo Renegrado en los nidos de calandria (12.4 %) fue casi el doble del valor reportado por Fraga (1985) para el mismo hospedador ($6/102 = 5.9\%$), pero semejante al reportado por Sackmann y Reboreda (2003) (15 %). Debido a que este resultado incluye no sólo el éxito de huevos y pichones en el nido, sino también la supervivencia de los nidos, las diferencias entre estos estudios podría deberse a la variación entre los sitios de

trabajo donde la predación podría afectar de manera diferencial la supervivencia de los nidos.

En los nidos de ratona, el 23.3 % de los huevos de tordo produjo pichones exitosos. Este valor es mucho más alto al que presentaron otros dos hospedadores también estudiados en la Provincia de Buenos Aires, ambos de menor tamaño corporal que el parásito. Por un lado, Fraga (1978) encontró que 4 de 59 huevos de tordo (6.7 %) puestos en nidos del Chingolo, lograron independizarse, mientras que Massoni (2002) determinó que sólo 1 de 37 (2.7 %) de los huevos puestos en los nidos del Varillero Ala Amarilla fue exitoso.

2.4.3. Frecuencia e intensidad de parasitismo

Ambos hospedadores presentaron valores altos de frecuencia de parasitismo en comparación a otras especies que anidan en la zona (Mason 1986). La frecuencia y la intensidad de parasitismo fueron más altas en los nidos de calandria (74%, 2.1 - 2.5 huevos por nido) que en los de ratona (60%, 1.7 huevos por nido). La calandria es uno de los hospedadores más importantes del Tordo Renegrado en varias regiones de Argentina, y los huevos del parásito han sido encontrados en nidos de esta especie, en ambientes muy distintos (pastizal pampeano, Monte, Espinal y Chaco). Fraga (1985) y Mason (1986) hallaron en áreas cercanas a la zona donde fue realizado el presente trabajo, valores similares de frecuencia e intensidad de parasitismo sobre este hospedador (72.5%, 2.04 huevos/nido parasitado y 73 %, 2.73 huevos/nido parasitado, respectivamente). Salvador (1983) halló una proporción aún más alta de nidos de calandria parasitados por el Tordo Renegrado (86.2 %) en Córdoba. Sin embargo, también se registraron frecuencias más bajas de parasitismo para este hospedador. En Cardales, Provincia de Buenos Aires, la frecuencia es 50% y la intensidad 2 ± 0.3 (Sackmann y Reboreda 2003), en Formosa es 54% (20/37 nidos, Di Giacomo y Krapovikas 2005) y en Santa Fe 48% (32/67 nidos, de la Peña 2006).

La frecuencia e intensidad del parasitismo del Tordo Renegrado en nidos de Ratona Común observados en este estudio contrastan con los valores reportados por Kattan (1998). En ese estudio, realizado en la misma especie en Colombia, se encontró una frecuencia de parasitismo del 95% y una intensidad de 5.65 huevos parásitos por nido parasitado. Estos valores son considerablemente mayores a los máximos valores reportados en estudios de parasitismo del Tordo Renegrado en Argentina (Reboreda y col. 2003). La mayor frecuencia de parasitismo para un hospedador en Argentina fue 89% mientras que la mayor

intensidad fue 2.98 huevos de tordo por nido parasitado. Ambos registros corresponden al Pecho Amarillo un hospedador de tamaño corporal mayor al del parásito (Svagej 2003). Las discrepancias en frecuencia e intensidad de parasitismo entre el trabajo de Kattan y este trabajo podrían deberse a diferencias en la disponibilidad de hospedadores alternativos en las dos zonas de estudio. Kattan (1998) afirma que la Ratona Común fue la única especie hospedadora parasitada por el Tordo Renegrado en su área de estudio. En estas condiciones, la Ratona Común recibiría todos los eventos de parasitismo y ello resultaría en los altos valores de frecuencia e intensidad del parasitismo encontrados. En cambio, en el área de estudio en que se realizó este trabajo la oferta de hospedadores fue mayor, registrándose al menos cinco hospedadores alternativos del Tordo Renegrado con frecuencias de parasitismo de entre 8% y un 73%: *Sicalis flaveola*: 8%, *Furnarius rufus*: 20%, *Agelaioides badius*: 20%, *Zonotrichia capensis*: 42%, *Mimus saturninus*: 73% (Mason 1986). Mason (1986) encontró que la frecuencia de parasitismo en nidos naturales de la Ratona Común fue del 45% (5/11 casos). Un valor más bajo aún fue hallado en la localidad de Lavalle, Provincia de Buenos Aires donde la frecuencia de parasitismo en esta especie en nidos naturales fue del 20% (4/20 casos, P. Llambías, comunicación personal). La menor frecuencia de parasitismo registrada en nidos naturales podría deberse a la mayor conspicuidad de las cajas nido que podría aumentar la probabilidad de que el Tordo Renegrado encuentre el nido de la Ratona Común, reflejándose en un aumento de la frecuencia del parasitismo.

2.4.4. Tamaño de los huevos parásitos en nidos de ambos hospedadores

Los huevos de Tordo Renegrado hallados en los nidos del hospedador de mayor tamaño, fueron más grandes y más pesados que aquellos encontrados en los nidos de ratona. Este resultado es compatible con la hipótesis de que las hembras de tordo producen huevos de mayor o menor tamaño, dependiendo de las características del hospedador que parasitan (ver capítulo 6). Cordero y col. (2000) hallaron que las hembras del Gorrión Común producen huevos de distinto tamaño, en función de si estos poseen un embrión macho o hembra. A la vez, en diversas especies de paserinos, se determinó que los huevos de mayor tamaño están asociados a una mayor cantidad de nutrientes (e.j. Bancrofts 1984, Janiga 1996), y existe evidencia que huevos más grandes producen pichones más

grandes los cuales poseen una mayor tasa de supervivencia y reclutamiento (Nilson y Svensson 1993, Smith y Bruun 1998). En los nidos de la Ratona Común, el pichón de tordo nace con una gran ventaja en relación al tamaño corporal del resto de los pichones. Por lo tanto, la hembra parásita podría invertir menos en sus huevos ya que un huevo más pequeño y con menor cantidad de nutrientes, del cual eclosione un pichón más pequeño, no afectaría negativamente la supervivencia de ese pichón. Por el contrario, en los nidos de Calandria, donde la supervivencia del parásito depende en gran parte de la competencia por alimento con los pichones del hospedador (ver capítulo 6), sería esperable que los parásitos pongan huevos con un alto contenido energético para que los pichones aumenten su probabilidad de sobrevivir.

2.4.5. Sincronización del parasitismo con la puesta de huevos del hospedador

La mayoría de los eventos de parasitismo del Tordo Renegrado ocurrieron en nidos activos de Calandria Grande y Ratona Común. Sin embargo, el comportamiento de puesta del parásito no fue igual en las dos especies hospedadoras estudiadas. Los tordos sincronizaron el 75 % de su puesta con la puesta de la calandria, pero la sincronización del parasitismo sólo ocurrió en el 56 % de los casos en nidos de ratona. El número de huevos de tordo promedio puestos en los nidos de calandria durante la etapa de puesta fue más del doble que en ratona (1.22 vs 0.57).

Cuando los tordos parasitaron nidos no activos de ambos hospedadores, la puesta ocurrió 1 o 2 días después de que el nido había sido abandonado, o 1 o 2 días antes de que el hospedador empiece con su puesta, pero en nidos donde ya había finalizado la etapa de construcción del nido. Estos resultados indicaron que en la mayoría de los casos, los tordos evitaron poner sus huevos en nidos inadecuados y sincronizaron su puesta con la del hospedador. Resultados similares fueron previamente reportados en el Varillero Ala Amarilla *Agelaius thilius* (Massoni y Reboresda 1998), el Pecho Amarillo, *Pseudoleistes virescens* (Mermoz y Reboresda 1999) y el Zorzal Chalchalero *Turdus amaurochalinus* (Astié 2004). En estos hospedadores, entre el 70 y el 80 % del parasitismo ocurrió durante la puesta del hospedador, y la proporción de los huevos puestos antes que el hospedador comience con su puesta o en nidos abandonados fue muy baja. El estudio realizado por Kattan (1997) encontró resultados que en apariencia difieren con los encontrados en los nidos de ratona en este trabajo. Kattan observó que el 47% de los huevos parásitos fueron puestos durante el

período de puesta del hospedador, el 35% antes del inicio de la puesta, y el 17% después de terminada la puesta. En base a estos resultados este autor concluyó que el Tordo Renegrado no sincroniza su puesta con la del hospedador y pone sus huevos de forma azarosa durante la puesta e incubación. Las discrepancias entre el estudio de Kattan y este trabajo pueden atribuirse al menor tamaño de puesta que posee la Ratona Común en Colombia, lo cual disminuiría la ventana temporal en la que el Tordo Renegrado puede parasitar sincrónicamente. Si en el trabajo de Kattan se considera la proporción de huevos parásitos puestos durante los días 0-4, la sincronización asciende al 61 %, valor similar al encontrado en el presente estudio. En hospedadores chicos, como la Ratona, la supervivencia del pichón parásito no se ve disminuida por los pichones del hospedador como ocurre en los hospedadores de mayor tamaño corporal (Fraga 1985, Lichtenstein 1998, Astié 2004). En los hospedadores de gran tamaño, el pichón parásito debe eclosionar antes que los pichones del hospedador para tener alguna oportunidad de sobrevivir. Los parásitos logran esto gracias a su menor periodo de incubación y a una alta sincronización entre su puesta y la del hospedador. Por lo antes expuesto, se podría esperar una fuerte presión de selección a favor de una mayor sincronización en hospedadores grandes que en hospedadores pequeños.

2.4.6. Relación entre picaduras y parasitismo

Con respecto a la picadura de huevos del hospedador, a nivel poblacional, su intensidad estuvo fuertemente asociada a la intensidad de parasitismo. De manera similar, a nivel individual, 60 % de los eventos de parasitismo ocurrieron asociados a picaduras en huevos del hospedador, tanto en los nidos de calandria, como en los de ratona. En la enorme mayoría de los casos (95 % de los casos en los nidos de calandria y en el 100 % en los nidos de ratona), la picadura de huevos ocurrió el mismo día, o 1 o 2 días antes que el parasitismo. Sin embargo, aproximadamente el 40 % de los eventos de parasitismo en ambos hospedadores, no estuvieron asociados a eventos de picaduras. En esos nidos, el parasitismo también estuvo sincronizado con la puesta del hospedador lo cual indicaría que en ciertos casos, los tordos no necesitan picar los huevos del hospedador para sincronizar el parasitismo (ver capítulo 4).

Sin embargo, el comportamiento de picadura de huevos, no tuvo la misma intensidad en nidos de ratona y de calandria. En los nidos de ratona, las hembras de tordo picaron menos huevos del hospedador por evento de

parasitismo que en los nidos de calandria. Además, en los nidos del hospedador de pequeño tamaño, el número de picaduras no aumentó con el número de huevos del hospedador presentes en el nido, asociación que sí se halló en nidos de calandrias. Además, Kattan (1996), en su estudio sobre el parasitismo del Tordo Renegrido sobre la Ratona Común, sólo raramente encontró huevos del hospedador picados por las hembras parásitas. Estos resultados indicarían que la hembra de Tordo Renegrido es más "virulenta" en un hospedador grande que en uno pequeño. Un mayor número de huevos picados equivale a un menor número de pichones del hospedador y en los nidos de calandria, donde la supervivencia del parásito está relacionada con el número de pichones del hospedador (ver capítulo 6), las picaduras podrían servir para eliminar competidores (hipótesis de reducción de la competencia; Friedmann 1929, Sealy 1992). En concordancia con estos resultados, Peer y Bollinger (2000), basándose en estudios de parasitismo del Tordo de Cabeza Marrón (*Molothrus ater*) sobre distintos hospedadores, sugieren que este parásito podría remover más huevos de los nidos de hospedadores de mayor tamaño que en aquellos nidos de especies de pequeño tamaño corporal.

Conclusiones

El éxito de nidificación de la Calandria Grande fue casi la mitad del de la Ratona Común. El periodo de incubación de los huevos de calandria fue de 13.7 días y el de los huevos de ratona 14.8 días. Para los huevos del parásito el periodo de incubación en ambos hospedadores fue de 12.7 días. Los pichones de calandria pesaron al nacer 6.1 y alcanzaron los 50.4 g. al noveno día. Los pichones de ratona pesaron 1.5 g. al nacer y alcanzaron los 11.5 g. al noveno día. Los nidos de calandria y de ratona fueron frecuentemente parasitados por las hembras de Tordo Renegrido. Existió una fuerte asociación entre el parasitismo y las picaduras de huevos del hospedador, que ocurrieron antes o el mismo día que el evento de parasitismo. La sincronización de la puesta parásita con la del hospedador fue más alta en los nidos de la calandria que en los de ratona, y el número de huevos picados por evento de parasitismo también fue más elevado en este hospedador.

En este capítulo se describió la biología reproductiva de la Calandria Grande y la Ratona Común, y se caracterizó el parasitismo del Tordo Renegrido. En particular se analizó el comportamiento de sincronización del parasitismo con la

puesta del hospedador y el comportamiento de picaduras de los huevos del hospedador que realizan las hembras parásitas al visitar los nidos. En el próximo capítulo se analizarán los costos producidos por el parasitismo del Tordo Renegrado sobre los distintos componentes del éxito reproductivo de la Calandria Grande y la Ratona Común.



Foto 2.1.



Foto 2.2.



Foto 2.3.



Foto 2.4.

Foto 2.1. Macho de Tordo Renegrado *Molothrus bonariensis*. Foto 2.2. Hembra de Tordo Renegrado. Foto 2.3. Pichón recién nacido de Tordo Renegrado. Foto 2.4. Pichón Tordo Renegrado de 6-7 días de edad.



Foto 2.5.



Foto 2.6.



Foto 2.7.

Foto 2.5. Adulto de Calandria Grande *Mimus saturninus*. Foto 2.6. Interior de un nido de Calandria Grande con cuatro huevos de calandria y un huevo de Tordo Renegrado *Molothrus bonariensis*. Foto 2.7. Nido de Calandria Grande con dos pichones de calandria y un pichón de tordo, el que se identifica por el color rojo dentro de su boca.



Foto 2.8.



Foto 2.9.



Foto 2.10.

Foto 2.8. Adulto de Ratona Común *Troglodytes aedon*. Foto 2.9. Interior de un nido de Ratona Común con cinco huevos de ratona y un huevo de Tordo Renegrado *Molothrus bonariensis*. Foto 2.10. Dos pichones de Ratona Común y un pichón de Tordo Renegrado, el que se identifica por su mayor tamaño y el color rojo dentro de su boca.



Foto 2.11.

A.



B.



Foto 2.12.



Foto 2.13.

Foto 2.11. A. Vista aérea del sitio de estudio. B. Ambiente del área de estudio.
Foto 2.12. Nido de Calandria Grande *Mimus saturninus*. Foto 2.13. Caja-nido donde construye su nido la Ratona Común *Troglodytes aedon*.

Capítulo 3

Costos del parasitismo del Tordo Renegrado sobre el éxito reproductivo de la Calandria Grande y la Ratona Común

3.1. Introducción

El parasitismo de cría disminuye el éxito reproductivo de sus hospedadores (Ortega 1998, Rothstein y Robinson 1998, Davies 2000). Los nidos de los hospedadores en los cuales eclosiona algún huevo de cuclillo o de “indicador de miel”, no suelen producir ningún pichón exitoso del hospedador debido a que los parásitos, al nacer, destruyen o empujan del nido los huevos del hospedador (Rothstein y Robinson 1998). Por el contrario, los hospedadores de los Viduas, sólo sufren pequeñas pérdidas debido al parasitismo (Payne 1977a,b). En relación con los hospedadores de los tordos, éstos varían marcadamente en los costos que sufren por el parasitismo. Algunos hospedadores crían nidadas mixtas de pichones de tordos y propios, mientras que otros suelen criar solo a los pichones de tordo.

En el caso de los tordos parásitos, los costos que producen sobre el éxito reproductivo de sus hospedadores pueden deberse a diversas causas:

1) los tordos suelen picar o remover los huevos del hospedador cuando visitan sus nidos (Hudson 1874, Hoy y Ottow 1964, Sealy 1992, Arcese y col. 1996, Clotfelter y Yasukawa 1999, Massoni y Reboreda 2002, Astié y Reboreda 2006, Peer 2006). Este comportamiento resulta en la destrucción de alguno o todos los huevos provocando una reducción del tamaño de la nidada.

2) los huevos o pichones parásitos pueden reducir el éxito de eclosión de los huevos del hospedador (Carter 1986, Davies y Brooke 1988, Petit 1991). Si el huevo del parásito es de mayor tamaño que los huevos del hospedador, su presencia en el nido disminuye el contacto de los huevos más chicos con el parche de incubación de la hembra (Davies y Brooke 1988), afectando negativamente su probabilidad de eclosión (Davies y Brooke 1988, Sealy 1992). También, aún siendo el huevo parásito de igual tamaño que el del hospedador, al aumentar el volumen de la puesta puede reducir la eficiencia de incubación.

3) los pichones parásitos pueden reducir la tasa de crecimiento y la supervivencia de los pichones del hospedador (King 1973, Marvil y Cruz 1989, Weatherhead 1989, Dearborn y col. 1998, Payne y Payne 1998, Hoover 2003). Generalmente en los hospedadores de menor tamaño corporal que el parásito, los pichones de tordo poseen una ventaja en su habilidad competitiva respecto al resto de los pichones, debido a su mayor tamaño corporal (Lorenzana y Sealy 1999, Hosoi y Rothstein 2000). La diferencia de tamaño corporal le permite al tordo acceder a los lugares donde el adulto arriba con el alimento (Dearborn y col. 1998, Dearborn 1998, Hauber 2003). Además los pichones parásitos despliegan un comportamiento de pedido de alimento más intenso que el resto de los pichones (Dearborn 1998; Lichtenstein y Sealy 1998). Los pichones de tordo también pueden reducir la supervivencia de las crías del hospedador luego de que éstas abandonan el nido (Payne y Payne 1998), o el éxito reproductivo futuro de la pareja que los ha criado (Rothstein y Robinson 1998).

4) el parasitismo suele aumentar la probabilidad de que el hospedador abandone su nido (Clark y Robertson 1981, Massoni y Reboreda 1998, Clotfelter y Yasukawa 1999, Hoover 2003). Esto puede ocurrir cuando: a) el huevo de tordo es puesto antes que el hospedador haya iniciado su puesta (Hoover 2003), b) se produce una disminución en el número de huevos del hospedador debido al comportamiento de destrucción o remoción de huevos que realizan las hembras de tordo al parasitar (Massoni y Reboreda 1998, Clotfelter y Yasukawa 1999), o c) hay una gran aumento del tamaño de la nidada debido al parasitismo múltiple de los nidos (Fraga 1998, Kattan 1998).

5) la presencia de pichones del parásito puede aumentar la probabilidad de predación del nido (Massoni y Reboreda 1998, Dearborn 1999). Esta mayor

probabilidad de predación podría deberse a que los pichones parásitos poseen un llamado de pedido de alimento más alto e intenso (Gotchfeld 1979; Lichtenstein 1997) que podría aumentar la detectabilidad de los nidos por parte de los predadores. Alternativamente, la presencia del pichón parásito podría aumentar la tasa de visita de los padres al nido y esto resultaría en un aumento de la detectabilidad del nido por parte de los predadores (Skutch 1949, Banks y Martin 2001).

Además, el efecto del parasitismo de cría puede ser en algunos casos más importante que el de la predación de nidos, ya que muchos hospedadores no vuelven a nidificar luego de haber criado exitosamente pichones, aún tratándose de pichones parásitos, mientras que si lo intentan si su nido fue predado (Rothstein 1990).

Por lo general, los hospedadores más pequeños y aquellos que poseen periodos de incubación más largos o pichones que pasan más tiempo en el nido, tienen mayores costos como consecuencia del parasitismo (Rothstein y Robinson 1998, Lorenzana y Sealy 1999, Hauber 2003). Los principales costos asociados a hospedadores de pequeño tamaño suelen ser una disminución en eclosión de los huevos del hospedador y un aumento en la mortalidad de sus pichones (King 1973, Kattan 1998). En cambio, en hospedadores grandes el mayor costo suele ser la pérdida de huevos por picaduras (Hoy y Ottow 1964, Fraga 1978, Mermoz y Reboreda 1998, Massoni y Reboreda 2002, Sackmann y Reboreda 2003).

El Tordo Renegrado parasita a hospedadores de mayor y menor tamaño corporal (Fraga 1978, Mason 1986b, Mermoz y Reboreda 1994, Kattan 1996, Massoni y Reboreda 1998, Astié y Reboreda 2005). El Pecho Amarillo (*Pseudoleistes virescens*, 80 g), es uno de sus hospedadores más grande (Mermoz 1996). En el otro extremo se encuentra la Tacuarita Azul (*Poliophtila dumicola*) de 14 g (Friedmann 1929, Salvador 1984, Ortega 1998). La Calandria Grande *Mimus saturninus* (Fraga 1985) es un hospedador de mayor tamaño corporal al del parásito (75 g vs. 45-55 g, Mason 1986, Sackmann y Reboreda 2003). En el área de estudio, entre el 74 y el 74.5 % de los nidos de Calandria Grande fueron parasitados y éstos recibieron en promedio entre 2.1 y 2.5 huevos de tordo (ver capítulo 2). La Ratona Común *Troglodytes aedon* tiene un tamaño corporal considerablemente menor al del parásito (15 g, Kattan 1996), y también es frecuentemente parasitada en la zona de estudio (60 % de los nidos, que recibieron en promedio 1.7 huevos parásitos). Por lo tanto, estas especies son

modelos adecuados para evaluar el impacto del parasitismo en hospedadores de mayor y menor tamaño corporal que el parásito.

En este capítulo se analizan los costos del parasitismo del Tordo Renegrado sobre la Calandria Grande y la Ratona Común mediante la comparación de distintas variables reproductivas en presencia y ausencia del parasitismo y picadura de huevos.

3.2. Metodología

El área de estudio, el procedimiento de búsqueda y seguimiento de los nidos y los años en que fueron recolectados los datos utilizados para los análisis del presente capítulo, son los mismos que los presentados en el capítulo 2 (ver secciones 2.2.1., 2.2.2. y 2.2.3. y 2.2.4.1.).

3.2.1. Pérdida de huevos del hospedador y abandono del nido

Se analizó, a través de una regresión logística, la asociación entre el número de huevos que quedaron en el nido luego de los estadios de puesta-incubación y la probabilidad de abandono del nido.

3.2.2. Pérdida de huevos en nidos exitosos

Se analizó la asociación entre la intensidad del parasitismo y la supervivencia de huevos a través de una Correlación de Spearman. Para este análisis sólo se utilizaron nidos que completaron el periodo de incubación.

Se analizó, a través de una prueba de Kruskal-Wallis, el efecto del parasitismo y de las picaduras de huevos sobre la pérdida de huevos durante los estadios de puesta e incubación (supervivencia de huevos). Para este análisis los nidos se agruparon en en cuatro categorías: 1) nidos con parasitismo y picaduras (par-pic), 2) nidos con parasitismo pero sin picaduras (par-no pic), 3) nidos sin parasitismo pero con picaduras (no par-pic), y 4) nidos sin parasitismo ni picaduras (no par-no pic). Se tuvieron en cuenta sólo aquellos nidos que completaron el periodo de incubación. Las variables analizadas fueron: el número de huevos del hospedador al final de la incubación y el número de pichones del hospedador que eclosionaron. Los nidos utilizados para este análisis fueron aquellos encontrados en construcción, puesta o incubación y que llegaron a los estadios de pichones.

3.2.3. Éxito de eclosión de los huevos del hospedador

El éxito de eclosión de cada nido fue calculado como el número de pichones que eclosionaron sobre el número de huevos presentes en el nido al final del periodo de incubación. Para este análisis sólo se tuvieron en cuenta los nidos encontrados en construcción, puesta o incubación y en los que eclosionaron pichones. Las diferencias entre los cuatro grupos antes mencionados se analizaron mediante una prueba de Kruskal-Wallis.

3.2.4. Supervivencia y tasa de crecimiento de los pichones del hospedador

Para evaluar el impacto del parasitismo sobre la supervivencia de los pichones del hospedador se comparó la proporción de pichones del hospedador que completó el estadio de pichones en nidos no parasitados y parasitados con distinto número de pichones de tordo, mediante una prueba de Mann-Whitney y de una Correlación de Spearman. Para esta comparación se consideraron como nidos parasitados aquellos en los que nació uno o más pichones de tordo (i.e. se excluyeron los nidos en que no eclosionó el huevo parásito). Para este análisis se tomaron en cuenta solo aquellos nidos que fueron encontrados en los estadios de construcción, puesta e incubación y que produjeron volantones.

La tasa de crecimiento diario de los pichones se calculó utilizando sólo los pesos registrados entre los días 2 y 9 en nidos donde se obtuvieron como mínimo tres mediciones. Durante este período, el peso corporal de los pichones en función de la edad aumenta en forma casi lineal por lo que la tasa de crecimiento diaria se obtuvo a partir de la pendiente de la regresión lineal. Para cada nido se calculó la tasa de crecimiento diaria promedio a partir de los datos de los pichones que sobrevivieron hasta el día 9. Se consideró que los pichones que murieron durante los primeros días de vida (reducción de nidada) tenían tasas de crecimiento atípicas por lo que no se los incluyó en el análisis. Por otra parte, ese efecto del parasitismo ya fue considerado al calcular la supervivencia de los pichones. Se compararon las tasas de crecimiento diarias en nidos parasitados y no parasitados por medio de una prueba de Mann-Whitney.

3.3. Resultados

3.3.1. Pérdida de huevos del hospedador y abandono del nido

Considerando que la pérdida de huevos se observó tanto en nidos parasitados como no parasitados, y que el abandono del nido podría deberse a la pérdida de huevos del hospedador, se analizó la asociación entre el número de huevos que quedaron en el nido luego de los estadíos de puesta-incubación y el abandono del nido.

Calandria

Los nidos en los que quedaba menor cantidad de huevos del hospedador durante los estadíos de puesta e incubación tuvieron una mayor probabilidad de ser abandonados (Regresión logística: Log-likelihood= -53.96, $\chi^2 = 6.09$; P = 0.01, n = 99). Sin embargo, a pesar de que el modelo clasifica correctamente al 72.7 % de los casos, sólo el 3.9 % de los nidos abandonados fueron bien clasificados.

Ratona

Los nidos en los que quedaba menor cantidad de huevos del hospedador durante los estadíos de puesta e incubación tenían una mayor probabilidad de ser abandonados (Regresión logística: Log-likelihood= -48.30, $\chi^2 = 8.43$; P < 0.01, n = 88). Sin embargo, a pesar de que el modelo clasifica correctamente al 71.6 % de los casos, sólo el 12 % de los nidos abandonados son bien clasificados.

3.3.2. Pérdida de huevos del hospedador en nidos exitosos

Calandria

Existió una asociación negativa y marginalmente significativa entre el número de huevos de tordo puestos en un nido y la cantidad de huevos del hospedador

presentes al final del período de incubación (Correlación de Spearman, $r_s = -0.28$; $n = 55$; $Z = -1.83$; $P = 0.067$, Figura 3.1.).

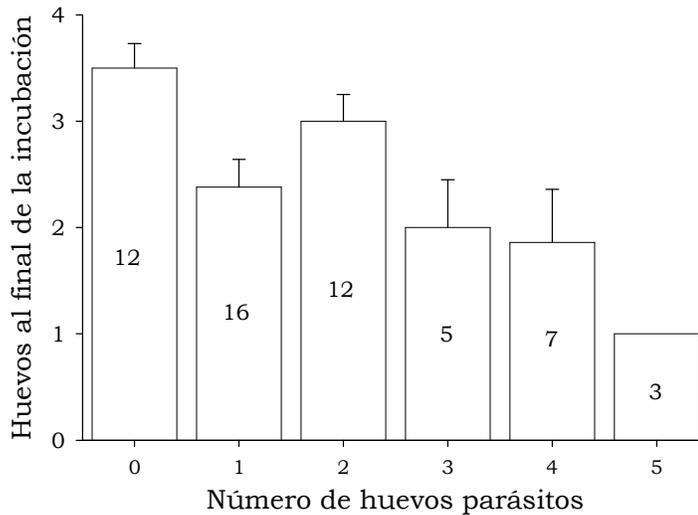


Figura 3.1. Número (media \pm error estándar) de huevos del hospedador al final del período de incubación en función del número de huevos parásitos puestos por nido. El número dentro de la barras corresponde al número de nidos observados en cada categoría.

Se analizó el efecto del parasitismo y de las picaduras de huevos sobre la pérdida de huevos durante los estadios de puesta e incubación (supervivencia de huevos). El número de huevos al final de la incubación difirió significativamente entre categorías (prueba de Kruskal-Wallis, $H_3 = 14.5$, $P = 0.002$, Figura 3.2.). Las comparaciones a posteriori, indicaron que el número de huevos de calandria que llegaron al final de la incubación fue mayor en nidos sin parasitismo ni picaduras que en nidos con parasitismo y picaduras ($P < 0.05$). A la vez, en los nidos parasitados pero sin picaduras la cantidad de huevos que llegaron al final de la incubación fue mayor que en los nidos parasitados con picaduras.

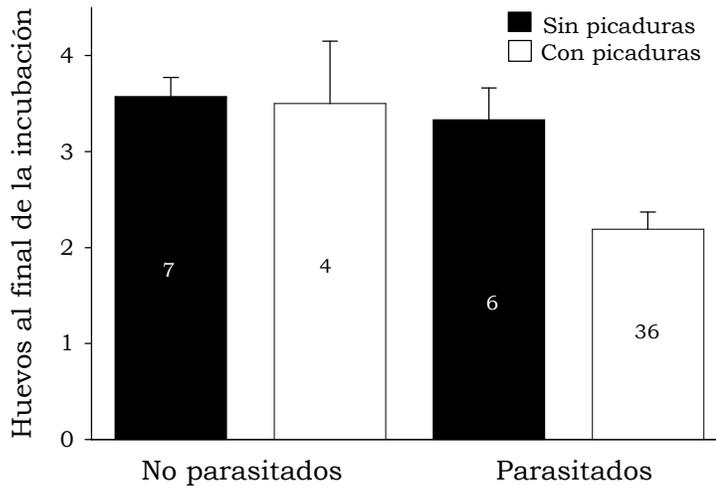


Figura 3.2. Número (media \pm error estándar) de huevos del hospedador al final del período de incubación en nidos parasitados y no parasitados. El tamaño de la muestra esta indicado con el número dentro de las barras.

El número de pichones nacidos varió entre grupos (prueba de Kruskal-Wallis, $H_3 = 10.5$, $P = 0.01$, Figura 3.3.). Las comparaciones a posteriori indicaron que el número de pichones que nació en nidos no parasitados y sin picaduras fue mayor al que nació en nidos parasitados con picaduras ($P < 0.05$). Además, el número de pichones nacidos en nidos parasitados sin picaduras fue mayor al nacido en nidos parasitados con picaduras ($P < 0.05$) y menor al número de pichones nacidos en nidos no parasitados con picaduras ($P < 0.05$).

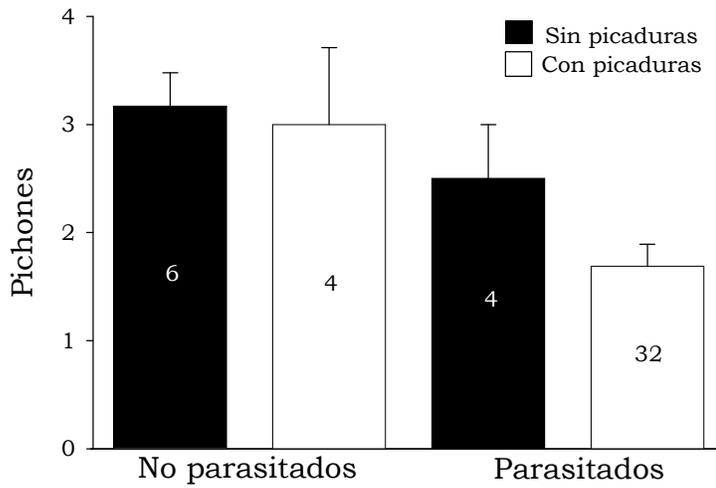


Figura 3.3. Número (media \pm error estándar) de pichones del hospedador que eclosionaron en nidos parasitados y no parasitados con y sin picaduras. El tamaño de la muestra esta indicado con el número dentro de las barras.

Ratona

Se observó una asociación negativa entre el número de huevos de tordo puestos y la cantidad de huevos del hospedador presentes al final del período de incubación (Correlación de Spearman, $r_s = -0.24$; $n = 52$; $Z = -2.65$; $P < 0.05$; Figura 3.4.). Esta asociación reflejaría la cantidad de huevos perdidos del hospedador como resultado del parasitismo.

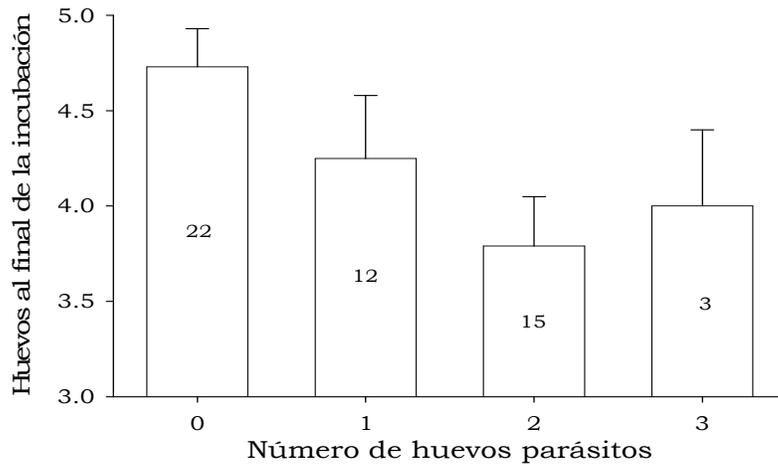


Figura 3.4. Número (media \pm error estándar) de huevos del hospedador al final del período de incubación en función del número de huevos parásitos puestos por nido. El número dentro de la barras corresponde al número de nidos utilizado en cada caso.

El número de huevos al final de la incubación difirió significativamente entre categorías (prueba de Kruskal-Wallis, $H_3 = 9.7$; $P < 0.01$, Figura 3.5.). Las comparaciones a posteriori indicaron que el número de huevos al final de la incubación fue menor en los nidos parasitados con picaduras que en los restantes grupos ($P < 0.05$). No se detectaron diferencias significativas entre los nidos no parasitados sin picaduras y parasitados sin picaduras ($P > 0.05$). Se detectaron diferencias significativas entre nidos no parasitados sin picaduras y no parasitados con picaduras así como entre nidos parasitados sin picaduras y parasitados con picaduras ($P < 0.05$, Figura 3.5.).

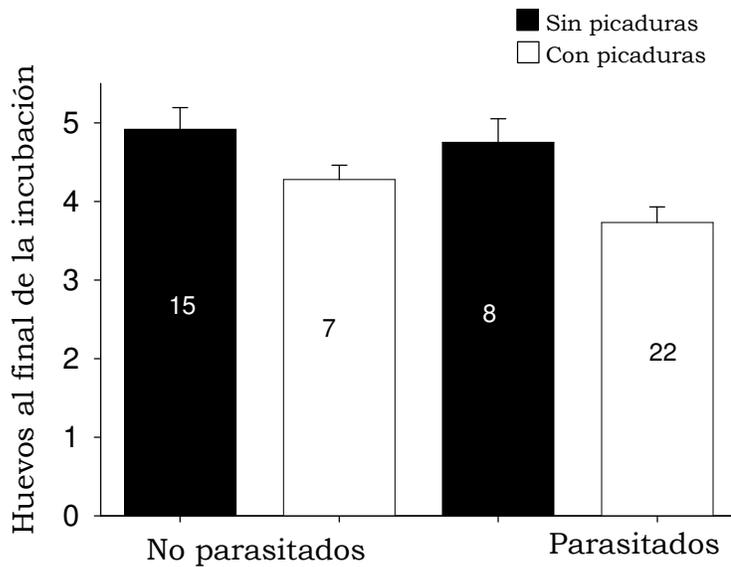


Figura 3.5. Número (media \pm error estándar) de huevos del hospedador al final del período de incubación en nidos parasitados y no parasitados con y sin picaduras. El número dentro de la barras corresponde al número de nidos utilizado en cada caso.

El número de pichones nacidos fue significativamente menor en el grupo de nidos parasitados con picaduras que en los demás grupos (prueba de Kruskal-Wallis, $H_3 = 30.1$; $P < 0.001$; Figura 3.6.). Dentro del grupo de nidos no parasitados no se observó una diferencia entre nidos con y sin picaduras de huevos en el número de pichones que eclosionaron ($P > 0.05$).

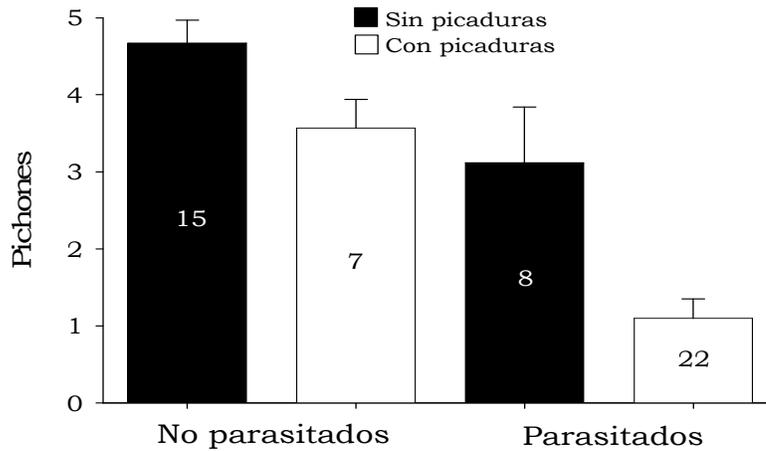


Figura 3.6. Número (media \pm error estándar) de pichones del hospedador que eclosionaron en nidos parasitados y no parasitados con y sin picaduras. El tamaño de la muestra (número de nidos) esta indicado con el número dentro de las barras.

3.3.3. Éxito de eclosión de los huevos del hospedador

Calandria

El éxito de eclosión no difirió significativamente entre grupos parasitados y no parasitados, con y sin huevos picados (prueba de Kruskal-Wallis, $H_3 = 1.95$; $P = 0.6$, Figura 3.7.).

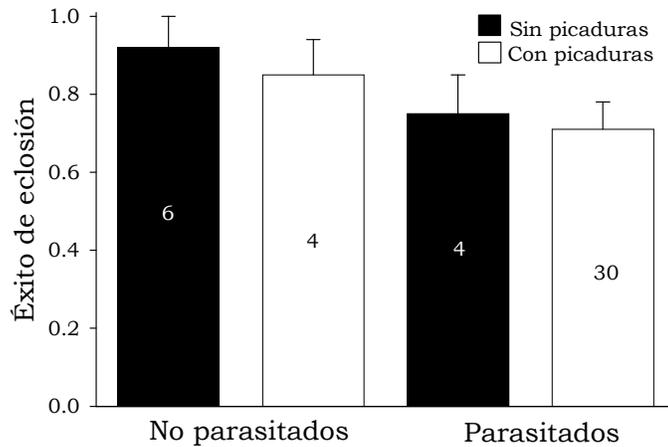


Figura 3.7. Proporción (media \pm error estándar) de pichones del hospedador que eclosionaron en nidos parasitados y no parasitados con y sin picaduras. El tamaño de la muestra (número de nidos) esta indicado con el número dentro de las barras.

Ratona

El éxito de eclosión difirió significativamente entre grupos (prueba de Kruskal-Wallis, $H_3 = 32.5$, $P < 0.001$, Figura 3.8.). Este fue significativamente mayor en los nidos no parasitados que en los parasitados, tanto en el caso de nidos sin picaduras como en el de nidos con picaduras ($P < 0.05$ para ambas comparaciones, Figura 3.8.). Por otra parte, la proporción de huevos que eclosionaron fue significativamente mayor en los nidos sin picaduras que en los nidos con picaduras en el caso de nidos parasitados ($P < 0.05$), pero no difirió en el caso de nidos no parasitados. El éxito de eclosión en el grupo de nidos parasitados con picaduras fue significativamente menor que en los restantes grupos ($P < 0.05$ para todas las comparaciones, Figura 3.8.). En los análisis previos fueron incluidos todos los huevos del hospedador presentes en el nido al final de la incubación, inclusive aquellos que poseían picaduras. Si bien estos huevos permanecieron en el nido hasta el final de la incubación, deberían considerarse como huevos perdidos ya que no están en condiciones de eclosionar. Su inclusión en el análisis estaría subestimando el éxito de eclosión de los huevos del hospedador que sobrevivieron. Para corregir este sesgo se reanalizaron los datos excluyendo los huevos con picaduras. Nuevamente se observaron diferencias significativas entre los cuatro grupos (prueba de Kruskal-Wallis, $H_3 = 18.7$, $P < 0.001$). Sin embargo las diferencias entre el grupo de nidos

parasitados con picaduras y los restantes grupos resultaron menos marcadas y las comparaciones a posteriori no mostraron diferencias significativas entre los nidos parasitados con y sin picaduras ($P < 0.05$). El nuevo valor medio del éxito de eclosión en el grupo de nidos parasitados con picaduras fue 0.41 ± 0.09 . Este valor resulto significativamente mayor al valor medio obtenido anteriormente para la misma categoría (0.27 ± 0.06 ; prueba de Wilcoxon; $Z = -2.70$; $P < 0.05$).

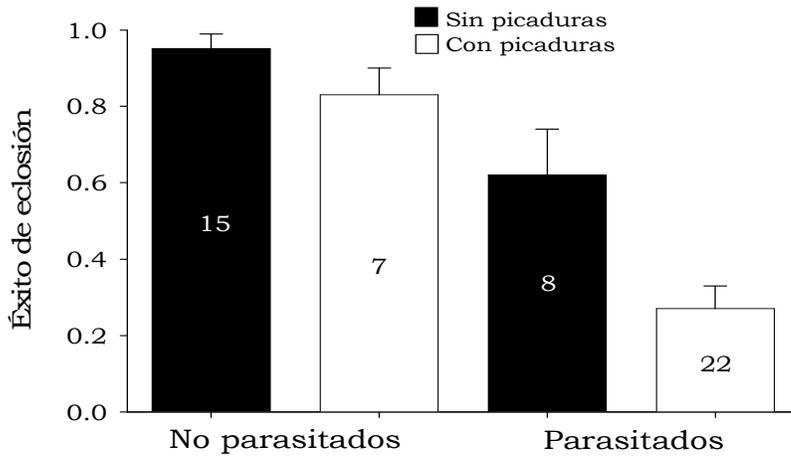


Figura 3.8. Proporción (media \pm error estándar) de pichones del hospedador que eclosionaron en nidos parasitados y no parasitados con y sin picaduras. El tamaño de la muestra esta indicado con el número dentro de las barras.

3.3.4. Supervivencia y tasa de crecimiento de los pichones del hospedador

Se evaluó el impacto del parasitismo (presencia de uno o más pichones de tordo en el nido) sobre la supervivencia y la tasa de crecimiento de los pichones del hospedador.

Calandria

De los 15 casos en los que el nido alcanzó la etapa de volantones, en 13 nació al menos un pichón de tordo y en 2 ninguno. No se encontró una asociación entre el número de pichones parásitos y la proporción de pichones de calandria que

sobrevivieron en el nido (Correlación de Spearman, $r_s = -0.36$ $n = 15$, $Z = -1.35$, $P = 0.18$, figura 3.9.). La tasa de crecimiento de los pichones del hospedador, no difirió significativamente entre nidos no parasitados y parasitados (prueba de Mann-Whitney, nidos parasitados: $5.43 \text{ g} \cdot \text{día}^{-1}$, $n = 21$; nidos no parasitados: $5.24 \text{ g} \cdot \text{día}^{-1}$ $n = 10$; $U = 83.5$, $Z = -0.91$, $P = 0.36$).

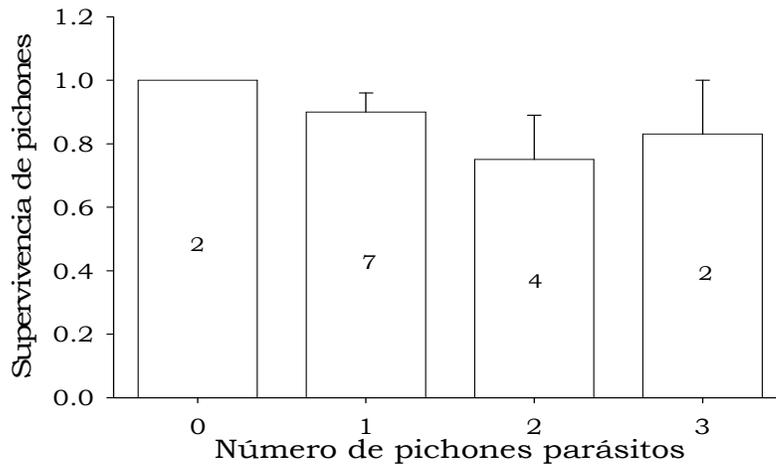


Figura 3.9. Proporción de pichones del hospedador que sobrevivieron (media \pm error estándar) en función del número de pichones parásitos que nacieron en el nido. El número dentro de la barras corresponde al número de nidos utilizado en cada categoría.

Ratona

La presencia de uno o más pichones del parásito redujo significativamente la supervivencia de los pichones del hospedador (prueba de Mann-Whitney, $U = 131$, $Z = -2.6$, $P < 0.01$; Figura 3.10.). La tasa de crecimiento diario de los pichones del hospedador que sobrevivieron no difirió significativamente entre nidos no parasitados y parasitados (prueba de Mann-Whitney, nidos parasitados: $1.4 \text{ g} \cdot \text{día}^{-1}$, nidos no parasitados: $1.3 \text{ g} \cdot \text{día}^{-1}$; $U = 39$, $Z = -1.8$, $P = 0.07$).

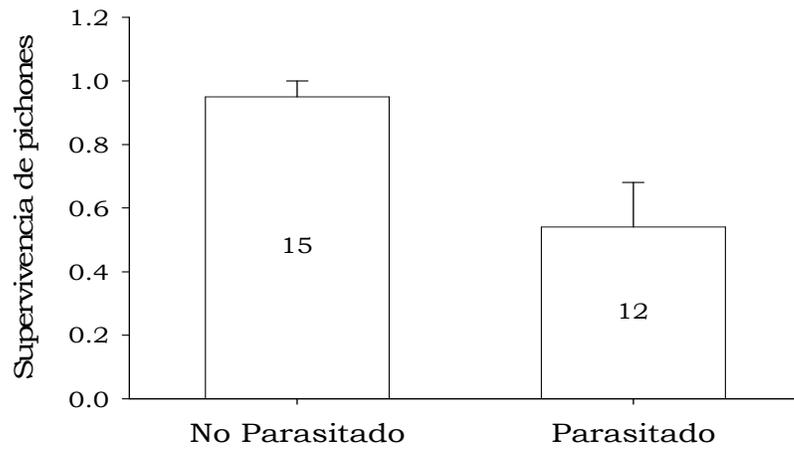


Figura 3.10. Proporción de pichones del hospedador que sobrevivieron (media \pm error estándar) en nidos parasitados y no parasitados. El tamaño de la muestra (número de nidos) esta indicado con el número dentro de las barras.

3.4. Discusión

3.4.1. Costos del parasitismo y de las picaduras.

Los resultados presentados en este capítulo muestran que el parasitismo de cría reduce considerablemente el éxito reproductivo en ambos hospedadores. En el hospedador de mayor tamaño corporal (Calandria Grande), el parámetro reproductivo más afectado fue la pérdida de huevos debido a las picaduras que realizan las hembras de tordo cuando visitan los nidos. Este resultado es similar al observado en otros hospedadores del Tordo Renegrido como el Pecho Amarillo, *Pseudoleistes virescens*, (Mermoz 1996); el Varillero Ala Amarilla, *Agelaius thilius*, (Massoni y Reboresda 1998), o el Zorzal Colorado, *Turdus rufiventris*, (Lichtenstein 1998, Sackmann y Reboresda 2003). La pérdida de huevos del hospedador estuvo asociada positivamente con la intensidad del parasitismo, indicando que el número de huevos del hospedador que son picados es proporcional al número de visitas del parásito que recibe el nido. La disminución en el número de huevos del hospedador derivó en una menor cantidad de pichones que lograron independizarse exitosamente. Sin embargo, los pichones de tordo no afectaron la supervivencia ni la tasa de crecimiento de los pichones de calandria. Massoni y Reboresda (1998) tampoco hallaron un efecto negativo del parasitismo sobre la supervivencia y tasa de crecimiento de los pichones del Varillero Ala Amarilla en nidos parasitados. Sin embargo, en otros trabajos si se ha registrado la muerte de pichones del hospedador debido a la presencia de pichones parásitos en el nido (Mermoz 1996, Fernández y Mermóz 2000) .

En el hospedador de menor tamaño (Ratona Común), el parasitismo afectó negativamente todos los parámetros reproductivos analizados (i.e. supervivencia del nido y supervivencia de huevos, éxito de eclosión y supervivencia de pichones en nidos exitosos). El número de huevos al final de la incubación estuvo asociado a las picaduras, pero no a la presencia del huevo parásito en el nido (los nidos parasitados sin picaduras y no parasitados sin picaduras no difirieron en la cantidad de huevos al final de la incubación). Además, la presencia de uno o más huevos parásitos disminuyó la probabilidad de eclosión de los huevos de ratona.

Esto sumado al efecto de los huevos picados produjo una importante reducción en la cantidad de pichones de ratona en nidos parasitados. En el estadio de pichones, el costo que sufrió este hospedador de pequeño tamaño fue una menor supervivencia de los pichones. Estos resultados concuerdan con los hallados por Kattan (1996, 1997, 1998) quien observó que la Ratona Común disminuyó su éxito reproductivo como consecuencia de la destrucción de huevos, el fracaso en la eclosión y la baja supervivencia de pichones en nidos parasitados por el Tordo Renegrado.

Por último, las picaduras también afectaron la probabilidad de abandono del nido en ambas especies hospedadoras, ya que una menor cantidad de huevos del hospedador significó una mayor probabilidad de abandono del nido. El mismo resultado fue previamente observado por otros autores. Massoni y Reboreda (1998) hallaron que un 25 % de los nidos del Varillero Ala Amarilla (un hospedador de 30 g.) fueron abandonados en asociación con la picadura de huevos del hospedador. En forma semejante, Astié y Reboreda (2006) hallaron que las picaduras en los huevos del Zorzal Chalchalero (un hospedador de aproximadamente 60 g) estuvieron asociadas a un mayor fracaso de los nidos durante la incubación.

3.4.2. Éxito de eclosión de los huevos del hospedador

El parasitismo de cría del Tordo Renegrado redujo el éxito de eclosión en nidos de ratona pero no en nidos de calandria. Esto podría deberse a por lo menos 3 factores: 1) el aumento del volumen de la nidada que produciría una ineficiencia en la incubación de los huevos del hospedador. A pesar que los tordos destruyen huevos del hospedador al parasitar su nido, el huevo de tordo tiene un volumen casi tres veces mayor que el de ratona, por lo que el volumen del contenido del nido aumenta considerablemente en nidos parasitados. Alternativamente, el mayor tamaño de los huevos de tordo podría impedir que los huevos del hospedador sean correctamente incubados ya que se dificultaría el contacto entre éstos y el parche de incubación de la hembra (Davies y Brooke 1988, Petit 1991). 2) la interrupción de la incubación por la eclosión temprana del pichón de tordo. Si el huevo parásito es puesto en el nido durante el período de puesta o al inicio de la incubación, como ocurre comúnmente, como resultado del su menor periodo de incubación éste eclosionará antes que los huevos del hospedador. En consecuencia, el hospedador podría no completar la incubación de sus huevos ya que debe comenzar a alimentar al pichón parásito. 3) a una perturbación de los

huevos del hospedador por los golpes sufridos durante la puesta de los huevos parásitos o por las picaduras de huevos (aún cuando éstos no sean perforados).

A través de un experimento, Tuero y col. (2007) trataron de discriminar si la causa de la disminución en el éxito de eclosión de los huevos en los nidos parasitados de ratona se debía a una disminución en la eficiencia de incubación o a la interrupción del comportamiento de incubación debido a la eclosión temprana del parásito. En este experimento se manipuló: a) el volumen de la nidada, creando nidadas con un huevo de tordo y, tres o cinco huevos del hospedador, y b) el día de eclosión del tordo, parasitando nidos un día antes o tres días después del inicio de la incubación. Los resultados mostraron que la falla en el éxito de eclosión se debió a la combinación de un aumento en el volumen de la nidada por la presencia del huevo parásito sin la remoción de huevos del hospedador, y a la adición del huevo de tordo antes del inicio de la incubación.

En el hospedador de mayor tamaño, la calandria, el éxito de eclosión no se asoció al parasitismo. En forma semejante, Sackmann y Reboreda (2003) tampoco hallaron que el éxito de eclosión de los huevos de calandria disminuyera como consecuencia del parasitismo. Tampoco se registró este efecto en otros hospedadores de mayor tamaño corporal que el parásito (*Pseudoleistes virescens*: Mermoz 1996, *Turdus rufiventris*: Sackmann y Reboreda 2003).

3.4.3. Supervivencia y tasa de crecimiento de los pichones del hospedador

En este trabajo se observó que los pichones de ratona en nidos parasitados tuvieron una menor supervivencia que en nidos no parasitados. Estos resultados son similares a los observados en nidos de Chingolo Común, *Zonotrichia capensis*, otro hospedador de menor tamaño que el Tordo Renegrado (King 1973, Fraga 1978). La mayor mortalidad de los pichones de ratona podría deberse a la diferencia en tamaño al nacer entre los pichones del hospedador y parásito (1.5 g vs. 4 g, respectivamente), diferencia que se acrecienta cuando los pichones del hospedador eclosionan después que los del parásito. En estudios realizados en otro parásito generalista, el Tordo de Cabeza Marrón, se observó que cuando el pichón parásito eclosiona antes que los pichones del hospedador, éste tiene un mayor acceso al alimento que cuando eclosiona simultáneamente (Lichtenstein y Sealy 1998). También se observó que el pichón parásito ocupa lugares en el nido donde el adulto arriba con el alimento (Dearborn y col. 1998, Dearborn 1998), y pasa más tiempo desplegando un comportamiento de pedido de alimento

(Dearborn 1998, Lichtenstein y Sealy 1998). Como resultado de este comportamiento los pichones del hospedador obtienen menos alimento y por lo tanto, tienen una menor tasa de crecimiento y un menor peso al momento de abandonar el nido (Dearborn y col. 1998, Lichtenstein y Sealy 1998).

En los nidos de calandria, la supervivencia de pichones del hospedador no estuvo asociada a la presencia del pichón parásito. Este resultado probablemente se deba a que los pichones del hospedador son más grandes que los del tordo, y por lo tanto no tengan dificultades de conseguir el alimento que traen los padres al nido. En otros hospedadores de mayor tamaño corporal que el tordo, tampoco se halló que el pichón parásito afecte la supervivencia de los pichones del hospedador en el nido (Mermoz 1996, Massoni y Reboreda 1998, Sackmann y Reboreda 2003, Astie y Reboreda 2006).

Conclusiones:

El parasitismo del Tordo Renegrado disminuyó el éxito reproductivo de la Calandria Grande y la Ratona Común. En el hospedador de mayor tamaño corporal (calandria), el mayor costo fue producido por la picadura de huevos. En los nidos de ratona, el parasitismo no solo afectó la supervivencia de huevos, sino también el éxito de eclosión y supervivencia de pichones en nidos exitosos. En ambas especies, las picaduras se asociaron negativamente con la supervivencia del nido.

En el siguiente capítulo se analizarán las claves que utilizan las hembras de Tordo Renegrado para localizar los nidos de la Calandria Grande y decidir si los parasitan. Se evaluará si la actividad de los hospedadores y la información obtenida a través de las picaduras de los huevos del hospedador son claves que las hembras parásitas utilizan para decidir parasitar un nido. Se utilizará la presencia de picaduras en los huevos del hospedador como evidencia de que los tordos localizan los nidos, a pesar de que no los parasiten.

Capítulo 4

Claves utilizadas por el Tordo Renegrado para localizar y parasitar los nidos de la Calandria Grande.

4.1. Introducción

Las aves parásitas de cría obligadas, como los cucos y los tordos, depositan sus huevos en nidos de otras especies, los hospedadores, los cuales incuban los huevos parásitos y crían a sus pichones (Ortega 1998; Rothstein y Robinson 1998; Davies 2000). A diferencia de otras aves, los parásitos de cría deben encontrar nidos en donde poner sus huevos, para lo cual pueden usar el comportamiento del hospedador como clave. Por ejemplo, las hembras del Cuco Común (*Cuculus canorus*) localizan nidos a través de la observación de las actividades de construcción del nido del hospedador, desde ciertos árboles que favorecen la observación (Wyllie 1981; Honza y col. 2002). Este comportamiento resulta en que aquellos hospedadores que se reproducen cerca de árboles sufren un riesgo mayor de parasitismo (Alvarez 1993; Moskát y Honza 2000). De forma similar, el Tordo de Cabeza Marrón (*Molothrus ater*) y el Tordo Renegrado (*Molothrus bonariensis*), pasan horas de la mañana en áreas reproductivas observando el comportamiento de los hospedadores (Friedmann 1929; Hann 1941; Norman y Robertson 1975; Wiley 1988) y utilizan la actividad del hospedador durante la construcción del nido como una clave para encontrarlos (Wiley 1988; Banks y Martin 2001). Las hembras de tordo también podrían localizar los nidos del hospedador utilizando una búsqueda conspicuamente ruidosa que ahuyenta al hospedador de su nido (Norman y Robertson 1975; Wiley 1988; Strausberger 1998). Se sugirió que los tordos también pueden

localizar nidos usando las respuestas de defensa del nido del hospedador dirigidas hacia ellos, llamada la hipótesis de las claves de nidificación (Carter 1986; Smith y col. 1984; Uyehara y Narins 1995), pero Gill y col. (1997) y Clotfelter (1998) no encontraron evidencia experimental que apoyase esta hipótesis. Además de la utilización del comportamiento del hospedador, los tordos podrían descubrir los nidos buscando en el hábitat sin necesitar la presencia de un hospedador, pero la evidencia del uso de esta estrategia es escasa (Norman y Robertson 1975; Kattan 1997; Svagelj y col. 2003).

Luego de localizar el nido del hospedador, los parásitos deben decidir si parasitarlo o no. Los tordos deberían poner sus huevos en el momento en que las probabilidades de supervivencia del huevo y del pichón sean máximas. Si el huevo parásito es puesto antes de que el hospedador inicie su puesta, es más probable que sea rechazado (Rothstein 1986; Sealy 1992, 1995). Además, si el huevo de tordo es puesto después de que el hospedador haya iniciado la incubación, este podría no eclosionar o hacerlo después de los huevos del hospedador, disminuyendo las probabilidades de que el pichón parásito pueda competir exitosamente por comida con los pichones del hospedador.

Estudios recientes utilizando análisis genéticos de parentesco, indican que la fecundidad de las hembras del Tordo de Cabeza Marrón es relativamente baja (Hahn y col. 1999; Alderson y col. 1999; Strausberger y Ashley 2003; Woolfenden y col. 2003) comparada con estimaciones publicadas previamente (Payne 1976; Scott y Ankney 1980, 1983; Jackson y Roby 1992; Kattan 1993). En consecuencia, el valor reproductivo de cada huevo de tordo sería más alto que el supuesto previamente, y por lo tanto, es más probable que exista una fuerte presión de selección sobre los tordos para sincronizar su puesta con la del hospedador y para evitar poner huevos en nidos inadecuados. En concordancia con esta visión, algunos estudios hallaron que los tordos sincronizan el parasitismo con la puesta de su hospedador en un 70-80 % de los casos (Massoni y Reboresda 1998; Mermoz y Reboresda 1999), y que no parasitan antes de que el hospedador haya iniciado su puesta o después de que el nido ha sido abandonado (Strausberger 1998; Mermoz y Reboresda 1999, pero ver Sealy 1995; Kattan 1997).

La sincronización entre la puesta del Tordo Renegrido y la de su hospedador podría producirse simplemente por una baja atención del nido durante la puesta del hospedador. Durante este periodo, en los hospedadores que inician la incubación con el anteúltimo huevo, hembras y machos podrían

pasar más tiempo alejados del nido alimentándose y realizando cuidado de pareja (Møller y Birkhead 1991). La sincronización podría ser también el resultado de un monitoreo de las actividades de los hospedadores durante las etapas de construcción del nido y de puesta. Wiley (1988) reportó que las hembras del Tordo Renegrido monitoreaban de cerca el estado de los nidos a través de visitas frecuentes a los mismos, que alcanzaban el máximo en el primer día de puesta del hospedador. De manera similar, Kattan (1997) describió que las hembras monitoreaban los nidos durante la construcción temprana y tardía del nido y durante la puesta. Además, ha sido propuesto que las picaduras de huevos producidas por los Tordos Renegridos cuando visitan los nidos de sus hospedadores podría permitirles determinar el grado de desarrollo de los embriones y, utilizando esta información, decidir si parasitar el nido (Massoni y Reboreda 1999). Este comportamiento sería particularmente conveniente cuando los tordos encuentran nidos con una nidada completa y por lo tanto carecen de la información sobre el tiempo transcurrido desde el inicio de la incubación.

En esta parte del trabajo, se evaluó si el parasitismo está negativamente asociado con la atención del nido dentro y entre nidos. Además, se evaluó si los Tordos Renegridos utilizan la actividad del hospedador para localizar los nidos y si la información que pueden obtener a través de las picaduras de los huevos del hospedador es utilizada para decidir parasitarlos. Estudios previos utilizaron el parasitismo como evidencia del encuentro de los nidos, y por lo tanto no fueron capaces de discriminar entre la localización de un nido y la decisión de parasitarlo (Lowther 1979; Wiley 1988; Grief y Sealy 2000, Robinson y Robinson 2001; pero ver Svagelj y col. 2003). En este trabajo, se utilizó la presencia de picaduras en los huevos del hospedador como evidencia de que los tordos habían localizado los nidos, lo cual proveyó una oportunidad única para distinguir entre las claves utilizadas para el encuentro de los nidos, de las utilizadas para la decisión de parasitarlos. Para poner a prueba estas hipótesis, se llevó a cabo un experimento en el que se controló la actividad del hospedador (nidos con y sin actividad) y la información que los Tordos Renegridos podrían obtener a través de las picaduras de los huevos del hospedador (nidos con huevos naturales o huevos de yeso). Si los tordos utilizan la actividad del hospedador para localizar los nidos, se esperaría una mayor frecuencia de huevos picados en nidos con actividad del hospedador. Con relación a la decisión de parasitar el nido, si los tordos usaran sólo la actividad del hospedador para decidir parasitar, no se esperarían diferencias en el parasitismo entre nidos activos con huevos naturales

o de yeso, mientras que si usaran también las picaduras, el parasitismo debería ser más alto en nidos con huevos naturales.

4.2. Metodología

El estudio fue llevado a cabo desde Octubre 2002 a Enero 2003 y desde Octubre 2003 a Enero 2004. Para la descripción del área de estudio ver sección 2.2.1.

La Calandria Grande cría desde mediados de septiembre hasta mediados de enero. Ellas construyen nidos abiertos, y los sitios donde suelen construirlos son arbustos o árboles con una densa cobertura de hojas. En el área de estudio, la mayoría de los nidos fue construido en Talas (*Celtis tala*), Coronillos (*Scutia buxifolia*) o Molles (*Schinus longifolius*), a una altura de 1.5-2.5 m. El nido posee la forma de una gran taza, con un diámetro de 20-25 cm., y está fabricado con ramitas, con un relleno de barro y tapizado con pasto fino y pelos de caballo. Las calandrias ponen 3-5 huevos, la incubación se inicia con la puesta del penúltimo huevo y dura 13-14 días (ver resultados capítulo 2).

4.2.1. Momento de parasitismo y picaduras

A partir de los resultados del capítulo 2, se determinó que la mayoría de los eventos de parasitismo (74%) ocurrieron durante la puesta de las calandrias (días 0-3). A la vez, también se determinó que el 73.7% de los eventos de picaduras de los huevos del hospedador ocurrieron durante el periodo de puesta del hospedador. Además, al estimar la asociación entre picaduras y parasitismo, a nivel individual, a partir de una muestra de 37 nidos que recibieron sólo un huevo parásito, se observó que en 22 de estos nidos (59 %), las picaduras estuvieron asociadas con el parasitismo. En 17 casos, el evento de picadura ocurrió el mismo día en que ocurrió el parasitismo, en 2 casos, 1 día antes y en 2 casos 2 días antes. Sólo en un caso, el evento de picadura ocurrió después del parasitismo (fue al día siguiente). En otros 15 nidos, no se observaron picaduras. También se observaron 21 eventos de picaduras en 16 nidos que no fueron parasitados.

4.2.2. Atención del nido, parasitismo y picadura de huevos

Se estimó la proporción del tiempo que el nido estuvo atendido, a través de observaciones focales de nidos. Las observaciones duraron entre 55 y 90 min. y se realizaron utilizando binoculares 10x50 desde una distancia de aproximadamente 30 m del nido. Para minimizar la perturbación de la pareja reproductora, el observador permaneció escondido bajo una tela camuflada en medio de la vegetación. Durante el periodo de la observación, se grababa en una cinta de audio, a tiempo real, lo que ocurría en las cercanías del nido. Luego, las cintas fueron desgrabadas en el laboratorio, y los distintos estados y eventos por los que había atravesado el nido durante la observación, fueron registrados con la ayuda del programa Etholog (Ottoni 2000). Los Tordos Renegridos ponen sus huevos desde antes del amanecer hasta las 11 hs. aproximadamente (Hoy y Ottow 1964; Scott 1991; Kattan 1997), y visitan los nidos y pican huevos del hospedador durante toda la mañana (M.E. Mermoz, comunicación personal). Se registró la proporción del tiempo que al menos algún miembro de la pareja estuvo a menos de 10 m. del nido, debido a que observaciones preliminares indicaron que dentro de ese radio, los miembros de la pareja estuvieron vigilantes y respondieron a la presencia de los tordos acercándose al nido.

Para analizar si la atención del nido varió durante la puesta del hospedador, se realizaron observaciones en 16 nidos durante la primera mitad (días 0-1) y la segunda mitad (días 2-3) de la puesta (el día 0 es el día de puesta del primer huevo del hospedador). En esos nidos también se determinó el número de huevos del hospedador picados. Para analizar si la atención del nido varió entre los periodos de puesta e incubación, se realizaron observaciones focales en 9 nidos adicionales, durante la puesta (días 0-1), la incubación temprana (días 4-8) y la incubación tardía (días 9-13).

4.2.3. Claves utilizadas por los tordos para localizar y parasitar los nidos de su hospedador

Se realizó un experimento para evaluar si: (1) la actividad del hospedador es utilizada por la hembra de tordo para localizar los nidos, y (2) la información que los tordos pueden obtener a través de la picadura de los huevos del hospedador es usada para decidir el parasitismo. Se analizó el parasitismo y las picaduras de huevos durante la puesta (días 0-3) en cuatro grupos: (1) nidos en los cuales

había actividad del hospedador y donde el parásito podía obtener información a través de las picaduras (nidos con huevos naturales), (2) nidos con actividad del hospedador y donde el parásito no podía obtener información a través de la picadura de huevos (nidos con huevos de yeso), (3) nidos sin actividad del hospedador y con huevos naturales, y (4) nidos sin actividad del hospedador y con huevos de yeso.

Para los dos grupos con actividad del hospedador, se usaron nidos que estaban en puesta. En uno de los grupos (huevos naturales), se dejaron en los nidos los huevos puestos por el hospedador. En el otro grupo, se reemplazó cada uno de los huevos del hospedador por huevos de yeso inmediatamente después de que estos eran puestos, no dándole oportunidad a los tordos de picar los huevos naturales. Los huevos removidos fueron mantenidos a temperatura ambiente en un laboratorio ubicado próximo al sitio de estudio. Una vez que se completaba el experimento (día 3), los huevos eran devueltos a sus nidos originales. Esta manipulación no produjo ningún efecto apreciable sobre el comportamiento del hospedador (las hembras de calandria continuaron poniendo huevos y comenzaron la incubación), o sobre la supervivencia o el éxito de eclosión de los huevos. El único efecto fue la extensión en un día del periodo de incubación del hospedador. Para los dos grupos sin actividad del hospedador, se usaron nidos de calandria que habían sido previamente abandonados. Los nidos fueron removidos de su ubicación original y fueron localizados fuera de los territorios de las calandrias, en lugares semejantes a los sitios de nidificación de esta especie (i.e. especies de árboles, altura y cobertura vegetal similares). Los nidos fueron dejados en su nuevo sitio por un día y luego se simuló la puesta del hospedador, agregando un huevo por día durante tres días consecutivos. Los huevos eran puestos entre las 9:00 y las 10:30 hs., periodo en el cual las calandrias realizan su puesta. En uno de los grupos, se agregaron huevos naturales de calandria, mientras que en el otro, se agregaron huevos de yeso. Los huevos estaban hechos con yeso y coloreados con pintura acrílica para simular la apariencia de los huevos de calandria. Los huevos de yeso midieron 27.9 mm de largo y 19.3 mm de ancho. Los huevos naturales midieron en promedio 28.6 ± 0.3 de largo y 20.4 ± 0.2 de ancho. Los huevos naturales fueron obtenidos de nidos que habían sido abandonados durante la etapa de puesta o de incubación temprana. En el último caso, los huevos eran vaciados, vueltos a llenar con clara de huevos de gallina y el orificio era sellado con parafina.

Para cada grupo se determinó el número de huevos parásitos puestos durante los días 0-3, el número de días que transcurrieron entre la puesta del primer huevo del hospedador y el primer huevo parásito, el número de huevos del hospedador picados durante los días 0-3, y el número de días que transcurrieron hasta que el primer huevo del hospedador fue picado. Las picaduras en los huevos de yeso fueron detectadas como marcas en la superficie pintada de los huevos (i.e. estas marcas fueron similares a otras observadas en huevos de yeso picados por tordos en cautiverio, Llambías y col. 2006).

4.2.4. Análisis estadístico

Para los análisis, se usó estadística no paramétrica debido a la falta de normalidad de los datos. Los análisis fueron realizados con el programa StatView 5.0 (SAS Institute Inc. 1998), con $P < 0.05$. Los valores reportados son medias \pm ES.

4.3. Resultados

4.3.1. Atención del nido, parasitismo y picadura de huevos

Se analizó si existió una asociación entre la proporción de tiempo que el nido fue atendido y: (1) el número de huevos parásitos que recibió el nido, y (2) el número de huevos del hospedador picados. Se realizó este análisis durante la etapa de puesta porque la mayoría de los eventos de parasitismo y picaduras ocurrieron en este periodo. Se midió la proporción del tiempo que el nido fue atendido durante la primer mitad (días 0-1) y durante la segunda mitad (días 2-3) de la puesta. Aunque la proporción del tiempo que el nido fue atendido varió mucho entre nidos, fue relativamente similar dentro de los nidos (Correlación de Spearman entre la primer y segunda mitad de la puesta; $r_s = 0.62$, $Z = -2.4$, $P = 0.02$). En promedio, la atención del nido no difirió entre periodos (días 0-1: 0.61 ± 0.06 , días 2-3: 0.64 ± 0.06 , $n = 16$ nidos, test de Wilcoxon: $Z = -0.52$, $P = 0.6$). Por lo tanto, para evaluar si existió una asociación entre atención del nido y número de eventos de parasitismo y picaduras que ocurrieron durante la puesta, se utilizó el valor promedio de la proporción del tiempo que el nido estuvo atendido durante la primer y la segunda mitad de la puesta. No se detectó ninguna asociación significativa entre la atención del nido y el número de huevos parásitos que recibió (Correlación de Spearman; $r_s = 0.11$, $Z = 0.42$, $P = 0.67$), o el número de huevos del hospedador que fueron picados (Correlación de Spearman; $r_s = 0.39$, $Z = 1.5$, $P = 0.13$).

También se midió cómo la atención del nido varió entre la puesta y la incubación. Para este análisis se utilizó una muestra independiente de nueve nidos seguidos desde la construcción hasta la incubación tardía. El porcentaje de tiempo que el nido fue atendido difirió entre la puesta y la incubación. Durante los dos primeros días de puesta (antes de que comience la incubación), la proporción del tiempo que el nido estuvo atendido fue 0.63 ± 0.1 , mientras que durante la incubación temprana (días 4-8) y tardía (días 9-13), fue atendido 0.86 ± 0.04 y 0.84 ± 0.04 , respectivamente (Friedman test, $\chi^2=9.2$, $P < 0.01$).

4.3.2. Claves utilizadas por los tordos para localizar y parasitar los nidos del hospedador

En la Tabla 4.1, se presentan los resultados de frecuencia, intensidad y latencia de parasitismo y picadura de huevos en los cuatro grupos experimentales; nidos con actividad del hospedador con huevos naturales o de yeso, y nidos sin actividad del hospedador con huevos naturales o de yeso.

Tabla 4.1. Frecuencia, intensidad y latencia de parasitismo y picadura de huevos (media \pm ES) en nidos con o sin actividad del hospedador y con huevos naturales o de yeso. Los tamaños de las muestras (nidos) figuran entre paréntesis.

Actividad del hospedador	Tipo de huevo	% nidos parasitados	Número de huevos parásitos por nido	Latencia de parasitismo (días)	% de nidos con picadura de huevos	Número de huevos picados por nido	Latencia de picadura de huevos (días)
<i>Presente</i>	Natural	79.6 (49)	1.97 \pm 0.2 (39)	1.1 \pm 0.15 (39)	65.3 (49)	1.63 \pm 0.12 (32)	1.47 \pm 0.17 (32)
	Yeso	84.6 (13)	1.64 \pm 0.28 (11)	2 \pm 0.19 (11)	46.2 (13)	1.5 \pm 0.34 (6)	1.67 \pm 0.33 (6)
<i>Ausente</i>	Natural	0 (11)	-	-	54.5 (11)	1.67 \pm 0.42 (6)	2 \pm 0.37 (6)
	Yeso	0 (12)	-	-	33.3 (12)	1.25 \pm 0.25 (4)	2.25 \pm 0.48 (4)

La frecuencia de parasitismo difirió entre grupos (test exacto de Fisher; $P < 0.001$). Los nidos sin actividad no fueron parasitados, mientras que aproximadamente el 80% de los nidos con actividad del hospedador fueron parasitados.

Los nidos con actividad del hospedador con huevos naturales o de yeso no difirieron en frecuencia (test exacto de Fisher; $P > 0.99$) e intensidad (test de Mann-Whitney: $U' = 246.5$, $Z = -0.81$, $P = 0.42$, Tabla 4.1) de parasitismo. La latencia hasta el primer huevo parásito fue más corta en el grupo con huevos naturales que en el grupo con huevos de yeso (test de Mann-Whitney: $U' = 333.5$, $Z = -2.92$, $P = 0.004$, Tabla 4.1). Un resultado similar fue obtenido al considerar sólo los nidos parasitados donde había habido picaduras (huevos naturales: 1.19 ± 0.19 , $n = 27$; huevos de yeso: 2.0 ± 0.26 , $n = 6$; test de Mann-Whitney; $U' = 122$, $Z = -2.0$, $P = 0.045$).

Se evaluó si los nidos (con o sin actividad del hospedador) fueron visitados por los tordos, a través de la presencia de picaduras en los huevos de calandria (o marcas en el caso de huevos de yeso). La proporción de nidos con huevos picados no difirió entre grupos (test de contingencia, $\chi^2 = 4.75$, $P = 0.19$, Tabla 4.1). Tampoco difirió el número de huevos picados y la latencia hasta que el primer huevo del hospedador fue picado (test de Kruskal-Wallis; $H=1.3$, $gl = 3$, $P = 0.73$ para el número de huevos del hospedador picados, y $H = 3.4$, $gl = 3$, $P = 0.34$ para la latencia al primer huevo picado, Tabla 4.1.).

4.4. Discusión

4.4.1. Atención del nido, parasitismo y picadura de huevos.

No se halló una asociación significativa entre la proporción del tiempo que el nido de calandria estuvo atendido durante la puesta y el número de huevos del hospedador que fue picado, o el número de huevos parásitos que fueron puestos durante este periodo. De forma similar, si bien la atención del nido fue un 20-25 % menor durante la puesta que durante la incubación, el parasitismo durante la puesta fue más de tres veces mayor que durante la incubación. Estos resultados indican que la sincronización entre parasitismo y puesta del hospedador no es solamente el producto de una menor atención del nido durante la puesta del hospedador.

4.4.2. Claves utilizadas por los tordos para localizar y parasitar los nidos de su hospedador

Algunos autores han sugerido que las hembras de tordo pueden localizar los nidos de los hospedadores buscando en el hábitat, sin necesitar de la presencia de los hospedadores en la zona (Norman y Robertson 1975; Wiley 1988). Estudios experimentales previos (i.e. Lowther 1979; Wiley 1988; Grief y Sealy 2000; Robinson y Robinson 2001, pero ver Svalgelj y col. 2003) utilizaron el parasitismo como una evidencia del encuentro de nidos y, por lo tanto, no pudieron distinguir entre las claves utilizadas para encontrar los nidos, de las claves utilizadas para decidir parasitarlos. En este trabajo, se encontró que los nidos con y sin actividad tuvieron una frecuencia similar de intensidad de picadura de huevos. Este resultado indica que las hembras de Tordo Renegrido son capaces de localizar nidos aún cuando no hay actividad de hospedadores asociada a ellos. Por el contrario, la actividad de los hospedadores fue una clave necesaria para que se produzca el parasitismo, dado que ninguno de los nidos

sin actividad fue parasitado. Este resultado indica que la secuencia de puesta por si misma no fue una clave utilizada por las hembras de tordo para decidir el parasitismo y sugiere que ellas necesitan observar a los hospedadores adultos cerca del nido para decidir parasitarlo.

No se encontraron diferencias, ni en la frecuencia ni en la intensidad de parasitismo, entre nidos activos con huevos naturales o de yeso. Este resultado no es consistente con la predicción de Massoni y Reboreda (1999), ya que las hembras del Tordo Renegrado sincronizaron el parasitismo con la puesta de huevos, a pesar de no haber tenido la oportunidad de utilizar la información obtenida a través de las picaduras. Sin embargo, es interesante mencionar que, aunque la latencia hasta que el primer huevo del hospedador fue picado fue similar en nidos con huevos naturales y de yeso, la latencia hasta el primer evento de parasitismo fue más larga en el último grupo. Estos resultados sugieren que en nidos con actividad del hospedador y una secuencia normal de puesta, la información que los tordos pueden obtener a través de las picaduras de los huevos del hospedador no es necesaria para decidir el parasitismo. Sin embargo, este experimento no permite descartar la posibilidad de que los tordos utilicen las picaduras de huevos para decidir parasitar cuando ellos encuentran un nido con una nidada completa, y no poseen información sobre el tiempo transcurrido desde que el hospedador empezó la incubación, como sugieren Massoni y Reboreda (1999). Además, las picaduras de huevos pueden tener otros beneficios como reducir la competencia en el nido entre el parásito y los pichones del hospedador (Hoy y Ottow 1964, Sealy 1992, Soler y col. 1997, Peer 2006, ver capítulo 6). Esta función sería particularmente importante para el Tordo Renegrado cuando parasita hospedadores de mayor tamaño corporal (Fraga 1985, Lichtenstein 1998, Sackmann y Reboreda 2003, Astié y Reboreda 2006).

Conclusión

Los resultados de este capítulo indican que la sincronización del parasitismo con la puesta del hospedador, no es totalmente explicada por una menor atención del nido por parte de los hospedadores durante la puesta, o por la información obtenida a través de las picaduras de los huevos del hospedador. Los Tordos Renegrados pueden localizar los nidos sin necesidad de la presencia de los hospedadores, pero se basan en la actividad de los hospedadores para decidir el parasitismo.

En el siguiente capítulo se pondrán a prueba cuatro hipótesis propuestas para explicar las claves que pueden utilizar los tordos parásitos para hallar los nidos de sus hospedadores. Con tal objetivo se analizará la asociación entre variables del sitio de nidificación y del comportamiento de los hospedadores con la probabilidad de parasitismo.

Capítulo 5

Relación entre el sitio de nidificación y el comportamiento de los hospedadores con el parasitismo del Tordo Renegrido.

5.1. Introducción

Los tordos parásitos depositan sus huevos en los nidos de sus hospedadores, quienes se ocupan de su incubación y del posterior cuidado del pichón. Por lo tanto, su éxito reproductivo depende en gran parte de seleccionar adecuadamente a sus hospedadores. El grupo de los tordos parásitos incluye a 5 especies del género *Molothrus* que varían en el número de hospedadores que utilizan. *M. ater* y *M. bonariensis* son especies extremadamente generalistas que parasitan a más de 200 hospedadores. *M. aeneus* parasita aproximadamente 70 especies mientras que *M. rufoaxillaris* y *M. oryzivora* son las más especialistas ya que utilizan tres y siete hospedadores respectivamente (Ortega 1998, Jaramillo y Burke 1999). Sólo esporádicamente se han encontrado huevos parásitos en nidos de especies que por alguna limitación en la forma de alimentar a sus pichones o por la dieta que le brindan a éstos no tienen la capacidad potencial de criar a un pichón de tordo (Ortega 1998). Esto indicaría que de alguna manera los tordos diferencian entre las potenciales especies hospedadoras y las que no lo son. Además, estudios moleculares recientes realizados en *M. bonariensis* (Mahler y col. 2007) indican que a pesar de que esta especie es generalista a nivel poblacional, las hembras elegirían a sus hospedadores dependiendo de si estos poseen nidos abiertos o cerrados. Por lo tanto sería posible que las hembras parásitas no seleccionen a sus hospedadores solamente por la facilidad en hallar o acceder a sus nidos sino por un mecanismo de "imprinting" con el nido. Si

fuese así, las hembras que nacieran en nidos cerrados, al llegar a la madurez sexual, buscarían nidos de esas características y lo mismo ocurriría con las que nacieron en nidos abiertos. Estudios realizados en *M. ater* no han hallado especificidad en la selección de hospedadores por parte de las hembras parásitas ya que no existió diferencia genética entre los pichones nacidos en nidos de diferentes hospedadores. Sin embargo todos ellos fueron realizados con hospedadores que construyen nidos abiertos (Gibbs y col. 1997, Alderson y col. 1999; Woolfenden y col. 2003; Strausberger y Ashley 2005). Por otra parte, algunos de estos estudios indican que sin bien hay hembras de *M. ater* que son generalistas a nivel individual, aproximadamente el 50% de las hembras utilizan un único hospedador (Alderson y col. 1999). Salvo algunos estudios que profundizaron en el mecanismo que hace que el tordo reconozca a una determinada especie como hospedador y decida parasitar su nido, la mayoría de los trabajos realizados en tordos intentaron evaluar cómo ciertas características del sitio de nidificación y sus variables microambientales (Barber y Martin 1997, Larison y col. 1998, Hauber y Russo 2000, McLaren y Sealy 2003) y las variables relacionadas con el comportamiento de los hospedadores (Smith y col. 1984, Wiley 1988, Uyehara y Narins 1995, Carter 1986, Banks y Martin 2001) afectan la probabilidad de parasitismo de los nidos.

Los resultados del capítulo 4 mostraron que el Tordo Renegrado no necesita de la presencia de los hospedadores para localizar los nidos de la Calandria Grande, aunque sí se basa en su actividad para decidir parasitarlos. Además, ciertas características del sitio de nidificación y/o del comportamiento de los hospedadores podrían hacer que algunos de los nidos sean más fáciles de encontrar y parasitar que otros. El objetivo de este capítulo es analizar si existe una relación entre variables del sitio de nidificación y del comportamiento de la pareja nidificante y la probabilidad de parasitismo utilizando como modelos a dos especies de hospedadores: la Calandria Grande y la Ratona Común. Estas especies utilizan distintos tipos de nido (cavidades naturales o artificiales en el caso de la ratona y nidos abiertos en el caso de la calandria) y por sus marcadas diferencias en tamaño corporal (menores que el parásito en el caso de la ratona y mayores en el caso de la calandria) pueden presentar distintas respuestas comportamentales ante la presencia del parásito en las cercanías del nido.

Existen cuatro hipótesis no excluyentes que han sido propuestas para explicar las claves que pueden utilizar los tordos parásitos para hallar los nidos de sus hospedadores (Clotfelter 1998, Hauber y Russo 2000). La primera es la

hipótesis de proximidad a la percha. Esta propone que las hembras parásitas poseen mayor facilidad de encontrar los nidos de su hospedador cuando pueden observarlos desde lo alto utilizando alguna percha cercana (Freeman y col. 1990, Roming y Crowford 1995, Clotfelter 1998, Larison y col. 1998). Esta hipótesis fue apoyada por el trabajo de Hauber y Russo (2000) quienes hallaron que los nidos de *Melospiza melodia* parasitados por el Tordo de Cabeza Marrón están más cerca de perchas potenciales que los no parasitados. La segunda es la hipótesis de exposición del nido, que predice que los parásitos utilizan como clave la conspicuidad del nido (Hahn y Hatfield 1995, Larison y col. 1998). Por lo tanto, nidos construidos en vegetación alta o con poca cobertura poseen una mayor probabilidad de ser parasitados que nidos bajos o con mayor cobertura. Esta relación entre probabilidad de parasitismo y características del nido podría variar según los tipos de hábitats que utilizan los hospedadores. Martin (1993) halló que el parasitismo del Tordo Cabeza Marrón era mayor en los nidos construidos a mayor altura en ambientes de pastizales o arbustivos. Sin embargo, en ambientes boscosos la importancia de la altura y la exposición del nido sobre el parasitismo no parece ser tan clara. Brittingham y Temple (1996) y Wolf (1987) hallaron que los nidos de *Empidonax virescens* y *Junco hyemalis* parasitados por el Tordo Cabeza Marrón, estaban ubicados donde el dosel era más abierto en relación a los nidos no parasitados, que se encontraron en lugares con un dosel más cerrado. Por otro lado, Briskie y col. (1990) analizaron la probabilidad de parasitismo de dos hospedadores y hallaron que la especie que hacía nidos más altos tenía una menor probabilidad de ser parasitada, probablemente debido a la estrategia de búsqueda de nidos del Tordo Cabeza Marrón. La tercer hipótesis plantea que los parásitos podrían utilizar comportamientos conspicuos del hospedador alrededor del nido para localizarlo. La hipótesis de clave de nidificación predice que los hospedadores que responden más agresivamente hacia los parásitos poseen una mayor frecuencia de parasitismo que los hospedadores menos agresivos. Robertson y Norman (1977) hallaron una asociación entre la intensidad de la defensa de los hospedadores ante un modelo de Tordo de Cabeza Marrón y la probabilidad de que sus nidos sean parasitados. Sin embargo, Briskie y col. (1990), al comparar la defensa de dos hospedadores frente a un modelo de hembra de Tordo de Cabeza Marrón, hallaron que la especie menos parasitada, *Empidonax minimus*, respondió más agresivamente que la más parasitada, *Dendroica petechia*. Tampoco Gill y col. (1997) encontraron resultados que apoyen esta hipótesis cuando analizaron la relación

entre parasitismo y agresión hacia un modelo parásito en parejas de *Agelaius phoeniceus* y *Dendroica petechia*. Por último, la hipótesis de actividad del hospedador propone que los parásitos son atraídos por las vocalizaciones de los hospedadores (Gochfeld 1979, Uyehara y Naris 1995, Clotfelter 1998) o por el comportamiento de éstos cerca del nido (Hann 1941, Wiley y Wiley 1980, Banks y Martin 2001).

La Calandria Grande y la Ratona Común son dos hospedadores comunes del Tordo Renegrado, que poseen distinta frecuencia de parasitismo. En este capítulo se puso a prueba la hipótesis de clave de nidificación para determinar si las diferencias en la probabilidad de parasitismo entre estas especies se debía a una diferencia en el reconocimiento del parásito y/o a una diferencia en la agresión hacia éstos. Además se analizó la asociación entre las características del sitio de nidificación y de la actividad de los hospedadores sobre la probabilidad de parasitismo en ambos hospedadores. Si se cumpliera la hipótesis de exposición del nido, se espera que en los nidos de calandria, una mayor cobertura vegetal reduzca el riesgo de que éstos sean descubiertos por los tordos. A la vez, los nidos más altos tendrían mayor probabilidad de ser parasitados porque serían más fáciles de divisar por los tordos. En los nidos de ratona se espera que si el ambiente donde fue colocada la caja es abierto, el nido sea más parasitado que si es cerrado. Si se cumpliera la predicción de la hipótesis de proximidad a perchas, esperaríamos, para los nidos de calandria, que aquellos que se encuentren en árboles más aislados sean menos parasitados ya que las hembras del Tordo Renegrado no tendrían lugares cercanos desde donde observar la actividad de los hospedadores. Si se cumple la hipótesis de actividad del hospedador sería esperable que tanto para los nidos de calandria como de ratona, si los hospedadores pasan más tiempo cerca del nido, su frecuencia de movimientos es mayor y reaccionan más intensamente ante a la presencia de otras especies, estos fuesen más parasitados. Este resultado sería esperable ya que una mayor actividad de los hospedadores en las cercanías del nido atraería la atención de los parásitos y aumentaría la probabilidad de que éstos encuentren los nidos.

Es frecuente que cuando las ratonas construyen sus nidos dentro de las cajas, la entrada quede reducida debido a las ramitas que utilizan para formar la base de su nido. Por lo tanto sería posible que en aquellos nidos donde el tamaño de la entrada es más chico, el ingreso de las hembras del Tordo Renegrado se vea restringido y disminuya la probabilidad de parasitismo. Por otro lado, dado que

los tordos no suelen adentrarse en los hábitats de bosque sino que suele observárselos sobre las copas (observación personal), o en los bordes (Gates y Gysel 1978; Brittingham y Temple 1983, pero ver Hahn y Hatfield 1995 para un caso en que los nidos en el interior del bosque fueron más parasitados que los de los campos adyacentes y comunidades del borde), la distancia al borde del monte sería un factor importante sobre la probabilidad de parasitismo de los nidos de ratona.

El objetivo de este capítulo es evaluar el efecto de distintas variables del sitio de nidificación y del comportamiento de la Calandria Grande y la Ratona Común, sobre el parasitismo del Tordo Renegrado. En particular, se evaluará el reconocimiento y las respuestas comportamentales de la Calandria Grande y la Ratona Común hacia hembras de Tordo Renegrado. También se determinará la relación entre las características del sitio de nidificación y el comportamiento de los hospedadores cerca del nido y la probabilidad de parasitismo.

5.2. Metodología

5.2.1. Respuesta comportamental hacia la hembra parásita

La frecuencia de parasitismo del Tordo Renegrado en la Calandria Grande es mayor que en la Ratona Común (74 % y 60 % respectivamente, ver capítulo 2, sección 2.3.2.1.). Durante la temporada 2003-2004, se realizó un experimento para determinar si se cumplía la predicción de la hipótesis de claves de nidificación para explicar la mayor proporción de nidos parasitados de calandria en relación a los de ratona. Se evaluaron el reconocimiento y las respuestas comportamentales de la Calandria Grande y la Ratona Común hacia hembras de Tordo Renegrado. El experimento consistió en presentar a las parejas hospedadoras dos modelos embalsamados cerca del nido, uno de una hembra de Tordo Renegrado y otro de una especie control, el Picabuey (*Machetornis rixosus*), y registrar si existía un comportamiento diferencial hacia los modelos. El Picabuey fue elegido como especie control ya que se encuentra comúnmente en la zona de estudio, es de tamaño similar al Tordo Renegrado (Picabuey: 17 cm., Tordo Renegrado: 19 cm.) y no representa un peligro de predación tanto para los adultos de las especies hospedadoras estudiadas como para sus huevos o pichones, ya que se alimenta de insectos. El experimento fue llevado a cabo durante la etapa de puesta de los hospedadores, entre las 8:30 y las 11:30 hs. Uno de los modelos era colocado a la izquierda del nido y el otro a la derecha, a un metro de distancia del nido y a la misma altura de este. Ambos modelos habían sido taxidermizados en una posición similar a la que muestran esas especies cuando están posadas. Los modelos eran fijados a la vegetación mediante alambres en las patas. En la mitad de los ensayos el parásito fue colocado del lado derecho y en la otra mitad del lado izquierdo. Luego de que ambos modelos habían sido colocados, desde una distancia de 20-30 m. se determinaba cuándo al menos uno de los miembros de la pareja hospedadora se acercaba al árbol donde estaba el nido. A partir de ese momento se registraba durante 5 minutos el tiempo que el o los miembros de la pareja pasaban a menos

de 50 cm. de cada uno de los modelos, y las interacciones agonistas con ellos, que podían ser picotazos o ataques realizados con el cuerpo o las patas. Si luego de treinta minutos desde la colocación de los modelos, ninguno de los miembros de la pareja se había acercado al nido, o si a pesar de acercarse al nido, no presentaban un comportamiento claro frente a la presencia de los modelos, se daba por concluido el ensayo y se consideraba que la pareja no había respondido. Estos nidos fueron excluidos del análisis (Calandria Grande: 4 de 15 nidos; Ratona Común: 5 de 19 nidos).

También se analizó, para cada especie hospedadora, si la agresión de las parejas hacia el modelo embalsamado de hembra de Tordo Renegrado se relacionó con la probabilidad de parasitismo durante la puesta. Para este análisis sólo se tuvieron en cuenta los nidos que duraron al menos hasta el final de la puesta y en donde los hospedadores habían respondido ante la presencia del modelo (Calandria Grande: n= 6 nidos; Ratona Común: n = 13 nidos).

5.2.2. Variables del sitio de nidificación

Se registraron diferentes variables para caracterizar los sitios de nidificación de calandrias y ratonas y se analizó la relación entre éstas y la probabilidad de parasitismo. Las variables fueron registradas en un total de 75 nidos de calandria, durante las temporadas 2002-2003, 2003-2004 y 2004-2005, y en 52 cajas-nido utilizadas por las ratonas durante la temporada 2003-2004. Las mediciones fueron realizadas entre uno y siete días después de que los pichones abandonaron el nido o que este fue predado o abandonado. De esta manera se evitó prolongar alguna de las visitas al nido mientras éste estaba activo lo cual podría haber aumentado la probabilidad de abandono del mismo.

Para caracterizar el sitio de nidificación de las calandrias se utilizaron las siguientes variables:

1) cobertura: promedio de la cobertura del nido medida desde los bordes del árbol donde este había sido construido. La cobertura fue estimada como el porcentaje del nido tapado por la vegetación, y fue medida en los cuatro puntos cardinales, a la altura del nido, y en los bordes superior e inferior del árbol, perpendicular a la base del nido. La cobertura fue siempre estimada por la misma persona. 2) grado de aislamiento: distancia entre el árbol donde estaba el nido y el árbol más cercano. Fue la menor distancia entre los bordes de ambos árboles.

3) altura del nido: distancia desde el borde inferior del nido hasta el piso.

Por su parte, para caracterizar el sitio de nidificación de las ratonas, se utilizaron las siguientes variables:

1) largo entrada: largo de la abertura de la caja-nido. Esta medida podía ser menor al largo original de la caja por la acumulación de ramitas utilizadas para formar la base del nido. 2) ancho entrada: ancho de la abertura de la caja-nido. También podía ser menor que su ancho original. 3) distancia al borde: distancia desde la caja al borde más cercano del monte donde ésta había sido colocada. 4) ambiente: esta variable tomó tres valores: 0 cuando la caja estaba ubicada en el borde del monte, 1 para casos de monte abierto (cuando las copas de los árboles del monte donde estaba ubicada la caja no se juntaban y por lo tanto la cobertura superior era discontinua), y 2 para casos de monte cerrado (cuando las copas de los árboles del monte donde estaba ubicada la caja formaba un techo continuo).

5.2.3. Variables comportamentales

Durante las temporadas 2002-2003, 2003-2004 y 2005-2006, se registró el comportamiento de los hospedadores en las cercanías del nido. Se realizaron observaciones en treinta y dos nidos de calandria y en trece nidos de ratona. Las observaciones se efectuaron desde una distancia aproximada de 30 m. del nido, para el caso de las calandrias, y de 15 m., para el caso de las ratonas, usando binoculares 10x50 y ocultándose debajo de una tela camuflada y permaneciendo bajo los árboles para evitar ser detectado por los hospedadores. Las observaciones duraron entre 55 y 90 minutos y fueron hechas durante el estadio de puesta, entre las 6:30 y las 11:00 de la mañana. Durante el tiempo que duraba la observación se registraba con un grabador, a tiempo real, lo que ocurría en las cercanías del nido. Luego, las cintas fueron desgrabadas en el laboratorio y los distintos estados y eventos por los que había atravesado el nido durante la observación fueron registrados con la ayuda del programa Etholog (Ottoni 2000). Las variables comportamentales analizadas fueron:

1) atención: proporción del tiempo que al menos uno de los miembros de la pareja hospedadora permaneció a menos de 10 m. del nido. Esta distancia fue elegida porque, a través de observaciones preliminares, se determinó que la pareja se encontraba atenta y vigilante cuando estaba dentro de ese radio. 2) actividad: cantidad de veces por hora que alguno de los miembros de la pareja

hospedadora ingresó o egresó en un círculo de 10 m. de radio cuyo centro era el nido. 3) agresión: número de agresiones a individuos de otras especies sobre número total de acercamientos de estos individuos a distancias menores a 10 m. del nido.

5.2.4. Caracterización del parasitismo

Para evaluar la asociación entre las características del sitio de nidificación y el comportamiento de los hospedadores con la probabilidad de parasitismo se utilizaron nidos hallados durante la etapa de construcción y que al menos completaron la puesta. Se utilizó este criterio ya que la mayor parte de los eventos de parasitismo ocurren durante este periodo (ver capítulo 2 - sección 2.3.2.1.). En cada uno de estos nidos se registró: 1) si había sido parasitado o no durante la etapa de puesta, y en el caso de los nidos parasitados, 2.1) la latencia al primer evento de parasitismo (días transcurridos entre el inicio de la puesta del hospedador y la puesta del primer huevo parásito), y 2.2) la intensidad de parasitismo (número de huevos parásitos que aparecieron en el nido durante la etapa de puesta).

La latencia de parasitismo en los nidos de calandria fue categorizada de la siguiente manera: 1: si el nido fue parasitado antes o el mismo día del inicio de la puesta del hospedador, 2: si fue parasitado 1 día después, 3: si fue parasitado dos días después, 4: si fue parasitado tres días después, y 5: si fue parasitado cuatro o más días después. En los nidos de ratona, en el análisis de las variables comportamentales, las categorías 1 y 2 de latencia fueron las mismas que para los nidos de calandria, pero en la categoría 3 se incluyeron nidos donde el parasitismo ocurrió dos o tres días después de iniciada la puesta. Esta diferencia en la categorización de la latencia entre calandria y ratona se debió a que sólo hubo 3 nidos de ratona donde el huevo parásito fue puesto dos o tres días después de iniciada la puesta.

Para el análisis de las variables del sitio de nidificación, la categorización fue la siguiente: 1 si el nido fue parasitado el mismo día o un día después de iniciada la puesta, 2 si fue parasitado dos días después de iniciada la puesta, 3 si fue parasitado tres días después de iniciada la puesta, 4 si fue parasitado cuatro días después de iniciada la puesta y 5 si fue parasitado cinco o más días después de iniciada la puesta. El distinto criterio de categorización para latencia en el análisis de variables comportamentales y del sitio de nidificación se debió a

que de esta manera se pudo trabajar con categorías homogéneas en el número de nidos.

En la tabla 5.1. se presentan los tamaños muestrales para los análisis de la relación entre la latencia de parasitismo y las variables del sitio de nidificación o del comportamiento de los hospedadores.

Tabla 5.1. Número de nidos de Calandria Grande y de Ratona Común para cada una de las categorías de latencia de parasitismo, dependiendo de si el análisis realizado involucró a las variables del sitio de nidificación o a las comportamentales.

Categoría Latencia	Nidos en análisis de variables del sitio de nidificación		Nidos en análisis de variables comportamentales	
	Calandria	Ratona	Calandria	Ratona
1	12	6	4	2
2	13	7	7	3
3	8	5	6	3
4	6	4	4	-
5	9	7	3	-
Total	48	29	24	8

La intensidad de parasitismo, en los nidos de calandria, fue categorizada de la siguiente manera: A) para el análisis del sitio de nidificación: 1: casos en los que hubo sólo un huevo parásito, 2: casos en los que hubo dos huevos parásitos, 3: casos en los que hubo tres huevos parásitos, y 4: casos en los que hubo 4, 5 o 6 huevos parásitos, y B) para el análisis de comportamiento; 1: casos en los que hubo sólo un huevo parásito, 2: casos en los que hubo dos huevos parásitos, y 3: casos en los que hubo 3, 4, 5 o 6 huevos parásitos. En los nidos de ratona, sólo se trabajó con dos categorías; 1: parasitismo simple, y 2: parasitismo múltiple (dos o más huevos parásitos).

En la tabla 5.2. se presentan los tamaño muestrales para los análisis de la relación entre intensidad de parasitismo y variables del sitio de nidificación o del comportamiento de los hospedadores.

Tabla 5.2. Número de nidos de Calandria Grande y de Ratona Común para cada una de las categorías de intensidad de parasitismo, dependiendo de si el análisis realizado involucra a la variables del sitio de nidificación o a las comportamentales.

Categoría Intensidad	Nidos en análisis de variables del sitio de nidificación		Nidos en análisis de variables comportamentales	
	Calandria	Ratona	Calandria	Ratona
1	23	8	11	3
2	8	13	4	5
3	7	-	6	-
4	8	-	-	-
Total	46	21	21	8

5.2.5. Análisis estadístico

Para evaluar si los hospedadores se comportaban de manera diferencial hacia los modelos de hembra de Tordo Renegrado y de Picabuey, se realizaron tests de Student para comparaciones apareadas. Para determinar la importancia relativa de las variables del sitio de nidificación y de las variables comportamentales sobre el parasitismo, la latencia, y la intensidad de parasitismo, se utilizaron regresiones logísticas y regresiones Poisson (dependiendo de si la variable tomaba dos o más valores). Para las regresiones Poisson, se realizó la corrección para sobredispersión utilizando los valores de χ^2 de Pearson (McCullagh y Nelder 1989).

5.3. Resultados

5.3.1. Respuesta comportamental hacia la hembra parásita

Se analizó si el tiempo que los hospedadores permanecían a menos de cincuenta centímetros de los modelos difería entre la hembra parásita y la especie control (Picabuey), y si la cantidad de agresiones de los hospedadores hacia los modelos difería entre el parásito y el control.

En 11 de 15 nidos de calandria los hospedadores presentaron algún tipo de respuesta agonista ante la presencia de los modelos, en tres casos los individuos volvieron al nido pero no variaron su comportamiento frente a la presencia de los modelos y en un caso no regresaron al nido en los treinta minutos siguientes al inicio del ensayo. El tiempo que las calandrias pasaron a menos de cincuenta centímetros del modelo de hembra de tordo fue significativamente mayor al que pasaron cerca del modelo de Picabuey (hembra parásita: 87.09 ± 19.97 segundos, hembra de Picabuey: 16.82 ± 6.18 segundos, $t = 3.27$, $P < 0.01$, $gl = 10$). También se observó una diferencia marginalmente significativa entre modelos en el número de agresiones (hembra parásita: 4.00 ± 1.91 , hembra de Picabuey: 0.55 ± 0.31 , $t = 2.06$, $P = 0.066$, $gl = 10$).

El mismo experimento fue realizado en veinte nidos de ratona, registrándose respuesta por parte de los hospedadores en catorce de ellos. En cinco casos los hospedadores volvieron al nido pero no mostraron un cambio en su comportamiento frente a la presencia de los modelos y en el caso restante no regresaron hasta luego de treinta minutos después del inicio del ensayo. El tiempo que las ratonas pasaron a menos de cincuenta centímetros del modelo de hembra parásita fue significativamente mayor que el que pasaron cerca del modelo de Picabuey (hembra parásita: 111.50 ± 29.96 segundos, hembra de Picabuey: 25.71 ± 12.74 segundos, $t = 2.71$, $P < 0.05$, $gl = 13$). No se detectaron diferencias significativas en la cantidad de agresiones de las ratonas hacia los modelos del parásito y del Picabuey (hembra parásita: 1.50 ± 1.20 , hembra de Picabuey: 0.71 ± 0.58 , $t = 0.56$, $P = 0.58$, $gl = 13$).

Los hospedadores de los nidos de calandria que fueron parasitados durante la puesta pasaron menos tiempo a menos de cincuenta centímetros del modelo parásito que los de los nidos que no fueron parasitados, pero la diferencia fue sólo marginalmente significativa (nidos parasitados: 30.5 ± 15.1 segundos, $n = 4$, nidos no parasitados: 101.5 ± 12.5 segundos, $n = 2$, test de Mann-Whitney, $U' = 8$, $Z = -1.85$, $P = 0.06$).

El tiempo que las ratonas pasaron a menos de cincuenta centímetros del modelo de hembra parásito fue similar en nidos parasitados (147.3 ± 36.3 segundos, $n = 8$) y no parasitados (76.6 ± 55.1 segundos, $n = 5$, test de Mann-Whitney; $U' = 26$, $Z = -0.89$, $P = 0.37$).

5.3.2. Sitio de nidificación y parasitismo

No se detectó ninguna asociación significativa entre las variables del sitio de nidificación de las calandrias y la probabilidad de que el nido fuese parasitado durante la puesta (Regresión logística: Log-likelihood = -49.00, $\chi^2 = 2.08$; $P = 0.74$, $n = 75$, tabla 5.3.). El modelo nulo, sin la incorporación de las variables, logró clasificar el 61.3 % de los casos, y con las variables sólo llegó a explicar el 65 %, debido a que aunque los nidos parasitados durante la puesta ($n = 46$) fueron clasificados correctamente en un 97.8 % de los casos, sólo el 13.8 % de los nidos no parasitados durante la puesta ($n = 29$) fue clasificado correctamente.

Tabla 5.3. Valores de β , χ^2 y P de las variables independientes del modelo de regresión logística utilizado para el análisis de la asociación entre parasitismo y las características del sitio de nidificación de las calandrias ($n = 75$ nidos).

Variable	β	χ^2	P
Cobertura	0.01	0.37	0.55
Altura nido	-0.004	0.67	0.41
Aislamiento	0.00	0.43	0.51
Constante	0.23	0.02	0.89

En la tabla 5.4. se presentan las medias y errores estándar para cada una de las variables independientes utilizadas en el modelo de regresión logística.

Tabla 5.4. Medias y errores estándar de las variables del sitio de nidificación de nidos de Calandria Grande parasitados y no parasitados durante la puesta.

Variable	Nidos parasitados (n = 46)	Nidos no parasitados (n = 29)
Cobertura (%)	81.9 ± 1.8	79.8 ± 3.2
Altura nido (cm.)	146.0 ± 5.8	154.8 ± 9.6
Aislamiento (cm.)	299.0 ± 85.8	207.3 ± 84.4

Tampoco se detectó una asociación significativa en nidos de calandria entre la latencia de parasitismo y las variables del sitio de nidificación (regresión Poisson, Log-likelihood = -84.17, gl = 44, Pearson $\chi^2 = 34.86$, $P > 0.05$, tabla 5.5.) ni entre la intensidad de parasitismo y las variables del sitio de nidificación (regresión Poisson, Log-likelihood = -81.47, gl = 42, Pearson $\chi^2 = 31.12$, $P > 0.05$, tabla 5.6.). En el análisis de latencia de parasitismo en relación con las variables del sitio de nidificación, no fueron incorporados 7 nidos de calandria para los cuales, si bien se sabía que habían sido parasitados, no se registró el día exacto en que ocurrió el evento de parasitismo.

Tabla 5.5. Valores de los estimadores, sus errores estándar, χ^2 y P de las variables independientes de la regresión Poisson utilizada para analizar la relación entre la latencia de parasitismo y el sitio de nidificación de las calandrias (n = 48 nidos).

Variable	Estimador	χ^2	P
Cobertura	0.0004 ± 0.007	0.36	0.54
Altura nido	0.001 ± 0.001	0.80	0.37
Aislamiento	-0.000003 ± 0.0001	0.0006	0.98
Intercepción	0.48 ± 0.60	0.49	0.49

Tabla 5.6. Valores de los estimadores, sus errores estándar, χ^2 y P de las variables independientes de la regresión Poisson utilizada para analizar la relación entre la intensidad de parasitismo durante la puesta y el sitio de nidificación de las calandrias (n = 46 nidos).

Variable	Estimador	χ^2	P
Cobertura	0.002 ± 0.008	0.05	0.82
Altura nido	0.0008 ± 0.003	0.011	0.97
Aislamiento	0.00007 ± 0.0002	0.19	0.66
Intercepción	0.54 ± 0.70	0.61	0.43

En los nidos de ratona, el modelo de regresión logística de asociación entre las variables del sitio de nidificación y la probabilidad de parasitismo durante la puesta fue no significativo (Regresión logística: Log-likelihood = -31.66, $\chi^2 = 6.84$; P = 0.23, n= 52), si bien la variable largo de la abertura estuvo asociada significativamente con el parasitismo (tabla 5.7.). El modelo nulo, sin la incorporación de las variables, logró clasificar el 59.6 % de los casos mientras que con las variables sólo llegó a clasificar correctamente el 61.5 % de los casos, 38.1% de los nidos parasitados (n=21) y 77.4% de los no parasitados (n=31).

Tabla 5.7. Valores de β , χ^2 y P de las variables independientes del modelo de regresión logística utilizado para el análisis de la asociación entre parasitismo y las características del sitio de nidificación de la Ratona Común (n = 52 nidos).

Variable	β	χ^2	P
Largo abertura	0.09	4.51	0.03
Ancho abertura	-0.10	1.35	0.25
Distancia al borde del monte	-0.001	0.40	0.53
Ambiente		0.41	0.82
Ambiente: 1	0.45	0.26	0.61
Ambiente: 2	-0.02	0.001	0.98
Constante	0.54	0.02	0.90

En la tabla 5.8. se presentan los valores de las medias y errores estándar para cada una de las variables continuas utilizadas en el modelo de regresión logística.

Tabla 5.8. Medias y errores estándar de las variables continuas del sitio de nidificación de nidos de Ratona Común parasitados y no parasitados.

Variable	Nidos parasitados (n = 21)	Nidos no parasitados (n = 31)
Largo abertura (mm.)	43.76 ± 1.26	38.98 ± 1.77
Ancho abertura (mm.)	45.98 ± 0.97	46.63 ± 0.80
Distancia borde monte (cm.)	475.62 ± 84.10	534.81 ± 66.21

Cuando se eliminaron del modelo las variables ancho de abertura, distancia al borde del monte y ambiente, y sólo se dejó largo de abertura, el modelo fue significativo (Regresión logística: Log-likelihood = -32.97, $\chi^2 = 4.21$; P = 0.04, n = 52), pero éste sólo logró clasificar el 51.9 % de los casos y la significación de la variable fue marginal (Tabla 5.9.).

Tabla 5.9. Valores de β , χ^2 y P de la variable independiente largo de abertura y de la constante cuando el resto de las variables fueron eliminadas del modelo de regresión logística utilizado para el análisis de la asociación entre parasitismo y las características del sitio de nidificación de la Ratona Común (n = 52 nidos).

Variable	β	χ^2	P
Largo abertura	0.08	3.49	0.06
Constante	-3.55	4.10	0.04

Tampoco se detectó una asociación significativa en nidos de ratona entre la latencia de parasitismo y las variables del sitio de nidificación (regresión Poisson, Log-likelihood = -48.78, gl = 22, Pearson $\chi^2 = 19.40$; P > 0.05, tabla 5.10.), ni entre las variables del sitio de nidificación y la intensidad de parasitismo (Regresión logística: Log-likelihood = -11.06, $\chi^2 = 5.79$; P = 0.33, n = 21, tabla 5.11). El modelo nulo, sin la incorporación de las variables, logró clasificar el 61.9 % de los casos, mientras que con las variables llegó a clasificar

correctamente el 71.4 % de los casos, 50 % de los nidos con parasitismo simple (n = 8) y 84.6 % de los nidos con parasitismo múltiple (n= 13).

Tabla 5.10. Valores de los estimadores con sus errores estándar, χ^2 , y P de las variables independientes de la regresión Poisson utilizada para analizar la relación entre la latencia de parasitismo y el sitio de nidificación de las ratonas (n = 29).

Variable	Estimador	χ^2	P
Largo abertura	-0.01 ± 0.01	0.76	0.38
Ancho abertura	-0.007 ± 0.03	0.05	0.83
Distancia al borde del monte	-0.0002 ± 0.0004	0.30	0.58
Ambiente		0.55	0.76
Ambiente: 1	-0.13 ± 0.18	0.53	0.47
Ambiente: 2	0.07 ± 0.14	0.25	0.62
Constante	1.98 ± 1.29	2.34	0.12

Tabla 5.11. Valores de β , χ^2 y P de las variables independientes del modelo de regresión logística utilizado para el análisis de la asociación entre intensidad de parasitismo y las características del sitio de nidificación de la Ratona Común (n = 21 nidos).

Variable	β	χ^2	P
Largo abertura	-0.08	0.52	0.47
Ancho abertura	1.15	1.84	0.18
Distancia al borde del monte	-0.002	0.88	0.35
Ambiente		0.29	0.87
Ambiente: 1	-0.36	0.07	0.79
Ambiente: 2	-0.75	0.29	0.59
Constante	-48.26	1.74	0.19

En la tabla 5.12. se presentan los valores de las medias y errores estándar para cada una de las variables continuas utilizadas en el modelo de regresión logística.

Tabla 5.12. Medias y errores estándar de las variables continuas del sitio de nidificación de nidos de Ratona Común con parasitismo simple y múltiple.

Variable	Parasitismo simple (n = 8)	Parasitismo múltiple (n = 13)
Largo abertura (mm.)	43.43 ± 1.83	43.97 ± 1.74
Ancho abertura (mm.)	43.94 ± 2.36	47.24 ± 0.46
Distancia borde monte (cm.)	593.00 ± 187.58	403.39 ± 72.57

5.3.3. Comportamiento de los hospedadores y parasitismo

Al analizar la asociación entre el comportamiento de la pareja hospedadora y la probabilidad de parasitismo en nidos de calandria no se detectó ningún efecto significativo de las variables sobre la probabilidad de que el nido fuese parasitado durante la puesta (Regresión logística: Log likelihood = -20.59, $\chi^2 = 5.79$; P = 0.12, n = 32, tabla 5.13.). El modelo nulo, sin la incorporación de las variables, logró clasificar el 65.6 % de los casos mientras que con las variables sólo llegó a explicar el 68.8 % debido a que, aunque los nidos parasitados durante la puesta (n= 21) fueron clasificados correctamente en un 85.7 % de los casos, sólo el 36.4 % de los nidos no parasitados durante la puesta (n= 11) fueron clasificados correctamente.

Tabla 5.13. Valores de β , χ^2 y P de las variables independientes del modelo de regresión logística utilizado para el análisis de la asociación entre parasitismo y las variables comportamentales de la Calandria Grande (n = 32).

Variable	β	χ^2	P
Atención	-1.57	0.58	0.45
Actividad	-0.05	1.21	0.27
Agresión	-2.62	1.84	0.18
Constante	3.03	2.94	0.09

En la tabla 5.14. se presentan los valores de las medias y errores estándar para cada una de las variables continuas utilizadas en el modelo de regresión logística.

Tabla 5.14. Medias y errores estándar de las variables comportamentales de nidos de Calandria Grande parasitados y no parasitados.

Variable	Nidos parasitados (n = 21)	Nidos no parasitados (n = 11)
Atención (% tiempo)	0.62 ± 0.06	0.76 ± 0.05
Actividad (frecuencia)	15.73 ± 1.9	18.98 ± 2.7
Agresión (proporción)	0.09 ± 0.03	0.28 ± 0.12

Se detectó una asociación significativa en nidos de calandria entre la latencia de parasitismo y las variables comportamentales (tabla 5.15) a pesar que la significación global del modelo fue no significativa (regresión Poisson, Log-likelihood = -37.84, gl = 17, Pearson $\chi^2 = 8.30$, $P > 0.05$). Los nidos donde las parejas tuvieron una mayor frecuencia de movimientos tardaron más días en ser parasitados que aquellos nidos donde las calandrias tenían menor frecuencia de desplazamientos entre fuera y dentro del radio de 10 m. alrededor del nido (figura 5.3.). No se detectó una asociación entre la intensidad de parasitismo y las variables comportamentales (regresión Poisson, Log-likelihood = -48.90, gl = 17, Pearson $\chi^2 = 7.30$, $P > 0.05$, tabla 5.16).

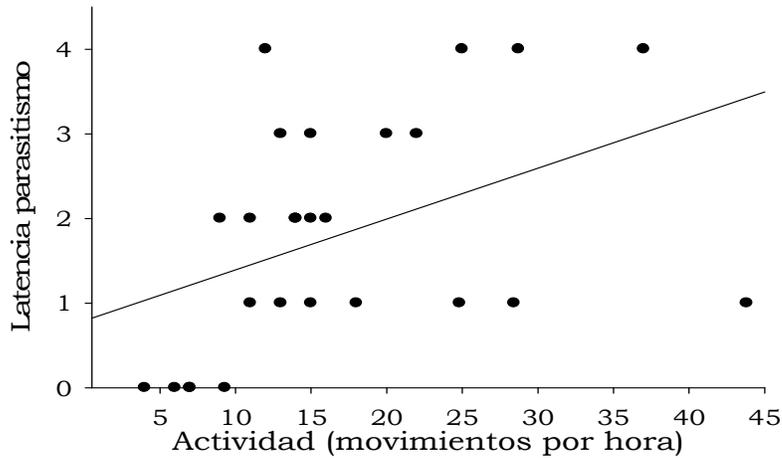


Figura 5.3. Latencia del parasitismo en nidos de Calandria Grande, calculada como los días entre la puesta del primer huevo del hospedador y el primer evento de parasitismo, en función de la actividad de los hospedadores medida como la cantidad de veces por hora que alguno de los miembros de la pareja ingresó o egresó en un círculo de 10 m. de radio cuyo centro era el nido.

Tabla 5.15. Valores de los estimadores, sus errores estándar, χ^2 y P de las variables independientes de la regresión Poisson utilizada para analizar la relación entre la latencia de parasitismo y el comportamiento de las calandrias (n = 24).

Variable	Estimador	χ^2	P
Agresión	-0.33 ± 0.92	0.13	0.72
Atención	-0.01 ± 0.41	0.00	0.98
Actividad	0.02 ± 0.01	5.01	0.03
Intercepción	1.03 ± 0.95	1.19	0.28

Tabla 5.16. Valores de los estimadores con sus errores estandar, χ^2 , y P de las variables independientes de la regresión Poisson utilizada para analizar la relación entre la intensidad de parasitismo y el comportamiento de las calandrias (n = 21).

Variable	Estimador	χ^2	P
Agresión	-0.94 ± 1.09	0.74	0.39
Atención	0.45 ± 0.48	0.87	0.35
Actividad	0.02 ± 0.01	3.17	0.08
Intercepción	0.98 ± 1.10	0.80	0.37

Al analizar la asociación entre el comportamiento de la pareja hospedadora y la probabilidad de parasitismo en nidos de ratona, no se detectó ningún efecto significativo de las variables sobre la probabilidad de que el nido fuese parasitado durante la puesta (Regresión logística: Log-likelihood = -8.19 , $\chi^2 = 0.95$; P = 0.81, n = 13, tabla 5.17.). El modelo nulo, sin la incorporación de las variables, logró clasificar el 61.5 % de los casos mientras que con las variables clasificó correctamente el mismo porcentaje de casos; 61.5 %, 87.5 % de los nidos parasitados (n = 8) y 20.0 % de los no parasitados (n = 5).

Tabla 5.17. Valores de β , χ^2 y P de las variables independientes del modelo de regresión logística utilizado para el análisis de la asociación entre parasitismo y las variables comportamentales de la Ratona Común (n = 13).

Variable	β	χ^2	P
Atención	1.37	0.20	0.66
Actividad	-0.01	0.01	0.93
Agresión	3.89	0.21	0.65
Constante	-0.19	0.01	0.92

En la tabla 5.18. se presentan los valores de las medias y errores estándar para cada una de las variables utilizadas en el modelo de regresión logística.

Tabla 5.18. Medias y errores estándar de las variables comportamentales de nidos de Ratona Común parasitados y no parasitados.

Variable	Nidos parasitados (n = 8)	Nidos no parasitados (n = 5)
Atención	0.45 ± 0.10	0.34 ± 0.09
Actividad	19.17 ± 3.15	17.47 ± 4.26
Agresión	0.09 ± 0.05	0.04 ± 0.03

No se detectó una asociación significativa en nidos de ratona entre la latencia de parasitismo y las variables comportamentales (regresión Poisson, Log-likelihood = -18.28, gl = 4, Pearson $\chi^2 = 1.34$, $P > 0.05$, tabla 5.19.). Tampoco se detectó ninguna asociación significativa entre las variables comportamentales de las ratonas y la intensidad de parasitismo (Regresión logística: Log-likelihood - 3.84, $\chi^2 = 2.90$; $P = 0.40$, $n = 8$, tabla 5.20.). El modelo nulo, sin la incorporación de las variables, clasificó el 62.5 % de los casos mientras que con las variables llegó a clasificar correctamente el 87.5 % de los casos, 66.7 % de los nidos con parasitismo simple ($n = 3$) y 100 % de los nidos con parasitismo múltiple ($n = 5$).

Tabla 5.19. Valores de los estimadores con sus errores estandar, χ^2 , y P de las variables independientes de la regresión Poisson utilizada para analizar la relación entre la latencia de parasitismo y el comportamiento de las Ratonas ($n = 8$).

Variable	Estimador	χ^2	P
Agresión	0.64 ± 1.62	0.16	0.69
Atención	0.56 ± 0.63	0.79	0.37
Actividad	-0.03 ± 0.02	2.76	0.10
Intercepción	1.08 ± 0.39	7.81	0.005

Tabla 5.20. Valores de β , χ^2 , y P de las variables independientes del modelo de regresión logística utilizado para el análisis de la asociación entre la intensidad de parasitismo y las variables comportamentales de la Ratona Común (n = 8).

Variable	β	χ^2	P
Atención	-2.03	0.28	0.59
Actividad	0.07	0.24	0.63
Agresión	-11.68	1.18	0.28
Constante	1.32	0.25	0.62

En la tabla 5.21. se presentan los valores de las medias y errores estándar para cada una de las variables continuas utilizadas en el modelo de regresión logística.

Tabla 5.21. Medias y errores estándar de las variables comportamentales de nidos de Ratona Común con parasitismo simple y múltiple.

Variable	Parasitismo simple (n = 3)	Parasitismo múltiple (n = 5)
Atención	0.59 ± 0.17	0.37 ± 0.12
Actividad	21.64 ± 4.52	17.68 ± 4.50
Agresión	0.18 ± 0.10	0.04 ± 0.04

5.4. Discusión

En este capítulo se pusieron a prueba las predicciones de cuatro hipótesis sobre las claves que utilizarían los tordos durante la búsqueda de los nidos de sus hospedadores. Como se concluyó en el capítulo 4, la presencia de los hospedadores no es imprescindible para que las hembras de Tordo Renegrado encuentren sus nidos. Sin embargo, el comportamiento de los individuos alrededor del nido, o ciertas características del sitio de nidificación, podrían facilitar o dificultar su encuentro influyendo sobre la probabilidad de parasitismo.

En el capítulo 2 se determinó que las hembras de Tordo Renegrado parasitan más frecuentemente los nidos de Calandria Grande que los de Ratona Común (sección 2.3.2.1.). Los resultados del presente capítulo muestran que ambos hospedadores pasaron más tiempo cerca del modelo parásito que del de la especie control, lo cual indicaría que existe un reconocimiento del parásito en ambos hospedadores. A su vez, las calandrias fueron más agresivas hacia el modelo del parásito que hacia el de la especie control, pero no se observó lo mismo en los nidos de ratona. Este resultado apoya la predicción de la hipótesis de clave de nidificación que postula que los hospedadores que responden más intensamente a la presencia del parásito son más parasitados que los que lo hacen con menor intensidad. La falta de una respuesta agresiva hacia los modelos por parte de las ratonas podría deberse a que como las ratonas poseen un menor tamaño corporal, no se acercaron lo suficiente como para entrar en contacto físico con ellos. La intensidad de la agresión del hospedador podría estar influenciada por el tamaño relativo del parásito respecto al hospedador (Neudorf y Sealy 1992). Si los dueños del nido poseen un pequeño tamaño corporal y tienen una baja probabilidad de frustrar el intento de parasitismo, minimizar su actividad alrededor del nido (pasar inadvertido) podría ser su mejor defensa (Grieff y Sealy 2000). El análisis intraespecífico de las respuestas comportamentales ante los modelos indica que la probabilidad de parasitismo en

calandria fue mayor en aquellos nidos donde los hospedadores pasaron menos tiempo cerca del modelo parásito, contradiciendo la predicción de la hipótesis de clave de nidificación. Debido a que el número de nidos con el que se contó para este análisis fue bajo, sería necesario aumentar el tamaño muestral para dar mayor fuerza a los resultados obtenidos. En los nidos de ratona, tampoco se cumplió la predicción de la hipótesis de clave de nidificación, ya que las parejas de nidos parasitados y no parasitados no mostraron diferencias ante la presencia de la hembra de Tordo Renegrado. Gill y col. (1997) tampoco hallaron evidencias a favor de la hipótesis de clave de nidificación. Estos autores no observaron diferencias en la respuesta de dos hospedadores del Tordo Cabeza Marrón ante la presencia de un modelo parásito a distintas distancias del nido entre parejas parasitadas y no parasitadas. Sin embargo, Folkers y Lowther (1985) realizaron un experimento en el que observaron que individuos de nidos no parasitados de *Agelaius phoeniceus* reaccionaron más intensamente ante la presencia de un modelo de Tordo Cabeza Marrón que aquellos individuos de nidos parasitados.

Es posible entonces que el comportamiento de las calandrias y las ratonas ante los parásitos actué a dos niveles diferentes sobre la respuesta de los tordos. A nivel interespecífico, la especie más agresiva (calandria), llamaría la atención de los parásitos más que la especie menos agresiva (ratona). A su vez, a nivel intraespecífico, las parejas de la Calandria Grande que defienden más sus nidos tendrían una menor probabilidad de que estos sean parasitados. Por otra parte, el tamaño de los hospedadores podría afectar la facilidad con que los parásitos localizan la zona en la cual buscar su nido. En este sentido, las calandrias, que son mucho más grandes que las ratonas, podrían llamar la atención de los parásitos más fácilmente. Además el comportamiento de defensa de los hospedadores ante la presencia de otras especies podría ser utilizado por los tordos como una clave para localizar el área de anidamiento. En tal sentido, cuando me acercaba a los territorios de calandria durante las visitas realizadas a sus nidos, observaba que éstas comenzaban a realizar vocalizaciones y comportamientos de alarma a 50 o más metros del nido. Por el contrario, las ratonas no reaccionaron ante mi presencia hasta que estaba muy cerca de sus nidos (alrededor de unos 5 m). Si esta diferencia comportamental se mantiene ante la presencia de aves o predadores, y es utilizada por los parásitos como clave, sería una posible explicación de la mayor frecuencia de parasitismo de las calandrias.

Uno de los supuestos de la hipótesis de clave de nidificación plantea que los hospedadores responden defensivamente hacia los tordos que se encuentran lejos de sus nidos. El segundo supuesto plantea que la defensa del nido se irá intensificando a medida que el parásito se encuentre más cerca del nido. En este trabajo no se evaluaron estos dos supuestos, pero sería de esperar que sí se cumplan en el caso de las calandrias, aunque no en el de las ratonas. A pesar de que Wiley (1988) observó que el 30 % de las visitas del Tordo Renegrado a los nidos de sus hospedadores estaban precedidas por la defensa del territorio hacia conespecíficos o individuos de otras especies, en este trabajo no se halló una diferencia en la respuesta frente a la presencia de otras especies entre las parejas parasitadas y las no parasitadas para ninguna de las dos especies hospedadoras.

Las calandrias construyen nidos abiertos y las ratonas utilizan cavidades para realizar los suyos. Podría ocurrir que la frecuencia de parasitismo en ambos hospedadores esté asociada al tipo de nido. Sin embargo, Wiley (1998) no encontró un efecto del tipo de nido sobre la probabilidad de que estos sean parasitados, en un estudio llevado a cabo sobre 38 especies, en dos sitios en Puerto Rico.

La actividad de las calandrias en los alrededores del nido estuvo asociada positivamente con la latencia de parasitismo. Cuanto mayor fue la frecuencia de ingresos y egresos al círculo de 10 m. de radio que rodeaba el nido, más tiempo transcurrió hasta que sus nidos fueron parasitados por las hembras de Tordo Renegrado. Este resultado contradice la predicción de la hipótesis de actividad del hospedador que propone que los tordos son atraídos por el comportamiento de los hospedadores cerca del nido. Banks y Martin (2001), en un estudio en cuatro hospedadores del Tordo Cabeza Marrón, encontraron apoyo para esta hipótesis tanto a nivel interespecífico como intraespecífico. Ellos observaron que la frecuencia de parasitismo fue más alta en las especies que realizaron visitas más largas durante la construcción de sus nidos, eran más propensas a percharse cuando se acercaban a sus nidos, pasaron más tiempo cerca de sus nidos, y tenían machos con mayor tendencia a vocalizar cerca de los nidos. A la vez, a nivel intraespecífico, las parejas en las que las hembras pasaron más tiempo en el nido durante las visitas, y los machos cantaron más y estuvieron activos en un área más pequeña alrededor del nido, tuvieron mayor probabilidad de ser parasitados.

En este trabajo, la actividad se midió como el número de veces que los individuos se trasladaban entre un área cercana al nido y otra más alejada de

este. Por lo tanto, podría ocurrir que una mayor frecuencia de movimientos produzca un efecto de confusión en los tordos. Sería más fácil de localizar el nido si la pareja se moviese en sus cercanías y no si se aleja y se acerca de éste. El tiempo que los individuos permanecieron cerca del nido no afectó la probabilidad de parasitismo, pero esta variable no está relacionada necesariamente con la cantidad de movimientos de los individuos.

La hipótesis de proximidad a las perchas propone que las hembras parásitas poseen mayor facilidad de encontrar los nidos de su hospedador cuando pueden observarlos desde alguna percha cercana. A la vez, si el árbol donde fue construido el nido está aislado, los hospedadores podrían ver a los parásitos más fácilmente cuando estos se acercan al nido, a si lo hacen a través de árboles adyacentes. Sin embargo, en este trabajo, el grado de aislamiento del árbol donde estaba ubicado el nido no estuvo asociado con la probabilidad de parasitismo en los nidos de calandria. Estos resultados no apoyan la hipótesis de proximidad a las perchas. Por el contrario, Hauber y Russo (2000) y Cloetfelter (1998) hallaron que la cercanía a las perchas de los nidos del Gorrión Cantor *Melospiza melodia* y del Varillero de Ala Roja *Agelaius phoeniceus*, dos hospedadores del Tordo Cabeza Marrón, estaba asociada con la probabilidad de parasitismo. La diferencia entre los resultados de los estudios anteriores y este estudio podría deberse a que *Melospiza melodia* y *Agelaius phoeniceus* anidan en ambientes abiertos, con escasa presencia de árboles o perchas potenciales, mientras que el ambiente donde anidan las calandrias es bosque abierto por lo que sólo el 13 % de los nidos estuvo a más de 5 m. de otro árbol. Brittingham y Temple (1996) analizaron si la distancia de los nidos al árbol seco más próximo estaba relacionado con el parasitismo del Tordo de Cabeza Marrón. Estos autores no encontraron asociación entre las variables y atribuyeron este resultado a que su trabajo fue realizado, al igual que este estudio, en un ambiente forestado donde un árbol seco no provee mejores oportunidades de observación para los tordos que cualquier otro árbol.

La hipótesis de exposición del nido tampoco fue sustentada en ninguno de los dos hospedadores. Ni la cobertura y la altura de los nidos de calandria, ni el tipo de ambiente donde estaban ubicadas las cajas-nido de ratona se relacionaron con la probabilidad de parasitismo. A diferencia de estos resultados, Saunders y col. (2003) y Larison y col. (1998) sí encontraron evidencias a favor de la hipótesis de exposición del nido. En ambos trabajos, los nidos de *Melospiza melodia* más escondidos fueron también los menos parasitados. Larison y col.

(1998) propusieron que la cobertura lateral de los nidos podría impedir que las hembras del Tordo de Cabeza Marrón los encuentren y esto podría estar asociado con la no posibilidad de los parásitos de observar los movimientos del hospedador cerca del nido cuando este posee gran cobertura. Burhans (1997) encontró que los nidos de *Passerina cyanea* construidos en ambientes abiertos eran más parasitados si su cobertura era menor, pero esta relación no existía en los nidos de la misma especie construidos en ambientes forestados. La frecuencia de parasitismo del ambiente cerrado fue mayor a la de ambientes abiertos y el autor sugiere que si esto es debido a preferencias de hábitat por parte de los tordos, podría ocurrir que los nidos en el bosque sean tan vulnerables a los parásitos que la cobertura no haría diferencia en relación al parasitismo. Briskie y col. (1990) tampoco hallaron evidencias a favor de la hipótesis de exposición del nido ya que la cobertura de los nidos de *Melospiza melodia* no afectó la probabilidad de que estos fueran parasitados por el Tordo de Cabeza Marrón, y Banks y Martin (2001) no hallaron diferencias en la altura de los nidos parasitados y no parasitados de cuatro hospedadores del mismo parásito. Sin embargo, Brittingham y Temple (1996) en un estudio realizado sobre una comunidad de hospedadores de ambiente de bosque hallaron que los nidos parasitados eran aquellos con un dosel más abierto y sugirieron que esto podría deberse a la forma de buscar nidos de los tordos. Si los parásitos buscan sus nidos observando la actividad de los hospedadores, un dosel más abierto les permitiría observar y localizar los nidos más fácilmente. Sin embargo esto no fue lo que se observó en este estudio en los nidos de ratona, ya que su probabilidad de parasitismo fue similar con independencia de si las cajas estaban ubicadas en montes abiertos o cerrados, o en el borde.

La distancia entre el borde del monte y la caja-nido no afectó la probabilidad de parasitismo de los nidos de ratona. Existen trabajos que muestran que la intensidad de parasitismo está asociada a la proximidad del nido a un ambiente abierto o de borde (Brittingham y Temple 1983, Verner y Ritter 1983, Robinson y col. 1995, Evans y Gates 1997). Sin embargo, estos trabajos fueron realizados en ambientes boscosos, con grandes áreas cubiertas, donde los ambientes abiertos eran claros, rutas o cauces de arroyos. En el lugar de trabajo, los montes donde anidan los hospedadores estudiados son angostos, de no más de 100 m de ancho, y están rodeados por pastizales donde suelen verse a los tordos alimentándose cerca del ganado vacuno. Por lo tanto, prácticamente todo el monte podría funcionar como un ambiente de borde. Tal

vez por este motivo, no se encontraron diferencias entre los nidos de ratona construidos en cajas en el interior o en el borde de los montes.

El largo de la entrada de la cajas-nido parecería asociarse con la probabilidad de parasitismo de los nidos de ratona. El rango de valores que tomó esta variable fue entre 15.5 y 47.6 mm. Sin embargo, ninguno de los nidos parasitados tuvo un largo de abertura por debajo de los 31.6 mm. Este resultado indicaría que el diámetro de la apertura de la cavidad en la que nidifican está asociado positivamente con la probabilidad de parasitismo, debido a la dificultad de las hembras parásitas para entrar a sus cajas. Justamente, en cajas-nido donde se redujo la entrada a un diámetro de 3 cm., no se hallaron huevos puestos por hembras de Tordo Renegrado (capítulo 6, sección 6.2.2.).

Conclusiones

Los resultados de este capítulo indican que ambos hospedadores reconocen a las hembras de Tordo Renegrado. La especie más parasitada, la Calandria Grande, es también más agresiva ante la presencia del parásito que la menos parasitada, la Ratona Común. Este resultado apoya la hipótesis de clave de nidificación para explicar la manera en que los tordos buscan sus nidos. La actividad de las calandrias en los alrededores del nido estuvo asociada positivamente con la latencia de parasitismo, contradiciendo la predicción de la hipótesis de actividad del hospedador. El largo de la entrada de la cajas-nido parecería asociarse con la probabilidad de parasitismo de los nidos de ratona.

En el siguiente capítulo se analizará, de manera experimental y correlacional, el efecto de la sincronización entre el parasitismo y la puesta del hospedador, y del comportamiento de picadura y destrucción de huevos, sobre el éxito de eclosión y la supervivencia del pichón parásito en nidos de dos hospedadores que difieren en tamaño corporal y periodo de incubación.

Capítulo 6

Beneficios del comportamiento de picadura de huevos y sincronización del parasitismo en dos hospedadores de distinto tamaño corporal y periodo de incubación.

6.1. Introducción

El éxito reproductivo de los tordos parásitos depende, entre otras cosas, de que su huevo sea incubado el tiempo necesario para completar el desarrollo, y de que su pichón alcance el peso suficiente para abandonar el nido exitosamente. Existen dos comportamientos de las hembras parásitas que afectan tanto la probabilidad de eclosión de sus huevos, como la supervivencia de sus pichones. Uno de estos comportamientos es sincronizar su puesta con la del hospedador (Carter 1986, Kattan 1997). El tiempo de incubación de los huevos parásitos suele ser más corto que el de los hospedadores (Briskie y Sealy 1990, pero ver Mermoz y Ornelas 2004). Por lo tanto, los huevos sincronizados generalmente eclosionan antes que los huevos del hospedador (Kattan 1995). En estos casos, el aumento de peso que logra el pichón parásito antes del nacimiento de los pichones del hospedador le proporciona una ventaja en la competencia por alimento con estos (Payne 1977, Mermoz y Reboreda 2003). Sin embargo, una buena sincronización del parasitismo no es garantía de que el pichón parásito adquiera el tamaño suficiente para competir exitosamente con los pichones del hospedador. La duración del periodo de incubación y el tamaño del hospedador son también factores que influyen sobre el éxito de eclosión y la supervivencia del pichón de tordo. Mermoz y Reboreda (2003) hallaron que la supervivencia y el crecimiento de los pichones de Tordo Renegrido no fue afectada por la presencia

de pichones del Pecho Amarillo (*Pseudoleistes virescens*), un hospedador de mayor tamaño corporal. Esto se debe a que los huevos del hospedador poseen un periodo de incubación más largo que los del tordo y por lo tanto los huevos del parásito eclosionan uno o dos días antes que los huevos del hospedador. Al contrario, pichones de Tordo Renegrado criados en nidos de la Calandria Grande *Mimus saturninus* (Fraga 1985) y del Zorzal Colorado *Turdus rufiventris* (Lichtenstein 1998) tienen una baja tasa de supervivencia cuando son criados con pichones del hospedador. Ambos hospedadores, al igual que el Pecho Amarillo, son de mayor tamaño corporal que el parásito, pero poseen un periodo de incubación sólo levemente mayor al del parásito. Por lo tanto, si bien el parásito eclosiona un poco antes que el hospedador, al momento de la eclosión de los pichones del hospedador aún no alcanzó el tamaño corporal necesario como para poder competir exitosamente por el alimento en el nido.

El tamaño corporal del hospedador puede modificar el efecto de la sincronización del parasitismo sobre la supervivencia del tordo. En especies de pequeño tamaño, la eclosión temprana del parásito no sería crucial para su supervivencia ya que aunque el huevo parásito eclosione tardíamente en el nido, el pichón parásito tendrá una alta probabilidad de competir exitosamente por el alimento (Clark y Robertson 1981, Marvil y Cruz 1989, Petit 1991). Sin embargo, si el hospedador es de mayor tamaño corporal que el parásito, el nacer antes que los hospedadores es un factor importante para la supervivencia del parásito (Carter 1986, Peer y Bollinger 1997). Carter (1986) observó que en una comunidad de hospedadores del Tordo Bronceado (*Molothrus aeneus*) donde todos, salvo uno de los hospedadores, eran especies de mediano a gran tamaño, cuanto más tarde eclosionaba el tordo respecto a los pichones del hospedador, menor era su probabilidad de supervivencia.

El otro comportamiento de las hembras de tordo que afecta el éxito del pichón parásito es la picadura y perforación de los huevos del hospedador (Massoni y Reboreda 2002, Astié y Reboreda 2006). Los huevos del hospedador rotos por las picaduras del parásito suelen ser eliminados por los hospedadores durante la limpieza del nido (Kemal y Rothstein 1988). Esta disminución del volumen de la nidada podría aumentar la eficiencia de incubación y la probabilidad de que el huevo parásito eclosione (hipótesis de eficiencia de incubación; Davies y Brooke 1988, Sealy 1992). Sin embargo, el efecto de la disminución del número de huevos sobre la eficiencia de incubación puede depender del tamaño de los huevos del hospedador. Si el huevo parásito es el

más pequeño de la nidada, la probabilidad de que tenga contacto con el parche de incubación de la hembra es menor que para el resto de los huevos. En este caso, la reducción del número de huevos del hospedador puede tener un efecto mayor sobre el éxito de eclosión del huevo parásito que en hospedadores con huevos de menor tamaño que los del parásito (Wiley 1985, Peer y Bollinger 1997, 2000). Consistentemente con estas predicciones, Peer y Bollinger (1997) hallaron que el éxito de eclosión de huevos del Tordo de Cabeza Marrón en nidos de una especie de mayor tamaño corporal, es mayor en nidadas donde algunos de los huevos del hospedador fueron removidos. Coincidentemente, Wood y Bollinger (1997) y McMaster y Sealy (1997) al adicionar huevos de la misma especie parásita en nidos de hospedadores de tamaño menor o similar al del tordo, observaron que el éxito de eclosión del parásito no difirió entre los nidos donde habían removido huevos del hospedador y aquellos donde la nidada estaba completa.

Al picar huevos del hospedador la hembra parásita también disminuye la competencia por el alimento en el nido y aumenta la probabilidad de supervivencia de su pichón (hipótesis de reducción de la competencia; Friedmann 1929, Hoy y Ottow 1964, Scott 1977, Carter 1986, Mason 1986, Blankespoor y col. 1982, Sealy 1992). Este comportamiento debería ser más crítico para la supervivencia del pichón parásito en hospedadores de mayor tamaño, ya que en este caso los pichones del hospedador excluyen más fácilmente a los pichones de tordo en la competencia por alimento (Fraga 1985, Lichtenstein 1998), que cuando se trata de especies de menor tamaño corporal (Scott y Lemon 1996, Tuero 2004). Estudios recientes (Kilner 2003, Kilner y col. 2004) indican que cuando los pichones del Tordo de Cabeza Marrón comparten el nido con pichones del hospedador de menor tamaño, éstos no sólo no se perjudican por su presencia, sino que su probabilidad de sobrevivir aumenta. La explicación a este resultado aparentemente paradójico es que la presencia de los pichones del hospedador aumentaría la tasa de alimentación del parásito y en consecuencia éste crece más rápidamente.

La Calandria Grande y la Ratona Común son dos hospedadores frecuentes del Tordo Renegrido (capítulo 2) que difieren marcadamente en tamaño corporal. El objetivo de este capítulo es analizar en ambas especies 1) el efecto de la picadura de huevos, y 2) la sincronización entre el parasitismo y la puesta del hospedador. sobre el éxito de eclosión y la supervivencia del pichón parásito. Dado que en los nidos de calandria el huevo de tordo es el más pequeño y por lo

tanto el que posee menor probabilidad de estar en contacto con el parche de incubación de la hembra, se espera que el número de huevos de calandria presente en el nido afecte negativamente la probabilidad de eclosión del huevo parásito. Además, siendo el pichón de tordo más pequeño al nacer que los pichones de calandria, también se espera que un menor número de pichones de calandria en el nido aumente la probabilidad de supervivencia del parásito. Por el contrario, en los nidos de ratona, donde el huevo y el pichón de tordo tienen mayor tamaño que los huevos y pichones del hospedador, la cantidad de huevos y pichones del hospedador no debería afectar el éxito del parásito en el nido, tanto en la etapa de huevos como en la de pichones.

Por otro lado, el efecto de la sincronización del parasitismo con la puesta del hospedador debería ser más importante en los nidos de calandria que en los de ratona. Esto se debe a que la calandria posee un periodo de incubación sólo un día más largo que el de los tordos, por lo que los huevos mal sincronizados tienen una menor probabilidad de eclosión. En cambio, la ratona posee un periodo de incubación dos días más largo que el del tordo y por lo tanto sus huevos tienen una mayor probabilidad de eclosionar aún cuando son puestos finalizada la etapa de puesta del hospedador. Por otra parte, dado que al nacer los pichones de tordo son más pequeños que los de calandria, el eclosionar antes les permitiría poseer un peso adecuado para competir por el alimento una vez que nacen los pichones del hospedador. En los nidos de ratona, el tordo nace con una gran diferencia de peso a su favor respecto de los pichones del hospedador, por lo tanto la sincronización no debería afectar en forma importante la supervivencia del pichón de tordo.

Objetivo General

Analizar el efecto de la sincronización entre el parasitismo y la puesta del hospedador, y del comportamiento de picadura y destrucción de huevos, sobre el éxito de eclosión y la supervivencia del pichón parásito en nidos de dos hospedadores que difieren en tamaño corporal y periodo de incubación.

Objetivos particulares

El primer objetivo fue estudiar experimentalmente el efecto de la sincronización del parasitismo con la puesta del hospedador, y la picadura de huevos del hospedador por parte del parásito en dos especies hospedadoras: la Ratona Común y en la Calandria Grande. En particular se analizó:

- 1.1. el efecto de la sincronización de la puesta y del número de huevos del hospedador sobre el éxito de eclosión del pichón parásito.
- 1.2. el efecto de la sincronización en la eclosión y el número de pichones del hospedador sobre la supervivencia del pichón parásito.

El segundo objetivo fue analizar correlacionalmente la relación entre el número de huevos del hospedador y del parásito y el éxito de eclosión del huevo parásito, y entre el número de pichones del hospedador y del parásito y la supervivencia del pichón parásito. En particular se analizó en nidos no manipulados:

- 2.1. la relación entre: 1) la sincronización del parasitismo y el éxito de eclosión del pichón parásito, y 2) el número de huevos del hospedador y del parásito y el éxito de eclosión del pichón parásito.
- 2.2. la relación entre: 1) la sincronización de la eclosión de los pichones del parásito y del hospedador y la supervivencia del pichón parásito, y 2) el número de pichones del hospedador y del parásito y la supervivencia del pichón parásito.

El tercer objetivo fue discutir sobre el éxito reproductivo del tordo en nidos de calandria y ratona en relación con los comportamientos de sincronización del parasitismo y picadura de huevos descritos en el Capítulo 2.

6.2. Metodología

6.2.1. Diseño experimental

Para evaluar el éxito de eclosión y la supervivencia del pichón parásito en nidos de calandria y ratona se trabajó con cuatro grupos experimentales durante los estadíos de puesta-incubación y de pichones.

Para el análisis del éxito de eclosión los grupos experimentales fueron los siguientes: 1) nidos con tamaño de puesta del hospedador normal y parasitismo durante el periodo de puesta del hospedador, 2) nidos con tamaño de puesta del hospedador reducido y parasitismo durante el periodo de puesta del hospedador, 3) nidos con tamaño de puesta del hospedador normal y parasitismo luego de finalizado el periodo de puesta del hospedador, 4) nidos con tamaño de puesta del hospedador reducido y parasitismo luego de finalizado el periodo de puesta del hospedador.

En todos los nidos, se controló el día en que el huevo parásito era puesto en el nido y el número de huevos del hospedador con los que el huevo parásito compartió el nido durante la incubación. Los grupos donde el parasitismo ocurrió durante el periodo de puesta (a partir de aquí en adelante: huevo parásito bien sincronizado), fueron aquellos en los que el huevo de tordo fue puesto durante los días que duró la puesta del hospedador, lo que equivale a decir antes, o a lo sumo 1 día después, de iniciada la incubación. Esto se debe a que la incubación en calandria y ratona se inicia con la puesta del anteúltimo huevo del hospedador. En los grupos donde el huevo fue puesto luego de finalizado el periodo de puesta (de aquí en adelante huevo parásito mal sincronizado), éste se colocó en el nido aproximadamente 3 días después de iniciada la incubación (2 días después de terminada la puesta). Por la manera en que se calculó la variable sincronización, valores más altos implican que el huevo fue puesto más tarde en el nido. En relación al número de huevos, también se trabajó con dos categorías. La categoría correspondiente a tamaño de puesta del hospedador reducido fue 1 o 2 huevos en los nidos de calandria, y 3 huevos en los nidos de ratona. La

categoría tamaño de puesta del hospedador normal fue 3 o 4 huevos en nidos de calandria, y 4 o 5 huevos en nidos de ratona. El número de huevos con los que se trabajó en los grupos experimentales fue seleccionado para representar la media del tamaño de puesta de cada hospedador (puesta normal) y aproximadamente la mitad de ese valor (puesta reducida). Los grupos con sólo la mitad de los huevos de una nidada promedio representarían nidos donde ocurrieron eventos de picaduras y destrucción de huevos por parte de las hembras de tordo.

En la tabla 6.1. se presentan, para cada uno de los grupos, los valores medios de cada una de las variables con sus errores estándar y los tamaños muestrales.

Dado que en calandria el número de nidos experimentales en los grupos con puesta reducida fue pequeño, se incluyeron en el análisis de éxito de eclosión los nidos donde hubo dos huevos de tordo. De esa manera se logró un tamaño muestral mayor para estos grupos (Tabla 6.1.). Análisis correlacionales previos indicaron que no existen diferencias significativas en el éxito de eclosión del tordo entre nidos con parasitismo simple y doble (regresión logística: Log-likelihood = -11.85, $\chi^2 = 0.001$; $P = 0.97$).

Tabla 6.1. Tamaño de los grupos utilizados en el análisis de éxito de eclosión del parásito en nidos de Calandria Grande y Ratona Común. Para cada uno de los grupos se presentan las medias y errores estándar del número de huevos del hospedador y los días transcurridos entre el parasitismo y el inicio de la incubación.

	Grupo	N	Número de huevos del hospedador	Días entre el parasitismo y el inicio de la incubación
Calandria	Puesta normal – huevo parásito mal sincronizado	19	3.58 ± 0.12	2.63 ± 0.16
	Puesta normal – huevo parásito bien sincronizado	22	3.36 ± 0.11	0.09 ± 0.06
	Puesta reducida – huevo parásito mal sincronizado	5	1.8 ± 0.20	2.4 ± 0.25
	Puesta reducida – huevo parásito bien sincronizado	7	2.00 ± 0	0.14 ± 0.14
Ratona	Puesta normal – huevo parásito mal sincronizado	12	5.00 ± 0.00	2.67 ± 0.19
	Puesta normal – huevo parásito bien sincronizado	19	4.90 ± 0.07	0.16 ± 0.09
	Puesta reducida – huevo parásito mal sincronizado	17	3.12 ± 0.49	2.94 ± 0.16
	Puesta reducida – huevo parásito bien sincronizado	16	3.13 ± 0.13	0.06 ± 0.06

Para el análisis de éxito de supervivencia, los grupos experimentales fueron los siguientes: 1) nidos con número normal de pichones del hospedador y pichón parásito nacido de un huevo bien sincronizado, 2) nidos con número reducido de pichones del hospedador y pichón parásito nacido de un huevo bien sincronizado, 3) nidos con número normal de pichones del hospedador y pichón de tordo nacido de un huevo parásito mal sincronizado, 4) nidos con número reducido de pichones del hospedador y pichón parásito nacido de un huevo mal sincronizado.

En todos los nidos se controló el momento del nacimiento del pichón parásito y el del primer pichón del hospedador así como el número de pichones del hospedador. Los grupos donde el pichón parásito nació de un huevo bien sincronizado (a partir de aquí: pichón parásito bien sincronizado) estaban integrados por nidos donde el parasitismo se realizó durante la puesta del hospedador. En este caso, en los nidos de calandria, el pichón parásito nació antes o a lo sumo el mismo día que el primer pichón del hospedador. En los nidos de ratona, el pichón parásito nació antes que el primer pichón del hospedador (Tabla 6.2.). Esta diferencia en el momento en que nacieron los parásitos respecto al primer pichón del hospedador se debió a la diferencia entre los periodos de incubación de estas especies (Tordo Renegrado: 13 días, Calandria Grande: 14 días, y Ratona Común: 15 días, ver capítulo 2). Los grupos donde el pichón parásito nació de un huevo mal sincronizado (a partir de aquí: pichón parásito mal sincronizado) estaban integrados por nidos donde el parasitismo se realizó una vez finalizada la puesta del hospedador. En este caso, en los nidos de calandria, el pichón de tordo nació al menos un día después que el primer pichón del hospedador mientras que en los nidos de ratona el pichón parásito nació el mismo día o después que el primer pichón del hospedador. Por la manera en que se calculó la variable sincronización, valores más altos implican que el pichón nació más tarde en el nido. En relación al número de pichones del hospedador, también se trabajó con dos categorías. La categoría "número de pichones reducido" tuvo entre 1 y 2 pichones en calandria y entre 1 y 3 pichones en ratona. A su vez, la categoría "número de pichones normal" tuvo entre 3 y 4 pichones en calandria y entre 4 y 5 pichones en ratona. Las cantidades de pichones con las que se trabajó en los grupos experimentales fueron seleccionadas para representar la media del tamaño de la nidada de cada hospedador y la mitad de ese valor medio. Se consideró que el pichón de tordo sobrevivió en el nido si alcanzó la edad de nueve días (último día en que los pichones fueron pesados para disminuir la probabilidad de abandono prematuro del nido). La variable número de días que sobrevivió el tordo tomó un valor de 12 días para los casos en que el pichón de tordo abandonaba exitosamente el nido.

En la tabla 6.2. se presentan los valores medios con sus errores estándar para cada una de las variables y sus tamaños muestrales.

Tabla 6.2. Tamaño de los grupos utilizados en el análisis de éxito de supervivencia del parásito en nidos de la Calandria Grande y la Ratona Común. Para cada uno de los grupos se presentan las medias y errores estándar del número de pichones del hospedador y el tiempo transcurrido (en días) entre el nacimiento del parásito y el primer pichón del hospedador.

Grupo	N	Número de pichones del hospedador	Días entre la eclosión del tordo y el hospedador
Calandria	8	3.13 ± 0.13	1.75 ± 0.25
	6	3.83 ± 0.17	-1.00 ± 0.26
	7	1.71 ± 0.18	1.43 ± 0.30
	11	1.63 ± 0.15	-0.82 ± 0.30
Ratona	5	4.6 ± 0.25	0.75 ± 0.25
	5	4.6 ± 0.25	-2.00 ± 0.32
	7	2.00 ± 0.31	1.00 ± 0.31
	18	2.17 ± 0.19	-2.33 ± 0.20

A pesar de los esfuerzos por lograr que los nidos contaran con un número fijo de huevos y pichones del hospedador, y que el tiempo transcurrido entre el parasitismo y el inicio de la incubación o entre el nacimiento del pichón de tordo y el primer pichón del hospedador, fuese siempre el mismo dependiendo del grupo, lo que se obtuvo fueron rangos para cada una de las categorías de las variables que se deseaba estudiar. Por lo tanto, también se realizaron los análisis utilizando a las variables como continuas (ver Resultados).

6.2.2. Manipulación y registro de datos en los nidos experimentales

Los nidos utilizados en esta parte del trabajo corresponden a las temporadas 2004-2005 y 2005-2006. Estos fueron manipulados para que cumplan con las condiciones del experimento.

Los nidos de calandria fueron visitados diariamente desde la etapa de construcción. Una vez iniciada la puesta, los huevos que iban apareciendo, fuesen de tordo o de calandria, eran retirados y reemplazados por huevos de yeso. Los huevos naturales eran mantenidos en el laboratorio del sitio de estudio a temperatura ambiente. Esta manipulación fue la misma que se realizó en el experimento para evaluar la función de las picaduras (ver capítulo 4). En el grupo "número de huevos del hospedador normal" el último día de puesta (día 3), los tres primeros huevos de calandria eran devueltos a su nido original y se retiraba y reemplazaba el cuarto huevo que era devuelto al día siguiente. Si el grupo experimental era "número de huevos del hospedador reducido", sólo se devolvían dos huevos. En caso de que el nido correspondiese a la categoría "huevo parásito bien sincronizado", el huevo parásito era colocado el mismo día que se devolvían los huevos de calandria. Si el nido correspondía a la categoría "huevo parásito mal sincronizado", transcurrían tres días más antes de colocarlo en el nido. Los huevos de tordo eran obtenidos de los mismos nidos de calandria, donde aparecían a pesar de que los huevos del hospedador hubiesen sido cambiados por huevos de yeso. Esta manipulación evitaba que los huevos estuviesen expuestos durante la etapa de puesta, cuando ocurre el 74 % de los eventos de picaduras.

Los nidos de ratona también fueron visitados diariamente. Una vez iniciada la puesta se reducía la abertura de la caja-nido a un diámetro de 3 cm. mediante una goma. De esta forma se disminuyó la probabilidad de predación y se eliminó la posibilidad de que ingrese una hembra parásita y pique los huevos. Los huevos de tordo utilizados en el experimento provenían de nidos de ratona parasitados (nidos en los que no se había reducido la entrada) o de nidos de calandria. En la última visita, antes de que los pichones abandonen el nido, se removía la goma que reducía la apertura de la caja para que el pichón de tordo pudiese salir de ésta sin problemas.

Una vez eclosionados los huevos, se marcaba a cada uno de los pichones y se registraba su peso hasta el día nueve (el día cero correspondió al día de nacimiento del pichón). Si en el transcurso de ese periodo los pichones eran infectados por larvas de moscas (*Philornis seyuji*, Couri y col. 2005), éstas eran

retiradas utilizando una pinza. Ninguno de los pichones experimentales murió a causa de infección por larvas de *Philornis seguyi*. El objetivo de esta remoción fue eliminar un factor que pudiese influenciar la supervivencia de los pichones en el nido.

6.2.3. Análisis correlacional

Se analizó: a) la relación entre el éxito de eclosión del huevo de tordo con el tiempo transcurrido entre el parasitismo y el inicio de la incubación y con el número de huevos del hospedador y de tordo presentes en el nido, y b) la relación entre la supervivencia del pichón parásito con el tiempo transcurrido entre el nacimiento del parásito y de los pichones del hospedador y con el número de pichones del hospedador y de tordo presentes en el nido.

Los nidos con los que se trabajó corresponden a las temporadas 2002-2003 y 2003-2004. En estos nidos no se realizó ninguna manipulación y por lo tanto no se controló el momento en que el huevo de tordo fue puesto en el nido, ni la cantidad de huevos de hospedador y de tordo con que fue incubado. Tampoco se realizaron manipulaciones en la etapa de pichones y por lo tanto no se controló el número de pichones de cada especie en el nido.

Para cada uno de los huevos parásitos se registró el número de días transcurridos entre el inicio de la incubación y la puesta del huevo, y el número de huevos de hospedador y de tordo con que compartía el nido. En este caso se evaluó si el huevo parásito eclosionó o no. En los casos en que en el nido hubo más de un huevo parásito, para realizar los análisis sólo se utilizó uno de ellos seleccionado al azar. Cuando se analizó el éxito de eclosión del huevo parásito en los nidos de ratona, se utilizó el número de huevos del hospedador y del parásito como dos variables independientes, ya que el tamaño de ambos tipos de huevos es muy diferente (huevo de ratona: 17.5 x 13.1, 1.50 cm³, huevo de tordo: 23.9 x 18.8, 4.32 cm³) mientras que en los nidos de calandria, se unificaron ambas variables y se construyó una nueva denominada número de huevos totales, debido a que el tamaño de los huevos no difiere tanto entre sí (huevo de Calandria: 28.3 x 20.4, 5.93 cm³).

Para cada uno de los pichones parásitos se registró el número de días transcurridos entre su nacimiento y la del primer pichón del hospedador y el número de pichones del hospedador y de tordo con quien compartió el nido. En este caso se evaluó la supervivencia del parásito hasta el noveno día y se asumió, al igual que con los nidos experimentales, que los pichones que alcanzaron esa

edad abandonaron exitosamente el nido. Si en el nido había más de un pichón parásito, para realizar los análisis sólo se utilizó uno de ellos seleccionado al azar.

6.3. Resultados

6.3.1. Análisis experimental del éxito de eclosión y la supervivencia del parásito

6.3.1.1. Éxito de eclosión del parásito

Nidos de Calandria Grande

Al realizar los análisis utilizando a las variables como categóricas, tal cual lo planteado en el diseño experimental, el éxito de eclosión no se relacionó ni con la categoría del tamaño de puesta, ni con la categoría de la sincronización del huevo parásito (Regresión logística: Log-likelihood = -12.68, $\chi^2 = 3.00$; P = 0.22, tabla 6.3.), siendo la proporción de huevos parásitos que eclosionó similar en los cuatro grupos experimentales (tabla 6.4.). Para este análisis se utilizaron nidos con parasitismo simple y doble (N = 53), y los resultados no difirieron cualitativamente respecto al análisis realizado con los nidos donde sólo había un huevo parásito. En los casos en que se usaron nidos con parasitismo doble sólo se consideró un huevo de tordo. En los cuatro grupos sólo 4 de los 53 huevos no eclosionaron.

Tabla 6.3. Valores de β , χ^2 y P de las variables independientes del modelo de regresión logística utilizado para el análisis del éxito de eclosión del parásito. Los datos corresponden a 53 nidos experimentales de Calandria Grande donde se controló el día en que era puesto el huevo parásito respecto al inicio de la incubación y el número de huevos del hospedador con que era incubado.

Variable	β	χ^2	P
Tamaño de puesta del hospedador	-12.01	0.001	0.13
Sincronización del huevo parásito	-1.05	0.76	0.38
Constante	14.9	0.002	0.97

Tabla 6.4. Éxito de eclosión del parásito (\pm ES) y tamaño muestral en los cuatro grupos experimentales de nidos de Calandria Grande. El éxito fue calculado como el número de nidos donde eclosionó el huevo parásito sobre el número de nidos totales del grupo.

Grupo	Éxito de eclosión del parásito	N
Puesta reducida – huevo parásito bien sincronizado	1.00 \pm 0.00	7
Puesta normal – huevo parásito bien sincronizado	0.86 \pm 0.08	22
Puesta reducida – huevo parásito mal sincronizado	1.00 \pm 0.00	5
Puesta normal – huevo parásito mal sincronizado	0.95 \pm 0.05	19

Al realizar los análisis utilizando a las variables independientes como continuas no se hallaron diferencias cualitativas con los resultados anteriores (Regresión logística: Log-likelihood = -12.57, $\chi^2 = 3.22$; P = 0.20, n = 53).

Nidos de Ratona Común

Se analizó la asociación entre el éxito de eclosión del tordo con la categoría del tamaño de puesta y con la categoría de la sincronización del huevo parásito. El modelo de regresión logística fue no significativo (Log-likelihood = -32.16, $\chi^2 = 2.92$, P = 0.23, n = 64). En 14 de los 64 casos no eclosionó el huevo parásito. Ninguna de las variables se relacionó con la proporción de huevos parásitos que eclosionaron (tabla 6.5.) y esta fue similar en los cuatro grupos experimentales (tabla 6.6.).

Tabla 6.5. Valores de β , χ^2 y P de las variables independientes del modelo de regresión logística utilizado para el análisis del éxito de eclosión del parásito. Los datos corresponden a 64 nidos experimentales de Ratona Común donde se controló el día en que era puesto el huevo parásito respecto al inicio de la incubación y el número de huevos del hospedador con que era incubado.

Variable	β	χ^2	P
Tamaño de puesta del hospedador	0.35	0.31	0.58
Sincronización del huevo parásito	0.97	2.28	0.13
Constante	0.65	1.84	0.18

Tabla 6.6. Éxito de eclosión del parásito (\pm ES) y tamaño muestral en los cuatro grupos experimentales de nidos de Ratona Común. El éxito fue calculado como el número de nidos donde eclosionó el huevo parásito sobre el número de nidos totales del grupo.

Grupo	Éxito de eclosión del parásito	n
Puesta reducida – huevo parásito bien sincronizado	0.81 \pm 0.10	16
Puesta normal – huevo parásito bien sincronizado	0.90 \pm 0.07	19
Puesta reducida – huevo parásito mal sincronizado	0.71 \pm 0.11	17
Puesta normal – huevo parásito mal sincronizado	0.67 \pm 0.14	12

Al realizar los análisis utilizando a las variables independientes como continuas, no se hallaron diferencias cualitativas con los resultados anteriores (Regresión logística: Log-likelihood = -32.07, $\chi^2 = 3.10$; P = 0.21, n = 64).

6.3.1.2. Supervivencia y crecimiento del parásito

Nidos de Calandria Grande

Se analizó la supervivencia del pichón parásito en nidos de calandria en relación a la categoría del número de pichones del hospedador y a la categoría de la sincronización del pichón parásito. El éxito de supervivencia del parásito no fue afectado por el número de pichones del hospedador con que compartió el nido, pero sí con el tiempo que transcurrió entre el nacimiento del parásito y el nacimiento del primer pichón del hospedador (Regresión logística: Log-likelihood = -16.61, $\chi^2 = 11.01$, $P = 0.004$, $n = 32$, tabla 6.7.). Los tordos tuvieron una probabilidad menor de sobrevivir en los nidos de calandria si nacían después del primer pichón del hospedador que si nacían antes o el mismo día (Tabla 6.8.).

Tabla 6.7. Valores de β , χ^2 y P de las variables independientes del modelo de regresión logística utilizado para el análisis del éxito de supervivencia del parásito. Los datos corresponden a 32 nidos experimentales de Calandria Grande, donde se controló el día en que eclosionaba el parásito respecto al hospedador y el número de pichones del hospedador.

Variable	β	χ^2	P
Número de pichones del hospedador	-1.32	2.26	0.13
Sincronización del pichón parásito	2.23	6.48	0.01
Constante	-0.81	1.25	0.26

Tabla 6.8. Éxito de supervivencia del pichón parásito (\pm ES) y tamaño muestral en los cuatro grupos experimentales de nidos de Calandria Grande. El éxito fue calculado como el número de nidos donde sobrevivió el pichón parásito sobre el número de nidos totales del grupo.

Grupo	Éxito de supervivencia del parásito	n
Número de pichones del hospedador reducido – pichón parásito bien sincronizado	0.73 ± 0.14	11
Número de pichones del hospedador normal – pichón parásito bien sincronizado	0.67 ± 0.21	6
Número de pichones del hospedador reducido – pichón parásito mal sincronizado	0.43 ± 0.20	7
Número de pichones del hospedador normal – pichón parásito mal sincronizado	0.00 ± 0.00	8

Se repitió el mismo análisis utilizando a las variables como continuas. Se analizó la supervivencia del tordo en función del número de días transcurridos entre el nacimiento del pichón parásito y el nacimiento del primer pichón del hospedador y del número de pichones del hospedador. Tanto la sincronización del pichón parásito, como el número de pichones estuvieron asociadas con la supervivencia del parásito (Regresión logística: Log-likelihood = -22.12, $\chi^2 = 16.13$, $P < 0.001$, $n = 32$, tabla 6.9.). En este caso, los resultados difirieron de los obtenidos al trabajar con ambas variables independientes como categóricas, donde sólo la sincronización del pichón parásito se relacionó con la supervivencia.

Tabla 6.9. Valores de β , χ^2 y P de las variables independientes del modelo de regresión logística utilizado para el análisis del éxito de supervivencia del parásito. Los datos corresponden a 32 nidos de Calandria Grande donde se controló el día en que nacía el pichón parásito respecto al nacimiento del primer pichón del hospedador y el número de pichones del hospedador. En este análisis las variables independientes fueron continuas.

Variable	β	χ^2	P
Número de pichones del hospedador	-0.98	3.70	0.05
Sincronización del pichón parásito	-1.28	6.29	0.01
Constante	2.58	3.42	0.06

Al analizar el número de días que sobreviven en el nido los pichones en cada uno de los grupos experimentales, se encontraron diferencias significativas entre grupos (prueba de Kruskal-Wallis; $H = 17.6$; $P < 0.001$, tabla 6.10.). El análisis de contrastes indicó que hubo diferencias significativas entre: 1) el grupo pichón sincrónico-pichones del hospedador reducido con pichón no sincrónico- pichones del hospedador normal ($P < 0.05$), y 2) el grupo pichón sincrónico- pichones del hospedador normal con pichón no sincrónico- pichones del hospedador normal ($P < 0.05$), indicando que la sincronización del pichón parásito sería el factor que afecta en mayor grado la supervivencia del tordo. Sin embargo, cuando se analizó la cantidad de días que viven los pichones no sincrónicos en nidos con número de pichones del hospedador normal y reducido, se encontró una diferencia marginalmente significativa (prueba de Mann-Whitney; $U = 13$; $Z = -1.8$; $P = 0.07$). Este resultado indicaría que el número de pichones del hospedador, bajo ciertas condiciones, también influye en la supervivencia del parásito.

Tabla 6.10. Tamaños muestrales (N), medias y errores estándar del número de días que sobrevivieron los pichones parásitos en el nido, para cada uno de los grupos experimentales de Calandria Grande.

Grupos experimentales	N	Días de supervivencia del parásito
Número de pichones reducido – pichón parásito sincrónico	11	10.27 ± 0.81
Número de pichones normal – pichón parásito sincrónico	6	10.50 ± 0.96
Número de pichones reducido – pichón parásito no sincrónico	7	6.00 ± 1.84
Número de pichones normal – pichón parásito no sincrónico	8	2.13 ± 0.61

Al analizar la relación entre los días de supervivencia del pichón parásito y la sincronización, calculada esta última como los días transcurridos desde el nacimiento del primer pichón del hospedador hasta el nacimiento del pichón de tordo, se observó una asociación negativa significativa entre ambas variables (Correlación de Spearman, $r_s = -0.66$; $n = 32$; $Z = -4.22$; $P < 0.0001$, figura 6.1).

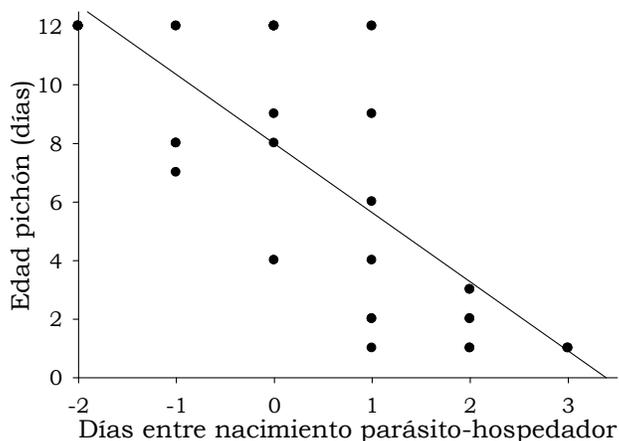


Figura 6.1. Días que sobrevivieron los pichones parásitos en los nidos de la Calandria Grande en función del número de días transcurridos entre el nacimiento del parásito y el nacimiento del primer pichón del hospedador. Cuando los pichones del Tordo Renegrado abandonaron el nido exitosamente la variable tomó el valor de 12 días.

Al analizar la relación entre días de supervivencia del parásito y número de pichones del hospedador, se encontró una asociación negativa, marginalmente significativa, entre ambas variables (Correlación de Spearman, $r_s = -0.33$; $n = 32$; $Z = -1.84$ $P = 0.066$, figura 6.2.).

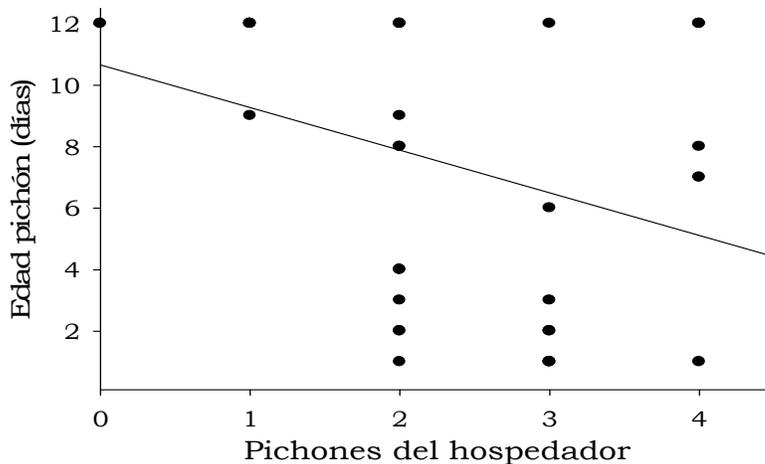


Figura 6.2. Días que sobrevivieron los pichones parásitos en los nidos de la Calandria Grande en función del número de pichones del hospedador que nacieron en el nido. Cuando los pichones del Tordo Renegrado abandonaron el nido exitosamente la variable tomó el valor de 12 días.

En el grupo de pichones no sincrónicos, sólo sobrevivió el pichón de tordo en 1 de 15 nidos. En este caso el pichón estuvo en un nido con un número de pichones del hospedador reducido, y alcanzó un peso corporal de 33.6 g al día nueve; un poco por debajo del rango de pesos alcanzado por los pichones parásitos sincrónicos (ver más abajo). Al comparar el peso que alcanzaron los pichones de tordo a los 9 días de edad en nidos sincrónicos con número de pichones del hospedador reducido (37.03 ± 2.55 , $n = 6$) y normal (35.25 ± 0.84 , $n = 4$), no se encontraron diferencias entre grupos (prueba de Mann-Whitney; $U = 10.5$; $Z = -0.3$; $P = 0.8$).

Nidos de Ratona Común

Al analizar el efecto del número de pichones del hospedador y la sincronización del nacimiento del pichón parásito sobre el éxito de supervivencia del parásito en nidos de ratona se observó que éste fue el mismo en todos los grupos (tabla 6.11.). Todos los tordos de los cuatro grupos experimentales sobrevivieron al menos hasta la edad de nueve días. Sólo uno de los pichones perteneciente al grupo de número de pichones del hospedador normal y pichón no sincrónico murió antes de abandonar el nido, pero como esto ocurrió a los 10 días de edad, por la forma en que fue calculado el éxito de supervivencia de ese grupo, éste también fue 1.

Tabla 6.11. Éxito de supervivencia del pichón parásito y tamaño muestral en los cuatro grupos experimentales de nidos de Ratona Común. El éxito fue calculado como el número de nidos donde sobrevivió el pichón parásito sobre el número de nidos totales del grupo.

Grupos experimentales	N	Éxito de supervivencia
Número de pichones reducido – pichón parásito sincrónico	18	1
Número de pichones normal – pichón parásito sincrónico	5	1
Número de pichones reducido – pichón parásito no sincrónico	7	1
Número de pichones normal – pichón parásito no sincrónico	5	1

El número de días que sobrevivieron los pichones en cada uno de los grupos tampoco difirió significativamente (tabla 6.12.). Sin embargo, al estudiar el peso del tordo a los nueve días, se halló que aunque este no fue afectado por la categoría de sincronización del pichón (ANOVA, $F_{1,23} = 0.1$, $P = 0.8$, $n = 27$), si lo fue por la categoría del número de pichones del hospedador ($F_{1,23} = 4.3$, $P = 0.05$, $n = 27$). Los tordos que pertenecieron al grupo con un número normal de pichones del hospedador alcanzaron un peso mayor al de los que pertenecieron al grupo con un número reducido de pichones del hospedador (tabla 6.12.). Si bien en todos los casos se supo la edad a la que llegaron los pichones, en

algunos casos éstos no fueron pesados el día nueve y es por esto que los tamaños muestrales de la variable peso son menores a los de la variable días de supervivencia (Tabla 6.12.).

Tabla 6.12. Medias, errores estándar y tamaños muestrales del número de días que sobrevivieron y el peso que alcanzaron los pichones parásitos al día 9 en cada uno de los grupos experimentales en nidos de Ratona Común. La variable días de supervivencia tomó el valor de 12 para los pichones que abandonaron exitosamente el nido.

Grupos experimentales	Días de supervivencia	SE	N	Peso	SE	N
Pocos pichones – pichón parásito sincrónico	12	0	18	37.66	1.73	12
Muchos pichones – pichón parásito sincrónico	12	0	5	42.76	1.92	5
Pocos pichones – pichón parásito no sincrónico	12	0	7	37.85	1.83	6
Muchos pichones – pichón parásito no sincrónico	11.60	0.40	5	41.38	0.57	4

El peso al que llegaron los pichones parásitos también fue mayor en los nidos de ratona donde sobrevivió un mayor número de pichones del hospedador (Correlación de Spearman: $r_s = 0.57$, $n = 24$, $Z = 2.73$, $P = 0.006$, figura 6.3.).

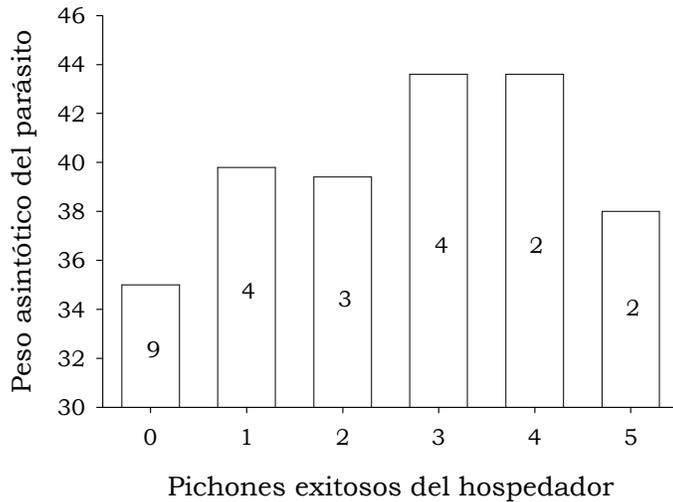


Figura 6.3. Peso de los pichones de Tordo Renegrido antes de abandonar el nido de Ratona Común en función del número de pichones del hospedador con los que compartieron el nido.

6.3.1.3. Supervivencia y peso del parásito en ambos hospedadores

En los nidos de Ratona, el porcentaje de pichones parásitos que sobrevivió fue significativamente mayor al que lo hizo en los nidos de Calandria (100 %, $n = 35$ vs. 48 %, $n = 31$, Test de Chi Cuadrado, $\chi^2_1 = 23.85$, $P < 0.0001$).

Cuando se analizó el peso promedio al que llegaron los pichones de tordo a la edad de nueve días no se hallaron diferencias significativas entre los pichones criados en nidos de calandria (36.07 ± 1.41 , $n = 11$) y ratona (39.20 ± 0.99 , $n = 27$, test de Student para muestras no apareadas, $t = -1.74$, $P = 0.09$).

6.3.2. Análisis correlacional del éxito de eclosión y la supervivencia del parásito

6.3.2.1. Éxito de eclosión del parásito

Nidos de Calandria Grande

Se analizó si la eclosión del huevo parásito en los nidos no manipulados de calandria, se relacionó con la sincronización del huevo parásito (días entre la puesta del huevo parásito y el inicio de la incubación) y/o con el número de huevos totales en el nido. El modelo de regresión logística fue significativo (Regresión logística: Log-likelihood = -10.54, $\chi^2 = 17.59$, $P < 0.001$, $n = 33$) siendo el 90.9 % de los casos clasificados correctamente. La sincronización del huevo parásito se asoció significativamente con la probabilidad de eclosión del tordo (tabla 6.13). Los huevos parásitos puestos más tarde en los nidos, tuvieron una menor probabilidad de eclosionar que aquellos puestos más tempranamente (tabla 6.14.).

Tabla 6.13. Valores de β , χ^2 y P de las variables independientes del modelo de regresión logística utilizado para el análisis del éxito de eclosión del parásito. Los datos corresponden a 33 nidos de Calandria Grande no manipulados.

Variable	β	χ^2	P
Sincronización del huevo parásito	-0.75	7.76	0.005
Número de huevos totales	-0.10	0.05	0.83
Constante	3.29	2.71	0.10

Tabla 6.14. Medias y errores estándar de las variables utilizadas para el análisis de asociación entre el éxito de eclosión del parásito y a) la sincronización del parasitismo y b) el número de huevos en el nido. El rango de días entre la puesta del huevo parásito y el inicio de la incubación varió entre 0 y 13 y el rango de número de huevos totales entre 1 y 7.

Variable	Eclosión huevo parásito (n = 24)	No eclosión huevo parásito (n = 9)
Puesta huevo parásito – inicio incubación	0.96 ± 0.21	5.89 ± 1.40
Número de huevos	3.88 ± 0.29	3.89 ± 0.51

Sin embargo, al repetir el mismo análisis descartando los huevos parásitos puestos 3 o más días después de iniciada la incubación; o sea, manteniendo el rango de sincronización del parasitismo utilizado en los grupos experimentales, sólo dos huevos no eclosionaron y el modelo dejó de ser significativo (Regresión logística: Log-likelihood = -5.20, $\chi^2 = 3.55$; P = 0.17, n = 25 huevos, Tabla 6.15. – Tabla 6.16.).

Tabla 6.15. Valores de β , χ^2 y P de las variables independientes del modelo de regresión logística utilizado para el análisis del éxito de eclosión del parásito. Los datos corresponden a 25 nidos de Calandria Grande no manipulados.

Variable	β	χ^2	P
Sincronización del huevo parásito	13.90	4.25 E ⁻⁴	0.98
Número de huevos totales	0.12	0.04	0.84
Constante	1.03	0.18	0.84

Tabla 6.16. Medias y errores estándar de las variables utilizadas en el análisis de asociación entre el éxito de eclosión del parásito y: a) la sincronización del parasitismo y b) el número de huevos en el nido. El rango de días entre la puesta del huevo parásito y el inicio de la incubación varió entre 0 y 3 y el rango de número de huevos totales entre 1 y 7.

Variable	Eclosión huevo parásito (n = 23)	No eclosión huevo parásito (n = 2)
Puesta huevo parásito – inicio incubación	0.83 ± 0.17	0.00 ± 0.00
Número de huevos totales	3.83 ± 0.30	4.00 ± 0.00

Nidos de Ratona Común

Se analizó si la eclosión del parásito en los nidos no manipulados de ratona, se relacionó con la sincronización del huevo parásito (días entre la puesta del huevo parásito y el inicio de la incubación), con el número de huevos de tordo y/o con el número de huevos de ratona en el nido. El modelo de regresión logística fue significativo (Regresión logística: Log-likelihood = -11.72, $\chi^2 = 11.21$, P = 0.01, n= 26) siendo el 80.8 % de los casos clasificados correctamente. La probabilidad de eclosión del tordo estuvo asociada con la sincronización de la puesta del huevo parásito y marginalmente asociada con el número de huevos del parásito en el nido (tabla 6.17.). Los huevos parásitos puestos más tarde en los nidos, y que compartieron el nido con uno o más huevos de tordo, tuvieron una menor probabilidad de eclosionar que aquellos puestos más tempranamente y que se incubaron sólo con los huevos del hospedador (tabla 6.18)

Tabla 6.17. Valores de β , χ^2 y P de las variables independientes del modelo de regresión logística utilizado para el análisis del éxito de eclosión del parásito. Los datos corresponden a 26 nidos de Ratona Común no manipulados.

Variable	β	χ^2	P
Sincronización huevo parásito	-0.27	4.73	0.03
Número de huevos hospedador	0.04	0.01	0.93
Número de huevos parásitos	-1.22	3.42	0.06
Constante	2.86	2.06	0.15

Tabla 6.18. Medias y errores estándar para cada una de las variables utilizadas al analizar la asociación entre el éxito de eclosión del parásito y a) la sincronización del parasitismo y b) el número de huevos del hospedador y del parásito. El rango de días entre la puesta del huevo parásito y el inicio de la incubación varió entre 0 y 16, el rango de número de huevos del hospedador entre 1 y 6, y el rango de número de huevos parásitos entre 0 y 3.

Variable	Eclosión huevo parásito (n = 16)	No eclosión huevo parásito (n = 10)
Puesta huevo parásito – inicio incubación	2.88 ± 0.74	7.90 ± 1.87
Número de huevos parásitos	0.63 ± 0.22	1.30 ± 0.15
Número de huevos hospedador	4.06 ± 0.30	4.00 ± 0.42

Sin embargo, al realizar el mismo análisis pero descartando los huevos parásitos puestos más allá de 3 días después de iniciada la incubación; o sea, manteniendo el rango de sincronización utilizado en los grupos experimentales, el modelo dejó de ser significativo (Regresión logística: Log-likelihood = -5.12, χ^2 = 3.80; P = 0.57, n: 13 huevos, tabla 6.19) y ninguna de las variables se relacionó con el éxito de eclosión del tordo (tabla 6.20.).

Tabla 6.19. Valores de β , χ^2 y P de las variables independientes del modelo de regresión logística utilizado para el análisis del éxito de eclosión del parásito. Los datos corresponden a 13 nidos de Ratona Común no manipulados.

Variable	β	χ^2	P
Sincronización del huevo parásito	0.76	0.71	0.40
Huevos hospedador	0.86	1.50	0.22
Huevos parásitos	-0.50	0.32	0.57
Constante	-1.93	0.37	0.54

Tabla 6.20. Medias y errores estándar de las variables utilizadas al analizar la asociación entre el éxito de eclosión del parásito y a) la sincronización del parasitismo y b) el número de huevos del hospedador y del parásito. El rango de días entre la puesta del huevo parásito y el inicio de la incubación varió entre 0 y 3, el rango de número de huevos del hospedador entre 1 y 6, y el rango de número de huevos parásitos entre 0 y 3.

Variable	Eclosión huevo parásito (n = 10)	No eclosión huevo parásito (n = 3)
Puesta huevo parásito – inicio incubación	1.00 ± 0.42	0.33 ± 0.33
Huevos parásitos	0.60 ± 0.31	1.30 ± 0.33
Huevos hospedador	4.20 ± 0.39	3.00 ± 1.00

6.3.2.2. Supervivencia del parásito

Nidos de Calandria Grande

Cuando se analizó la relación entre la supervivencia del pichón de tordo y a) el tiempo que transcurrió entre el nacimiento del primer pichón del hospedador y el pichón parásito y b) el número de pichones totales en el nido, el modelo fue significativo (regresión logística: Log-likelihood = -1.00, $\chi^2 = 16.75$; P = 0.0002, n:

14 pichones). Sin embargo, como los coeficientes de ambas variables tomaron valores muy altos, y en consecuencia también sus errores estándar, no fue posible obtener la significación de cada una de las variables en el modelo total (en estos casos, el estadístico toma un valor muy pequeño y esto lleva a no rechazar la hipótesis nula cuando en realidad es falsa). Por lo tanto, se estudió la diferencia entre grupos a través de la prueba de Mann Whitney. No existieron diferencias significativas en el tiempo entre el nacimiento del primer pichón del hospedador y el pichón parásito entre los pichones parásitos que sobrevivieron (-0.60 ± 0.22 , $n = 10$) y los que no sobrevivieron (0.50 ± 0.96 , $n = 4$, Mann Whitney U test: $U' = 28.00$, $Z = -1.13$, $P = 0.23$). Pero si se observaron diferencias en el número de pichones totales entre el grupo de parásitos que sobrevivieron (2.50 ± 0.27 , $n = 10$) y los que no sobrevivieron (4.25 ± 0.48 , $n = 4$, Mann Whitney U test: $U' = 36.50$, $Z = -2.33$, $P = 0.01$). En este análisis de supervivencia del tordo, la variable sincronización del pichón parásito tomó valores de -2 a 2, y la variable número de pichones totales de 1 a 5.

Nidos de Ratona Común

Nueve de diez pichones de tordo sobrevivieron en el nido hasta el noveno día. Por lo tanto, no fue posible realizar análisis estadísticos para detectar diferencias entre grupos, en relación con la sincronización del parásito y el número de pichones del hospedador y de tordo. A continuación (tabla 6.21.) se presentan los datos para cada una de las variables.

Tabla 6.21. Medias y errores estándar de las variables sincronización y número de pichones parásitos y del hospedador. El rango de días entre el nacimiento del parásito y el hospedador va de -4 a 1, el rango de pichones del hospedador va de 1 a 4, y el rango de pichones parásitos va de 0 a 1.

Variable	Supervivencia parásito (n = 9)	No supervivencia parásito (n = 1)
Nacimiento parásito – hospedador	-1.89 ± 0.72	1
Pichones parásitos	0.11 ± 0.11	1
Pichones hospedador	2.00 ± 0.33	2

6.4. Discusión

Los resultados obtenidos en los nidos experimentales indican que la sincronización del parasitismo no mejoró el éxito de eclosión de los huevos de Tordo Renegrado en ninguno de los hospedadores, pero si aumentó la supervivencia del pichón parásito en los nidos del hospedador de mayor tamaño corporal (Calandria Grande). En los nidos experimentales la sincronización entre parasitismo y puesta del hospedador fue mayor que en los nidos no manipulados. En el grupo experimental de huevos mal sincronizados, los huevos parásitos fueron puestos a lo sumo cuatro días después de iniciada la incubación y en su gran mayoría eclosionaron. Los pichones de tordo que nacieron de huevos no sincrónicos lo hicieron hasta tres días más tarde que el primer pichón del hospedador. Es probable que esos huevos hayan logrado eclosionar porque la hembra del hospedador, durante los primeros días luego de la eclosión, pasa gran parte del tiempo empollando a los pichones recién nacidos, ya que éstos aún no pueden controlar la temperatura corporal correctamente. De esta forma, la hembra contribuye a que se complete el desarrollo de huevos puestos una vez iniciada la incubación. Los huevos puestos cinco o más días después de iniciada la incubación en nidos no manipulados de calandria y los huevos puestos siete o más días después de iniciada la incubación en los nidos no manipulados de ratona, no eclosionaron, indicando que la ventana temporal que tendría la hembra de Tordo Renegrado para parasitar nidos es de hasta 4 días después de iniciada la puesta en nidos de calandria y de hasta 6 días después de iniciada la puesta en nidos de ratona.

La sincronización del parasitismo en los nidos experimentales afectó la probabilidad de supervivencia del pichón parásito en los nidos de calandria pero no en los de ratona. La mayoría de los pichones que sobrevivieron en los nidos experimentales de calandria nacieron antes o el mismo día que el primer pichón del hospedador. En los nidos no manipulados de calandria, la mayoría de los

parásitos que nacieron con poco tiempo de diferencia con el primer pichón del hospedador logró sobrevivir.

El periodo de incubación de los hospedadores influye sobre el éxito reproductivo del Tordo Renegrado, sobre todo en hospedadores de mayor tamaño corporal que el parásito. En los nidos del Pecho Amarillo (*Pseudoleistes virescens*), un hospedador de mayor tamaño pero con un periodo de incubación 2 días más largo que el del Tordo Renegrado, el pichón parásito nace en la mayoría de los casos antes que los pichones del hospedador y logra sobrevivir (Mermoz y Reboreda 2003). El tiempo que transcurre entre el nacimiento del pichón parásito y el pichón del hospedador permite que el tordo gane peso y compita adecuadamente por el alimento con los pichones del hospedador (Mermoz y Reboreda 2003). Esto no es lo que ocurre en los nidos del Zorzal Colorado *Turdus rufiventris* (Lichstentein 1998) o del Cardenal del Norte *Cardinalis cardinalis* (Scott y Lemon 1996) que poseen periodos de incubación similares al del parásito. En los nidos de estas especies, los pichones parásitos nacen casi al mismo tiempo que los del hospedador y una buena sincronización de la puesta no le confiere al parásito ventaja suficiente para compensar su menor tamaño. En consecuencia los parásitos mueren de hambre antes o inmediatamente después de abandonar el nido (Scott y Lemon 1996, Lichstentein 1998). El Tordo Renegrado posee un periodo de incubación en promedio dos días más corto que la Ratona Común, por lo tanto, no es sorprendente que no exista un efecto de la mala sincronización del parasitismo sobre el éxito de eclosión en los nidos experimentales. Sin embargo, en los nidos de ratona no manipulados, donde el rango de días entre la puesta del parásito y el inicio de la incubación fue más amplio, sí se observó una asociación entre sincronización del parasitismo y éxito de eclosión. En los nidos de la Ratona Común, el pichón parásito suele nacer antes que los pichones del hospedador, y su peso al nacer es mucho mayor al de éstos. Por lo tanto, la supervivencia del pichón parásito no depende del número de pichones del hospedador.

La remoción de huevos del hospedador debido a las picaduras no afectó la eficiencia de incubación en ninguno de los hospedadores. Este resultado no apoya a la hipótesis de aumento en la eficiencia de incubación. Esto es particularmente así en el caso de la Calandria Grande, donde los huevos del hospedador son más grandes que los del parásito y en consecuencia sería esperable que aumente el éxito de eclosión en los nidos donde hay menos huevos del hospedador (Peer y Bollinger 1997). Sin embargo, la reducción del número

de huevos de calandria no aumentó el éxito de eclosión del Tordo Renegrado siendo similar en nidadas de tamaño reducido y normal. Estos resultados son similares a los hallados en otros dos hospedadores de mayor tamaño corporal que el Tordo Renegrado: el Zorzal Chalchalero, *Turdus amaurochalinus* (Astié y Reboreda 2006) y el Pecho Amarillo, *Pseudoleistes virescens* (Mermoz y Reboreda 2003), donde el éxito de eclosión del tordo fue similar en nidos con un número de huevos del hospedador normal o reducido. Sin embargo, los resultados de este trabajo sí difirieron de los hallados por Peer y Bollinger (1997) quienes encontraron que el éxito de eclosión de los huevos del Tordo Cabeza Marrón (*Molothrus ater*) en nidos de un hospedador de mayor tamaño corporal, la Urraca Común (*Quiscalus quiscula*), fue más bajo en nidos con mayor número de huevos. La diferencia entre los resultados del presente trabajo y los de Peer y Bollinger (1997) podría deberse a que los huevos de la urraca son 120% más grandes que los del Tordo Cabeza Marrón, mientras que los de Calandria Grande son sólo un 37% más grandes que los del Tordo Renegrado. Por lo tanto, la remoción o picadura de huevos del hospedador podría mejorar la eficiencia de incubación de los huevos de tordo en hospedadores de tamaño mucho más grande que el parásito. Según la predicción de la hipótesis de eficiencia de incubación, el huevo parásito no debería ver afectada su probabilidad de eclosión en nidadas numerosas de un hospedador de pequeño tamaño. Por lo tanto, nuestros resultados en los nidos de ratona apoyan esta hipótesis debido a que el éxito de eclosión en esta especie fue el mismo en nidos con distinto tamaño de nidada. Los resultados de McMaster y Sealy (1997) obtenidos en un estudio realizado sobre el Tordo de Cabeza Marrón y uno de sus hospedadores de menor tamaño corporal, *Dendroica petechia*, tampoco mostraron diferencias en el éxito de eclosión del tordo entre nidos donde uno de los huevos del hospedador había sido removido y los que poseían la puesta completa.

La remoción de huevos del hospedador aumentó la supervivencia de los pichones del Tordo Renegrado en el hospedador de mayor pero no en el de menor tamaño corporal. Por lo tanto la hipótesis de reducción de la competencia obtuvo apoyo a través de estos resultados. El principal beneficio que obtendrían las hembras de tordo al picar huevos de calandria es el aumento en la probabilidad de supervivencia de sus pichones. Esta conclusión se desprende tanto de los resultados de los nidos experimentales como de los nidos donde no hubo manipulación del número de pichones. Astié y Reboreda (2006) también hallaron que los pichones del tordo tuvieron una mayor probabilidad de sobrevivir en

nidos de Zorzal Chalchalero con uno o ningún pichón del hospedador, o lo que es igual, en nidos donde dos o tres huevos del hospedador habían sido picados durante la etapa de puesta-incubación. Estos resultados difirieron de los de Mermoz y Rebores (2003) quienes encontraron que en el Pecho Amarillo la supervivencia y el crecimiento de los pichones de tordo no estuvo afectada por el número de pichones del hospedador. En esta especie, si bien los pichones del hospedador nacen con mayor peso que los del parásito, el parásito suele nacer uno o dos días antes que el primer pichón del hospedador. Por lo tanto, en la mayoría de los casos los pichones parásitos son los de mayor edad y tamaño corporal durante casi todo el tiempo que permanecen en el nido. En los nidos de calandria donde los pichones parásitos nacen uno o dos días antes que el hospedador, la proporción de pichones de tordo que mueren es de aproximadamente 30 %, o sea que es considerablemente más alta que la encontrada en los nidos de Pecho Amarillo, donde sólo 1 de los 28 pichones de tordo murió de hambre, y éste había nacido dos días después del primer pichón del hospedador (Mermoz y Rebores 2003). Una posible explicación para la diferencia en la tasa de supervivencia de los pichones de tordo entre nidos de Calandria Grande y Pecho Amarillo es que esta última especie posee ayudantes en el nido (Orians y col. 1977).

En los nidos de ratona, el número de pichones del hospedador que nacen y que sobreviven estuvo asociado positivamente con el peso de los pichones de tordo al momento de abandonar el nido. Este resultado contradice la hipótesis de reducción de la competencia pero apoya la hipótesis planteada por Kilner (2003). Esta autora postuló que los pichones del hospedador, a través del comportamiento de pedido de alimento (begging), aumentan la tasa de entrega de alimento por parte de los padres. Esto le permitiría al tordo, quien por tener un mayor tamaño corporal monopoliza el alimento, aumentar su tasa de crecimiento. Por el contrario, nuestros resultados difieren de los de Kattan (1996) quien estudió el parasitismo del Tordo Renegrido en nidos de la Ratona Común en Colombia. En su área de estudio, los pichones de tordo no difirieron en su tasa de crecimiento entre nidos donde estaban solos o en compañía de pichones del hospedador. La diferencia entre ambos resultados podría deberse a que Kattan sólo trabajó con 4 nidos en donde el pichón parásito compartió el nido con entre 1 y 3 pichones del hospedador. Además, tampoco realizó un análisis más detallado del peso alcanzado por el parásito en relación con el número de pichones de ratona en el nido.

La supervivencia de los pichones del Tordo Renegrado fue mayor en los nidos del hospedador más pequeño que en los del hospedador más grande. En los nidos de ratona, ninguno de los pichones de los nidos experimentales murió de hambre mientras que en los nidos de calandria la mortalidad fue de casi el 50 %. Trabajos anteriores hallaron que la supervivencia del Tordo Renegrado es baja en hospedadores de mayor tamaño corporal (Fraga 1985, Lichtenstein 1998, Astie y Reboresada 2006, pero ver Mermoz y Reboresada 2003). Debido a que el Tordo Renegrado suele parasitar especies de gran tamaño (Mason 1986, Wiley 1988) no se cuenta prácticamente con información sobre la supervivencia de esta especie en hospedadores de menor tamaño corporal. Mason (1986), en su estudio sobre la calidad de distintas especies como hospedadores del Tordo Renegrado, realizado al igual que el presente trabajo en las cercanías de la ciudad de Magdalena, halló que las especies de mayor tamaño eran preferidas como hospedadores. Él planteó que en un hospedador pequeño como el Chingolo (*Zonotrichia capensis*), podría producirse una intensa competencia entre pichones parásitos si nace más de un tordo en el nido, debido a que la capacidad de los hospedadores no podría cubrir la demanda nutricional de más de un pichón parásito. Los resultados de Fraga (1978) son coincidentes ya que este autor observó que los pichones de Tordo Renegrado sobrevivían en el nido si lo compartían con pichones de Chingolo, pero en los nidos donde nacía más de un pichón parásito, sólo sobrevivía uno de ellos. Además, Wiley (1986) en su estudio sobre 3 hospedadores del Tordo Renegrado en Puerto Rico, observó que la tasa de crecimiento de los pichones parásitos estuvo asociada positivamente con el tamaño de la especie hospedadora. A la vez, Mason (1986) observó que el parasitismo múltiple se produjo prácticamente sólo en nidos de los hospedadores de mayor tamaño. Por lo tanto, la menor frecuencia de parasitismo de los nidos de ratona (capítulo 2) a pesar de que su éxito de supervivencia fue mayor que en los nidos de calandria, podría deberse a que la presencia de más de un huevo parásito en el nido de ratona, equivaldría a una probabilidad casi nula de supervivencia para el tordo que eclosiona más tarde.

A la luz de estos resultados existiría una mayor presión de selección para sincronizar el parasitismo y picar huevos del hospedador, en el hospedador de mayor que en el de menor tamaño. En el capítulo 2 se determinó que la sincronización del parasitismo con la puesta del hospedador era mayor en los nidos de calandria que en los de ratona. También se observó que en los nidos de calandria el número de huevos picados fue mayor que en los nidos de ratona.

Debido a que las picaduras de los huevos del hospedador aumentan la probabilidad de abandono de los nidos (capítulo 3, Astié y Reboreda 2006) picar huevos del hospedador cuando esto no es necesario produciría un costo innecesario para los parásitos. Por lo tanto, las hembras del Tordo Renegrido podrían ajustar su comportamiento de picaduras en función del hospedador que utilizan. Ellas podrían destruir más huevos al parasitar los nidos de calandria que al parasitar nidos de ratona, ya que el beneficio de disminuir la competencia es alto en los nidos del hospedador de gran tamaño. La flexibilidad comportamental de las hembras de Tordo Renegrido podría ocurrir de dos maneras diferentes. Si las hembras de tordo son generalistas a nivel individual (i.e. una misma hembra parasita nidos de más de un hospedador), ella debería variar sus comportamientos de picadura y sincronización en función de la especie utilizada (presentaría un comportamiento flexible según las características del hospedador). Alternativamente, si las hembras de tordo son generalistas a nivel poblacional pero especialistas a nivel individual (i.e. una misma hembra parasita nidos de sólo un hospedador), distintas hembras parasitarían a hospedadores diferentes. En este caso podría pensarse en razas hospedador-específicas que presentarían comportamientos ajustados a las características del hospedador. Estudios moleculares recientes indican que existe una diferenciación genética entre las hembras de tordo que utilizan calandrias y ratonas como hospedadores (Mahler y col. 2007). El hecho de que los huevos de tordo encontrados en los nidos de calandria sean más grandes que los encontrados en los nidos de ratona (capítulo 2), sería una evidencia indirecta a favor de esta hipótesis. Estos resultados sugieren que las hembras que parasitan nidos de ratona no serían las mismas que las que utilizan los nidos de calandria. En este caso, la plasticidad comportamental no sería a nivel individual sino que distintas hembras se comportarían de manera diferente de acuerdo al hospedador que parasitan normalmente.

Conclusiones

La sincronización del parasitismo no mejoró el éxito de eclosión de los huevos de Tordo Renegrido en ninguno de los hospedadores, pero aumentó la supervivencia del pichón parásito en los nidos del hospedador de mayor tamaño corporal; la Calandria Grande. La remoción de huevos del hospedador debido a las picaduras no afectó la eficiencia de incubación en ninguno de los hospedadores pero

aumentó la supervivencia del pichón de Tordo Renegrado en el hospedador de mayor tamaño. En los nidos de ratona, el número de pichones del hospedador que nacen y que sobreviven estuvo asociado positivamente con el peso de los pichones de tordo al momento de abandonar el nido. Estos resultados sumados al hecho de que los Tordos Renegrados sincronizan mejor su puesta y destruyen más huevos del hospedador en los nidos de calandria que en los de ratona, podría sugerir que las hembras parásitas ajustan su comportamiento en función del hospedador que utilizan.

Capítulo 7

Conclusiones

Los nidos de la Calandria Grande y de la Ratona Común fueron frecuentemente parasitados por las hembras de Tordo Renegrido. Sin embargo, en los nidos de calandria la frecuencia e intensidad de parasitismo (74%, 2.1 - 2.5 huevos por nido) fue más alta que en los nidos de ratona (60%, 1.7 huevos por nido). En el presente trabajo se determinó que el éxito de nidificación del hospedador de mayor tamaño (Calandria Grande) fue casi la mitad que el del hospedador de menor tamaño (Ratona Común). El éxito del Tordo Renegrido también fue más alto en los nidos de ratona, donde el 23 % de los huevos puestos produjeron pichones exitosos, en comparación al 12 % de los nidos de calandria. El parasitismo estuvo asociado fuertemente con la picadura de huevos del hospedador que realizan las hembras parásitas al visitar los nidos. Además, la mayoría de los eventos de parasitismo se produjeron durante la puesta de los hospedadores, aunque en los nidos de calandria, el porcentaje de huevos puestos durante la puesta fue más alto (75 %) que en los nidos de ratona (56 %). En los nidos de calandria, la cantidad de huevos del hospedador picados por evento de parasitismo fue más alto que en los nidos de ratona, y los huevos parásitos puestos en los nidos del hospedador de mayor tamaño fueron más grandes y pesados.

Los costos para el hospedador en los nidos de calandria se debieron principalmente a la disminución del tamaño de la nidada a causa de las picaduras en los huevos del hospedador ocasionadas por las hembras parásitas. En los nidos de ratona, no sólo la supervivencia de los huevos, sino también el éxito de eclosión y la supervivencia de los pichones disminuyeron a causa del parasitismo y las picaduras. Además, en ambos hospedadores, una mayor intensidad de picaduras se reflejó en una mayor probabilidad de abandono de los nidos.

La buena sincronización del parasitismo en los nidos de Calandria Grande no fue explicada por la menor atención de la pareja hospedadora durante la puesta. Durante la etapa de incubación, la atención del nido sólo aumentó un 20-25 % en relación a la etapa de puesta, mientras que la puesta de huevos parásitos durante esta etapa fue tres veces menor que durante la etapa de puesta del hospedador. Para analizar la asociación entre la probabilidad de parasitismo con la actividad de los hospedadores y la información del estado de los huevos que los parásitos pueden obtener a través de las picaduras, se realizó un experimento en el que se manipularon ambas variables. De esta manera se obtuvieron cuatro grupos experimentales (con y sin actividad de los hospedadores, con huevos naturales y de yeso). El hecho de que las calandrias acepten los huevos de yeso, continúen con la puesta y se comporten normalmente, permitió obtener un grupo en el que la actividad de los hospedadores era normal pero en el que los tordos no pudieron obtener información del estado de incubación de los huevos. En este grupo la frecuencia de parasitismo fue la misma que en los nidos con actividad y huevos naturales. Por lo tanto se puede concluir que las picaduras no son esenciales en la decisión de parasitar un nido durante la etapa de puesta. Por otro lado, el registro de las picaduras (o las marcas que éstas dejan en los huevos de yeso) permitió determinar que los nidos sin actividad habían sido visitados por los tordos, aunque no fueron parasitados, indicando que la actividad de los hospedadores no es crucial para la localización de los nidos, pero sí para que las hembras parásitas decidan parasitarlos.

Ambos hospedadores reconocieron a la hembra de Tordo Renegrado en un experimento en el que se presentaban dos modelos, el de hembra parásita y el de una especie control. La especie más parasitada (calandria) fue también la más agresiva ante la presencia del parásito, apoyando la hipótesis de clave de nidificación para explicar la manera en que los tordos encuentran los nidos. La actividad de las calandrias en los alrededores del nido estuvo asociada positivamente con la latencia de parasitismo, contradiciendo la predicción de la hipótesis de actividad del hospedador. Las ratonas que construyeron nidos con una base suficientemente alta como para reducir la entrada de la caja-nido tuvieron una menor probabilidad de ser parasitadas, probablemente debido a que esta disminución en el tamaño de la entrada a la cavidad restringió el acceso de las hembras parásitas al nido.

El segundo experimento llevado a cabo durante este trabajo fue el que permitió determinar la importancia de los comportamientos de sincronización del parasitismo y de picadura de huevos sobre el éxito de eclosión y la supervivencia del parásito. En este experimento se formaron cuatro grupos de nidos en cada uno de los hospedadores en los que se manipuló durante la etapa de puesta-incubación el número de huevos con los que se incubaba el huevo parásito y el momento en que éste era puesto en el nido. Luego, durante la etapa de pichones se manipuló el número de pichones del hospedador con los que el parásito compartía el nido y el momento en que éste eclosionaba respecto al primer pichón del hospedador. En total se trabajaron con ocho grupos experimentales durante la etapa de huevos y otros ocho grupos durante la etapa de pichones. Los resultados indicaron que la sincronización del parasitismo no mejoró el éxito de eclosión de los huevos de Tordo Renegrado en ninguno de los hospedadores, pero sí aumentó la supervivencia del pichón parásito en los nidos del hospedador de mayor tamaño corporal (calandria). Además, la remoción de huevos del hospedador debido a las picaduras no afectó la eficiencia de incubación en ninguno de los hospedadores, pero aumentó la supervivencia de los pichones del Tordo Renegrado en el hospedador de mayor tamaño.

A la luz de los resultados presentados, parecería existir una mayor presión de selección para sincronizar el parasitismo y picar huevos del hospedador, en el hospedador de mayor que en el de menor tamaño. En efecto, ambos comportamientos se dan en mayor medida en los nidos de calandria que en los de ratona. Por lo tanto, aquí se propone que las hembras del Tordo Renegrado podrían ajustar su comportamiento en función del hospedador que utilizan. Esto podría ocurrir de dos maneras. Si las hembras de tordo son generalistas a nivel individual, la misma hembra debería variar sus comportamientos de picadura y sincronización en función de la especie utilizada. Alternativamente, si las hembras de tordo son generalistas a nivel poblacional pero especialistas a nivel individual, distintas hembras parasitarían a hospedadores diferentes formando razas hospedador-específicas y cada una presentaría comportamientos ajustados a las características del hospedador que utiliza.

Bibliografía

- Alderson G.W., Gibbs H.L. y Sealy S.G. (1999). Determining the reproductive behaviour of individual Brown-Headed Cowbirds using microsatellite DNA markers. *Animal Behaviour* 58: 895–905.
- Alvarez F. (1993). Proximity of trees facilitates parasitism by cuckoo *Cuculus canorus* on Rufous Warblers *Cercotrichas galactotes*. *Ibis* 135: 331.
- Arcese P., Smith J.N., James N.M. y Hatch M.I. (1996). Nest predation by cowbirds and its consequences for passerine demography. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 93: 4608–4611.
- Arias de Reyna L. y Hidalgo S.J. (1982). An investigation into egg-acceptance by Azure-Winged Magpies and host-recognition by Great Spotted Cuckoo chicks. *Animal Behaviour* 30: 819–823.
- Astíe A.A. (2004). Interacciones entre el parásito de cría generalista *Molothrus bonariensis* y uno de sus hospedadores *Turdus amaurochalinus*. Tesis de doctorado, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.
- Astíe A.A. y Reboreda J.C. (2005). Creamy-Bellied Thrush defenses against Shiny Cowbird brood parasitism. *Condor* 107: 788–796.
- Astíe A.A. y Reboreda J.C. (2006). Costs of egg punctures and Shiny Cowbird parasitism on Creamy-Bellied Thrush reproductive success. *Auk* 123: 23–32.
- Astíe A.A. y Reboreda J.C. (2007). Shiny Cowbird benefits of puncturing Creamy-bellied Thrush eggs in parasitized and unparasitized nests. En preparación.
- Baker E.C.S. (1942). *Cuckoo problems*. Witherby, London.
- Bancrofts G.T. (1984). Patterns of variation in size of Boat-Tailed Grackle *Quiscalus major* eggs. *Ibis* 126: 496–509.
- Banks A.J. y Martin T.E. (2001). Host activity and the risk of nest parasitism by Brown-Headed Cowbird. *Behavioral Ecology* 12: 31–40.

- Barber D.R. y Martin T.E. (1997). Influence of alternate host densities on Brown-Headed Cowbird parasitism rates in Black-Capped Vireos. *Condor* 99: 595-604.
- Belles-Isles J.C. y Picman J. (1986). Nesting losses and nest site preferences in House Wrens, *Troglodytes aedon*. *Condor* 88: 483-486.
- Blankespoor G.W., Oolman J. y Uthe C. (1982). Eggshell strength and cowbird parasitism of Red-Winged Blackbirds. *Auk* 99: 363-365.
- Bond J. (1956). *Birds of the West Indies*. Philadelphia: Academy of Natural Science of Philadelphia.
- Briskie J.V. y Sealy S.G. (1987). Responses of least flycatchers to experimental inter and intraspecific brood parasitism. *Condor* 89: 899-901.
- Briskie J.V. y Sealy S.G. (1990). Evolution of short incubation periods in the parasitic cowbirds, *Molothrus* spp. *Auk* 107: 789-794.
- Brittingham M.C. y Temple T.A. (1983). Have cowbirds caused forest songbirds to declined? *Bioscience* 33: 31-35.
- Brittingham M.C. y Temple T.A. (1996). Vegetation around parasitized and non-parasitized nests within deciduous forest. *Journal of Field Ornithology* 67: 406-413.
- Brumfield R.T. y Capparella A.P. (1996). Genetic differentiation and taxonomy in the House Wren species group. *Condor* 98: 547-556.
- Burhans D.E. (1997). Habitat and microhabitat features associated with cowbird parasitism in two forest edge cowbird hosts. *Condor* 99: 866-872.
- Cagnoni M., Faggi A.M. y Ribichich A. (1996). La vegetación de la Reserva "El Destino" (Partido de Magdalena, Provincia de Buenos Aires). *Parodiana*, 9: 25-44.
- Carter M.D. (1986). The parasitic behavior of the Bronzed Cowbird *Molothrus aeneus* in South Texas USA. *Condor* 88: 11-25.
- Cavalcanti R.B. y Pimentel T.M. (1988). Shiny Cowbird parasitism in Central Brazil. *Condor* 90: 40-43.
- Clark K.L. y Robertson R.J. (1981). Cowbird parasitism and evolution of anti parasite strategies in the Yellow Warbler, *Dendroica petechia*. *Wilson Bulletin* 93: 249-258.
- Clotfelter E.D. (1998). What cues do Brown-Headed Cowbirds use to locate Red-Winged Blackbird host nests? *Animal Behaviour* 55: 1181-1189.

- Clotfelter E.D. y K. Yasukawa (1999). Impact of brood parasitism by Brown-Headed Cowbirds on Red-Winged Blackbird reproductive success. *Condor* 10: 105-114.
- Cordero P.J., Griffith S.C., Aparicio J.M. y Parkin D.T. (2000). Sexual dimorphism in House Sparrow eggs. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 48: 353-357.
- Cruz A., Manolis, T.D. y Andrews R.W. (1990). Reproductive interactions of the Shiny Cowbird (*Molothrus bonariensis*) and the Yellow-Hooded Blackbird (*Agelaius icterocephalus*) in Trinidad West Indies. *Ibis* 132: 436-444.
- Cruz A. y Andrews R.W. (1997). The breeding biology of the Pied Water-Tyrant and its interactions with the Shiny Cowbird in Venezuela. *Journal of Field Ornithology* 68: 91- 97.
- Davies N.B. (2000). Cuckoos, cowbirds and other cheats. Oxford University Press, Oxford.
- Davies N.B. y Brooke L. (1988). Cuckoos versus Reed Warblers: adaptations and counteradaptations. *Animal Behaviour* 36: 262-284.
- Dearborn D.C. (1998). Begging behavior and food acquisition by Brown-Headed Cowbird nestlings. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 43: 259-270.
- Dearborn D.C. (1999). Brown-headed Cowbird nestling vocalizations and risk of nest predation. *Auk* 116: 448-457.
- Dearborn D.C. y Lichtenstein G. (2002). Begging behaviour and host exploitation in parasitic cowbirds. Pp. 341-387. En: *The evolution of begging: competition, cooperation and communication*. Wright J. y Leonard M.(eds.)
- Dearborn D.C., Anders A.D., Thompson F.R. y Faaborg J. (1998). Effects of cowbird parasitism on parental provisioning and nestling food acquisition and growth. *Condor* 100: 326-334.
- de la Peña M. R. (2006). Reproducción de las aves argentinas (con descripción de pichones). Monografía L.O.L.A. (Nº 20).
- Di Giacomo Al. G. y Krapovickas S. F. (2005). Historia natural y paisaje de la reserva El Bagual. Provincia de Formosa, Argentina. Inventario de la fauna de vertebrados y de la flora vascular de un área protegida del Chaco Húmedo. *Temas de Naturaleza y Conservación* 4: 1-592. Aves Argentinas/Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires.
- Evans D.R. y Gates J.E. (1997). Cowbird selection of breeding areas: the role of habitat and bird species abundance. *Wilson Bulletin* 109: 470-480.

- Fernández G.J. y Mermóz M.E. (2000). Effect of predation and cowbird parasitism on the nesting success of two sympatric neotropical marshbirds. *Wilson Bulletin* 112: 354-364.
- Folkers K.L. y Lowther P.E. (1985). Responses of nesting Red-Winged Blackbirds and Yellow Warblers to Brown-Headed Cowbird. *Journal of Field Ornithology* 56: 175-177.
- Fraga R.M. (1978). The Rufous-Collared Sparrow as a host of the Shiny Cowbird. *Wilson Bulletin* 90: 271-284.
- Fraga R.M. (1985). Host-Parasite interactions between Chalk-Browed Mockingbirds and Shiny Cowbirds. En: *Neotropical Ornithology*, pp. 829-844. P. A. Buckley, M. S. Foster, E. S. Morton, R. S. Ridgely y F. G. Buckley (eds.), Washington, D. C.: American Ornithological Union.
- Fraga R.M. (1998). Interactions of the parasitic Screaming and Shiny Cowbirds *Molothrus rufoaxillaris* and *M. bonariensis* with a share host, the Bay-Winged Cowbird *M. badius*. En: *Parasitic Birds and their Hosts. Studies in Coevolution*, pp. 173-193. S.I. Rothstein y S.K. Robinson (eds.), Oxford University Press, New York.
- Fraga R.M. (2002). Notes on new or rarely reported Shiny Cowbird host from Argentina. *Journal of Field Ornithology* 73: 213-219.
- Freeman S., Gori D.F. y Rohwer S. (1990). Red-Winged Blackbirds and Brown-Headed Cowbirds: some aspects of a host-parasite relationship. *Condor* 92: 336-340.
- Friedmann H. (1929). *The Cowbirds: a Study in the Biology of Social Parasitism*. Springfield, IL: C.C. Thomas.
- Friedmann H. (1955). The Honeyguides. *U.S. National Museum Bulletin* 223: 1-196.
- Friedmann H. (1960). The parasitic Weavebirds. *U.S. National Museum Bulletin* 233: 1-273.
- Friedmann H. y Kiff L.F. (1985). The parasitic cowbirds and their hosts. *Proceedings of the Western Foundation of Vertebrate Zoology* 2: 225-302.
- Gates J.E. y Gysel L.W. (1978). Avian nest dispersion and fledging success in field-forest ecotones. *Ecology* 59: 871-883.
- Gibbs H.L., Miller P., Alderson G. y Sealy S.G. (1997). Genetics analysis of brown-Headed Cowbird *Molothrus ater* raised by different host: data from mt DNA and microsatellite DNA markers. *Molecular Ecology* 6: 189-193.

- Gibbs H.L., Sorenson M.D., Marchetti K., Brooke M. de L., Davies N.B. y Nakamura H. (2000). Genetic evidence for female host-specific races of the Common Cuckoo. *Nature* 407: 183-186.
- Gill S.A., Grieff P.M., Staib L.M. y Sealy S.G. (1997) Does nest defense deter or facilitate cowbird parasitism? A test of the Nesting-Cue Hypothesis. *Ethology* 103:56–71.
- Gochfeld M. (1979). Brood parasite and host coevolution: interactions between Shiny Cowbird and two species of meadowlarks. *American Naturalist* 113: 855-870.
- Grieff P.M. y Sealy S.G. (2000) Simulated host activity does not attract parasitism by Brown-Headed Cowbirds (*Molothrus ater*). *Bird Behaviour* 13: 69–78.
- Hahn D.C., Sedgewick J.A., Painter I.S. y Casna N.J. (1999). A spatial and genetic analysis of cowbird host selection. *Studies in Avian Biology* 18: 204–217.
- Hann H.W. (1941) The cowbird at the nest. *Wilson Bulletin* 53:211–221.
- Hahn D.C. y Hatfield J.S. (1995). Parasitism at the landscape scale: cowbirds prefer forests. *Conservation Biology* 9: 1415-1424.
- Hauber M.E. (2003). Hatching asynchrony, nestling competition and the cost of interspecific brood parasitism. *Behavioral Ecology* 14: 227-235.
- Hauber M.E. y Russo S.A. (2000). Perch proximity correlates with higher rates of cowbird parasitism of ground nesting Song Sparrows. *Wilson Bulletin* 112: 150-153.
- Hill D.P. y Sealy S.G. (1994). Desertion of nest parasitized by cowbirds: have Clay-Coloured Sparrow evolved an anti-parasite defense? *Animal Behaviour* 48: 1063-1070.
- Honza M., Taborsky B., Taborsky M., Teuschl Y., Vogl W., Mosknes A. y Røskoft E. (2002). Behaviour of female Common Cuckoos, *Cuculus canorus*, in the vicinity of host nests before and during egg laying: a radiotelemetry study. *Animal Behaviour* 64: 861–868.
- Hoover J.P. (2003). Experiments and observations of Prothonotary Warblers indicate a lack of adaptive responses to brood parasitism. *Animal Behaviour* 65: 935-944.
- Hosoi S.A. y Rothstein S.I. (2000). Nest desertion and cowbird parasitism: evidence for evolved responses and evolutionary lag. *Animal Behaviour* 59: 823–840.

- Hoy G. y Ottow J. (1964). Biological and oological studies of the molothrine cowbirds (*Icteridae*) of Argentina. *Auk* 81: 189-203.
- Hudson W.H. (1874). Notes on the procreant instincts of the three species of *Molothrus* found in Buenos Aires. *Proceedings of the Zoological Society of London* 153-174.
- Jackson N.H. y Roby D.D. (1992) Fecundity and egg-laying patterns of captive yearling Brown-Headed Cowbirds. *Condor* 94: 585-589.
- Janiga M. (1996). Variation in size and shape of eggs of the Feral Pigeon (*Columba livia*). *Folia Zoologica* 45: 301-310.
- Jaramillo A. y Burke P. (1999). *New World Blackbirds-The icterids*. Princeton New Jersey: Princeton University Press.
- Johnson L.S. (1998). House Wren (*Troglodytes aedon*). En: *The Birds of North America* N° 380. A. Poole and F. Gill (eds.), Philadelphia.
- Johnson L. S. y Kermott L.H. (1991). Effect of nest-site supplementation of polygynous behavior in the House Wren, *Troglodytes aedon*. *Condor* 93: 787-787.
- Kattan G.H. (1993). Reproductive strategy of a generalist brood parasite, the Shiny Cowbird, in the Cauca Valley, Colombia. Ph. D. dissertation, University of Florida, Gainesville.
- Kattan G.H. (1995). Mechanisms of short incubation period in brood-parasitic cowbirds. *Auk* 112: 335-342.
- Kattan G.H. (1996). Growth and provisioning of Shiny Cowbird and House Wren host nestlings. *Journal of Field Ornithology* 67: 434-441.
- Kattan G.H. (1997). Shiny Cowbirds follow the shotgun strategy of brood parasitism. *Animal Behaviour* 53: 647-654.
- Kattan G.H. (1998). Impact of brood parasitism. Why do House Wrens accept Shiny Cowbird eggs? En: *Parasitic birds and their hosts: studies in coevolution*. Pp. 212-220. Rothstein S.I. y Robinson S.K. (eds.) Oxford University Press, New York.
- Kaufman K. (1996). *Lives of North American birds*. Pp. 452-453. Houghton Mifflin Company, Boston, New York.
- Kemal R.E y Rothstein S.I. (1988). Mechanism of avian egg recognition adaptive responses to eggs with broken shells. *Animal Behaviour* 36: 175-183.
- Kilner R.M. (2003). How selfish is a cowbird nestling. *Animal Behaviour* 66: 569-576.

- Kilner R.M, Madden J.R. y Hauber M.E. (2004). Brood parasitic cowbird nestlings use host young to procure resources. *Science* 305: 877-879.
- King J.R. (1973). Reproductive relationships of the Rufous-Collared Sparrow and the Shiny Cowbird. *Auk* 90: 19-34
- Lack D. (1968). *Ecological adaptations for breeding in birds*. Methuen, London.
- Lahti D. C. y Payne R. B. (2003). Morphological and behavioural evidence of relationships of the Cuckoo Finch *Anomalospiza imberbis*. *Bull. B.O.C.* 123: 113-125.
- Lanyon S.M. (1992). Interspecific brood parasitism in blackbirds (Icterinae): a phylogenetic perspective. *Science* 255: 77-79.
- Lanyon S.M. y Omland K.E. (1999). A molecular phylogeny of the blackbirds (Icteridae): five lineages revealed by cytochrome-b sequence data. *Auk* 48: 679-693.
- Larison B., Laymon S.A., Williams P.L. y Smith T.B. (1998). Song Sparrows vs. cowbird brood parasites: impacts of forest structure and nest-site selection. *Condor* 100: 93-101.
- Lichtenstein G. (1997). Begging behaviour and host exploitation in three species of parasitic cowbirds. Ph.D. dissertation thesis, University of Cambridge, United Kingdom.
- Lichtenstein G. (1998). Parasitism by Shiny Cowbirds of Rufous-Bellied Thrushes. *Condor* 100: 680-687.
- Lichtenstein G. y Sealy S.G. (1998). Nestling competition, rather than supernormal stimulus, explains the success of parasitic Brown-Headed Cowbird chicks in Yellow Warbler nests. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 265: 249-254.
- Lorenzana J.C. y Sealy S.G. (1999). A meta-analysis of the impact of parasitism by the Brown-Headed Cowbird on its hosts. *Studies in Avian Biology* 18: 241-253.
- Lowther P.E. (1979). Nest selection by Brown-Headed Cowbirds, *Molothrus ater*. *Wilson Bulletin* 91: 118-122.
- Lowther P.E. y Post W. (1999). Shiny Cowbird (*Molothrus bonariensis*). En: *The birds of North America*. Pp. 1-24. Poole A. y Gill F. (eds). Academy of Natural Sciences y American Ornithologist's Union, Philadelphia y Washington DC.
- Lyon B.E. (1993). Egg recognition and counting reduce costs of avian conspecific brood parasitism. *Nature* 422: 495-499.

- Lyon B.E. y Eadie J.McA. (2004). An obligate brood parasite trapped in the intraspecific arms race of its hosts. *Nature* 432: 390-393.
- Mahler B., Confalonieri V. A., Lovette I. J. y Reboreda J. C. (2007). Genetic differentiation of Shiny Cowbirds *Molothrus bonariensis* found in nests of different hosts. En preparación.
- Martin T.E. (1993). Nest predation among vegetation layers and habitat types: revising the dogmas. *American Naturalist* 141: 897-913.
- Marvil R.E. y Cruz A. (1989). Impact of Brown-Headed Cowbird parasitism on the reproductive success of the Solitary Vireo. *Auk* 106: 476-480.
- Mason P. (1986a). Brood parasitism in a host generalist, the Shiny Cowbird: I. The quality of different species as hosts. *Auk* 103: 52-60.
- Mason P. (1986b). Brood parasitism in a host generalist, the Shiny Cowbird: II. Host selection. *Auk* 103: 61-69.
- Mason P. (1987). Pair formation in cowbirds evidence found for Screaming but not Shiny Cowbirds. *Condor* 89: 349-356.
- Massoni V. y Reboreda J.C. (1998). Cost of brood parasitism and lack of defenses on the Yellow Winged Blackbird-Shiny Cowbird system. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 42: 273-280.
- Massoni V. y Reboreda J.C. (1999). Egg puncture allows Shiny Cowbirds to assess host egg development and suitability for parasitism. *Proceedings of the Royal Society of London B* 266: 1871-1874.
- Massoni V. y Reboreda J.C. (2002). A neglected cost of brood parasitism: Egg punctures by Shiny Cowbirds during inspection of potential host nests. *Condor* 104: 407-412.
- McCulloch P. y Nelder J. A. (1989). *Generalized linear models*. Chapman and Hall. London.
- McLaren P.L. y Sealy S.G. (2003). Factors influencing susceptibility of host nests to brood parasitism. *Ethology, Ecology and Evolution* 15: 343-353.
- McMaster D.G. y Sealy S.G. (1997). Host-egg removal by Brown-Headed Cowbird: a test of the host Incubation Limit Hypothesis. *Auk* 114: 212-220.
- Mermoz M.E. (1996). Interacciones entre el Tordo Rengrido *Molothrus bonariensis* y el Pecho Amarillo *Pseudoleistes virescens*: estrategias del parásito de cría y mecanismos de defensa del hospedador. Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.

- Mermoz M.E. y Reboreda J.C. (1994). Brood parasitism of Shiny Cowbird, *Molothrus bonariensis*, on the Brown and Yellow Marshbird, *Pseudoleistes virescens*. *Condor* 96: 716-721.
- Mermoz M.E. y Reboreda J.C. (1998). Nesting success in Brown-and-Yellow Marshbirds: Effects of timing, nest site, and brood parasitism. *Auk* 115: 871-878.
- Mermoz M.E. y Reboreda J.C. (1999). Egg-laying behaviour by Shiny Cowbirds parasitizing Brown-and-Yellow Marshbirds. *Animal Behaviour* 58: 873-882.
- Mermoz M.E. y Reboreda J.C. (2003). Reproductive success of Shiny Cowbird (*Molothrus bonariensis*) parasitizing the larger Brown-and-Yellow Marshbird (*Pseudoleistes virescens*) in Argentina. *Auk* 120: 1128-1139.
- Mermoz M.E. y Ornelas J.F. (2004). Phylogenetic analysis of life-history adaptations in parasitic cowbirds. *Behavioral Ecology* 15: 109-119.
- Møller A.P. y Birkhead T.R. (1991). Frequent copulations and mate guarding as alternative paternity guards in birds: a comparative study. *Behaviour* 118: 170-186.
- Morton E.S. y Faragaugh S.M. (1979). Infanticide and other adaptations of the nestling Striped Cuckoo *Tapera naevia*. *Ibis* 121: 212-213.
- Moskát C. y Honza M. (2000) Effect of nest site characteristics on the risk of cuckoo (*Cuculus canorus*) parasitism in Great Reed Warbler (*Acrocephalus arundinaceus*). *Ecography* 30: 175-181.
- Mosksnes A., Roskaf E., Hagen L.G., Honza M., Mork C. y Olsen P.H. (2000). Common Cuckoos *Cuculus canorus* and host behaviour et Red Warble *Acrocephalus scirpaceus* nest. *Ibis* 142: 247-258.
- Moksnes A. y Røskaf E. (1995). Egg-morphs and host preference in the Common Cuckoo (*Cuculus canorus*): an analysis of cuckoo and host eggs from European museum collections. *Journal of Zoology* 236: 625-648.
- Narosky T. y Yzurieta D. (1993). Aves de Argentina y Uruguay: guía para la identificación de aves. Ed. Vazquez Mazzini, Buenos Aires, Argentina.
- Neudorf D.L. y Sealy S.G. (1992). Reactions of four passerine species to threats of predation and cowbird parasitism: enema recognition or generalized responses? *Behaviour* 123: 84-105.
- Newton A. (1893). A dictionary of birds. Part 1. London: Black.
- Nice M.M. (1954). Problems of incubation periods in North American birds. *Condor* 173-197.

- Nicolai J. (1964). Der brutparasitismus der viduinae als ethologisches problem. Tierpsychol. 21: 127-204.
- Nicolai J. (1974). Mimicry in parasitic birds. Scientific American 231: 92-98.
- Nilson J.A. y Svensson E. (1993). Causes and consequences of egg mass variation between and within Blue Tit clutches. Journal of Zoology 230: 469-481.
- Nolan V.Jr. y Thompson C.F. (1978). Egg volume as a predictor of hatchling weight in the Brown-Headed Cowbird. Wilson Bulletin 90: 353-358.
- Norman R.F. y Robertson R.J. (1975). Nest-searching behavior in the Brown-headed Cowbird. Auk 92: 610-611.
- Ortega C. (1998). Cowbirds and other brood parasites. The University of Arizona Press, Tucson.
- Olrog C.C. (1979). Nueva lista de la avifauna Argentina. Inst. Lillo, Tucuman, Argentina.
- Ottoni E.B. (2000). Etholog 2.2: a tool for the transcription and timing of behavior observation sessions. Behavior Research Methods, Instruments and Computers 32: 446-449.
- Payne R.B. (1973). The breeding season of a parasitic bird, the Brown-Headed Cowbird, in Central California. Condor 75: 80-99.
- Payne R.B. (1974). The evolution of the clutch size and reproductive rates in parasitic cuckoos. Evolution 28: 169-181.
- Payne R.B. (1976). Clutch size and numbers of eggs of Brown-Headed Cowbirds: effects of latitude and breeding season. Condor 78: 337-342.
- Payne R.B. (1977a). The ecology of brood parasitism in birds. Annual Review of Ecology and Systematics 8: 1-28.
- Payne R.B. (1977b). Clutch size, egg size and the consequences of single vs. multiple parasitism in parasitic finches. Ecology 58: 503-513.
- Payne R.B. (1983). Bird songs, sexual selection, and female mating strategies. En: Social Behavior of Female Vertebrates (Ed. by S. K. Wasser), pp. 55-90. New York: Academic Press.
- Payne R.B., Payne L.L. y Woods J.L. (1998). Song learning in brood-parasitic indigobirds *Vidua Chalybeata*: song mimicry of the host species. Animal Behaviour 55: 1537-1553.
- Payne R.B., Payne L.L., Woods J.L. y Sorenson M.D. (2000). Imprinting and the origin of parasite-host species associations in brood-parasitic indigobirds, *Vidua chalybeata*. Animal Behaviour 59: 69-81.

- Peer B.D (2006). Egg destruction and egg removal by avian brood parasites: adaptiveness and consequences. *Auk* 123:16–22.
- Peer B.D. y Bollinger E.K. (1997). Explanations for the infrequent cowbird parasitism on Common Grackles. *Condor* 99: 151-161.
- Peer B.D. y Bollinger E.K. (2000). Why do female Brown-Headed Cowbirds remove host eggs? A test of the Incubation Efficiency Hypothesis. En *Ecology and management of cowbirds and their hosts: Studies in the Conservation of North American Passerine Birds*. Pp 187-192. Smith, J.N.M., Cook, T.L., Rothstein, S.I., Robinson, S.K. y Sealy, S.G. (eds). University of Texas Press, Austin, Texas.
- Petit L.J. (1991). Adaptive tolerance of cowbird parasitism by Prothonotary Warblers. A consequence of nest-site limitation. *Animal Behaviour* 41: 425-432.
- Picman J. (1989). Mechanism of increased puncture resistance of eggs of Brown-Headed Cowbirds. *Auk* 106: 577-583.
- Post W. y Wiley J.W. (1977). Reproductive interactions of the Shiny Cowbird and the Yellow-Shouldered Blackbird. *Condor* 79: 176-184.
- Post W., Cruz A. y McNair D.B. (1993). The North American invasion pattern of the Shiny Cowbird. *Journal of Field Ornithology* 64: 32-41.
- Quinn M.S. y Holroyd G.L. (1989). Nestling and egg destruction by House Wrens. *Condor* 91: 206-207.
- Reboreda J.C., Mermoz M.E., Massoni V., Astié A.A. y Rabuffetti F.L. (2003). Impacto del parasitismo de cría del Tordo Renegrado (*Molothrus bonariensis*) sobre el éxito reproductivo de sus hospedadores. *Hornero* 18: 77-88.
- Redondo T. (1993). Exploitation of host mechanisms for parental care by avian brood parasites. *Etología* 3: 235-297.
- Robinson S.K., Thompson III F.R., Donovan T.R., Whitehead D.R. y Faaborg J. (1995a). Regional forest fragmentation and the nesting success of migratory birds. *Science* 267: 1987-1990.
- Robinson S.K., Rothstein S.I., Brittingham M.C., Petit L.J. y Grzybowski J.A. (1995b). Ecology and behavior of cowbirds and their impact on host populations. En *Ecology and management of neotropical migratory birds*. Pp. 428-460. T.E. Martin y D.M. Finch (eds.), Oxford University Press, New York.
- Robinson W.D. y Robinson T.R. (2001). Is host activity necessary to elicit brood parasitism by cowbirds? *Ethology, Ecology and Evolution* 13:161–171.

- Rohwer F.C. y Freeman S. (1989). The distribution of conspecific nest parasitism in birds. *Canadian Journal of Zoology* 67: 239-253.
- Rohwer S. y Spaw C.D. (1988). Evolutionary lag versus bill-size constraints: a comparative study of the acceptance of cowbird eggs by old hosts. *Evolutionary Ecology* 2: 27-36.
- Roming G.P. y Crawford R.D. (1995). Clay-Coloured Sparrows in North Dakota parasitized by Brown-Headed Cowbirds. *Prairie Naturalist* 27: 193-203.
- Rothstein S.I. (1986). A test of optimality: egg recognition in the Eastern Phoebe *Sayornis phoebe*. *Animal Behaviour* 34: 1109-1119.
- Rothstein S.I. (1990). A model system for coevolution: avian brood parasitism. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 481-508.
- Rothstein S.I. y Robinson S.K. (1998). The evolution and ecology of avian brood parasitism. En: *Parasitic birds and their hosts, studies in coevolution*. S.I. Rothstein y S.K. Robinson (eds), Oxford University Press, New York.
- Sackmann P. y Rebores J.C. (2003). A comparative study of Shiny Cowbird parasitism of two large hosts, the Chalk-Browed Mockingbird and the Rufous-Bellied Thrush. *Condor* 105: 728-736.
- Salvador S.A. (1984). Estudio de parasitismo de cría del Renegrado (*Molothrus bonariensis*) en Calandria (*Mimus saturninus*) en Villa María, Córdoba. *Hornero* 12: 141-149.
- SAS Institute Inc. (1998). *StatView user's guide 5.0* SAS Institute Inc., Cary, NC.
- Saunders C.A., Arcese P. y O'Connor K.D. (2003). Nest site characteristics in the Song Sparrow and parasitism by Brown-Headed Cowbirds. *Wilson Bulletin* 115: 24-28.
- Scott D.M. (1977). Cowbird parasitism on the Gray Catbird at London, Ontario. *Auk* 94: 18-27.
- Scott D.M. (1991). The time of day of egg laying by the Brown-Headed Cowbird and their icterines. *Canadian Journal of Zoology* 69: 2093-2099.
- Scott D.M. y Ankney C.D. (1980). Fecundity of the Brown-Headed Cowbird in Southern Ontario. *Auk* 97: 677-683.
- Scott D.M. y Ankney C.D. (1983). The laying cycle of Brown-Headed Cowbirds: passerine chickens. *Auk* 100: 583-592.
- Scott D.M. y Lemon R.E. (1996). Differential reproductive success of Brown-Headed Cowbirds with Northern Cardinals and three other hosts. *Condor* 98: 259-271.

- Sealy S.G. (1992). Removal of Yellow Warbler eggs in association with cowbird parasitism. *Condor* 94: 40-54.
- Sealy S.G. (1995). Burial of cowbird eggs by parasitized Yellow Warblers: an empirical and experimental study. *Animal Behaviour* 49: 877-889.
- Sealy S.G., Neudorf D.L. y Hill D.P. (1995). Rapid laying by Brown-Headed Cowbird *Molothrus ater* and other parasitic birds. *Ibis* 137: 76-84.
- Sealy S.G., McMaster D.G. y Peer B.D. (2002). Tactics of obligate brood parasite to secure suitable incubators. En *Avian Incubation: Behaviour, Environment and Evolution*, D.C. Deeming, ed. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Siegel S. y Castellan N.J. (1988). *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*, segunda edición. Mac Graw-Hill, New York.
- Smith J.N.M., Arcese P. y McLean I.G. (1984). Age, experience and enemy recognition by wild Song Sparrows. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 14: 101-106.
- Skutch A.F. (1953). Life history of the southern House Wren. *Condor* 55: 121-149.
- Soler M. (1990). Relationship between the Great Spotted Cuckoo *Clamator glandarius* and its corvid hosts in a recently colonized area. *Ornis Scandinavica* 21: 212-223.
- Soler M., Soler J.J. y Martínez J.G. (1997). Great Spotted Cuckoos improve their reproductive success by damaging magpie host eggs. *Animal Behaviour* 54: 1227- 1233.
- Spaw C.D. y Rohwer S. (1987). A comparative study of eggshell thickness in cowbirds and other passerines. *Condor* 89: 307-318.
- Strausberger B.M. (1998). Evident nest-searching behavior of female Brown-Headed Cowbirds while attended by males. *Wilson Bulletin* 110: 133-136.
- Strausberger B.M. y Ashley M.V. (2003). Breeding biology of brood parasitic Brown-Headed Cowbirds (*Molothrus ater*) characterized by parent-offspring and sibling-group reconstruction. *Auk* 120: 433-445.
- Svagej W.S. (2003). Efecto del sitio de nidificación y defensa parental sobre la probabilidad de depredación y parasitismo de cría de nidos del Pecho Amarillo, *Pseudoleistes virescens* (Icteridae, Aves). Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.

- Svagelej W.S., Mermoz M.E. y Fernández G.J. (2003). Effect of egg type on the estimation of nest predation in passerines. *Journal of Field Ornithology* 74: 243–249.
- Teuschl Y., Taborsky B. y Taborsky M. (1998). How do cuckoos find their hosts? The role of habitat imprinting. *Animal Behaviour* 56: 1425–1433.
- Tuero D.T. (2004). Impacto del parasitismo de cría del Tordo Renegrido (*Molothrus bonariensis*) sobre el éxito reproductivo de un hospedador de pequeño tamaño, la Ratona Común (*Troglodytes aedon*). Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.
- Tuero D.T., Fiorini V.D. y Reboreda J.C. (2007). Effects of Shiny Cowbird *Molothrus bonariensis* parasitism on different components of House Wren *Troglodytes aedon* reproductive success. *Ibis* en prensa.
doi:10.1111/j.1474-919X.2007.00676.x
- Uyehara J.C. y Narins P.M. (1995). Nest defense by Willow Flycatchers to brood-parasitic intruders. *Condor* 97: 361–368.
- Verner J. y Ritter L.V. (1983). Current status of the Brown-Headed Cowbird in the Sierra National Forest. *Auk* 100: 355-368.
- Vernon C.J. (1964). The breeding of the Cuckoo Weaver *Anomalospiza imberbis* in southern Rhodesia. *Ostrich* 35: 260-263.
- Vogl W., Taborsky M., Taborsky B., Teuschl Y. y Honza M. (2002). Cuckoo females preferentially use specific habitats when searching for host nests. *Animal Behaviour* 64: 843–850.
- Weatherhead P.J. (1989). Sex ratios host-specific reproductive success and impact of Brown-Headed Cowbirds. *Auk* 106: 358-366.
- Weatherhead P.J. (1991). The adaptive value of thick-shelled eggs for Brown-Headed Cowbirds. *Auk* 108: 196-198.
- Weller M.W. (1968). The breeding biology of the parasitic Black-Headed Duck. *Living Bird* 7: 169-208.
- Wiley J.W. (1985). Shiny Cowbird parasitism in two avian communities in Puerto Rico. *Condor* 87: 165-176.
- Wiley J.W. (1986). Growth of Shiny Cowbird and host chicks. *Wilson Bulletin* 98: 126-131.
- Wiley J.W. (1988). Host selection by the Shiny Cowbird. *Condor* 90: 289–303.

- Wiley R.H. y Wiley M.S. (1980). Spacing and timing in the nesting ecology of a tropical blackbird: comparison of populations in different environments. *Ecological Monographs* 50: 153-178.
- Wolf L. (1987). Host-parasite interactions of Brown-Headed Cowbirds and Dark-Eyed Juncos in Virginia. *Wilson Bulletin* 99: 338-350.
- Wood D.R. y Bollinger D.K. (1997). Egg removal by Brown-Headed Cowbirds: a field test of the host Incubation Efficiency Hypothesis. *Condor* 99: 851-857.
- Woolfenden B.E., Gibbs H.L., Sealy S.G. y McMaster D.G. (2003). Host use and fecundity of individual female Brown-Headed Cowbirds. *Animal Behaviour* 66: 95-106.
- Wyllie J.W. (1981). Host selection by the Shiny Cowbird. *Condor* 90: 289-303.
- Yom-Tov Y. (1980). Intraspecific nest parasitism in birds. *Biological Reviews* 55: 93-108.