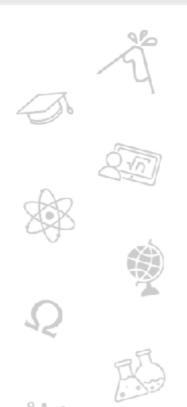
# **Tesis Doctoral**



Uso del espacio, búsqueda y monitoreo de nidos en dos especies parásitas de cría: el Tordo Renegrido (Molothrus bonariensis) y el Tordo Pico Corto (M. rufoaxillaris)

Scardamaglia, Romina Clara

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

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



Scardamaglia, Romina Clara. (2015-03-19). Uso del espacio, búsqueda y monitoreo de nidos en dos especies parásitas de cría: el Tordo Renegrido (Molothrus bonariensis) y el Tordo Pico Corto (M. rufoaxillaris). Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Cita tipo Chicago:

Scardamaglia, Romina Clara. "Uso del espacio, búsqueda y monitoreo de nidos en dos especies parásitas de cría: el Tordo Renegrido (Molothrus bonariensis) y el Tordo Pico Corto (M. rufoaxillaris)". Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2015-03-19.





Facultad de Ciencias Exactas y Naturales





# UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA, GENÉTICA Y EVOLUCIÓN

Uso del espacio, búsqueda y monitoreo de nidos en dos especies parásitas de cría: el Tordo Renegrido (*Molothrus bonariensis*) y el Tordo Pico Corto (*M. rufoaxillaris*)

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en el área CIENCIAS BIOLÓGICAS

### ROMINA CLARA SCARDAMAGLIA

Director de tesis: Dr. Juan Carlos Reboreda

Consejero de estudios: Dr. Juan Carlos Reboreda

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

Buenos Aires – 19 de Marzo de 2015.

Uso del espacio, búsqueda y monitoreo de nidos en dos especies parásitas de cría: el Tordo Renegrido (*Molothrus bonariensis*) y el Tordo Pico Corto (*M. rufoaxillaris*)

### **RESUMEN**

Las hembras de tordos parásitos (género *Molothrus*) depositan sus huevos en los nidos de otras especies (los hospedadores), los cuales se encargan de incubar los huevos y alimentar a los pichones. El parasitismo ocurre al amanecer y el resto de la mañana sería utilizada para la búsqueda de nidos a ser parasitados los días siguientes. Un problema a resolver por las hembras parásitas es encontrar y recordar la ubicación de nidos apropiados a los cuales retornar posteriormente para poner sus huevos. En este trabajo se estudió el uso del espacio en dos especies parásitas de cría, una generalista, el Tordo Renegrido (*Molothrus bonariensis*) y una especialista, el Tordo Pico Corto (*M. rufoaxillaris*) mediante la instrumentación de animales con radiotransmisores VHF. Se estudiaron: 1) el tamaño y constancia de las áreas de acción de machos y hembras de ambas especies, 2) la secuencia temporal de las visitas de las hembras parásitas a los nidos de los hospedadores, y 3) el uso de dormideros comunales. Por otro lado, y dado que los eventos de parasitismo ocurren dentro de los 30 minutos que preceden al amanecer, se realizaron estudios morfológicos de retinas de machos y hembras de ambas especies parásitas para describir posibles adaptaciones a la visión en bajas intensidades lumínicas.

Las hembras de *M. bonariensis* y *M. rufoaxillaris* presentaron áreas de acción relativamente constantes en el tiempo (i.e. existió una alta superposición de las áreas de acción en días consecutivos) y visitaron los nidos de sus hospedadores antes de parasitarlos. La frecuencia de visitas de las hembras de Tordo Pico Corto a los nidos de su principal hospedador (el Músico, *Agelaioides badius*) fue mayor que la de las hembras de Tordo Renegrido a uno de sus hospedadores más frecuentes (la Calandria Grande, *Mimus saturninus*) lo cual es consistente con diferencias en el comportamiento de puesta de los hospedadores (inicio de puesta impredecible en *A. badius*). Ambas especies parásitas utilizaron dormideros comunales cercanos a las áreas de acción en las que las hembras buscaban nidos. En ambas especies, los días en que ocurrieron eventos de parasitismo las hembras volaron directamente desde el dormidero al nido del hospedador y ello ocurrió en una estrecha ventana temporal antes del amanecer. Por último, resultados preliminares sobre

las posibles adaptaciones a la visión a bajas intensidades lumínicas indican que no existen diferencias entre machos y hembras, y entre el Tordo Renegrido y el Tordo Pico Corto, en la densidad de conos simples rojos y verdes y en la densidad de bastones de la retina.

**Palabras clave:** Parasitismo de cría, Radiotelemetría, Ecología espacial, *Molothrus bonariensis, Molothrus rufoaxillaris*.

Use of space, nest searching and nest monitoring in two brood parasites: the Shiny Cowbird (*Molothrus bonariensis*) and the Screaming Cowbird (*M. rufoaxillaris*)

### **ABSTRACT**

Brood parasitic females (genus *Molothrus*) lay their eggs in the nests of other species (the hosts), which incubate the eggs and rear the young. Parasitism occurs at dawn and the rest of the morning would be used to search for nests to parasitize on subsequent days. One of the problems parasitic females have to solve is finding and remembering the location of appropriate nests to which they can later return to lay their eggs. In this thesis, I studied the use of space in two brood parasites: the Shiny Cowbird (*Molothrus bonariensis*), which is a generalist species, and the Screaming Cowbird (*M. rufoaxillaris*), a specialist species. Using VHF radiotelemetry I studied: 1) the size and constancy of ranges of males and females of both species, 2) the temporal sequence of visits to host nests by parasitic females, and 3) the use of communal roosts. Additionally, as parasitism events occur around 30 minutes before dawn, morphological studies of sections of retinas of both males and females of *M. bonariensis* and *M. rufoaxillaris* were carried out in order to study potential adaptations to vision in dim light.

There was extensive overlap in the morning ranges of individual females of *M. bonariensis* and *M. rufoaxillaris* between consecutive days, and they visited host nests at least one time before parasitizing them. The frequency of visits of *M. rufoaxillaris* females to the nest of their main host, *Agelaioides badius*, was greater than that of *M. bonariensis* females to the nest of the host they parasitize more frequently in the area, which is consistent with the different laying behaviours shown by both hosts (unpredictable start of laying in *A. badius*). Both parasitic species used communal roosts near the area where females searched for nests. In both species, the day when parasitic events occurred, the females flew directly from the roost to the host nest in a short time window before sunrise. Lastly, preliminary results on potential adaptations to vision in dim light showed that there are no differences between sexes, or between *M. bonariensis* and *M. rufoaxillaris*, in the density of red and green cones and in the density of rods in the retina.

**Keywords:** Brood parasitism, Radio telemetry, Spatial Ecology, *Molothrus bonariensis*, *Molothrus rufoaxillaris*.

### **AGRADECIMIENTOS**

En primer lugar, quiero agradecer a Juan Carlos Reboreda, por haber aceptado dirigirme y trabajar conmigo durante estos 5 años. Realizar este Doctorado fue un verdadero placer y no tengo más que palabras de agradecimiento por todo lo que aprendí y por su continua presencia cada vez que necesité algo. ¡Gracias!

A Alex Kacelnik. Muchas gracias por todos tus aportes a esta tesis, por las charlas y por alentarme a seguir adelante.

A la Fundación Elsa Shaw de Pearson por permitirme realizar este trabajo en la Reserva El Destino. Gracias a Alejandra (por siempre estar para lo que necesitara) y a Jorge (¡gracias por todas las baterías que me ayudaste a cargar!). En especial, quiero agradecer a Cacho, por todas las charlas y por haberme regalado la más grande compañera que uno pudiera tener: Mecha.

A la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales-UBA, por haberme, una vez más, enseñado tanto y permitir que pudiera realizar esta carrera de manera completamente gratuita.

A mis compañeros del laboratorio 40. Gracias por hacer que ir al laboratorio día a día sea tan divertido. Gracias por la grata compañía durante las campañas, congresos, seminarios y almuerzos.

A mis amigos, quién sería yo sin ellos. Marie, Cons, Aili, Manu, Chuchu, Fran, Juli, Eve y Artu. Gracias por todos los momentos compartidos, gracias por las risas, y por entender a la "ecóloga" que hace esas cosas raras como perseguir pajaritos, mirar nidos y caminar por horas bajo el sol.

A Vicks, quien siempre está, para lo que necesite, aun si eso incluye ir y volver de Magdalena en el día para ayudarme a hacer cientos de mediciones alrededor de unos arbolitos. Siempre puedo contar con vos amiga, ¡GRACIAS!

A Naty, Cari y Nacho, mis amigos "del colegio", que aunque no entienden muy bien de qué se trata el día a día de mi vida (¿perseguir pajaritos? ¿Hacer estadística?) siempre están para escucharme y alentarme.

A Juan Pablo, por brindar sus ojos para leer versiones previas de esta tesis y por su amistad de tantos años.

A mis dos grandes amigos y colegas científicos: Andrés y Demián Biasetti, y en especial a su papá Héctor. A pesar de la distancia y de vernos poco, en cada reencuentro pareciera que el tiempo no hubiera pasado.

A mi familia, por apoyarme siempre en todo lo que me propongo, y haber entendido todas mis ausencias durante los veranos de campaña. Gracias por todas las veces que me llevaron y me trajeron del campo, ¡y por todas las gratas visitas!

A Dani. Gracias por ayudarme en absolutamente todo, inclusive cuando se trata de levantarse a las 4 am para correr a la par mía atrás de los tordos. Por la ayuda con los posters cuando enloquezco unos días antes de los Congresos. Por acompañarme día a día en todo lo que emprendo. Por... TODO. No imagino la vida al lado de otra persona. GRACIAS. GRACIAS. GRACIAS.

# **INDICE**

Capítulo 1: Introducción General	1
1.1. El parasitismo de cría obligado	1
1.2. El grupo de los tordos.	
1.3. Adaptaciones de los parásitos de cría del género <i>Molothrus</i>	3
1.4. El problema espacio-temporal	
1.5. Hipocampo y memoria espacial	
1.6. Descripción de las especies de estudio: el Tordo Renegrido, el Tordo Pico C	
hospedadores	6
1.7. Objetivos	9
1.8. Referencias bibliográficas	10
Capítulo 2: Patrones diarios de movimiento durante la temporada reproducti	
Tordo Renegrido y el Tordo Pico Corto	
2.1. Introducción	
2.2. Metodología	
2.2.1. Sitio de estudio	
2.2.2. Captura e instrumentación de individuos	
2.2.3. Monitoreo y estimación de áreas de acción	
2.2.4. Análisis de datos	
2.3. Resultados	
2.4. Discusión	
2.5. Referencias bibliográficas	36
Capítulo 3: Secuencia temporal de las visitas de hembras de Tordo Renegrido	y Tordo
Pico Corto a los nidos de sus hospedadores	42
3.1. Introducción	42
3.2. Metodología	46
3.2.1. Captura e instrumentación de individuos y colocación de receptores fijo	s en nidos
de hospedadores	46
3.2.2. Calibración de la intensidad de la señal en función de la distancia	51
3.2.3. Análisis de sensibilidad: número de visitas en función del intervalo tem	poral sin
señal	54
3.2.4. Agrupación de los registros en visitas a menos de 10 m y a más de 10 m	ı del nido
del hospedador	57
3.2.5. Análisis de los eventos de parasitismo por parte de hembras de Tordo R	
Tordo Pico Corto	
3.2.6. Comparación de las características de las visitas de hembras de Tordo R	
Tordo Pico Corto a los nidos de sus hospedadores	58
3.3. Resultados	59
3.3.1. Visitas de hembras de Tordo Renegrido a nidos de Calandria Grande	
3.3.2. Eventos de parasitismo de Tordo Renegrido en nidos de Calandria Gran	ıde65
3.3.3. Visitas de hembras de Tordo Pico Corto a nidos de Músico	68
3.3.4. Eventos de parasitismo de Tordo Pico Corto en nidos de Músico	73
3.3.5. Comparación entre las visitas de hembras de Tordo Renegrido y Tordo	Pico Corto
	76

3.4. Discusión	
Capítulo 4: Uso de dormideros por individuos de Tordo Renegrido y Tordo	
durante la temporada reproductiva	
4.1. Introducción	
4.2. Metodología	
4.2.1. Captura, instrumentación y monitoreo de individuos	
4.2.2. Ubicación de los dormideros	
4.2.3. Constancia temporal en el uso del dormidero	
4.2.4. Constancia espacial en el uso del dormidero	
4.2.5. Análisis de horarios de partida del dormidero de hembras de Tordo Re	
eventos de parasitismo en nidos de Calandria Grande	•
4.2.6. Análisis de horarios de partida del dormidero de hembras y machos de	
Corto y eventos de parasitismo en nidos de Músico	
4.3. Resultados	
4.3.1. Ubicación de los dormideros de Tordo Renegrido	10
4.3.2. Constancia temporal en el uso del dormidero	
4.3.3. Constancia espacial en el uso del dormidero	
4.3.4. Análisis de horarios de partida del dormidero de hembras de Tordo Re	
eventos de parasitismo en nidos de Calandria Grande	
4.3.5. Análisis de horarios de partida del dormidero de hembras y machos de	
Corto y eventos de parasitismo en nidos de Músico	
4.3.6. Análisis del uso de dormideros por parte de parejas de Tordo Pico Con	
4.4. Discusión	
4.5. Referencias bibliográficas	12
Capítulo 5: Adaptaciones a la visión a bajas intensidades lumínicas en tordo	s parásitos
de cría	12
5.1. Introducción	12
5.2. Metodología	12
5.2.1. Captura de los animales	12
5.2.2. Procesamiento del material	12
5.2.3. Visualización de los conos simples a partir de los oil droplets	13
5.2.4. Visualización de la rodopsina	13
5.2.5. Análisis de las imágenes: conos	13
5.2.6. Análisis de las imágenes: bastones	13
5.3. Resultados	13
5.3.1. Densidad de conos rojos	13
5.3.2. Densidad de conos verdes	13
5.3.3. Densidad de bastones	13
5.4. Discusión	14
5.5. Referencias bibliográficas	14

# Capítulo 1: Introducción General

### 1.1. El parasitismo de cría obligado

Los parásitos de cría obligados dependen de otras especies, los hospedadores, para que incuben sus huevos y alimenten a sus pichones (Rothstein 1990). Los parásitos de cría no construyen sus propios nidos, sino que depositan sus huevos en los nidos de los hospedadores, evadiendo los costos del cuidado parental. De esta manera, son los hospedadores los que asumen estos costos al criar a los pichones parásitos, en detrimento de sus propios pichones y por ende de su éxito reproductivo (Rothstein y Robinson 1998).

En casos donde existe una larga historia de simpatría entre parásito y hospedador, la presión de selección impuesta por el parasitismo ha resultado en la evolución de comportamientos en el hospedador que reducen el impacto del parasitismo (i.e. defensas antiparasitarias; Rothstein 1990; Krüger 2007), como son la agresión de los hospedadores hacia el parásito (Feeney y col. 2012; Gloag y col. 2013), el rechazo de huevos parásitos o el abandono de los nidos parasitados (Guigueno y Sealy 2011; De Mársico y col. 2013), el rechazo de los pichones parásitos (Langmore y col. 2003; Sato y col. 2010; Tokue y Ueda 2010) y/o el rechazo de los juveniles parásitos (De Mársico y col. 2012). En respuesta a esas defensas, los parásitos pueden desarrollar contra-defensas, dando lugar a una 'carrera armamentista' coevolutiva (Dawkins y Krebs 1979; Davies y de L. Brooke 1988; Rothstein 1990; Krüger 2007; Davies 2011). Las contra-defensas desarrolladas por los parásitos incluyen la producción de huevos miméticos con los del hospedador (Brooke y Davies 1988; Rothstein 1990; Stoddard y Stevens 2010), huevos parásitos con cáscaras más gruesas que los de los hospedadores (Rahn y col. 1988; Mermoz y Ornelas 2004; Antonov y col. 2012) y juveniles miméticos con los del hospedador (De Mársico y col. 2012).

En aves, el parasitismo de cría obligado ha evolucionado en al menos 7 ocasiones de manera independiente, y en la actualidad puede encontrarse en unas 107 especies, distribuidas en cinco grupos taxonómicos (Sorenson y Payne 2002; Lowther 2011). Estos grupos incluyen: 1) una especie de la familia Anatidae, el Pato de Cabeza Negra (*Heteronetta artricapilla*), que se distribuye en Sudamérica y es la única especie nidífuga parásita obligada; 2) los indicadores de miel (Indicatoridae), que incluyen 17 especies parásitas

distribuidas en África y el sur de Asia; 3) tres linajes dentro del grupo de los cuclillos (Neomorphinae, Phaenicophaeinae y Cuculinae) que incluyen más de 60 especies; 4) los pinzones africanos, incluyendo a *Anomalospiza imberbis* y 19 especies del género *Vidua* (Viduidae); y 5) cinco especies de Tordos del Nuevo Mundo del género *Molothrus* (Icteridae).

# 1.2. El grupo de los tordos

El grupo de los tordos del género Molothrus es un grupo monofilético compuesto por cinco especies, las cuales se distribuyen en América (Lanyon 1992; Ortega 1998; Rothstein y col. 2002) y presentan distinto grado de especialización en el uso de hospedadores. La especie basal del clado es el Tordo Pico Corto (M. rufoaxillaris), la cual se separó del linaje que dio origen al resto de los parásitos del grupo hace 2,8 - 3,8 millones de años (Rothstein y col. 2002). Esta especie se distribuye en América del Sur y es la que presenta mayor grado de especialización en el uso de hospedadores, utilizando al Músico (Agelaiodes badius) como principal hospedador (Friedmann 1929; Fraga 1998; De Mársico y col. 2010) y al Chopi (Gnorimopsar chopi), al Pecho Amarillo Común (Pseudoleistes virescens) y al Tordo Patagónico (Curaeus curaeus) como hospedadores secundarios (Sick 1985; Mermoz y Reboreda 1996; Mermoz y Fernández 2003; Di Giacomo 2005; Lowther 2014). Los eventos de especiación que dieron origen a las restantes 4 especies ocurrieron generalmente asociadas a una expansión geográfica hacia sitios donde no estaban presentes otras especies del grupo (Rothstein y col. 2002). El Tordo Gigante (M. oryzivora) fue la primera especie en separarse del clado, con una expansión hacia el norte de América del Sur y América Central, y en la actualidad utiliza 11 hospedadores (Lowther 2014). El Tordo Bronceado (M. aeneus) parasita alrededor de 70 especies (Lowther 2014) y se distribuye en América Central y el límite sur de América del Norte. Las dos especies más derivadas del clado son el Tordo Renegrido (M. bonariensis) y el Tordo de Cabeza Marrón (M. ater), las cuales especiaron hace 0,8 - 1,2 millones de años (Rothstein y col. 2002) y son generalistas extremos, parasitando más de 250 especies de taxa diversos y con más de 150 especies hospedadoras criando pichones parásitos exitosamente (Ortega 1998; Lowther 2014).

# 1.3. Adaptaciones de los parásitos de cría del género Molothrus

El grupo de los tordos presenta diversas especializaciones morfológicas, fisiológicas, y comportamentales relacionadas con su forma de reproducción. Estas especializaciones incluyen: 1) una alta fecundidad (Scott y Ankney 1983; Kattan 1993), 2) puesta rápida de huevos (Sealy y col. 1995), 3) huevos con cáscara más gruesa (Spaw y Rohwer 1987; Rahn y col. 1988; Mermoz y Ornelas 2004; López 2013), 4) remoción o destrucción de los huevos del hospedador (Sealy 1992; Astié y Reboreda 2006; Peer 2006; Fiorini y col. 2014), 5) sincronización del parasitismo con la puesta del hospedador (Mermoz y Reboreda 1999; Fiorini y Reboreda 2006; Astié y Reboreda 2009), y 6) comportamiento de pedido de alimento de los pichones ("begging") más intenso que el de sus hospedadores (Lichtenstein y Sealy 1998; Dearborn y Lichtenstein 2002; Tuero 2011). Además, los tordos parásitos presentan un mayor desarrollo del hipocampo (Sherry y col. 1993; Reboreda y col. 1996), un área del cerebro asociada al procesamiento de información espacial, que estaría relacionado con la mayor demanda de memoria espacial que requiere recordar la ubicación de nidos de hospedadores (ver debajo). La sincronización del parasitismo con la puesta y el menor periodo de incubación permiten que sus pichones nazcan generalmente antes que los del hospedador y de esta forma tengan ventajas en la competencia por alimento cuando parasitan hospedadores de mayor tamaño corporal (Mermoz y Reboreda 2003; Fiorini y col. 2009; Di Giacomo y Reboreda 2015). A su vez, la destrucción de huevos del hospedador reduce la competencia por alimento que deben enfrentar sus pichones y aumenta la supervivencia de los mismos (Astié y Reboreda 2009; Fiorini y col. 2009; Fiorini y col. 2014) y el comportamiento de begging más intenso podría aumentar la tasa de entrega de alimento por parte de los padres (Kilner 2002; Tuero 2011) y la probabilidad de obtener alimento en situaciones de competencia intensa.

Uno de los comportamientos más característicos de las hembras de tordo es el de remover o destruir huevos del hospedador cuando visitan sus nidos (Hudson 1874; Sealy 1992; Peer 2006). Se han propuesto varias hipótesis para explicar los beneficios de este comportamiento (Sealy 1992; Arcese y col. 1996; Massoni y Reboreda 1999; Hoover y Robinson 2007). Una de las más aceptadas propone que la remoción o destrucción de huevos del hospedador reduciría la competencia por alimento entre el pichón parásito y los pichones del hospedador (Sealy 1992; Peer 2006). Este beneficio sería más importante cuando los tordos parasitan hospedadores de mayor tamaño corporal (Astié y Reboreda 2009; Fiorini y col. 2009; Fiorini y col. 2014). El Tordo Renegrido y el Tordo Pico Corto pican y perforan

uno o más huevos del hospedador antes de poner su huevo (Fraga 1998; Massoni y Reboreda 1999; De Mársico y Reboreda 2008) y estos huevos perforados son posteriormente removidos por los hospedadores (Mermoz y Reboreda 1999; Astié y Reboreda 2006). En el Tordo Renegrido este comportamiento es más intenso (i.e. mayor número de huevos picados por evento de parasitismo) cuando las hembras parasitan hospedadores de tamaño corporal mayor al propio (i.e. la Calandria Grande, *Mimus saturninus*, 75 vs. 40-45 g), que cuando parasitan hospedadores de menor tamaño corporal (i.e. la Ratona Común, *Troglodytes aedon*, 13 g, Fiorini y col. 2009; Tuero y col. 2012). Estudios experimentales mostraron que la reducción del número de pichones de Calandria Grande aumentó la supervivencia del pichón de Tordo Renegrido, pero este efecto no se observó en nidos de Ratona Común (Fiorini y col. 2009).

# 1.4. El problema espacio-temporal

Dado que los tordos dependen enteramente del hospedador para su reproducción, un problema que deben resolver es encontrar y recordar la ubicación de nidos apropiados a los cuales retornar para poner sus huevos cuando su propia condición (disponibilidad de huevos) y el estado del nido (puesta del hospedador) coincidan. Estos parásitos se enfrentan entonces no solamente a un problema espacial (recordar la ubicación del nido), sino también a un problema temporal, ya que la sincronización de su puesta con la del hospedador es fundamental, como ya se mencionó, para que sus pichones nazcan antes que los pichones del hospedador y puedan competir exitosamente por el alimento.

Clayton y col. (2001) sugirieron que los tordos parásitos debían recordar el 'qué', 'dónde' y 'cuándo' (los tres componentes de la memoria episódica) en los eventos de búsqueda de nidos de sus hospedadores. De esta manera, los parásitos deben recordar no solamente *qué* hay (un nido en cierto periodo -construcción, puesta, incubación o pichones), *dónde* se encuentra (ubicación en el espacio), sino también *cuándo* (antigüedad y por lo tanto relevancia de la información).

### 1.5. Hipocampo y memoria espacial

El hipocampo es una región del cerebro en vertebrados involucrada en procesos que requieren el uso de información espacial (O'Keefe y Nadel 1978; Sherry y Vaccarino 1989;

Hampton y Shettleworth 1996). Existe una asociación entre el tamaño del hipocampo y la demanda de procesamiento de información espacial que requiere la ecología de diferentes especies. El sistema de apareamiento, por ejemplo, puede imponer diferentes demandas en el procesamiento de la información espacial entre sexos. En *Microtus pennsylvanicus* (Cricetidae), una especie de roedor altamente poligínica, los machos presentan áreas de acción de mayor tamaño que las hembras (Gaulin y Fitzgerald 1986; Gaulin y Fitzgerald 1989) y tienen un hipocampo más desarrollado que las mismas (Jacobs y col. 1990). Esta diferencia entre los sexos no emerge sino hasta después de la madurez sexual y desaparece en la temporada no reproductiva. Por otro lado, dos especies del mismo grupo, *M. pinetorum* y *M. ochrogaster*, son monógamas. Estudios de radiotelemetría mostraron que las áreas de acción de machos y hembras de estas especies son isomórficas, y no presentan diferencias sexuales en el volumen del hipocampo (Gaulin y Fitzgerald 1986; Gaulin y Fitzgerald 1989; Jacobs y col. 1990). Adicionalmente, los machos de las ratas canguro *Dipodomys merriami* y *D. spectabilis*, ambas especies poligínicas, presentan un desarrollo del hipocampo mayor que las hembras (Jacobs y Spencer 1994).

Una serie de estudios correlacionales mostraron una relación positiva entre el volumen del hipocampo y el almacenamiento de semillas: especies que almacenan semillas presentan un hipocampo más desarrollado que aquellas que no almacenan semillas (Sherry y col. 1989; Krebs y col. 1989; Healy y Krebs 1992; Hampton y col. 1995). En este caso, la presión de selección que habría favorecido el aumento del volumen del hipocampo sería la necesidad de recordar y retornar a los sitios donde almacenaron el alimento en épocas de escasez. Además, la cantidad de semillas almacenadas y el tiempo de almacenamiento están relacionados positivamente con la variación en el volumen del hipocampo (Healy y Krebs 1992; Hampton y col. 1995; Healy y Krebs 1996). Existe además evidencia de plasticidad estacional, ya que las diferencias observadas en el hipocampo durante la época de almacenamiento de alimento desaparecen en épocas en que el mismo no es almacenado (Barnea y Nottebohm 1994; Smulders y col. 1995).

En los tordos parásitos de cría, el tamaño relativo del hipocampo es mayor que en especies filogenéticamente próximas que no son parásitos de cría (Reboreda y col. 1996; Nair

Reboreda y col. 1996). En el Tordo Renegrido, donde las hembras buscan nidos solas, éstas presentan un hipocampo más desarrollado que los machos, mientras que en el Tordo Pico Corto, donde ambos miembros de una pareja buscarían nidos en forma conjunta, no existen diferencias sexuales en el volumen del hipocampo (Reboreda y col. 1996). Además, esta variación en el volumen del hipocampo varía entre épocas del año en asociación con el momento en que se realiza la búsqueda de nidos, ya que las diferencias observadas durante la época reproductiva desaparecen durante la temporada no reproductiva (Clayton y col. 1997). Las habilidades espaciales estarían por lo tanto adaptativamente especializadas en los tordos parásitos de cría por la necesidad de recordar y posteriormente retornar en forma precisa a los nidos visitados previamente (Sherry 2006).

# 1.6. Descripción de las especies de estudio: el Tordo Renegrido, el Tordo Pico Corto y sus hospedadores

El Tordo Renegrido es un ave parásita de cría extremadamente generalista y sus huevos han sido encontrados en los nidos de 267 especies, en un amplio rango de tamaños corporales (10-80 g), de las cuales se ha confirmado que 97 crían exitosamente sus pichones (Lowther 2014). El Tordo Renegrido es una especie sexualmente dimórfica (machos 50-55 g, hembras 40-45 g) y son dicromáticos. Los machos presentan plumaje de color negro iridiscente, mientras que las hembras son parduzcas (Figura 1.1). Durante la temporada reproductiva parasitan nidos de hospedadores antes del amanecer y pasan el resto del día alimentándose y visitando potenciales nidos de hospedadores (Gloag y col. 2013). Las hembras de Tordo Renegrido buscan nidos sin la asistencia de los machos (Wiley 1988; Kattan 1997; Gloag y col. 2013).



Figura 1.1. Adultos de Tordo Renegrido. A) Hembra. B) Macho. Fotos: Alec Earnshaw.

En el sitio de estudio donde se realizó esta tesis, el Tordo Renegrido parasita principalmente a la Calandria Grande (*Mimus saturninus*, Figura 1.2A), con una frecuencia de parasitismo del 89% y una intensidad de parasitismo (i.e. número promedio de huevos parásitos por nido parasitado) de  $3,0\pm0,1$  huevos por nido (media  $\pm$  ES, Gloag y col. 2012). La Calandria Grande es un hospedador de mayor tamaño corporal que el Tordo Renegrido (75 g aproximadamente, Sackmann y Reboreda 2003), y construye nidos en forma de copa abierta en árboles y arbustos con follaje denso, utilizando pequeñas ramas (Figura 1.2B).



Figura 1.2. A) Adulto de Calandria Grande. B) Nido de Calandria Grande con dos huevos de Calandria (huevos con fondo verdoso) y 6 huevos de Tordo Renegrido (huevos con fondo blanco). Fotos: Michael Male (A) y Alicia de la Colina (B).

El Tordo Pico Corto es uno de los parásitos de cría más especializados, ya que utiliza casi exclusivamente un único hospedador, el Músico (Fraga 1998; De Mársico y col. 2010). El Tordo Pico Corto es una especie sexualmente dimórfica (machos 55-60 g, hembras 45-50 g) y levemente dicromática, con ambos sexos de color negro opaco (Figura 1.3A), presentando los machos un parche notorio de coloración rufa bajo el ala (Figura 1.3B), mientras que las hembras presentan un parche débil o no presentan parche. Los individuos de Tordo Pico Corto son usualmente vistos en parejas, incluso durante la temporada no reproductiva (Fraga 1986; Mason 1987; De Mársico y Reboreda 2008). Esta asociación ha llevado a algunos autores a sugerir la existencia de monogamia social y búsqueda conjunta de nidos en esta especie (Friedmann 1929; Mason 1987). En la zona de estudio la frecuencia de parasitismo en nidos de Músico es de 80–100% y la intensidad de parasitismo de 5,1 ± 0,3 huevos (media ± ES; De Mársico y Reboreda 2010; Ursino y col. 2011). El Músico (Figura 1.4A) pertenece a la familia Icteridae, tiene un tamaño corporal de 40-50 g, y anida (Figura 1.4B) principalmente en nidos abandonados de Furnariidae o cajas nido (De Mársico y Reboreda 2010).

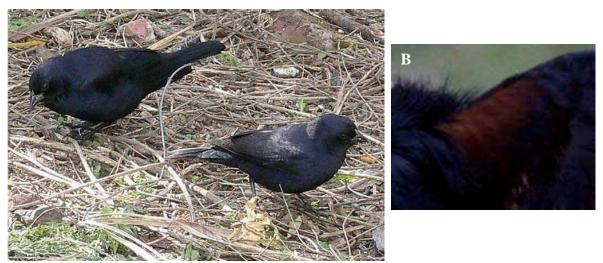


Figura 1.3. A) Pareja de Tordo Pico Corto. B) Parche de coloración rufa que los machos presentan bajo el ala. Fotos: Alec Earnshaw (A) y Juan Carlos Reboreda (B).



Figura 1.4. A) Adulto de Músico. B) Nido de Músico con 4 huevos propios (arriba a la derecha) y 4 huevos parásitos (abajo). Fotos: Alec Earnshaw (A) y Juan Carlos Reboreda (B).

# 1.7. Objetivos

El objetivo general de esta tesis es estudiar el uso del espacio, en relación a la búsqueda y monitoreo de nidos, por parte de dos especies parásitas de cría, el Tordo Renegrido y el Tordo Pico Corto. Los objetivos específicos son:

1) Describir las áreas de acción de machos y hembras de ambas especies.

- Determinar la secuencia temporal de las visitas de las hembras parásitas a los nidos de sus hospedadores.
- 3) Estudiar la dinámica temporal y espacial de los dormideros comunales utilizados por ambas especies.
- 4) Describir posibles adaptaciones morfológicas a la visión a bajas intensidades lumínicas en ambas especies parásitas.

# 1.8. Referencias bibliográficas

- Antonov A, Stokke BG, Fossøy F, Liang W, Moksnes A, Røskaft E, Yang C, Møller A (2012) Why do brood parasitic birds lay strong-shelled eggs? Chinese Birds 3:245–258.
- Arcese P, Smith JN, Hatch MI (1996) Nest predation by cowbirds and its consequences for passerine demography. Proc Natl Acad Sci U S A 93:4608–4611.
- Astié A, Reboreda JC (2009) Function of egg punctures by shiny cowbirds in parasitized and nonparasitized creamy-bellied thrush nests. J F Ornithol 80:336–343.
- Astié A, Reboreda JC (2009) Shiny cowbird parasitism of a low quality host: Effect of host traits on a parasite's reproductive success. J F Ornithol 80:224–233.
- Astié A, Reboreda JC (2006) Costs of egg punctures and parasitism by shiny cowbirds (*Molothrus bonariensis*) at creamy-bellied thrush (*Turdus amaurochalinus*) nests. Auk 123:23–32.
- Barnea A, Nottebohm F (1994) Seasonal recruitment of hippocampal neurons in adult free-ranging black-capped chickadees. Proc Natl Acad Sci U S A 91:11217–11221.
- Brooke M, Davies N (1988) Egg mimicry by cuckoos *Cuculus canorus* in relation to discrimination by hosts. Nature 335:630–632.
- Clayton N, Griffiths D, Emery N, Dickinson A (2001) Elements of episodic-like memory in animals. Philos Trans R Soc London Ser B 356:1483–1491.

- Clayton N, Reboreda J, Kacelnik A (1997) Seasonal changes of hippocampus volume in parasitic cowbirds. Behav Processes 41:237–243.
- Davies NB (2011) Cuckoo adaptations: trickery and tuning. J Zool 284:1–14.
- Davies NB, de L. Brooke M (1988) Cuckoos versus reed warblers: Adaptations and counteradaptations. Anim Behav 36:262–284.
- Dawkins R, Krebs JR (1979) Arms races between and within species. Proc R Soc B Biol Sci 205:489–511.
- De Mársico M, Reboreda J (2008) Egg-laying behavior in screaming cowbirds: why does a specialist brood parasite waste so many eggs? Condor 110:143–153.
- De Mársico MC, Gantchoff MG, Reboreda JC (2012) Host-parasite coevolution beyond the nestling stage? Mimicry of host fledglings by the specialist Screaming Cowbird. Proc Biol Sci 279:3401–8.
- De Mársico MC, Gloag R, Ursino C, Reboreda JC (2013) A novel method of rejection of brood parasitic eggs reduces parasitism intensity in a cowbird host. Biol Lett 9:20130076.
- De Mársico MC, Mahler B, Chomnalez M, Di Giacomo AG, Reboreda JC (2010) Host use by generalist and specialist brood-parasitic cowbirds at population and individual levels. Adv Study Behav 42:83–121.
- De Mársico MC, Reboreda JC (2010) Brood parasitism increases mortality of bay-winged cowbird nests. Condor 112:407–417.
- Dearborn DC, Lichtenstein G (2002) Begging behaviour and host exploitation in parasitic cowbirds. En: Wright J, Leonard ML (eds) Evolution of begging: Competition, Cooperation and Communication. Kulwer Academic Publishers, Dordrecht, pp 361–387.
- Di Giacomo AG (2005) Aves de la Reserva El Bagual. En: Di Giacomo A., Krapovickas SF (eds) Historia Natural y Paisaje de la Reserva El Bagual, Prov. de Formosa, Argentina. Temas de Naturaleza y Conservación Monografía de Aves Argentinas Nº 4. Aves Argentinas/Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires, Argentina, pp 201–465.

- Di Giacomo AG, Reboreda JC (2015) Reproductive success of the specialist brood parasite Screaming Cowbird in an alternative host, the Chopi Blackbird. Auk 132:16–24.
- Feeney WE, Welbergen J, Langmore NE (2012) The frontline of avian brood parasite—host coevolution. Anim Behav 84:3–12.
- Fiorini VD, Gloag R, Kacelnik A, Reboreda JC (2014) Strategic egg destruction by brood-parasitic cowbirds? Anim Behav 93:229–235.
- Fiorini VD, Reboreda JC (2006) Cues used by shiny cowbirds (*Molothrus bonariensis*) to locate and parasitise chalk-browed mockingbird (*Mimus saturninus*) nests. Behav Ecol Sociobiol 60:379–385.
- Fiorini VD, Tuero DT, Reboreda JC (2009) Shiny cowbirds synchronize parasitism with host laying and puncture host eggs according to host characteristics. Anim Behav 77:561–568.
- Fraga RM (1998) Interactions of the parasitic screaming and shiny cowbirds (*Molothrus rufoaxillaris* and *M. bonariensis*) with a shared host, the Bay-winged Cowbird (*M. badius*). En: Rothstein SI, Robinson SK (eds) Parasitic birds and their hosts. Studies in Coevolution. Oxford University Press, New York, NY, pp 173–193.
- Fraga RM (1986) The baywinged cowbirds (*Molothrus badius*) and its brood parasites: interactions, coevolution and comparative efficiency. Ph.D. Thesis. University of California, Santa Barbara.
- Friedmann H (1929) Subgenus *Molothrus. Molothrus bonariensis* the Shiny Cowbird. En: Thomas C (ed) Cowbirds. A study in the Biology of social parasitism. Springfield, Illinois, pp 57–144.
- Gaulin S, Fitzgerald R (1986) Sex differences in spatial ability: An evolutionary hypothesis and test. Am Nat 127:74–88.
- Gaulin S, Fitzgerald R (1989) Sexual selection for spatial-learning ability. Anim Behav 37:322–331.

- Gloag R, Fiorini VD, Reboreda JC, Kacelnik A (2012) Brood parasite eggs enhance egg survivorship in a multiply parasitized host. Proc Biol Sci 279:1831–1839.
- Gloag R, Fiorini VD, Reboreda JC, Kacelnik A (2013) The wages of violence: mobbing by mockingbirds as a frontline defence against brood-parasitic cowbirds. Anim Behav 86:1023–1029.
- Guigueno MF, Sealy SG (2011) Aggression towards egg-removing cowbird elicits clutch abandonment in parasitized yellow warblers, *Dendroica petechia*. Anim Behav 81:211–218.
- Hampton R, Sherry D, Shettleworth S, Khurgel M, Ivy G (1995) Hippocampal volume and food-storing behavior are related in parids. Brain Behav Evol 45:54–61.
- Hampton R, Shettleworth S (1996) Hippocampus and memory in a food-storing and in a nonstoring bird species. Behav Neurosci 110:946–964.
- Healy S, Krebs J (1992) Food storing and the hippocampus in corvids: Amount and volume are correlated. Proc R Soc London B Biol Sci 248:241–245.
- Healy S, Krebs J (1996) Food storing and the hippocampus in Paridae. Brain Behav Evol 47:195–199.
- Hoover JP, Robinson SK (2007) Retaliatory mafia behavior by a parasitic cowbird favors host acceptance of parasitic eggs. Proc Natl Acad Sci USA 104:4479–83.
- Hudson WH (1874) Notes on the procreant instincts of the three species of *Molothrus* found in Buenos Aires. Proc Zool Soc London 11:153–174.
- Jacobs L, Gaulin S, Sherry D, Hoffman G (1990) Evolution of spatial cognition: sex-specific patterns of spatial behavior predict hippocampal size. Proc R Soc London Ser B 87:6349–6352.
- Jacobs L, Spencer W (1994) Natural space-use patterns and hippocampal size in kangaroo rats. Brain Behav Evol 44:125–132.

- Kattan G (1997) Shiny cowbirds follow the "shotgun" strategy of brood parasitism. Anim Behav 53:647–654.
- Kattan GH (1993) Reproductive strategy of a generalist brood parasite, the Shiny Cowbird, in the Cauca Valley, Colombia. Ph.D. Thesis. University of Florida, Gainesville, Florida.
- Kilner R (2002) Sex differences in canary (*Serinus canaria*) provisioning rules. Behav Ecol Sociobiol 52:400–407.
- Krebs J, Sherry D, Healy S, Perry VH, Vaccarino A (1989) Hippocampal specialization of food-storing birds. Proc Natl Acad Sci USA 86:1388–1392.
- Krüger O (2007) Cuckoos, cowbirds and hosts: adaptations, trade-offs and constraints. Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci 362:1873–1886.
- Langmore NE, Hunt S, Kilner RM (2003) Escalation of a coevolutionary arms race through host rejection of brood parasitic young. Lett to Nat 422:157–160.
- Lanyon SM (1992) Interspecific brood parasitism in blackbirds (Icterinae): A phylogenetic perspective. Science 255:77-79.
- Lichtenstein G, Sealy SG (1998) Nestling competition, rather than supernormal stimulus, explains the success of parasitic brown-headed cowbird chicks in yellow warbler nests. Proc R Soc B Biol Sci 265:249–254.
- López AV (2013) Análisis comparativo de las propiedades de la cáscara de huevo entre especies parásitas de cría (Icteridae: *Molothrus*) y sus principales hospedadores. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.
- Lowther PE (2011) Brood Parasitism Host Lists. http://www.fieldmuseum.org/science/blog/brood-para.
- Lowther PE (2014) Lists of victims and hosts of the parasitic cowbirds (*Molothrus*). Version 11 Dec 2014. 1–31.
- Mason P (1987) Pair formation in cowbirds: evidence found for screaming but not shiny cowbirds. Condor 89:349–356.

- Massoni V, Reboreda JC (1999) Egg puncture allows shiny cowbirds to assess host egg development and suitability for parasitism. Proc R Soc B Biol Sci 266:1871–1874.
- Mermoz ME, Ornelas J (2004) Phylogenetic analysis of life-history adaptations in parasitic cowbirds. Behav Ecol 15:109–119.
- Mermoz ME, Fernández GJ (2003) Breeding success of a specialist brood parasite, the Screaming Cowbird, parasitizing an alternative host. Condor 105:63–72.
- Mermoz ME, Reboreda JC (1996) New host for a specialized brood parasite, the Screaming Cowbird. Condor 98:630–632.
- Mermoz ME, Reboreda JC (1999) Egg-laying behaviour by shiny cowbirds parasitizing brown-and-yellow marshbirds. Anim Behav 58:873–882.
- Mermoz ME, Reboreda JC (2003) Reproductive success of Shiny Cowbird (*Molothrus bonariensis*) parasitizing the larger Brown-and-yellow Marshbird (*Pseudoleistes virescens*) in Argentina. Auk 120:1128–1139.

Nair

- Rothstein SI, Patten M, Fleischer R (2002) Phylogeny, specilization, and brood parasite-host coevolution: some possible pitfalls of parsimony. Behav Ecol 13:1–10.
- Rothstein SI (1990) A model system for coevolution: avian brood parasitism. Annu Rev Ecol Syst 21:481–508.
- Rothstein SI, Robinson SK (1998) The evolution and ecology of avian brood parasitism. En: Rothstein SI, Robinson SK (eds) Parasitic Birds and their Hosts. Studies in Coevolution. Oxford University Press, New York, NY, pp 3–56.
- Sackmann P, Reboreda JC (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.
- Sato N, Tokue K, Noske R, Mikami O, Ueda K (2010) Evicting cuckoo nestlings from the nest: a new anti-parasitism behaviour. Biol Lett 6:67–69.
- Scott D, Ankney C (1983) The laying cycle of brown-headed cowbirds: passerine chickens? Auk 100:583–592.
- Sealy SG (1992) Removal of yellow warbler eggs in association with cowbird parasitism. Condor 94:40–54.
- Sealy SG, Neudorf DL, Hill DP (1995) Rapid laying by brown-headed cowbirds *Molothrus ater* and other parasitic birds. Ibis 137:76–84.
- Sherry DF, Forbes M, Khurgel M, Ivy G (1993) Females have a larger hippocampus than males in the brood-parasitic Brown-headed Cowbird. Proc Natl Acad Sci USA 90:7839–7843.
- Sherry DF, Vaccarino A (1989) Hippocampus and memory for food caches in black-capped chickadees. Behav Neurosci 103:308–318.
- Sherry DF, Vaccarino A, Buckenham K, Herz R (1989) The hippocampal complex of foodstoring birds. Brain Behav Evol 34:308–317.
- Sherry DF (2006) Neuroecology. Annu Rev Psychol 57:167–197.

- Sick H (1985) Ornithologia brasileira, uma introducao. Universidade de Brasilia
- Smulders T, Sasson A, DeVoogd T (1995) Seasonal changes in telencephalon volume in a food storing blackcapped chickadee. J Neurobiol 27:15–25.
- Sorenson M, Payne R (2002) Molecular genetic perspectives on avian brood parasitism. Integr Comp Biol 42:388–400.
- Spaw C, Rohwer S (1987) A comparative study of eggshell thickness in cowbirds and other passerines. Condor 89:307–318.
- Stoddard MC, Stevens M (2010) Pattern mimicry of host eggs by the Common Cuckoo, as seen through a bird's eye. Proc Biol Sci 277:1387–1393.
- Tokue K, Ueda K (2010) Mangrove gerygones *Gerygone laevigaster* eject little bronzecuckoo *Chalcites minutillus* hatchlings from parasitized nests. Ibis 152:835–839.
- Tuero DT (2011) Flexibilidad comportamental del Tordo Renegrido (*Molothrus bonariensis*) al parasitar diferentes hospedadores. Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.
- Tuero DT, Fiorini VD, Reboreda JC (2012) Do shiny cowbird females adjust egg pecking behavior according to the level of competition their chicks face in host nests? Behav Processes 89:137–42.
- Ursino C, De Mársico MC, Sued M, Farall A, Reboreda JC (2011) Brood parasitism disproportionately increases nest provisioning and helper recruitment in a cooperatively breeding bird. Behav Ecol Sociobiol 65:2279–2286.
- Wiley J (1988) Host selection by the Shiny Cowbird. Condor 90:289–303.

# Capítulo 2: Patrones diarios de movimiento durante la temporada reproductiva del Tordo Renegrido y el Tordo Pico Corto

### 2.1. Introducción

El parasitismo de cría requiere que los parásitos desarrollen habilidades especiales como seleccionar un hospedador apropiado (Teuschl y col. 1998; Payne y col. 2000; Langmore y Kilner 2007) buscar y localizar nidos que se encuentren en un estadio adecuado para ser parasitados (Wiley 1988; Honza y col. 2002; Fiorini y Reboreda 2006; Soler y Pérez-Contreras 2012), y luego retornar a esos nidos para depositar sus huevos dentro de la ventana temporal apropiada (Moskát y col. 2006; Fiorini y col. 2009). El parasitismo por los tordos ocurre antes del amanecer (Scott 1991; Peer y Sealy 1999; Gloag y col. 2013; ver Capítulos 3 y 4) y durante el resto del día las hembras buscarían nidos para parasitar en los días subsiguientes (Norman y Robertson 1975; Wiley 1988; Gloag y col. 2013; ver Capítulo 3). Se ha postulado que los tordos localizan los nidos observando crípticamente la actividad de los hospedadores en hábitats adecuados (Norman y Robertson 1975; Wiley 1988; Kattan 1997), pero también localizan nidos mediante búsqueda sistemática (Fiorini y Reboreda 2006). Por lo tanto, el comportamiento típico de las hembras de tordo durante la temporada reproductiva consistiría en buscar nidos de potenciales hospedadores y retornar a ellos cuando su propia condición (disponibilidad de huevos) y el estado del nido (puesta del hospedador) coincidan. Por otra parte, las hembras deberían evitar depositar huevos en nidos donde ya lo hayan hecho (i.e. parasitismo repetido sensu Gloag y col. 2014) para evitar la competencia entre sus propios pichones (Hahn y col. 1999; Trine 2000; McLaren y col. 2003; Hoover 2003; Goguen y col. 2011). De acuerdo con esto, un estudio reciente indica que en el Tordo Renegrido, las hembras no vuelven a depositar un segundo huevo en los nidos que ya han parasitado (Gloag y col. 2014), y varios estudios en el Tordo de Cabeza Marrón también han encontrado ausencia de parasitismo repetido (Alderson y col. 1999; McLaren y col. 2003; Ellison y col. 2006; pero ver Rivers y col. 2012 y de la Colina 2013).

El comportamiento parásito de los tordos impone demandas especiales en el proceso de información, ya que al momento en que una hembra está pronta a poner un huevo, puede enfrentarse a distintas opciones de nidos de hospedadores dentro de su área de acción. Dado que los nidos sólo pueden ser parasitados de manera exitosa durante la puesta del hospedador, cada nido está disponible sólo por un corto periodo de tiempo, y una vez parasitado debería ser borrado del grupo de potenciales nidos disponibles (Clayton y col. 1997; Gloag y col. 2014). Este incremento en la demanda por recordar la ubicación y estado de los nidos de hospedadores habría influenciado un aumento en el volumen relativo del hipocampo (Sherry y col. 1993; Reboreda y col. 1996), una región del cerebro de los vertebrados que está involucrada en el procesamiento de la información espacial (O'Keefe y Nadel 1978). En tordos, este mayor desarrollo del hipocampo se encuentra asociado al sexo que realiza la búsqueda de nidos: hembras en el Tordo Renegrido y en el Tordo de Cabeza Marrón y hembras y machos en el Tordo Pico Corto (Sherry y col. 1993; Reboreda y col. 1996). Además, las hembras del Tordo de Cabeza Marrón resuelven significativamente mejor que los machos una tarea de búsqueda de alimento que involucra habilidades espaciales (Guigueno y col. 2014), dando mayor soporte a la hipótesis de que las habilidades espaciales están adaptativamente especializadas en los tordos parásitos de cría (Sherry 2006). El volumen relativo del hipocampo varía además estacionalmente, siendo mayor durante la temporada reproductiva que durante la temporada no reproductiva, y el dimorfismo sexual presente en verano en el Tordo Renegrido no se encuentra durante el invierno, indicando que existiría plasticidad neuroanatómica asociada con los cambios estacionales en demandas a la memoria espacial (Clayton y col. 1997).

Aunque existe un interés general por entender el uso del espacio por parte de los tordos parásitos de cría cuando buscan nidos de hospedadores, la mayoría de los estudios sobre sus movimientos diarios durante la temporada reproductiva se han enfocado en el uso del hábitat, o en la asociación entre machos y hembras, y todos ellos han sido realizados en el Tordo de Cabeza Marrón (i.e. Dufty 1982; Rothstein y col. 1984; Teather y Robertson 1985; Thompson 1994; Gates y Evans 1998; Hahn y col. 1999). Estos estudios mostraron que las hembras pasan la mañana en áreas con alta densidad de hospedadores y que vuelan a áreas de alimentación durante el resto del día (Rothstein y col. 1984; Thompson 1994; Gates y Evans 1998). En cuanto a la asociación entre hembras y machos, algunos autores han observado la existencia de asociaciones permanentes a lo largo de la temporada reproductiva (Dufty 1982; Teather y Robertson 1986), mientras que otros no han observado asociaciones prolongadas en

el tiempo (Rothstein y col. 1984), u observaron que las hembras se encontraban generalmente solas por la mañana (Gates y Evans 1998). A excepción del trabajo de Hahn (1999), ninguno de estos estudios analizó si las hembras mantienen áreas de acción características a lo largo de la temporada reproductiva.

En este capítulo se analizan las áreas de acción por la mañana de machos y hembras de Tordo Renegrido y Tordo Pico Corto. Se determinaron las áreas de acción de cada individuo durante varios días consecutivos y se utilizaron estos datos para evaluar si machos y hembras tienen áreas de acción características y que mantienen en el tiempo cuando buscan nidos de hospedadores. Además, se utilizó el tamaño de las áreas de acción para aportar evidencia indirecta sobre el sistema de apareamiento de cada especie de tordo estudiada.

La hipótesis general a poner a prueba en este capítulo es que los tordos buscan y detectan nidos de hospedadores dentro de un área relativamente constante (i.e. utilizan el mismo área a lo largo de los días), lo cual les permitiría monitorear los nidos a través del tiempo y sincronizar el parasitismo con la puesta del hospedador. En base a esta hipótesis, esperamos que las áreas de acción de hembras individuales se solapen en días consecutivos. Por otra parte, dada la existencia de parasitismo múltiple (i.e. distintas hembras de tordo depositan sus huevos en un mismo nido), esperamos que las áreas de acción de distintas hembras se superpongan en días consecutivos. Además, si el Tordo Pico Corto es socialmente monógamo, esperamos que machos y hembras que hayan sido capturados juntos (i.e. individuos de la misma pareja), se mantengan espacialmente asociados a lo largo del día.

# 2.2. Metodología

### 2.2.1. Sitio de estudio

El trabajo de campo se desarrolló en un área de 1500 ha de la Reserva "El Destino" (35°08' S, 57°23' O; Partido de Magdalena, Provincia de Buenos Aires, Figura 2.1) durante las temporadas reproductivas (Octubre a Febrero) 2010-2011 y 2011-2012. En este sitio el Tordo Renegrido utiliza como principales hospedadores a la Calandria Grande, *Mimus saturninus* (frecuencia de parasitismo 89%, Gloag y col. 2012) y a la Ratona Común, *Troglodytes aedon* (frecuencia de parasitismo 60%, Tuero y col. 2007) mientras que el Tordo Pico Corto utiliza

como único hospedador al Músico, *Agelaioides badius* (frecuencia de parasitismo 93%, De Mársico y col. 2010). El Tordo Renegrido y El Tordo Pico Corto son residentes permanentes en este área.



Figura 2.1. Sitio de estudio. Reserva El Destino, Partido de Magdalena, Provincia de Buenos Aires, Argentina.

### 2.2.2. Captura e instrumentación de individuos

Se capturaron 13 hembras y 8 machos de Tordo Renegrido, y 8 hembras y 5 machos de Tordo Pico Corto mediante trampas tipo "walk-in" (Figura 2.2) y redes de niebla. Cada individuo fue identificado con anillos de aluminio numerados y una combinación única de anillos de colores en sus tarsos. Además, las hembras fueron marcadas en la cabeza, decolorando la parte distal de las plumas con colorante para cabello (Gloag y col. 2014) con un patrón individual y característico, para facilitar la identificación de cada individuo en grabaciones de video realizadas en los nidos de hospedadores antes del amanecer (condiciones de baja intensidad lumínica), cuando ocurren los eventos de parasitismo.



Figura 2.2. Trampas tipo "walk-in" cebadas con semillas de mijo que fueron utilizadas para capturar los individuos instrumentados. Fotos: Romina Scardamaglia.

Se instrumentaron los animales con radiotransmisores tipo "glue-on" de 1,2 g de peso (modelos PicoPip Ag392 de la empresa Biotrack, Wareham, UK; o modelo A2455 de la empresa Advanced Telemetry Systems, Isanti, Minnesota, USA), lo que corresponde a aproximadamente 3% de la masa corporal de ambas especies de tordo, y que está dentro del peso recomendado para colocación de instrumentos en aves (Kenward 1987). Los radiotransmisores fueron adheridos al dorso de los animales (Figura 2.3) usando un adhesivo a base de cianoacrilato y un activador (Loctite 401 y Loctite 770, Henkel, respectivamente). El procedimiento de marcado de los tordos y de colocación del radiotransmisor duró menos de 15 minutos. Los radiotransmisores se cayeron de las aves luego de un periodo de tiempo o fueron removidos de ellas si eran recapturadas y habían sido monitoreadas durante al menos seis días. El tiempo medio que los transmisores estuvieron adheridos a las aves fue de 35,8 ± 3,6 días (rango = 6 – 68 días, n = 34). Se filmaron hembras instrumentadas parasitando nidos (ver debajo) y se observó que su comportamiento fue normal.



Figura 2.3. Hembra de Tordo Renegrido instrumentada con un radiotransmisor tipo "glueon". Fotos: Romina Scardamaglia.

### 2.2.3. Monitoreo y estimación de áreas de acción

Cada individuo fue monitoreado durante 3-6 días consecutivos. Los individuos fueron localizados a pie, utilizando un receptor de radiotelemetría portátil (modelo Sika, de la empresa Biotrack, Wareham, UK) y una antena Yagi de 3 elementos. Se monitoreó a los individuos en sesiones matinales desde las 5:00 AM a las 12:00 PM y vespertinas, desde las 4:00 PM hasta el anochecer, con un intervalo mínimo de 15 minutos entre localizaciones de un mismo individuo. Se registraron entre 3 y 15 localizaciones para cada individuo en cada sesión. Se monitorearon los individuos hasta lograr contacto visual y se registró la ubicación con un dispositivo GPS (Garmin eTrex Legend HCx). Cuando no se logró contacto visual, se consideró que la ubicación del individuo era la registrada cuando la ganancia del receptor estaba al mínimo (ganancia = 0; i.e. el ave se encontraba dentro de un radio de ~ 2-3 m). Además, se registró el comportamiento del individuo, que fue clasificado como:

alimentación, no-alimentación (alguna de una serie de actividades que incluían percharse, acicalarse o cantar) o en el dormidero. Para determinar la ubicación del dormidero, se monitorearon los individuos luego del anochecer (ver Capítulo 4).

Como parte de otros trabajos del grupo (Gloag y col. 2013; Gloag y col. 2014; Fiorini y col. 2014), se colocaron micro-cámaras con luces infrarrojas (Handykam 420 CCD color microcamera) conectadas a grabadores de video digitales (Lawmate PVR1000 o PVR500 ECO) en nidos de Calandria Grande durante el periodo de puesta. Se registró la actividad en el nido desde ~ 04:30 AM hasta al menos las 08:30 AM para detectar eventos de parasitismo por parte de hembras de Tordo Renegrido. No se registró la actividad durante la prepuesta y puesta en nidos de Músico ya que éstos presentan una alta tasa de abandono al ser manipulados en estadios tempranos (De Mársico, comunicación personal). Se filmaron 15 eventos de parasitismo que involucraron a hembras instrumentadas con radiotransmisores, con al menos 4 individuos distintos filmados (en 3 de los 15 eventos no se pudo identificar a la hembra con precisión). Estas filmaciones indicaron que varias de las hembras instrumentadas buscaron y parasitaron nidos de Calandria Grande durante el periodo en que fueron monitoreadas.

#### 2.2.4. Análisis de datos

Se estimaron las áreas de acción para cada individuo como el mínimo polígono convexo (MPC) al 100% usando el paquete adehabitatHR (Calenge 2006) en el software R, versión 3.0.1. Se utilizó el MPC al 100% y no al 95% como es habitual, ya que el objetivo era estimar la totalidad del área utilizada por los individuos, incluyendo las "excursiones". Los registros del dormidero donde los individuos pasaron la noche anterior fueron excluidos de las estimaciones de las áreas de acción. Se obtuvieron datos de tres o más días de monitoreo para 10 hembras y 6 machos de Tordo Renegrido y 8 hembras y 5 machos de Tordo Pico Corto (total: 141 días-individuo). Se usaron las áreas de acción matinales de estos individuos para calcular el área de acción acumulada por cada uno durante el tiempo de monitoreo y el porcentaje del área utilizada en un día que se solapó con el área utilizada en días anteriores.

Se utilizaron modelos lineales generales mixtos (GLMM) para evaluar, para cada especie, diferencias sexuales en los tamaños de las áreas de acción matinales. Incluimos sexo como factor fijo, la identidad del individuo como factor aleatorio, y los tamaños de las áreas de acción matinales (en ha) para cada individuo como la variable dependiente. Para evaluar si existe un efecto del momento de la temporada en el que se llevó a cabo el monitoreo,

incluimos momento de la temporada (inicio, mediados o final de la temporada reproductiva) como una covariable en el análisis. También usamos modelos lineales generales mixtos para evaluar, para cada especie, diferencias sexuales en las áreas de acción acumuladas, con sexo y tiempo (días consecutivos) como factores fijos, e identidad del individuo como factor aleatorio. Testeamos la normalidad de los residuos para todos los modelos. Llevamos a cabo los análisis usando el paquete nlme (Pinheiro y col. 2013) en R 3.0.1. Cuando la interacción entre alguno de los factores resultó significativa, calculamos los efectos simples para evaluar diferencias entre grupos.

Para estudiar la asociación entre machos y hembras de Tordo Pico Corto, se utilizaron datos de tres hembras y tres machos que fueron capturados juntos (i.e. los individuos fueron capturados simultáneamente en la misma trampa). Se monitorearon estos individuos durante 3-6 días consecutivos luego de su captura y se registró, a intervalos de 15 minutos, si el macho y la hembra se encontraban a una distancia de menos de 2 m uno de otro (espacialmente asociados) o a más de 2 m uno de otro (no asociados). Además, se llevó a cabo un muestreo al azar de la localización de los individuos y de la asociación a sus potenciales parejas durante una hora por la mañana y una hora por la tarde por 5 días adicionales. El horario del muestreo varió entre días y no fueron llevados a cabo en días consecutivos necesariamente. De esta manera, se evaluó la asociación entre miembros de una potencial pareja durante un periodo total de veinte días. Como un control de asociación al azar, se usaron datos de dos hembras y dos machos que fueron capturados separados (i.e. en una misma trampa en un mismo día, pero en distintos momentos) y que fueron monitoreados durante el mismo periodo. Se comparó la frecuencia de localizaciones en las cuales los miembros de cada par (capturados juntos vs. capturados separados) se mantuvieron asociados durante la mañana y la tarde.

Las diferencias fueron consideradas significativas a P<0.05. Los valores reportados son las medias  $\pm$  ES.

### 2.3. Resultados

La mayoría de las localizaciones matinales correspondieron a actividades distintas a la alimentación tanto para los individuos de Tordo Renegrido (hembras:  $81 \pm 3\%$ ; machos:  $77 \pm 4\%$ ) como Tordo Pico Corto (hembras:  $60 \pm 6\%$ ; machos:  $61 \pm 6\%$ ). Para la mayoría de los

individuos, el tamaño medio del área de acción durante la mañana varió entre 20 y 45 ha (Tabla 2.1). Se encontraron diferencias entre sexos en las áreas de acción matinales para el Tordo Renegrido ( $F_{1,14} = 4.8$ , p = 0.04), siendo las áreas de acción de los machos el doble que las de las hembras (Tabla 2.1). Por el contrario, no se encontraron diferencias entre sexos para el Tordo Pico Corto ( $F_{1,11} = 0.1$ , p = 0.75, Tabla 2.1). No se encontró un efecto del momento de la temporada reproductiva en que se realizó el monitoreo sobre el tamaño de las áreas de acción matinales para el Tordo Renegrido ( $F_{2,58} = 1.72$ , p = 0.20) ni el Tordo Pico Corto ( $F_{2,49} = 0.05$ , p = 0.95).

Para ambas especies, hubo un extenso (50-60%) solapamiento en las áreas de acción matinales de cada hembra en días consecutivos (Tabla 2.1, Figura 2.4). Además, las áreas matinales de diferentes hembras que fueron monitoreadas durante el mismo día se solaparon (Figura 2.5). Una hembra que fue monitoreada durante ambas temporadas reproductivas tuvo un solapamiento del 71% entre las áreas matinales utilizadas cada año (Figura 2.6).

Tabla 2.1. Áreas de acción diarias para hembras y machos de Tordo Renegrido y Tordo Pico Corto que fueron monitoreados durante la mañana de tres o más días consecutivos de las temporadas reproductivas 2010-2011 y 2011-2012 en la localidad de Magdalena, provincia de Buenos Aires, Argentina. Para calcular las áreas de acción diarias se consideró la media de las áreas de acción diarias de cada individuo, y luego se calculó la media de estos valores. Se estimó el solapamiento entre áreas de acción como el porcentaje de área utilizado en un día que se solapó con el área utilizada en días anteriores. Los valores mostrados son la media ± ES.

	Tordo Renegrido		Tordo Pico Corto	
	Hembras	Machos	Hembras	Machos
Número de individuos	10	6	8	5
Número de localizaciones por mañana por individuo	$6,5 \pm 1,7$	6,6 ± 1,2	$7,0 \pm 1,6$	$7,3 \pm 1,5$
Área de acción diaria (ha)	$21,9 \pm 5,0$	$45,3 \pm 13,7$	$24,7 \pm 5,1$	24,2 ± 11,1
Solapamiento de áreas de acción (%)	59 ± 6	54 ± 9	$47 \pm 7$	47 ± 11

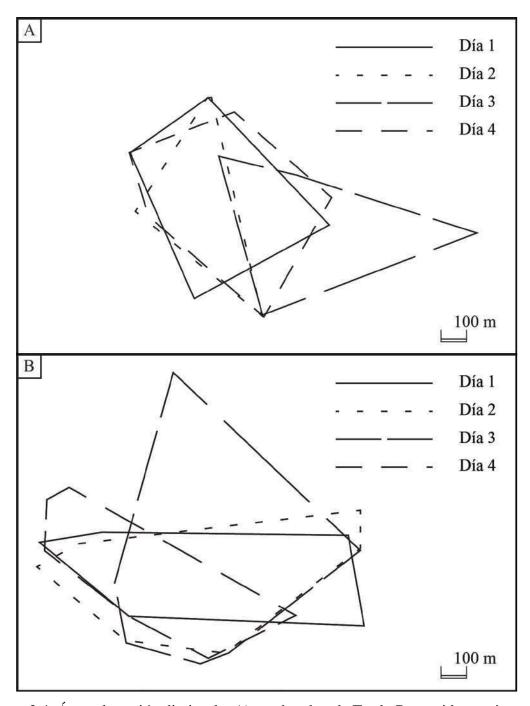


Figura 2.4. Áreas de acción diarias de: A) una hembra de Tordo Renegrido monitoreada durante 4 días consecutivos y B) una hembra de Tordo Pico Corto monitoreada durante 4 días consecutivos.

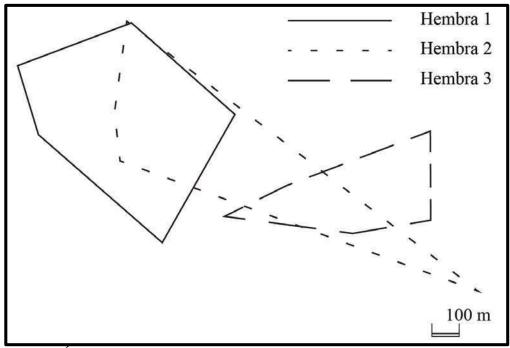


Figura 2.5. Áreas de acción diarias de 3 hembras de Tordo Renegrido monitoreadas simultáneamente el mismo día.

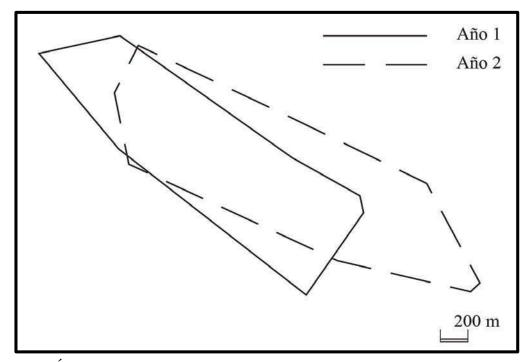


Figura 2.6. Áreas de acción acumuladas de una hembra de Tordo Renegrido monitoreada durante dos temporadas reproductivas consecutivas.

Se encontraron diferencias entre sexos en las áreas acumuladas en Tordo Renegrido, y estas diferencias dependieron del tiempo, ya que la interacción sexo x tiempo resultó significativa ( $F_{4,45} = 4,0$ , p = 0,007, Figura 2.7.A). Los efectos simples mostraron que las áreas acumuladas fueron mayores para los machos que para las hembras al día 4 ( $F_{1,11} = 5,8$ , p = 0,03) y día 5 ( $F_{1,6} = 10,1$ , p = 0,02). No se encontraron diferencias entre sexos en las áreas acumuladas para el Tordo Pico Corto ( $F_{1,11} = 0,1$ , p = 0,71, Figura 2.7.B). Las áreas de acción acumuladas fueron de ~70 ha para hembras y ~170 ha para machos de Tordo Renegrido, y de ~70-80 ha para ambos sexos de Tordo Pico Corto (Figura 2.7). El momento de la temporada reproductiva en que se llevó a cabo el monitoreo no tuvo efecto sobre el área acumulada por cada individuo (p > 0,05 para ambos modelos).

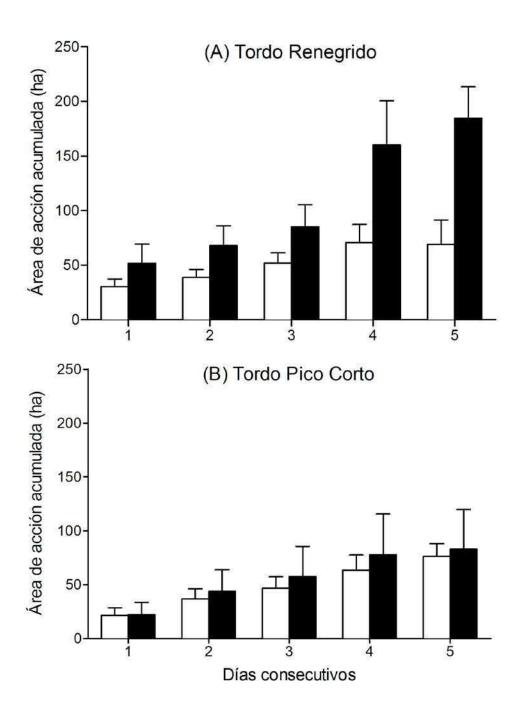


Figura 2.7. Áreas de acción acumuladas (ha) en días consecutivos para hembras (barras blancas) y machos (barras negras) de Tordo Renegrido y Tordo Pico Corto. Los datos corresponden a 10 hembras y 6 machos de Tordo Renegrido, y a 8 hembras y 5 machos de Tordo Pico Corto que fueron monitoreados durante 3 o más días consecutivos durante la temporada reproductiva (Octubre-Febrero) de 2010-2011 y 2011-2012 en la Provincia de Buenos Aires, Argentina.

Durante la tarde, se localizaron a las hembras de Tordo Renegrido en las áreas de acción donde habían sido localizadas por la mañana, mayormente alimentándose en bandadas de conespecíficos. Por el contrario, no se observaron a los machos dentro de las áreas de acción que éstos habían utilizado por la mañana. Un macho fue regularmente localizado alimentándose a ~1,5 km del área de acción utilizada por la mañana y un segundo macho fue localizado alimentándose en un feed-lot a ~6 km del área de acción matinal. El resto de los machos no pudo ser localizado. Para el Tordo Pico Corto, se localizaron a los individuos de ambos sexos alimentándose durante la tarde dentro de las áreas de acción que habían utilizado por la mañana. Estos individuos se encontraron con frecuencia asociados a bandadas (~20-30 individuos) de Pecho Amarillo (*Pseudoleistes virescens*) o con otras parejas (~4-6 individuos) de Tordo Pico Corto.

La mayoría de los individuos de ambas especies parásitas utilizaron principalmente un único dormidero, el cual mantuvieron durante la temporada reproductiva (ver Capítulo 4). Se registraron 15 eventos de parasitismo por hembras de Tordo Renegrido instrumentadas con radiotransmisores. Para 5 de estos eventos se registró además la ubicación de la hembra en el dormidero la noche previa. Esto sugiere que las hembras volaron directamente desde el dormidero al nido que parasitaron, el cual se encontró dentro del área que utilizó la hembra en días previos (Figura 2.8). En promedio, la distancia entre el dormidero y los nidos parasitados fue de  $676 \pm 154$  m (media  $\pm$  DS, n = 5).

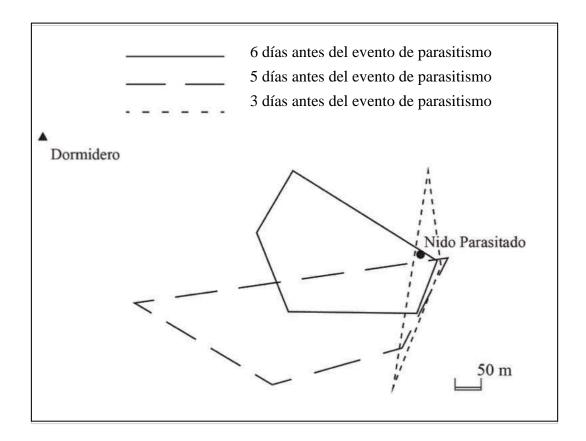


Figura 2.8. Áreas de acción diarias de una hembra de Tordo Renegrido monitoreada durante los días previos a que parasitara un nido. El triángulo indica la ubicación del dormidero donde la hembra pasó la noche anterior al evento de parasitismo y el círculo la ubicación del nido parasitado.

#### Asociación entre machos y hembras de Tordo Pico Corto capturados juntos

Se encontró una asociación fuerte entre machos y hembras de Tordo Pico Corto que fueron capturados juntos en comparación con aquellos que fueron capturados separados (Tabla 2.2). El porcentaje de localizaciones en las cuales machos y hembras fueron encontrados a menos de 2 m de su potencial pareja varió entre 74% y 100% durante la mañana y entre 42% y 83% durante la tarde. Por el contrario, en los casos en que los machos y las hembras fueron capturados por separado, el porcentaje de localizaciones en los que se los encontró asociados varió entre 0% y 2%.

Tabla 2.2. Grado de asociación entre machos y hembras de Tordo Pico Corto capturados juntos o separados expresado como el porcentaje de localizaciones en las cuales los machos y las hembras fueron encontrados a menos de 2 m uno de otro (asociados) o a más de 2 m de distancia (no asociados) durante la mañana o la tarde. El número total de registros para cada pareja durante cada periodo de monitoreo se muestra entre paréntesis.

		Asociación entre macho y hembra (%)				
	Capturados	Mañana	Tarde			
Pareja 1	Juntos	100 (n = 48)	42 (n = 38)			
Pareja 2	Juntos	74 (n = 27)	83 (n = 24)			
Pareja 3	Juntos	90 (n = 50)	63 (n = 40)			
Pareja 4	Separados	2 (n = 46)	0 (n = 24)			
Pareja 5	Separados	0 (n = 46)	0 (n = 22)			

#### 2.4. Discusión

En este capítulo se presenta evidencia del uso de áreas de búsqueda y monitoreo de nidos que son relativamente constantes en el espacio a lo largo de los días en el Tordo Renegrido y el Tordo Pico Corto. Las hembras de ambas especies mostraron un extenso solapamiento de sus áreas de acción matinales en días consecutivos y la adición de nueva área a sus áreas de acción disminuyó a lo largo del tiempo. En el Tordo Renegrido, el área de acción diaria matinal y el área de acción acumulada matinal fueron mayores para los machos que para las hembras, pero no hubo diferencias entre sexos en el Tordo Pico Corto. También se mostró que machos y hembras de Tordo Pico Corto que fueron capturados juntos se encontraron asociados en la mayoría de los registros, contrariamente a aquellos que fueron capturados separados, lo cual es consistente con la existencia de monogamia social en esta especie.

Éste es el primer estudio que analiza el comportamiento espacial de individuos de Tordo Renegrido y Tordo Pico Corto cuando están buscando nidos, y la primera vez que se determina el área de acción de manera diaria y en días consecutivos. En la mayoría de los estudios previos, conducidos en el Tordo de Cabeza Marrón (i.e. Dufty 1982; Rothstein y col. 1984; Teather y Robertson 1985; Thompson 1994; Gates y Evans 1998; Hahn y col. 1999), se estimó el área de acción mediante el registro de una localización por día, durante varios días, y por lo tanto no se pudo evaluar si las hembras mantenían áreas diarias estables a lo largo de la temporada reproductiva. Los resultados de este capítulo muestran que las hembras de Tordo Renegrido y Tordo Pico Corto utilizaron aproximadamente el mismo área de acción en días consecutivos y que éstas son relativamente pequeñas.

Tradicionalmente, un mayor volumen relativo del hipocampo está asociado a un mayor tamaño de área de acción en uno de los sexos, y a una mayor capacidad en la resolución de tareas que requieren el uso de memoria espacial en laboratorio (Gaulin y Fitzgerald 1986; Gaulin y col. 1990). En este capítulo, se mostró que no existen diferencias entre sexos en el tamaño del área de acción en el Tordo Pico Corto, pero las hembras de Tordo Renegrido tuvieron un área de acción significativamente menor que los machos. Esta evidencia apoya la hipótesis de que las habilidades espaciales estarían adaptativamente especializadas en los tordos parásitos de cría, ya que sería la necesidad de recordar la ubicación y estado de los nidos, y no la de mapear un área de acción de mayor tamaño, lo que impondría mayores demandas en memoria espacial en las hembras de Tordo Renegrido y lo que explicaría el dimorfismo sexual en el volumen del hipocampo.

Dado que monitoreamos a las hembras durante 5-6 días consecutivos, no es posible descartar que las áreas acumuladas a lo largo de la temporada reproductiva sean considerablemente mayores que las observadas durante el periodo de monitoreo. Sin embargo, se considera que esto es improbable porque: 1) la incorporación de nueva área al área de acción de una hembra tendió a disminuir a lo largo del tiempo de monitoreo; y 2) para diferentes hembras de Tordo Renegrido y Tordo Pico Corto llevamos a cabo muestreos al azar de la localización de los individuos luego del periodo de monitoreo intensivo y la mayor parte de los registros se encontraron dentro del área acumulada estimada previamente.

Por otro lado, se observó que en todos los casos en que fue posible filmar eventos de parasitismo por hembras de Tordo Renegrido instrumentadas con radiotransmisores y en simultáneo registrar su localización en el dormidero (i.e. lugar donde pernoctan, ver Capítulo 4), las hembras volaron directamente desde el dormidero al nido del hospedador, el cual estaba dentro del área monitoreada por la hembra en los días previos. Gloag y col. (2013) encontraron que más del 90% de los eventos de parasitismo en el Tordo Renegrido ocurren en una corta ventana temporal antes de la salida del sol. De manera similar, las hembras de

Tordo Pico Corto parasitan los nidos de Músico en la hora que precede al amanecer (ver Capítulo 3). Estos resultados indican que al momento en que una hembra parte del dormidero, conoce la localización del nido que va a parasitar, posiblemente porque durante los días previos localizó el nido dentro de su área de acción.

Otros estudios en el Cuclillo Común (Cuculus canorus; Vogl y col. 2002; Honza y col. 2002; Vogl y col. 2004) y en el Tordo de Cabeza Marrón (Hahn y col. 1999), analizaron el uso del espacio por estos parásitos de cría al momento que buscan nidos de hospedadores. Honza y col. (2002) mostraron que solamente la mitad de las visitas de las hembras del Cuclillo Común a los nidos de sus hospedadores resultan en eventos de parasitismo, lo cual indica que las hembras visitan los nidos no sólo para parasitarlos, sino también para monitorear sus cambios a lo largo del tiempo. Vogl y col. (2002, 2004) mostraron que hembras del Cuclillo Común instrumentadas con radiotransmisores tienen preferencias por ciertos hábitats cuando buscan nidos de hospedadores, y pasan significativamente más tiempo en esos hábitats específicos en días de puesta de huevos que en días en que no ponen huevos. Por último, Hahn y col. (1999) mostraron que las hembras de Tordo de Cabeza Marrón están más relacionadas genéticamente a pichones de tordo en nidos dentro de sus áreas de acción que fuera de las mismas, lo cual indica que las hembras parasitan preferentemente nidos dentro de sus áreas de acción. Estos últimos resultados y los que se han presentado en este capítulo indican que el comportamiento típico de cuclillos y tordos durante la temporada reproductiva consiste en buscar nidos de potenciales hospedadores dentro de áreas relativamente pequeñas, y monitorear esos nidos a lo largo del tiempo, retornando a depositar sus huevos cuando el estado del nido del hospedador es apropiado.

Este capítulo aporta además evidencia indirecta de los sistemas de apareamiento en el Tordo Renegrido y el Tordo Pico Corto. Mason (1987) estudió la formación de parejas en estas especies mediante el análisis de datos de recapturas y sugirió que los patrones de asociación observados entre sexos eran consistentes dentro de las especies, con un sistema de apareamiento promiscuo en el Tordo Renegrido y un sistema de apareamiento monógamo en el Tordo Pico Corto. Sin embargo, la co-ocurrencia de individuos en trampas no provee información confiable de la asociación espacial de los individuos a lo largo del día o sobre el grado de monogamia social. Los resultados de este capítulo muestran que las áreas de acción matinales tanto diarias como acumuladas de machos de Tordo Renegrido fueron de 2 a 3 veces mayores que las de las hembras, lo cual es consistente con que los machos estén siguiendo diferentes hembras y con un sistema de apareamiento poligínico o promiscuo. En

contraste, en el Tordo Pico Corto, las áreas de acción matinales tanto diarias como acumuladas fueron similares en machos y hembras y los pares que fueron capturados juntos se mantuvieron asociados en la mayor parte de los registros, lo cual es consistente con la existencia de monogamia social.

En resumen, los resultados de este capítulo muestran que las hembras de Tordo Renegrido y Tordo Pico Corto tienen áreas de acción características y relativamente pequeñas dentro de las cuales buscan nidos de hospedadores durante la temporada reproductiva. El uso de áreas que se repiten en el espacio a lo largo de los días, junto con las adaptaciones como son un hipocampo más desarrollado y mejor memoria espacial facilitarían el recordar la localización de nidos de hospedadores potenciales a lo largo del tiempo, lo cual les permitiría a las hembras sincronizar el parasitismo con la puesta del hospedador. Surge la pregunta, entonces, de cuándo ocurren las visitas de las hembras a los nidos de sus hospedadores y con cuánta frecuencia ocurren previo al evento de parasitismo. En el próximo capítulo se aborda esta pregunta al estudiar la secuencia temporal de las visitas de hembras instrumentadas a los nidos de sus hospedadores.

### 2.5. Referencias bibliográficas

- Alderson G, Gibbs H, Sealy SG (1999) Determining the reproductive behaviour of individual brown-headed cowbirds using microsatellite DNA markers. Anim Behav 58:895–905.
- Calenge C (2006) The package adehabitat for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals. Ecol Modell 197:516–519.
- Clayton N, Reboreda JC, Kacelnik A (1997) Seasonal changes of hippocampus volume in parasitic cowbirds. Behav Processes 41:237–243.
- de la Colina A (2013) Estudio a nivel individual de las estrategias de parasitismo del Tordo Renegrido (*Molothrus bonariensis*). Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.

- De Mársico M, Mahler B, Reboreda JC (2010) Reproductive success and nestling growth of the Baywing parasitized by screaming and shiny cowbirds. Wilson J Ornithol 122:417–431.
- Dufty AM (1982) Movements and activities of radio-tracked brown-headed cowbirds. Auk 99:316–327.
- Ellison K, Sealy SG, Gibbs HL (2006) Genetic elucidation of host use by individual sympatric bronzed cowbirds (*Molothrus aeneus*) and brown-headed cowbirds (*M. ater*). Can J Zool 84:1269–1280.
- Fiorini VD, Gloag R, Kacelnik A, Reboreda JC (2014) Strategic egg destruction by brood-parasitic cowbirds? Anim Behav 93:229–235.
- Fiorini VD, Reboreda JC (2006) Cues used by shiny cowbirds (*Molothrus bonariensis*) to locate and parasitise chalk-browed mockingbird (*Mimus saturninus*) nests. Behav Ecol Sociobiol 60:379–385.
- Fiorini VD, Tuero DT, Reboreda JC (2009) Shiny cowbirds synchronize parasitism with host laying and puncture host eggs according to host characteristics. Anim Behav 77:561–568.
- Gates JE, Evans DR (1998) Cowbirds breeding in the Central Appalachians: spatial and temporal patterns and habitat selection. Ecol Appl 8:27–40.
- Gaulin S, Fitzgerald R (1986) Sex differences in spatial ability: An evolutionary hypothesis and test. Am Nat 127:74–88.
- Gaulin S, Fitzgerald R, Wartell M (1990) Sex differences in spatial ability and activity in two vole species (*Microtus ochrogaster* and *M. pennsylvanicus*). J Comp Psychol 104:88–93.
- Gloag R, Fiorini VD, Reboreda JC, Kacelnik A (2012) Brood parasite eggs enhance egg survivorship in a multiply parasitized host. Proc Biol Sci 279:1831–1839.

- Gloag R, Fiorini VD, Reboreda JC, Kacelnik A (2013) The wages of violence: mobbing by mockingbirds as a frontline defence against brood-parasitic cowbirds. Anim Behav 86:1023–1029.
- Gloag R, Fiorini VD, Reboreda JC, Kacelnik A (2014) Shiny cowbirds share foster mothers but not true mothers in multiply parasitized mockingbird nests. Behav Ecol Sociobiol 68:681–689.
- Goguen CB, Curson DR, Mathews NE (2011) Costs of multiple parasitism for an avian brood parasite, the Brown-headed Cowbird (*Molothrus ater*). Can J Zool 89:1237–1248.
- Guigueno MF, Snow DA, MacDougall-Shackleton SA, Sherry DF (2014) Female cowbirds have more accurate spatial memory than males. Biol. Lett. 10: 20140026.
- Hahn D, Sedgwick J, Painter I, Casna N (1999) A spatial and genetic analysis of cowbird host selection. Stud Avian Biol 18:204–217.
- Honza M, Taborsky B, Taborsky M, Teuschl Y, Vogl W, Moksnes A, Roskaft E (2002) Behaviour of female common cuckoos, *Cuculus canorus*, in the vicinity of host nests before and during egg laying: a radiotelemetry study. Anim Behav 64:861–868.
- Hoover JP (2003) Multiple effects of brood parasitism reduce the reproductive success of prothonotary warblers, *Protonotaria citrea*. Anim Behav 65:923–934.
- Kattan G (1997) Shiny cowbirds follow the "shotgun" strategy of brood parasitism. Anim Behav 53:647–654.
- Kenward R (1987) Wildlife Radio-tagging: Equipment, Field Techniques and Data Analysis. Academic Press, London.
- Langmore NE, Kilner RM (2007) Breeding site and host selection by Horsfield's bronze-cuckoos, *Chalcites basalis*. Anim Behav 74:995–1004.
- Mason P (1987) Pair formation in cowbirds: evidence found for screaming but not shiny cowbirds. Condor 89:349–356.

- McLaren C, Woolfenden BE, Gibbs H, Sealy SG (2003) Genetic and temporal patterns of multiple parasitism by brown-headed cowbirds (*Molothrus ater*) on song sparrows (*Melospiza melodia*). Can J Zool 81:281–286.
- Moskát C, Barta Z, Hauber ME, Honza M (2006) High synchrony of egg laying in common cuckoos (*Cuculus canorus*) and their great reed warbler (*Acrocephalus arundinaceus*) hosts. Ethol Ecol Evol 18:159–167.
- Norman R, Robertson R (1975) Nest-searching behavior in the Brown-headed Cowbird. Auk 92:610–611.
- O'Keefe J, Nadel L (1978) The Hippocampus as a Cognitive Map. Oxford University Press, Oxford.
- Payne R, Payne L, Woods J, Sorenson M (2000) Imprinting and the origin of parasite-host species associations in brood-parasitic indigobirds, *Vidua chalybeata*. Anim Behav 59:69–81.
- Peer B, Sealy S (1999) Laying time of the Bronzed Cowbird. Wilson Bull 111:137–139.
- Pinheiro J, Bates D, DebRoy S, Sarkar D, R Team Development Core. (2013) nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-113.
- Reboreda JC, Clayton N, Kacelnik A (1996) Species and sex differences in hippocampus size in parasitic and non-parasitic cowbirds. Neuroreport 7:505–508.
- Rivers J, Young S, Gonzalez E, Horton B, Lock J, Fleischer RC (2012) High levels of relatedness between brown-headed cowbird (*Molothrus ater*) nestmates in a heavily parasitized host community. Auk 129:623–631.
- Rothstein S, Verner J, Stevens E (1984) Radio-tracking confirms a unique diurnal pattern of spatial occurrence in the parasitic Brown-headed Cowbird. Ecology 65:77–88.
- Scott DM (1991) The time of day of egg laying by the Brown-headed Cowbird and other icterines. Can J Zool 69:2093–2099.

- Sherry D, Forbes M, Khurgel M, Ivy G (1993) Females have a larger hippocampus than males in the brood-parasitic Brown-headed Cowbird. Proc Natl Acad Sci USA 90:7839–7843.
- Sherry DF (2006) Neuroecology. Annu Rev Psychol 57:167–197.
- Soler M, Pérez-Contreras T (2012) Location of suitable nests by great spotted cuckoos: an empirical and experimental study. Behav Ecol Sociobiol 66:1305–1310.
- Teather K, Robertson R (1986) Pair bonds and factors influencing the diversity of mating systems in brown-headed cowbirds. Condor 88:63–69.
- Teather K, Robertson R (1985) Female spacing patterns in brown-headed cowbirds. Can J Zool 63:218–222.
- Teuschl Y, Taborsky B, Taborsky M (1998) How do cuckoos find their hosts? The role of habitat imprinting. Anim Behav 56:1425–1433.
- Thompson F (1994) Temporal and spatial patterns of breeding brown-headed cowbirds in the midwestern United States. Auk 111:979–990.
- Trine CL (2000) Effects of multiple parasitism on cowbird and wood thrush nesting success. En: Smith JNM, Cook TL, Rothstein SI, Robinson SK, Sealy SG (eds) Ecology and management of cowbirds and their hosts. University of Texas Press, Austin, pp 135–144.
- Tuero DT, Fiorini V, Reboreda JC (2007) Effects of Shiny Cowbird *Molothrus bonariensis* parasitism on different components of House Wren *Troglodytes aedon* reproductive success. Ibis 149:521–527.
- Vogl W, Taborsky B, Taborsky M, Teuschl Y, Honza M. (2004) Habitat and space use of European cuckoo females during the egg laying period. Behaviour 141:881–898.
- Vogl W, Taborsky M, Taborsky B, Teuschl Y, Honza M (2002) Cuckoo females preferentially use specific habitats when searching for host nests. Anim Behav 64:843–850.

Wiley J (1988) Host selection by the Shiny Cowbird. Condor 90:289–303.

### Capítulo 3: Secuencia temporal de las visitas de hembras de Tordo Renegrido y Tordo Pico Corto a los nidos de sus hospedadores

#### 3.1. Introducción

Los tordos parásitos ponen sus huevos antes del amanecer (Scott 1991; Peer y Sealy 1999; Gloag y col. 2013), probablemente por el costo que implicaría volar durante el día con un huevo totalmente formado en su oviducto (i.e. incremento de un 10% de la masa corporal). Por otra parte, las hembras parecerían conocer la ubicación de los nidos que van a ser parasitados, ya que vuelan directamente desde el dormidero al nido del hospedador (Capítulos 2 y 4). La pregunta que surge a partir de estas observaciones es en qué momento adquieren las hembras la información sobre la ubicación y estadio en que se encuentran los nidos de sus hospedadores. Estudios previos han propuesto que los tordos buscarían y monitorearían potenciales nidos de hospedadores durante los días previos al evento de parasitismo y que retornarían a los nidos identificados como apropiados cuando la condición de la hembra (disponibilidad de un huevo) y la del nido (puesta del hospedador) coincidan (Fraga 1985; Wiley 1988; Reboreda y col. 1996; Kattan 1997; Banks y Martin 2001; Gloag y col. 2014). En el Capítulo 2 se presentaron datos de los patrones de movimiento durante la temporada reproductiva de hembras de Tordo Renegrido y Tordo Pico Corto que son consistentes con esta hipótesis. La misma, requeriría una forma de memoria episódica (Clayton y col. 2001) durante la búsqueda de nidos de hospedadores, en la que las hembras parásitas deberían recordar el 'qué' (un nido en un cierto estadio), el 'dónde' (ubicación en el espacio de dicho nido) y el 'cuándo' (antigüedad y por lo tanto relevancia de la información).

Los tordos pasan las mañanas en áreas ricas en hospedadores observando su comportamiento (Friedmann 1929; Hann 1941; Norman y Robertson 1975; Wiley 1988) y usarían la actividad de los mismos como clave para encontrar nidos (Wiley 1988; Banks y Martin 2001). Además, pueden encontrar nidos usando el comportamiento de defensa de los hospedadores como clave (Smith y col. 1984; Carter 1986; Uyehara y Narins 1995) o forzando a que los hospedadores salgan de sus nidos (Norman y Robertson 1975; Wiley

1988; Strausberger 1998). Además de usar el comportamiento de los hospedadores como clave, podrían encontrar nidos mediante búsqueda sistemática (Fiorini y Reboreda 2006), pero nidos viejos, sin actividad de los hospedadores, son raramente parasitados (Thompson y Gottfried 1976; Lowther 1979; Thompson y Gottfried 1981; Fiorini y Reboreda 2006).

Las hembras localizan nidos que pueden encontrarse en distintos estadios (construcción, puesta, incubación temprana o tardía, pichones o abandonados) y cuando están listas para poner un huevo pueden tener distintas opciones de nidos en distintos estadios entre los cuales elegir. Luego, deben elegir el nido en el estadio más apropiado y retornar a él en una corta ventana temporal antes del amanecer. La sincronización de su puesta con la del hospedador es crítica para que sus pichones nazcan antes que los pichones del hospedador, y puedan competir exitosamente por el alimento (Fiorini y col. 2009). Consistentemente, en la zona de estudio se encontró que el 74% de los eventos de parasitismo de Tordo Renegrido en nidos de Calandria Grande, su principal hospedador en esta zona, ocurrieron durante la puesta (días 0 a 3, donde el día 0 corresponde al día de puesta del primer huevo del hospedador), mientras que el 23% de los eventos de parasitismo ocurrió durante la incubación (días 4 a 16), y el restante 3% correspondió a huevos parásitos puestos antes que el hospedador comenzara su puesta (Fiorini y Reboreda 2006). Este patrón es similar en otros hospedadores del Tordo Renegrido estudiados (Massoni y Reboreda 1998; Mermoz y Reboreda 1999; Astié y Reboreda 2009). Las hembras de Tordo Pico Corto presentan mayores dificultades en la sincronización de su puesta con la del hospedador, ya que el comienzo de la puesta de los Músicos es impredecible, pudiendo demorarse el inicio de la misma hasta 18 días desde que finalizó la construcción del nido (i.e. finalización del revestimiento de la cámara de incubación; De Mársico y Reboreda 2008).

Luego del evento de parasitismo, las hembras deberían borrar el nido recientemente parasitado de su 'lista' de nidos potenciales para parasitar en el futuro de manera de evitar que sus propios pichones compitan en un mismo nido (hipótesis de 'book-keeping'; Clayton y col. 1997). Consistentemente con esta hipótesis, Gloag y col. (2014) mostraron que las hembras de Tordo Renegrido no vuelven a parasitar el nido luego de que éste fue parasitado (parasitismo repetido sensu Gloag y col. 2014). Sin embargo, en un estudio en la misma especie, de la Colina (2013) registró casos de parasitismo repetido pero en condiciones de baja densidad de hospedadores. Es decir que ante la existencia de nuevos nidos disponibles, las hembras evitarían parasitar el mismo nido, mientras que si no existen nuevos nidos parasitarían repetidamente un nido ya parasitado.

Hasta el momento no existe evidencia de cuál es la frecuencia ni secuencia temporal de las visitas de hembras individuales a los nidos de sus hospedadores en los días previos a parasitar los mismos. El comportamiento de picadura y perforación de huevos que las hembras de Tordo Renegrido y Tordo Pico Corto realizan al visitar los nidos ha sido utilizado como un proxy de la tasa mínima de visitas (Massoni y Reboreda 1999; Mermoz y Reboreda 1999; De Mársico y Reboreda 2014). Estos trabajos asumían que las visitas de picaduras y perforación de huevos precedían a las visitas de parasitismo y presentaban evidencias indirectas, dado que no se podía establecer con certeza que la hembra que realizaba la visita de picadura y perforación de huevos fuese la misma que luego retornaba a parasitar el nido. Además, tampoco podía establecerse si la perforación de los huevos se debía a las picaduras de una única hembra o si distintas hembras habían visitado el nido el mismo día.

Gloag y col. (2013, 2014) fueron los primeros autores en presentar evidencias directas del comportamiento de visitas de hembras de Tordo Renegrido a los nidos de sus hospedadores. Estos autores filmaron mediante microcámaras colocadas en nidos de Calandria Grande las visitas que recibía el nido a lo largo del día durante el período de puesta e incubación temprana. Los resultados de estos trabajos indican que existen dos tipos de visitas: de parasitismo y de picadura y perforación de huevos. Las visitas de parasitismo ocurren en más del 90% de los casos antes del amanecer y en la mayoría de los casos involucran mobbing (i.e. ataques) por parte de la pareja hospedadora. A su vez, las visitas de picadura y perforación de huevos ocurren a lo largo del día y en la mayoría de los casos no involucran mobbing (i.e. las hembras de tordo aprovecharían el momento en que el nido está desatendido; Gloag y col. 2013). Sin embargo, el método de estudio que utilizaron estos autores estaba restringido a un monitoreo parcial tanto en lo temporal (i.e. periodos cortos del día) como en lo espacial (i.e. visitas dentro del nido) y no permitió evaluar si las visitas de parasitismo estaban precedidas de visitas de obtención de información sobre el estado del nido, ni de cuán frecuentes eran estas visitas. Además, dado que las hembras utilizarían la actividad del hospedador como clave para encontrar nidos (Wiley 1988; Banks y Martin 2001), no sólo las visitas que realicen dentro de los nidos para observar su estado y picotear y perforar huevos les aportarían información, sino que aquellas en las que se aproximen a una cierta distancia del nido o que les permitan observar la actividad de los hospedadores les podrían proveer información sobre el estado del nido. Una metodología que permita registrar este tipo de visitas aportaría información más precisa sobre el comportamiento de búsqueda y monitoreo de nidos por parte de las hembras parásitas.

Como ha sido mencionado previamente, el incremento en la demanda de procesamiento de información espacial que requiere localizar y posteriormente retornar a nidos apropiados se encuentra asociada a un hipocampo más desarrollado en las hembras de Tordo de Cabeza Marrón y Tordo Renegrido y machos y hembras de Tordo Pico Corto (Sherry y col. 1993; Reboreda y col. 1996). Además, las hembras de Tordo de Cabeza Marrón resuelven mejor que los machos tareas que requieren el uso de memoria espacial (Guigueno y col. 2014), lo cual presenta mayor sustento a la hipótesis de que la necesidad de buscar nidos de hospedadores y retornar a los mismos luego de cierto tiempo para parasitarlos ha resultado en una especialización adaptativa para resolver este problema ecológico (Sherry 2006).

En este capítulo, con el objetivo de estudiar la secuencia temporal de las visitas de las hembras de Tordo Renegrido y Tordo Pico Corto a los nidos de sus hospedadores, se monitorearon hembras instrumentadas con radiotransmisores VHF codificados y se registraron sus visitas a los nidos de hospedadores mediante receptores fijos de radiotelemetría y video filmaciones. En primer lugar se analizará la eficacia de la metodología utilizada y luego se pondrá a prueba la hipótesis de que las hembras de Tordo Renegrido y Tordo Pico Corto monitorean el nido del hospedador el/los día/s previos al evento de parasitismo. La principal predicción de esta hipótesis es que todos los eventos de parasitismo de una hembra en un determinado nido deberían ser precedidos por una o más visitas de esa hembra a dicho nido. Además, se predice una mayor frecuencia de visitas de las hembras de Tordo Pico Corto a los nidos de Músico que las de Tordo Renegrido a los nidos de Calandria Grande, debido al inicio de puesta impredecible que presentan los Músicos. Para ambas especies parásitas se evaluó la secuencia temporal de las visitas que realiza una hembra a un determinado nido.

Este capítulo representa un aporte particularmente novedoso a la literatura ya que es la primera vez que esta metodología es aplicada en estudios de parasitismo de cría. Esta metodología permitió monitorear en forma continua las visitas que las hembras parásitas realizan a los nidos y sus alrededores en un radio de hasta 30 m, durante los estadios de construcción, puesta e incubación temprana de los nidos. Esta metodología implica un salto cualitativo en la obtención de datos respecto a trabajos previos (Gloag y col. 2013; Fiorini y col. 2014) en los que las microcámaras utilizadas sólo permitían el monitoreo de los nidos por periodos cortos del día, durante unos pocos días y donde además sólo era posible registrar las visitas al nido en un radio de 20-40 cm como máximo.

### 3.2. Metodología

# 3.2.1. Captura e instrumentación de individuos y colocación de receptores fijos en nidos de hospedadores

Durante las temporadas reproductivas de Tordo Renegrido (Octubre a Diciembre) y de Tordo Pico Corto (Diciembre a Enero) de 2012-2013 y 2013-2014 se capturaron 37 hembras de Tordo Renegrido y 37 hembras de Tordo Pico Corto mediante redes de niebla o trampas tipo "walk-in". Cada hembra fue instrumentada con un radiotransmisor codificado marca Lotek Wireless (Ontario, Canada) tipo NTQB-4-2 de 1,0 g de peso y 79 días de vida útil. Los radiotransmisores fueron colocados mediante un arnés construido con cinta de teflón marca Bally Ribbon Mills (Philadelphia, EEUU), siguiendo la técnica descripta por Rappole y Tipton 1991 (Figura 3.1). El material utilizado es el recomendado para este tipo de arnés. Esta técnica de instrumentación, a diferencia de la técnica 'glue-on' utilizada en el Capítulo 2, permitió que las hembras portaran el radiotransmisor durante toda la vida útil del mismo.

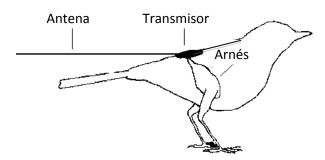


Figura 3.1. Vista lateral de un ave mostrando la colocación del radiotransmisor con un arnés en forma de 8. Extraído de Rappole y Tipton (1991).

Se colocaron receptores fijos de radiotelemetría marca Biotrack, modelo DataSika C (Figura 3.2 y 3.3) conectados a una antena omnidireccional marca Biotrack (Figura 3.4) en la base de nidos activos de las especies hospedadoras (Calandria Grande y Músico) durante los periodos de construcción, prepuesta, puesta e incubación temprana. Estos receptores funcionan de manera autónoma por hasta una semana conectados a una batería externa de 12 V y permiten registrar en forma continua la presencia de hasta 521 radiotransmisores

diferentes (en este caso todos los individuos instrumentados con radiotransmisores). Además es posible configurar el radio de alcance del receptor de manera de registrar la presencia de individuos que se encuentren dentro de una distancia predeterminada. En este estudio, se configuraron los receptores para detectar la presencia de individuos que se encontraran a una distancia de ~20-30 m del nido (el mínimo radio de detección posible de configurar). Dado que las hembras de tordo mantienen áreas de actividad constantes en el tiempo (Capítulo 2), mediante la colocación de receptores fijos en los nidos activos del área donde las hembras fueron capturadas e instrumentadas, se esperaba registrar las visitas de estas hembras a los nidos a lo largo del ciclo reproductivo de éste (construcción-prepuesta-puesta-incubación temprana).

Los receptores fijos permiten registrar la fecha, hora, código del radiotransmisor (i.e. identidad de la hembra) y la intensidad de la señal cada vez que una hembra instrumentada entra dentro del rango de detección. La intensidad de la señal es un valor numérico entero, en una escala arbitraria que va desde 0 a 255 y en la que la intensidad presenta una relación inversa con la distancia entre el radiotransmisor y el receptor (ver sección 3.2.2. Calibración de la intensidad de la señal en función de la distancia). A partir de estos datos, fue posible inferir cuándo las hembras estaban próximas al nido, así como la distancia aproximada entre la hembra y el nido y la duración de la visita.

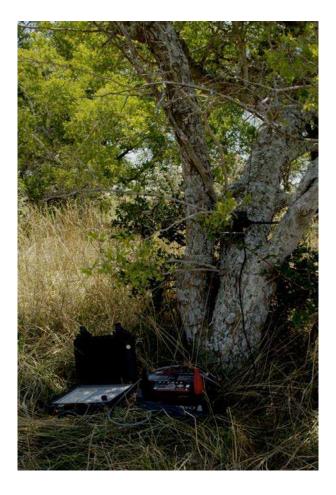


Figura 3.2. Receptor fijo de radiotelemetría instalado en la base de un nido de Calandria Grande ubicado en un tala. Se observa el receptor (izquierda), conectado a una batería de 12 V (derecha) y a una antena omnidireccional (arriba). Foto: Romina Scardamaglia.



Figura 3.3. Detalle del receptor fijo conectado a una batería de 12 V. Foto: Romina Scardamaglia.



Figura 3.4. Detalle de la antena omnidireccional. Foto: Romina Scardamaglia.

Los receptores fijos fueron colocados en 29 nidos de Calandria Grande por un total de 156 días-nido (rango = 2-11 días por nido) entre Noviembre y Diciembre de 2012 y entre Octubre y Noviembre de 2013 (Figura 3.5A), y en 16 nidos de Músico por un total de 150 días-nido (rango = 5-23 días por nido) entre Diciembre de 2012 y Enero de 2013, y entre Diciembre de 2013 y Enero de 2014 (Figura 3.5B). Esta diferencia en el número de nidos que se monitorearon, aunque con el mismo esfuerzo (días-nido), se debe a que el comienzo de la puesta de los Músicos es impredecible, como ya se mencionó, pudiendo demorarse el inicio de la misma hasta 18 días desde que finalizó la construcción del nido (De Mársico y Reboreda 2008).

Adicionalmente, se colocaron microcámaras con LEDs infrarrojos (Handykam 420 CCD color microcamera) conectadas a video grabadores digitales (Lawmate PVR1000 o PVR500 ECO) mediante las cuales se filmaron algunos de los nidos en puesta, de modo de verificar y complementar la información obtenida a través de los receptores.

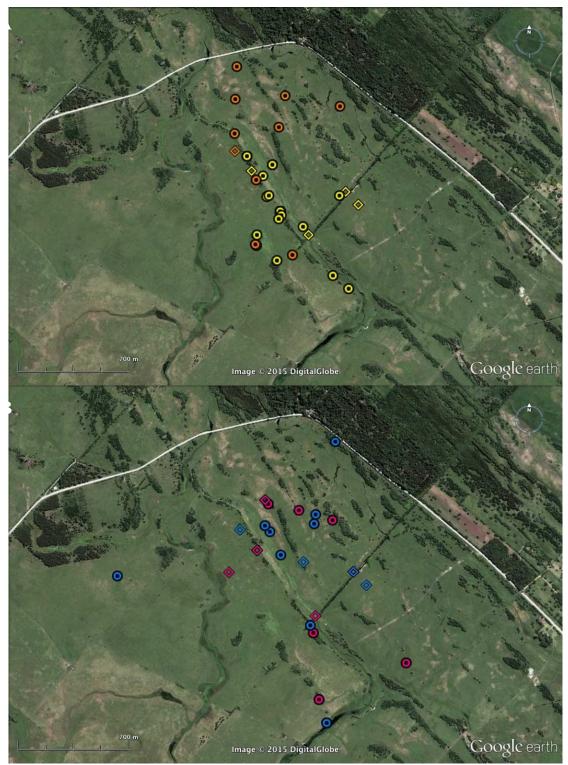


Figura 3.5. A) Ubicación de las trampas donde fueron capturadas las hembras de Tordo Renegrido (rombos) y nidos de Calandria Grande monitoreados (círculos) a lo largo de las temporadas reproductivas de 2012-2013 (amarillo) y 2013-2014 (naranja). B) Ubicación de las trampas donde fueron capturadas las hembras de Tordo Pico Corto (rombos) y nidos de Músico monitoreados (círculos) a lo largo de las temporadas reproductivas de 2012-2013 (rojo) y 2013-2014 (azul).

#### 3.2.2. Calibración de la intensidad de la señal en función de la distancia

Dado que la intensidad de la señal registrada por los receptores fijos puede variar según: (i) la distancia entre el radiotransmisor y el receptor, (ii) el tipo de hábitat, (iii) la altura del radiotransmisor con respecto al suelo, y (iv) la orientación relativa de la antena del receptor y la antena del radiotransmisor (Rutz y col. 2012), fue necesario realizar una calibración de la intensidad de la señal registrada por el receptor en función de la distancia al radiotransmisor para luego poder estimar la distancia a la cual se encontraban las hembras instrumentadas detectadas en los nidos de los hospedadores. Para ello se colocó un radiotransmisor en el extremo de una vara de 4 m de altura (Figura 3.6) y se midió la intensidad de la señal registrada por el receptor a 15 distancias fijas: 1, 3, 5, 7, 9, 11, 13, 15, 17, 19, 21, 25, 29, 35 y 40 m. Dichas distancias fueron medidas con una soga marcada cada metro. Para cada distancia se apoyó el extremo inferior de la vara en el suelo de manera que la altura del radiotransmisor se mantuviera fija en 4 m. El ángulo de la antena del radiotransmisor con respecto a la antena omnidireccional se mantuvo fijo, simulando la posición que el radiotransmisor tendría en una hembra que se aproximara volando hacia el nido (i.e. la antena del radiotransmisor se encontraba en el eje que iba desde la vara al nido). Se repitió este procedimiento en las 4 direcciones cardinales para tener en cuenta la asimetría en la señal provocada por la vegetación circundante. Se realizaron mediciones en los alrededores de 10 nidos elegidos al azar.

Adicionalmente, se utilizaron los registros obtenidos durante los eventos de parasitismo (donde hay certeza de la ubicación de la hembra) para tener una estimación más precisa de la intensidad de señal que registra el receptor cuando el transmisor portado por una hembra se encuentra dentro del nido.



Figura 3.6. Calibración de la intensidad de la señal en función de la distancia. Puede observarse la vara de 4 m de altura con el radiotransmisor adosado en la parte superior apoyada sobre un árbol que contiene uno de los nidos en los que se realizaron las mediciones y la soga marcada apoyada sobre el suelo en una de las 4 direcciones cardinales medidas.

Foto: Romina Scardamaglia.

La intensidad de la señal del radiotransmisor detectada por el receptor durante la calibración disminuyó con la distancia (Figura 3.7). La intensidad de la señal varió entre 255 cuando el transmisor fue colocado directamente sobre la antena omnidireccional hasta 0 para radiotransmisores que se encontraban a distancias variables y con diferente tipo de vegetación circundante, perdiéndose la señal completamente a más de 30 m de distancia.

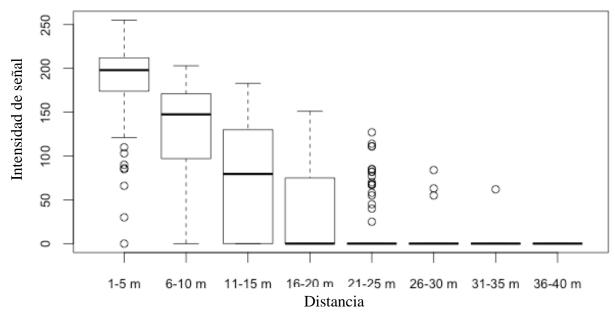


Figura 3.7. Calibración de la intensidad de la señal en función de la distancia. La intensidad de la señal disminuyó con el aumento de la distancia entre el radiotransmisor y el receptor desde un máximo de 255 hasta un mínimo de 0 unidades.

Siguiendo la metodología de Mennill y col. (2012), se utilizaron los datos obtenidos durante la calibración para estimar los valores de corte o valores umbrales para los cuales se consideró que una hembra realizó una visita al nido. Teniendo en cuenta que las hembras podrían obtener información sobre el estado del nido no sólo mediante las visitas en las que se acercan al nido sino que también podrían obtener información si se ubican a una cierta distancia que les permita observar la actividad de los hospedadores (construcción del nido, defensa, arribo con ítems de alimento) se definieron dos tipos de visita:

- 1) Visita a menos de 10 m: aquellas que ocurren en un radio de hasta 10 m del centro del nido.
- 2) **Visita a más de 10 m**: aquellas que ocurren entre 10 y 30 m del nido aproximadamente.

Los datos de intensidad de señal en función de la distancia fueron agrupados en intervalos de 5 m, y se calculó la mediana y el rango intercuartil para cada uno (Figura 3.7). Para obtener el valor umbral entre las visitas a menos de 10 m y a más de 10 m se calculó el punto medio de la diferencia entre el tercer cuartil de los datos a 11-15 m y el primer cuartil de los datos a 6-10 m (Mennill y col. 2012), obteniéndose un valor umbral de 114,3. De esta

manera, los registros con intensidades mayores a 114,3 serán considerados como visitas a menos de 10 m del nido, mientras que aquellos registros con valores menores a 114,3 serán considerados visitas a más de 10 m del nido (i.e. entre 10 y 30 m aproximadamente).

La intensidad de señal registrada durante los eventos de parasitismo de Tordo Renegrido en nidos de Calandria Grande fue de 176 ± 18 (media ± DS, rango: 147-193, n = 5). La intensidad registrada durante los eventos de parasitismo de Tordo Pico Corto en nidos de Músico fue de 127 ± 29 (media ± DS, rango: 78-181, n = 11). Estos valores son consistentes con los valores umbrales definidos en la calibración, donde intensidades mayores a 114,3 unidades corresponden a visitas dentro de un radio de 10 m del nido, y sirven para validar la calibración realizada. De la misma manera, en los casos en los que se filmó simultáneamente la visita de la hembra, los valores de intensidad de la señal fueron también consistentes con la calibración, lo cual resulta en una nueva validación de la metodología utilizada.

La intensidad de señal registrada por el receptor cuando el radiotransmisor se encontró dentro del nido no fue la máxima registrada durante la calibración, probablemente debido a que la estructura del mismo (en forma de copa abierta en Calandria Grande y cerrado en Músico) obstruye la señal cuando el receptor es colocado en la base del nido. Una manera de obtener la máxima intensidad de señal cuando el transmisor se encuentra dentro del nido sería colocando la antena omnidireccional directamente sobre o al lado del nido, lo cual se descartó ya que podría aumentar la probabilidad de abandono del nido por parte del hospedador.

## 3.2.3. Análisis de sensibilidad: número de visitas en función del intervalo temporal sin señal

Se llevó a cabo un análisis de sensibilidad para determinar el intervalo temporal sin señal que se utilizaría para considerar dos visitas como independientes. Se planteó este análisis de modo de evitar dos tipos de errores: 1) considerar como visitas diferentes aquellos casos en los que hubo un intervalo sin registros debido a la obstrucción de la señal del radiotransmisor por algún tronco o rama de la vegetación circundante, y 2) considerar como una única visita casos en los que la hembra se alejó del área cercana al nido por un lapso de tiempo y luego retornó a la misma. Para ello se eligió un criterio de corte entre visitas de duración creciente

(5 seg, 10 seg, 15 seg, etc.), y se calculó cuántas visitas "aparentes" resultaban al aplicar cada criterio. De esta forma, a medida que se alargó el criterio de corte, decreció el número de visitas aparentes. Dado que la naturaleza de las visitas a los nidos de sus hospedadores puede ser distinta para las hembras de Tordo Renegrido y Tordo Pico Corto, se estudió la variación en el número de visitas aparentes en función del intervalo temporal sin señal de forma independiente para cada especie.

El intervalo de tiempo sin señal elegido como criterio de corte entre visitas fue aquel para el cual el porcentaje de cambio en el número de visitas aparentes fue menor al 5 por ciento. Para determinar este valor de corte se ajustó cada serie de datos a una función exponencial utilizando el software GraphPad Prism 6 (Figuras 3.8 y 3.9). El criterio de corte seleccionado fue de 24,7 s para Tordo Renegrido y 22,2 s para Tordo Pico Corto.

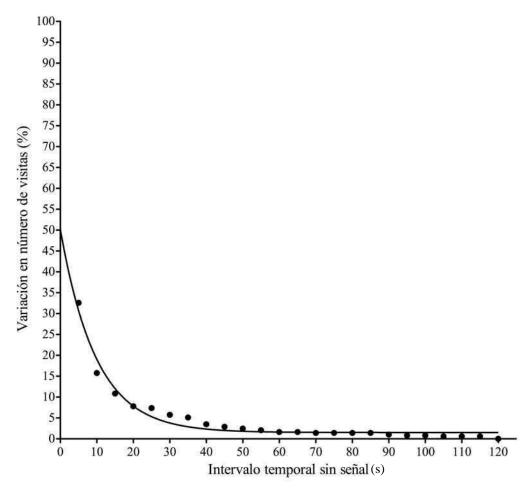


Figura 3.8. Análisis de sensibilidad. Porcentaje de variación en el número de visitas de hembras de Tordo Renegrido a nidos de Calandria Grande en función del intervalo temporal sin señal. Ajuste a una función exponencial:  $R^2$ = 0,97.

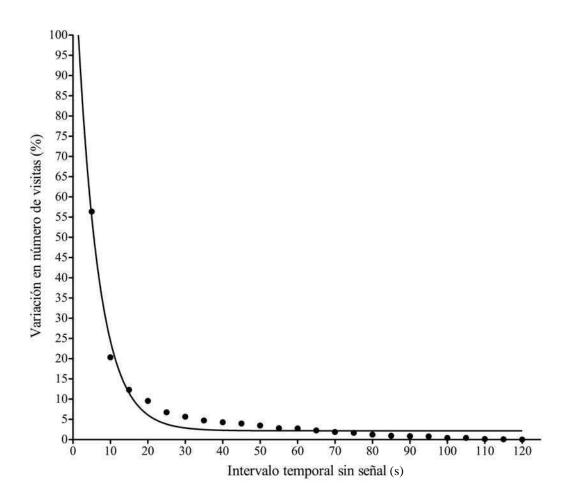


Figura 3.9. Análisis de sensibilidad. Porcentaje de variación en el número de visitas de hembras de Tordo Pico Corto a nidos de Músico en función del intervalo temporal sin señal.

Ajuste a función exponencial: R²=0.97.

# 3.2.4. Agrupación de los registros en visitas a menos de 10 m y a más de 10 m del nido del hospedador

Utilizando los criterios de corte obtenidos a partir de la calibración de intensidad de señal en función de la distancia (Sección 3.3.2) y el análisis de sensibilidad para determinar el intervalo temporal sin señal (Sección 3.3.3), se agruparon los registros obtenidos en cada nido para cada especie en visitas a menos de 10 m y a más de 10 m del nido del hospedador. Adicionalmente, se utilizó un criterio de consistencia en los registros (Mennill y col. 2012), donde para definir la categoría de la visita (a menos o a más de 10 m) eran necesarios al menos 3 registros seguidos por encima o debajo del criterio de corte. Se descartaron aquellas

visitas con menos de tres registros (i.e. se consideró que en los casos con menos de 3 registros la hembra no estaba realizando una visita sino que pasó por el área sin detenerse).

### 3.2.5. Análisis de los eventos de parasitismo por parte de hembras de Tordo Renegrido y Tordo Pico Corto

Para cada evento de parasitismo registrado realizado por una hembra instrumentada se analizó si existieron visitas previas de la misma hembra al nido parasitado y su secuencia temporal. Además, se analizó si las hembras retornaron al nido que parasitaron (i.e. visitas post evento de parasitismo) y si existieron casos de parasitismo repetido (i.e. puesta de dos o más huevos por una misma hembra en un mismo nido; Gloag y col. 2014). Además, se cuantificó qué proporción de los nidos parasitados fueron parasitados por una hembra instrumentada, y qué proporción de los huevos parásitos recibidos por un nido correspondieron a huevos puestos por hembras instrumentadas.

# 3.2.6. Comparación de las características de las visitas de hembras de Tordo Renegrido y Tordo Pico Corto a los nidos de sus hospedadores

Se compararon las características de las visitas de ambas especies parásitas. En particular, se comparó:

- 1) el horario relativo a la salida del sol de las visitas de parasitismo: se normalizó la hora en que ocurrió el evento de parasitismo con respecto a la hora de salida del sol dicho día. Para ello se utilizaron las tablas que figuran en el sitio: <a href="http://www.usno.navy.mil">http://www.usno.navy.mil</a> (Gloag y col. 2013). Para realizar la comparación entre horarios de parasitismo entre ambas especies de tordo, se utilizaron los datos de los receptores fijos en los nidos y se adicionaron, además, los datos de 8 eventos de parasitismo en nidos de Calandria Grande realizados por hembras de Tordo Renegrido no instrumentadas que fueron registrados mediante video filmaciones.
- 2) la tasa de visitas: calculada como el número de visitas recibidas por nido por esfuerzo de monitoreo. El esfuerzo de monitoreo por nido se cuantificó como el largo del día (i.e. horas de luz) en el cual el receptor registró datos, ya que a excepción de las visitas de parasitismo, todas las visitas a los nidos por parte de las hembras de Tordo

Renegrido y Tordo Pico Corto ocurren entre la salida y la puesta del sol (Gloag y col. 2013, ver Capítulo 4). El largo del día fue calculado como la diferencia entre el horario de la salida y puesta del sol (datos obtenidos de <a href="http://www.usno.navy.mil">http://www.usno.navy.mil</a>) para cada día en el que los receptores fueron colocados en los nidos.

3) la **duración de las visitas** a menos y más de 10 m de los nidos: calculada como la diferencia entre la hora del último y el primer registro de cada visita.

#### 3.3. Resultados

#### 3.3.1. Visitas de hembras de Tordo Renegrido a nidos de Calandria Grande

Se obtuvo un total de 5610 registros de 24 hembras de Tordo Renegrido en 27 nidos de Calandria Grande. El 53% de los registros (n= 2983) fueron de intensidades que corresponden a distancias de menos de 10 m del nido (Figura 3.10), mientras que el 47% restante (n=2632) fueron registros de intensidades que corresponden a distancias de más de 10 m del nido. Para 10 hembras hubo menos de 3 registros, lo que indica que se trataría de hembras que pasaron cerca del nido sin detenerse. Las detecciones consistentes con el criterio utilizado para definir una visita fueron 226 y fueron realizadas por 11 hembras (5 hembras monitoreadas en la temporada reproductiva 2012-2013, 3 hembras monitoreadas durante la temporada 2013-2014, y 3 hembras monitoreadas en ambas temporadas reproductivas; Tabla 3.1).

Las detecciones correspondientes a 5 nidos de Calandria Grande fueron de menos de 3 registros (i.e. hembras que pasaron por el área cercana al nido sin detenerse), por lo cual se registraron visitas de hembras instrumentadas en 22 nidos de Calandria Grande (Tabla 3.2).

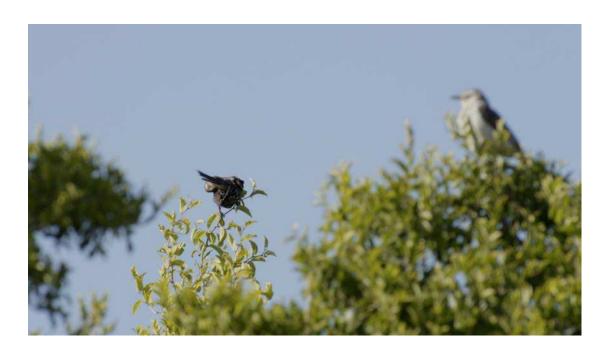


Figura 3.10. Una hembra de Tordo Renegrido instrumentada, marcada en la cabeza y con anillos de colores en sus tarsos en el territorio de una pareja de Calandria Grande. Foto:

Michael Male.

Tabla 3.1. Hembras de Tordo Renegrido detectadas visitando nidos de Calandria Grande. Ocho de las 20 hembras instrumentadas durante la temporada 2012-2013 y 6 de las 17 hembras instrumentadas durante la temporada 2013-2014 fueron detectadas visitando nidos de Calandria Grande, su principal hospedador en el sitio de estudio. Las 3 hembras que fueron instrumentadas en ambos años fueron detectadas visitando los nidos en ambas temporadas reproductivas.

ID hembra	Temporada	# nidos visitados	Distancia máxima entre nidos monitoreados visitados (m)	# visitas < 10 m	# visitas > 10 m	Parasitó nido monitoreado?
2003	2012-2013	10	709,5	20	29	No
3850	2012-2013	9	662,0	17	30	Sí
	2013-2014	3	561,9	5	6	No
2868	2012-2013	8	789,8	15	21	No
2681	2012-2013	6	557,9	5	10	Sí
	2013-2014	4	981,5	5	8	Sí
2874	2012-2013	6	625,1	16	16	Sí
2642	2012-2013	3	177,8	2	6	Sí
	2013-2014	1	-	1	2	No
2425	2013-2014	2	382,6	1	1	No
2402	2013-2014	2	5,0	1	1	No
2884	2012-2013	1	-	0	2	No
2418	2013-2014	1	-	1	1	No
2002	2012-2013	1	-	0	1	No

Tabla 3.2. Nidos de Calandria Grande monitoreados durante las temporadas reproductivas de 2012-2013 y 2013-2014. Se detalla la cantidad de días de monitoreo y estadios del nido durante el monitoreo, y la cantidad de visitas de hembras instrumentadas que recibió el nido, así como los eventos de parasitismo de hembras instrumentadas y no instrumentadas.

Nido	Temporada	# días monitoreado	Estadios monitoreados	# hembras instrumentadas que visitaron	# visitas < 10 m	# visitas > 10 m	Parasitado hembra instrumentada?	Parasitado otras hembras?	# huevos parásitos	Observaciones
Ms 17-3	2012-2013	5,6	Construcción Puesta	3	8	13	No	Sí	3	Abandonado día 4 de monitoreo
Ms 30-1	2012-2013	3,7	Puesta Incubación temprana	2	2	1	No	Sí	3	-
Ms 3-2	2012-2013	6,4	Construcción	2	3	8	No	No	0	Abandonado día 3 de monitoreo
Ms 20-3	2012-2013	3,8	Construcción Puesta Incubación temprana	1	1	1	No	Sí	3	-
Ms 6-2	2012-2013	10,1	Construcción Puesta	3	14	11	No	No	0	Predado
Ms 39-4	2012-2013	3,1	Construcción	1	3	3	No	No	0	Abandonado día 5 de monitoreo
Ms 15-3	2012-2013	3,6	Puesta Incubación temprana	4	6	10	No	Sí	3	Predado
Ms 6-3	2012-2013	3,0	Construcción	5	2	24	No	No	0	Abandonado día 3 de monitoreo
Ms 8-2	2012-2013	6,0	Construcción Puesta	4	3	2	Sí	Sí	5	Abandonado día 6 de monitoreo

Nido	Temporada	# días monitoreado	Estadios monitoreados	# hembras instrumentadas que visitaron	# visitas < 10 m	# visitas < 10 m	Parasitado hembra instrumentada?	Parasitado otras hembras?	# huevos parásitos	Observaciones
(cont.)										
Ms 16-4	2012-2013	4,2	Construcción Puesta	5	3	6	No	Sí	2	Abandonado día 4 de monitoreo
Ms 15-4	2012-2013	5,0	Construcción Puesta Incubación temprana	3	5	1	Sí	Sí	7	-
Ms 6-4	2012-2013	8,8	Construcción Puesta	5	20	16	Sí	Sí	4	Abandonado día 8 de monitoreo
Ms 8-3	2012-2013	5,9	Construcción Puesta Incubación temprana	2	0	3	No	Sí	1	-
Ms 42-3	2012-2013	1,9	Puesta	0	0	0	No	Sí	2	-
Ms 13-4	2012-2013	5,8	Construcción	2	2	7	No	Sí	5	Abandonado día 5 de monitoreo
Ms 3-5	2012-2013	6,3	Construcción Puesta Incubación temprana	2	3	9	Sí	Sí	5	-
Ms 6-2	2013-2014	10,6	Construcción Puesta	1	0	1	No	Sí	3	Abandonado día 9 de monitoreo
Ms 61-1	2013-2014	5,3	Construcción	0	0	0	No	?	?	Abandonado día 4 de monitoreo
Ms 25-1	2013-2014	10,0	Construcción Puesta Incubación temprana	1	0	3	No	Sí	6	-
Ms 58-2	2013-2014	3,9	Construcción Puesta	0	0	0	No	Sí	1	Abandonado día 3 de monitoreo

Nido	Temporada	# días monitoreado	Estadios monitoreados	# hembras instrumentadas que visitaron	# visitas < 10 m	# visitas < 10 m	Parasitado hembra instrumentada?	Parasitado otras hembras?	# huevos parásitos	Observaciones
(cont.)										
Ms 6-3	2013-2014	4,8	Construcción Puesta Incubación temprana	2	2	4	No	Sí	2	-
Ms 2-1	2013-2014	4,6	Construcción Puesta	0	0	0	No	No	0	Predado
Ms 3-1	2013-2014	4,8	Puesta Incubación temprana	2	2	5	No	Sí	5	Predado
Ms 25-2	2013-2014	3,7	Construcción Puesta	0	0	0	No	Sí	7	-
Ms 6-4	2013-2014	7,0	Construcción Puesta	0	0	0	No	Sí	1	Abandonado día 6 de monitoreo
Ms 34-2	2013-2014	5,1	Puesta Incubación temprana	2	2	0	No	Sí	1	-
Ms 33	2013-2014	2,2	Construcción	0	0	0	No	No	0	Abandonado día 2 de monitoreo
Ms 35	2013-2014	4,6	Construcción	3	6	2	Sí	Sí	2	Predado
Ms 13	2013-2014	6,5	Construcción Puesta Incubación temprana	2	2	4	No	Sí	6	Abandonado día 6 de monitoreo

#### 3.3.2. Eventos de parasitismo de Tordo Renegrido en nidos de Calandria Grande

La frecuencia de parasitismo de nidos de Calandria Grande por parte de hembras de Tordo Renegrido tanto instrumentadas como no instrumentadas fue de 79% (22 de 28 nidos monitoreados, donde 1 de los 29 nidos que fueron monitoreados fue excluido de este cálculo por no tener información sobre si fue o no parasitado o de su intensidad de parasitismo). La intensidad de parasitismo fue de 3,5  $\pm$  0,4 huevos de tordo por nido parasitado (media  $\pm$  ES, rango: 1 – 7 huevos, n=22). El 23% de los nidos parasitados fue parasitado por una hembra instrumentada (5 de 22 nidos, Tabla 3.3), con una intensidad de 1,0  $\pm$  0,0 huevos de hembra instrumentada por nido parasitado (media  $\pm$  ES). Es decir que cada nido fue parasitado por una hembra distinta y en una única ocasión (i.e. ausencia de parasitismo repetido, Figura 3.11, Anexo I). En promedio, el 30% de los huevos parásitos que recibió un nido de Calandria Grande parasitado por al menos una hembra instrumentada, correspondió a huevos de hembras instrumentadas.

Los eventos de parasitismo por parte de hembras instrumentadas ocurrieron  $13.8 \pm 10.5$  minutos antes del amanecer (media  $\pm$  ES, rango= 29 min antes del amanecer-26 min luego del amanecer; n = 5) y estuvieron precedidos por al menos una visita a menos de 10 metros del nido por parte de la misma hembra (rango= 1-8 visitas). Estas visitas ocurrieron desde 8 días hasta 1 día antes del evento de parasitismo (Figura 3.11, Anexo I). La latencia media entre la visita previa al evento de parasitismo y el evento de parasitismo fue de  $1.3 \pm 0.6$  días (rango = 1 y 2 días, n=3). Para dos de los eventos de parasitismo registrados no pudo estimarse la cantidad de visitas previas ya que en un caso la hembra que parasitó el nido fue instrumentada la tarde anterior al evento de parasitismo, y en el segundo caso, el receptor fue colocado en el nido a las 19 horas del día anterior al evento de parasitismo. Las hembras de Tordo Renegrido no re-visitaron los nidos luego de parasitarlos (se registraron solamente dos visitas post evento de parasitismo por una única hembra).

Tabla 3.3. Detalle de los eventos de parasitismo de hembras instrumentadas de Tordo Renegrido registrados en nidos de Calandria Grande. Se muestran la fecha, hora y hora relativa a la salida del sol de cada evento de parasitismo. Además, se muestran el número de visitas previas al nido de la hembra que parasitó y el rango de días en que realizó las visitas, siendo 0 el día del evento de parasitismo. No se presenta información sobre visitas previas para los eventos de parasitismo de la hembra 2642 en el nido Ms 8-2 ya que la hembra fue instrumentada la tarde anterior al evento de parasitismo, ni de la hembra 2681 en el nido Ms 35 porque el receptor fue colocado en el nido la tarde del día anterior al evento de parasitismo.

Nido	ID	Eacha	Homo	Hora relativa	# visitas < 10 m	Día/s en que ocurrieron	# visitas > 10 m	Día/s en que ocurrieron
Niuo	hembra	Fecha	Hora	al amanecer (min)	previas	las visitas < 10 m	previas	las visitas > 10 m
Ms 8-2	2642	30/11/12	5:55	26	-	-	-	-
Ms 15-4	2681	05/12/12	4:59	-29	2	-1	0	-
Ms 6-4	2874	13/12/12	5:00	-29	8	-8 a -1	6	-7 a -1
Ms 3-5	3850	24/12/12	5:08	-26	1	-3	3	-3 a -2
Ms 35	2681	29/11/13	5:18	-11	-	-	-	-

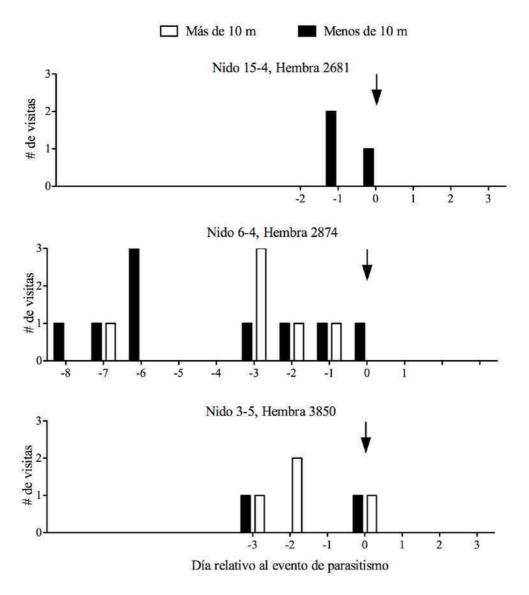


Figura 3.11. Secuencia temporal de las visitas de hembras de Tordo Renegrido a nidos de Calandria Grande antes y después del evento de parasitismo (indicado por una flecha). En el eje x se muestran los días en que cada nido fue monitoreado.

#### 3.3.3. Visitas de hembras de Tordo Pico Corto a nidos de Músico

Se obtuvieron un total de 17787 registros de 25 hembras de Tordo Pico Corto en 15 nidos de Músico. El 43% de las detecciones (n=7634) fueron de intensidades que corresponden a distancias de menos de 10 m del nido, mientras que el 57% restante (n=10153) corresponden a distancias de entre 10 y 30 m aproximadamente. Las detecciones consistentes con el criterio utilizado para definir una visita fueron 631 y fueron realizadas por 25 hembras (10 hembras monitoreadas en la temporada reproductiva 2012-2013, 13 hembras monitoreadas durante la temporada 2013-2014, y 2 hembras monitoreadas en ambas temporadas reproductivas; Tabla 3.4).

Las detecciones correspondientes a uno de los nidos de Músico monitoreados fueron detecciones de menos de 3 registros (i.e. hembras que pasaron por el área sin detenerse), por lo cual se registraron visitas de hembras instrumentadas en 14 nidos de Músico (Tabla 3.5).

Tabla 3.4. Hembras de Tordo Pico Corto detectadas visitando los nidos de Músico. Doce de las 17 hembras instrumentadas durante la temporada 2012-2013 y 15 de las 20 hembras instrumentadas durante la temporada 2013-2014 fueron detectadas visitando los nidos de Músico.

ID hembra	Temporada	# nidos visitados	Distancia máxima entre nidos monitoreados visitados (m)	# total visitas < 10 m	# total visitas > 10 m	Parasitó nido monitoreado?
2158	2012-2013	0	-	0	0	No
	2013-2014	5	1322,5	12	14	No
2143	2012-2013	2	873,6	2	7	No
	2013-2014	3	710,8	8	20	No
2451	2013-2014	4	344,3	25	33	Sí
2478	2013-2014	4	710,2	24	31	No
2441	2013-2014	4	1056,1	10	17	Sí
2686	2012-2013	3	873,6	48	96	Sí
2877	2012-2013	3	789,0	37	36	Sí
2477	2013-2014	3	1309,0	10	6	No
2124	2012-2013	3	873,6	1	6	No
2412	2013-2014	3	344,3	1	3	No
2457	2013-2014	2	50,2	21	23	Sí
2512	2012-2013	2	201,1	2	31	No
2886	2012-2013	2	419,7	9	22	No
2186	2013-2014	2	619,9	4	12	Sí
2644	2012-2013	2	419,7	1	14	Sí

ID hembra	Temporada	# nidos visitados	Distancia máxima entre nidos monitoreados visitados (m)	# total visitas < 10 m	# total visitas > 10 m	Parasitó nido monitoreado?
(cont.) 2470	2013-2014	2	999,1	5	5	No
2101	2012-2013	2	419,7	1	8	No
2502	2012-2013	2	201,1	2	3	No
2437	2013-2014	1	-	3	7	No
2458	2013-2014	1	-	1	2	No
2136	2012-2013	1	-	0	3	No
2977	2013-2014	1	-	0	2	No
2863	2012-2013	1	-	1	0	No
2453	2013-2014	1	-	0	1	No
2452	2013-2014	1	-	0	1	No

Tabla 3.5. Nidos de Músico monitoreados durante las temporadas reproductivas de 2012-2013 y 2013-2014. Se detalla la cantidad de días de monitoreo y estadios del nido durante el monitoreo, la cantidad de visitas de hembras instrumentadas que recibió el nido, y la cantidad de eventos de parasitismo de hembras instrumentadas y no instrumentadas.

Nido	Temporada	# días monitoreo	Estadios monitoreados	# hembras instrumentadas que visitaron	# visitas < 10 m	# visitas > 10 m	¿Parasitado hembra instrumentada?	¿Parasitado otras hembras?	# huevos parásitos de hembras instrumentadas	# huevos parásitos	Observaciones
N16	2012-2013	12,4	Prepuesta Puesta Incubación temprana	4	63	73	Sí	Sí	3	10	Abandonado día 12 de monitoreo
Caja X	2012-2013	8,1	Prepuesta Puesta Incubación temprana	2	15	8	No	Sí	0	3	Predado
N24	2012-2013	7,6	Prepuesta Puesta Incubación temprana	3	9	23	Sí	No	1	6	-
N31	2012-2013	12,9	Prepuesta Puesta Incubación temprana	9	7	44	No	No	0	0	Segundo intento
N38	2012-2013	9,9	Prepuesta Puesta Incubación temprana	0	0	0	No	Sí	0	1	Segundo intento
N40	2012-2013	3,2	Prepuesta Puesta	3	3	28	Sí	Sí	1	?	-
N40-2	2012-2013	13,6	Prepuesta Puesta Incubación temprana	4	7	50	No	No	0	0	Segundo intento. Predado

Nido	Temporada	# días monitoreo	Estadios monitoreados	# hembras instrumentadas que visitaron	# visitas < 10 m	# visitas > 10 m	¿Parasitado hembra instrumentada?	¿Parasitado otras hembras?	# huevos parásitos de hembras instrumentadas	# huevos parásitos	Observaciones
(cont.)											
Caja 42	2013-2014	5,6	Puesta Incubación temprana	1	7	18	No	Sí	0	3	-
N8	2013-2014	22,9	Prepuesta Puesta Incubación	6	18	33	Sí	Sí	2	6	-
N11	2013-2014	5,9	Puesta Incubación temprana	3	2	3	No	Sí	0	2	-
N17	2013-2014	5,2	Prepuesta	1	0	1	No	Sí	0	2	-
N20	2013-2014	8,0	Prepuesta Puesta Incubación temprana	6	7	24	Sí	Sí	1	9	-
N25	2013-2014	11,2	Prepuesta	10	66	56	Sí	Sí	2	6	Abandonado o predado
N27	2013-2014	6,7	Prepuesta	4	1	17	No	Sí	0	5	Predado
N31	2013-2014	9,0	Prepuesta Puesta Incubación temprana	2	1	6	Sí	Sí	1	8	Abandonado día 8 de monitoreo (huevos picados)
N42	2013-2014	7,7	Prepuesta	4	22	19	No	Sí	0	2	Abandonado/ Predado día 5 de monitoreo

#### 3.3.4. Eventos de parasitismo de Tordo Pico Corto en nidos de Músico

La frecuencia de parasitismo de nidos de Músico por parte de hembras de Tordo Pico Corto instrumentadas y no instrumentadas fue de 88% (14 de 16 nidos). La intensidad de parasitismo fue de  $4.8 \pm 0.8$  huevos de tordo por nido parasitado (media  $\pm$  ES, rango = 1-10 huevos, n=13, donde 1 de los 14 nidos parasitados fue excluido del cálculo por no tener información sobre intensidad de parasitismo). El 50% de los nidos parasitados fueron parasitados por una hembra instrumentada (7 de 14 nidos), con una intensidad de parasitismo de  $1.6 \pm 0.8$  huevos por nido parasitado por al menos una hembra instrumentada (media  $\pm$  ES). En promedio el 20% de los huevos que recibieron los nidos de Músico parasitados por al menos una hembra instrumentada correspondieron a huevos de hembras instrumentadas.

En total se detectaron 11 eventos de parasitismo por parte de hembras de Tordo Pico Corto instrumentadas en nidos de Músico. Estos 11 eventos correspondieron a 7 hembras que parasitaron 7 nidos diferentes, donde 2 de esas hembras parasitaron repetidamente un nido (Tabla 3.6). En ambos casos las hembras pusieron sus huevos con una diferencia de 3 días (Figura 3.12, Anexo II). Los eventos de parasitismo ocurrieron  $46.8 \pm 1.4$  min antes de amanecer (media  $\pm$  ES, rango = 54 -40 min; n = 11) y estuvieron precedidos por al menos una visita de la misma hembra a menos de 10 metros del nido (rango= 1-14 visitas, considerando solamente el primer evento de parasitismo en los casos de parasitismo repetido, n=8) desde 9 días hasta 1 día antes del evento de parasitismo (Figura 3.12, Anexo II). La latencia media entre la visita previa al evento de parasitismo y el evento de parasitismo fue de  $1.3 \pm 0.5$  días (rango = 1 y 2 días). Para uno de los eventos de parasitismo registrados no pudo estimarse el número de visitas previas ya que el receptor fue colocado en el nido a las 13 horas del día anterior al evento de parasitismo. Las hembras de Tordo Pico Corto re-visitaron repetidamente los nidos luego de parasitarlos (rango= 2 – 39 visitas en 0-9 días post-evento de parasitismo, n=11).

Tabla 3.6. Detalle de los eventos de parasitismo de hembras de Tordo Pico Corto instrumentadas registrados en nidos de Músico. Se muestran la fecha, hora y hora relativa a la salida del sol de cada evento de parasitismo, el número de visitas previas realizadas por la hembra y el rango de días en que ocurrieron. No se presenta información sobre visitas previas para el evento de parasitismo de la hembra 2441 en el nido 25 ya que el receptor fue colocado por la tarde el día anterior al evento de parasitismo.

Nido	ID	Eacha	Hora	Hora relativa al	# visitas < 10 m	Día/s en que ocurrieron	# visitas > 10 m	Día/s en que ocurrieron
Nido	hembra	Fecha	пога	amanecer (min)	previas	las visitas < 10 m	previas	las visitas > 10 m
N16	2686*	19/12/12	4:39	-52	14	-3 a -1	22	-3 a -1
N16	2686*	22/12/12	4:40	-53	14 + 7	-6 a -1	22 + 4	-6 a -1
N16	2877	21/12/12	4:47	-45	4	-2 a -1	8	-3 a -1
N24	2644	30/12/12	4:53	-45	1	-2	0	-
N40-2	2686	26/01/12	5:09	-54	2 + 2 **	-9 a -1	19 + 17 **	-9 a -1
N8	2451 <sup>†</sup>	22/12/13	4:47	-45	8	-7 a -1	16	-7 a -1
N8	2451 <sup>†</sup>	25/12/13	4:44	-50	8 + 2	-11 a -1	16 + 5	-11 a -1
N25	2441	25/12/13	4:53	-41	-	-	-	-
N25	2457	27/12/13	4:55	-40	10	-3 a -1	17	-3 a -1
N20	2186	12/01/14	5:02	-46	1	-4	8	-7 a -1
N31	2441	14/01/14	5:06	-44	2	-3 a -2	1	-2

<sup>\*</sup> y † corresponden a casos de parasitismo repetido

<sup>\*\*</sup> Visitas ocurridas en el primer (N40) y segundo (N40-2) intento del nido.

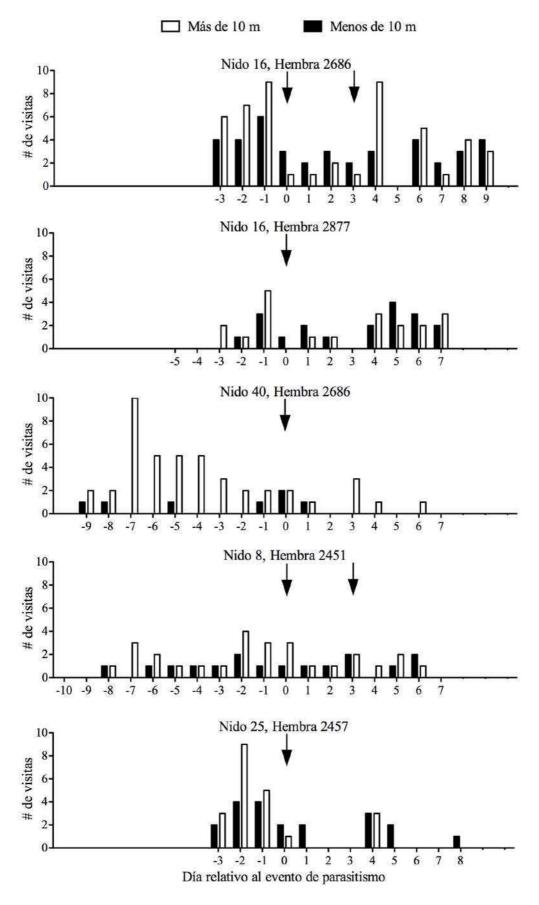


Figura 3.12. Secuencia temporal de las visitas de hembras de Tordo Pico Corto a nidos de Músico antes y después de los eventos de parasitismo (indicados por flechas). En el eje x se muestran los días en que cada nido fue monitoreado.

## 3.3.5. Comparación entre las visitas de hembras de Tordo Renegrido y Tordo Pico Corto

Los eventos de parasitismo por hembras de Tordo Pico Corto en nidos de Músico ocurrieron más temprano que los de hembras de Tordo Renegrido en nidos de Calandria Grande (Mann-Whitney U test: U=137, p<0,001, Figura 3.13), con una mediana de 45 min (rango = 40 – 54 min, n=11) antes de la salida de sol para Tordo Pico Corto y 16 min antes de la salida del sol (rango = 29 min antes de la salida del sol – 26 min después de la salida del sol, n=13) para Tordo Renegrido.

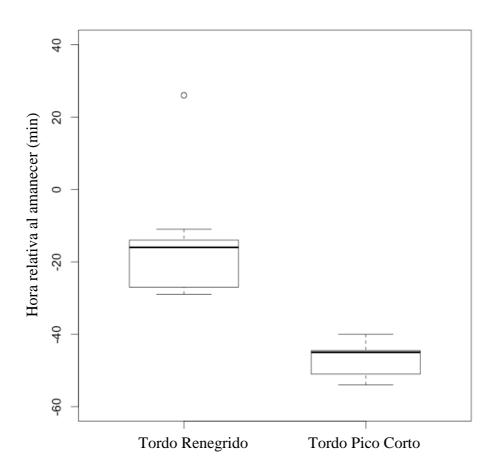


Figura 3.13. Hora (relativa al horario de la salida del sol) de los eventos de parasitismo de Tordo Renegrido en nidos de Calandria Grande (n=13) y Tordo Pico Corto en nidos de Músico (n=11).

Si se compara la tasa de visitas a los nidos de sus hospedadores de hembras de Tordo Renegrido y hembras de Tordo Pico Corto, se observa que las hembras de Tordo Pico Corto realizaron una mayor cantidad de visitas tanto a menos de 10 m como a más de 10 m que las hembras de Tordo Renegrido (Kruskal-Wallis: H=80,8, GL=3, p < 0,001; Figura 3.14). Las hembras de Tordo Pico Corto realizaron 4,1  $\pm$  1,5 visitas por día (media  $\pm$  ES, rango = 0,5-12 visitas/día, n=8) a los nidos de Músico en los días previos a parasitarlos y las hembras de Tordo Renegrido realizaron 1,4  $\pm$  0,2 visitas por día (media  $\pm$  ES, rango = 1-1,8 visitas/día, n=3).

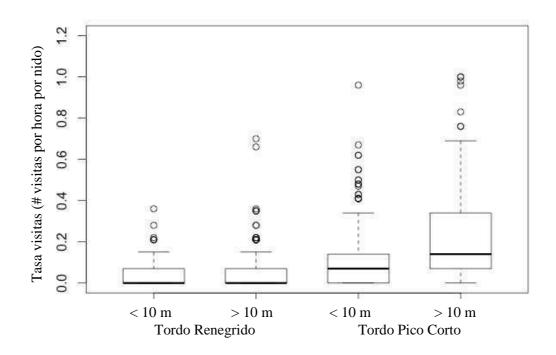


Figura 3.14. Tasa de visitas (expresada como número de visitas recibidas por nido por hora de luz) para hembras de Tordo Renegrido en nidos de Calandria Grande y hembras de Tordo Pico Corto en nidos de Músico.

Las visitas tanto a menos de 10 m como a más de 10 m del nido del hospedador para ambas especies parásitas fueron de duración similar (Kruskal-Wallis: H=3,8, GL=3, p =0,29; Figura 3.15), con una mediana de 22 s (rango= 4 – 485 s, n= 89) para visitas a menos de 10 m y 24 s (rango= 4 – 568 s, n=134) para visitas a más de 10 m para las hembras de Tordo Renegrido, y de 36 s (rango= 4 – 837 s, n=228) para visitas a menos de

10 m y 24 s (rango= 4 – 663 s, n=403) para visitas a más de 10 m para las hembras de Tordo Pico Corto.

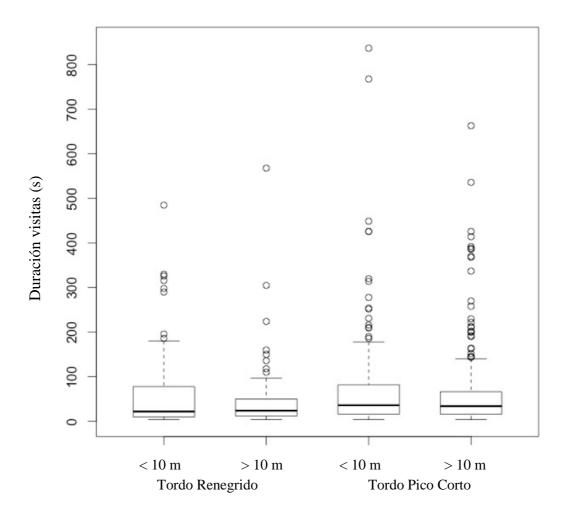


Figura 3.15. Duración de las visitas a menos de 10 m y a más de 10 m de los nidos de sus hospedadores para hembras de Tordo Renegrido y Tordo Pico Corto.

## 3.4. Discusión

En este capítulo, se estudió la secuencia temporal de las visitas que realizan las hembras de Tordo Renegrido y Tordo Pico Corto a los nidos de sus hospedadores utilizando receptores fijos de radiotelemetría que permitieron monitorear en forma continua la presenciaausencia de individuos instrumentados con radiotransmisores codificados en un radio fijo alrededor del nido. Todos los eventos de parasitismo fueron precedidos por una o más visitas de la misma hembra al nido. Al mismo tiempo, se encontró que luego de haber parasitado un nido, las hembras de Tordo Renegrido no retornaron al mismo nido evitando así el parasitismo repetido y la probable competencia entre sus pichones, pero esto no ocurrió en el caso del Tordo Pico Corto.

Las hembras de Tordo Renegrido no revisitaron los nidos que parasitaron al menos durante los 3 días siguientes al evento de parasitismo, lo cual es consistente con la hipótesis de 'book-keeping' (Clayton y col. 1997). Dado que los nidos sólo pueden ser parasitados de manera exitosa durante la puesta del hospedador, y como cada nido está disponible sólo por un corto periodo de tiempo, según la hipótesis de 'book-keeping' una vez parasitado el nido debería ser borrado del grupo de potenciales nidos disponibles. Sin embargo, cabe la posibilidad que las hembras revisiten los nidos más de 3 días después de haberlos parasitado, lo cual les permitiría contar con un nuevo nido disponible si el intento previo de la misma pareja hospedadora falló y comenzaron un nuevo intento. Consistentemente, se ha observado que una misma hembra visita y parasita distintos intentos de una misma pareja de hospedadores (Gloag y col. 2014). Por otro lado, si el intento ya parasitado por la hembra no falló, al revisitar el nido más de 3 días después de haberlo parasitado, se encontrará con un nido en incubación (i.e. un nido no apropiado).

Las hembras de Tordo Pico Corto presentaron una tasa de visitas a los nidos de su hospedador mayor que las de Tordo Renegrido, y sí retornaron a los nidos que ya habían parasitado, tanto para visitarlos como para poner un segundo huevo (i.e. parasitismo repetido). Esta mayor frecuencia de visitas de las hembras de Tordo Pico Corto puede haber surgido como una contra-defensa al inicio de puesta impredecible que presenta el Músico, que puede demorar hasta 18 días desde que finalizó la construcción del nido para comenzar con el periodo de puesta (De Mársico y Reboreda 2008).

Otro factor que puede explicar la diferencia entre especies en la secuencia de visitas y el parasitismo repetido es la disponibilidad de nidos de hospedadores. En el caso del Tordo Renegrido, una especie extremadamente generalista, existen dos posibilidades, según las hembras sean generalistas a nivel individual (i.e. una hembra parasita hospedadores de distintas especies) o especialistas a nivel individual (i.e. una hembra parasita preferentemente una especie particular, con distintas hembras en la población especializándose en distintos hospedadores). Si las hembras fueran generalistas a nivel

individual, tendrían más nidos de hospedadores activos disponibles en un momento dado, y por lo tanto más opciones entre las cuales elegir para parasitar. En cambio, si fueran especialistas a nivel individual, el número de hembras parásitas por hospedador sería menor. Es decir que si las hembras de Tordo Renegrido fueran especialistas a nivel individual, esperaríamos que no todas las hembras que fueron instrumentadas visiten los nidos de Calandria Grande, dado que las hembras fueron capturadas al azar (sólo algunas de las hembras instrumentadas estarían especializadas en parasitar Calandria Grande, mientras que aquellas que no fueron detectadas visitando estos nidos podrían estar especializadas en parasitar otras especies presentes en el sitio de estudio). El patrón de visitas esperado sería diferente si las hembras de Tordo Renegrido fueran generalistas a nivel individual, ya que se esperaría un mayor número de hembras visitando los nidos de Calandria Grande, aunque quizás con menor frecuencia. En el Tordo Pico Corto, dado que es un parásito especialista, es esperable que los nidos de su hospedador casi exclusivo (i.e. el Músico), reciban visitas de una alta proporción de las hembras instrumentadas (todas las hembras de Tordo Pico Corto que estén activas reproductivamente buscarán y parasitarán nidos de Músico exclusivamente).

En este trabajo el 38% de las hembras de Tordo Renegrido instrumentadas fueron detectadas visitando nidos de Calandria Grande, mientras que el 73% de las hembras de Tordo Pico Corto instrumentadas fueron detectadas visitando nidos de Músico. Los datos presentados en este capítulo serían consistentes con hembras de Tordo Renegrido especialistas a nivel individual, lo cual es además apoyado por otros estudios en esta especie en el sitio de estudio (Mahler y col. 2007; de la Colina 2013). Sin embargo, más estudios son necesarios para determinar el grado de especificidad individual de las hembras de esta especie.

La ausencia de parasitismo repetido en Tordo Renegrido, y su existencia en el caso del Tordo Pico Corto, podría también explicarse por las diferencias en el comportamiento de picoteo y perforación de huevos entre ambas especies. Los nidos de Calandria Grande pierden huevos por el picoteo y perforación de huevos que realizan las hembras de Tordo Renegrido en visitas tanto de parasitismo como durante el resto del día (Gloag y col. 2013), con una tasa media de  $0.56 \pm 0.07$  huevos de hospedador perdidos por evento de parasitismo (V. Fiorini, comunicación personal). En cambio, la tasa media de pérdida de huevos de Músico por picaduras de hembras de Tordo Pico Corto es de solamente  $0.11 \pm 0.04$  huevos de hospedador perdidos por evento de parasitismo (De Mársico y Reboreda 2014). Teniendo en cuenta que nidos con muchos huevos perdidos por picaduras pueden

ser abandonados por la pareja hospedadora, con lo cual el huevo puesto por la hembra parásita sería no exitoso, y que además de perder huevos del hospedador por picaduras estos nidos pueden a la vez perder huevos parásitos, existiría una mayor presión de selección sobre las hembras de Tordo Renegrido para no retornar a un nido que ya parasitaron. De esta manera, además de evitar la competencia entre sus propios pichones, podrían evitar picotear y perforar su propio huevo. La menor tasa de huevos perdidos por picaduras de Tordo Pico Corto puede explicarse por un comportamiento observado en el Músico, el cual se sienta sobre los huevos que se encuentran en la cámara del nido al llegar una hembra parásita, protegiendo sus huevos de picotazos y perforaciones (De Mársico y col. 2013), y no por una diferencia en el comportamiento de picoteo de huevos entre hembras de ambas especies (Cossa 2013). El comportamiento del Músico de sentarse sobre el contenido del nido funcionaría como defensa en contra de la perforación de los huevos del hospedador, pero no evita necesariamente el parasitismo (De Mársico y col. 2013).

Este capítulo representa un aporte novedoso al estudio del comportamiento de las aves parásitas de cría, ya que hasta el momento no existía una metodología que permitiera estudiar de manera directa la secuencia de las visitas de los parásitos a los nidos de sus hospedadores. En un estudio previo realizado en el Cuclillo Común (Honza y col. 2002), individuos instrumentados con radiotransmisores VHF convencionales fueron monitoreados y seguidos hasta los alrededores de los nidos de sus hospedadores. En este estudio se registraron solamente 53 visitas a los nidos, la mitad de las cuales resultaron en eventos de parasitismo. Sin embargo, este estudio no analizó las visitas previas al evento de parasitismo y la metodología utilizada (proximidad del investigador) pudo haber afectado el comportamiento de la hembra parásita.

La hipótesis de que los parásitos de cría utilizan la actividad del hospedador durante la construcción para localizar nidos, es apoyada por datos tanto en el Cuclillo Común (Wyllie 1981; Teuschl y col. 1998) como en el Tordo de Cabeza Marrón (Clotfelter 1998; Banks y Martin 2001; Robinson y Robinson 2001). En este capítulo, se presentaron además evidencias directas que muestran que las hembras de Tordo Renegrido y Tordo Pico Corto realizan visitas a menos y más de 10 m del nido durante los estadios de construcción y puesta en las que obtendrían información que les permitiría decidir si parasitar o no el nido, y podrían utilizar la actividad del hospedador durante esas visitas como clave.

En cuanto a la importancia de la secuencia temporal de visitas para los parásitos de cría, existe evidencia a partir de experimentos con animales en cautiverio que hembras del

Tordo de Cabeza Marrón pueden usar la tasa a la cual los huevos son adicionados a un nido para evaluar cuándo un nido estaría listo para comenzar la incubación, lo cual les permitiría sincronizar su puesta con la del hospedador y de esta manera evitar los nidos donde la incubación probablemente ya ha comenzado (White y col. 2007). Es decir que las hembras serían capaces de evaluar la evolución de un nido a lo largo del tiempo si lo monitorean en días consecutivos.

Similarmente a lo mostrado en este capítulo, Gloag y col. (2014) encontraron evidencia que las hembras de Tordo Renegrido visitan los nidos de Calandria Grande antes de parasitarlos. Encontraron que el 55 por ciento de las visitas eran seguidas por eventos de parasitismo, con una latencia media entre la visita previa al evento de parasitismo y el evento de parasitismo de  $1,35\pm0,15$  días, con un rango entre 1 y 3 días, valores similares a los encontrados en este estudio. Sin embargo, el monitoreo de los nidos mediante video filmaciones llevado a cabo por Gloag y col. (2014) no permitió evaluar la actividad de individuos que se encontraran fuera del nido, aunque a escasa distancia, y que podrían obtener información sobre el estado del mismo a partir del comportamiento de la pareja hospedadora. Por otro lado, ese trabajo estaba restringido a un monitoreo parcial también en lo temporal (i.e. periodos cortos del día), por lo que podría haberse subestimado la frecuencia de visitas a los nidos.

En conclusión, en este capítulo se desarrolló una nueva metodología que resultó efectiva para estudiar la secuencia temporal de visitas a los nidos de sus hospedadores de dos especies de aves parásitas de cría, permitiendo obtener información nueva en este campo de estudio. Las hembras visitaron los nidos de sus hospedadores previo al evento de parasitismo, lo que les permitiría sincronizar su puesta con la puesta del hospedador, y en el caso del Tordo Renegrido no retornaron a los nidos que ya habían parasitado, evitando una potencial competencia entre sus propios pichones.

## 3.5. Referencias bibliográficas

Astié A, Reboreda JC (2009) Shiny cowbird parasitism of a low quality host: Effect of host traits on a parasite's reproductive success. J F Ornithol 80:224–233.

- Banks A, Martin T (2001) Host activity and the risk of nest parasitism by brown-headed cowbirds. Behav Ecol 12:31–40.
- Carter M (1986) The parasitic behavior of the Bronzed Cowbird in South Texas. Condor 88:11–25.
- Clayton N, Griffiths D, Emery N, Dickinson A (2001) Elements of episodic-like memory in animals. Philos Trans R Soc London Ser B 356:1483–1491.
- Clayton N, Reboreda J, Kacelnik A (1997) Seasonal changes of hippocampus volume in parasitic cowbirds. Behav Processes 41:237–243.
- Clotfelter ED (1998) What cues do brown-headed cowbirds use to locate red-winged blackbird host nests? Anim Behav 55:1181–1189.
- Cossa N (2013) Comportamiento de picoteo de huevos en dos aves parásitas de cría, el Tordo Renegrido (*Molothrus bonariensis*) y el Tordo Pico Corto (*Molothrus rufoaxillaris*). Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.
- de la Colina A (2013) Estudio a nivel individual de las estrategias de parasitismo del Tordo Renegrido (*Molothrus bonariensis*). Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.
- De Mársico M, Reboreda JC (2008) Egg-laying behavior in screaming cowbirds: why does a specialist brood parasite waste so many eggs? Condor 110:143–153.
- De Mársico M, Reboreda JC (2014) High frequency but low impact of brood parasitism by the specialist Screaming Cowbird on its primary host, the Baywing. Emu 114:309–316.
- De Mársico MC, Gloag R, Ursino C, Reboreda JC (2013) A novel method of rejection of brood parasitic eggs reduces parasitism intensity in a cowbird host. Biol Lett 9:20130076.
- Fiorini VD, Gloag R, Kacelnik A, Reboreda JC (2014) Strategic egg destruction by brood-parasitic cowbirds? Anim Behav 93:229–235.

- Fiorini VD, Reboreda JC (2006) Cues used by shiny cowbirds (*Molothrus bonariensis*) to locate and parasitise chalk-browed mockingbird (*Mimus saturninus*) nests. Behav Ecol Sociobiol 60:379–385.
- Fiorini VD, Tuero DT, Reboreda JC (2009) Shiny cowbirds synchronize parasitism with host laying and puncture host eggs according to host characteristics. Anim Behav 77:561–568.
- Fraga RM (1985) Host-parasite interactions between chalk-browed mockingbirds and shiny cowbirds. Ornithol Monogr 36:829–844.
- Friedmann H (1929) Subgenus *Molothrus*. *Molothrus bonariensis* the Shiny Cowbird. En: Thomas C (ed) Cowbirds. A Study in the Biology of Social Parasitism. Springfield, Illinois, pp 57–144.
- Gloag R, Fiorini VD, Reboreda JC, Kacelnik A (2013) The wages of violence: mobbing by mockingbirds as a frontline defence against brood-parasitic cowbirds. Anim Behav 86:1023–1029.
- Gloag R, Fiorini VD, Reboreda JC, Kacelnik A (2014) Shiny cowbirds share foster mothers but not true mothers in multiply parasitized mockingbird nests. Behav Ecol Sociobiol 68:681–689.
- Guigueno MF, Snow DA, MacDougall-Shackleton SA, Sherry DF (2014) Female cowbirds have more accurate spatial memory than males. Biol. Lett. 10:20140026.
- Hann H (1941) The cowbird at the nest. Wilson Bull 53:211–221.
- Honza M, Taborsky B, Taborsky M, Teuschl Y, Vogl W, Moksnes A, Roskaft E (2002) Behaviour of female common cuckoos, *Cuculus canorus*, in the vicinity of host nests before and during egg laying: a radiotelemetry study. Anim Behav 64:861–868.
- Kattan G (1997) Shiny cowbirds follow the "shotgun" strategy of brood parasitism. Anim Behav 53:647–654.
- Lowther PE (1979) Nest Selection by brown-headed cowbirds. Wilson Bull 91:118–122.

- Mahler B, Confalonieri V, Lovette IJ, Reboreda JC (2007) Partial host fidelity in nest selection by the Shiny Cowbird (*Molothrus bonariensis*), a highly generalist avian brood parasite. J Evol Biol 20:1918–23.
- Massoni V, Reboreda JC (1998) Costs of brood parasitism and the lack of defenses on the yellow-winged blackbird shiny cowbird system. Behav Ecol Sociobiol 42:273–280.
- Massoni V, Reboreda JC (1999) Egg puncture allows shiny cowbirds to assess host egg development and suitability for parasitism. Proc R Soc B Biol Sci 266:1871–1874.
- Mennill DJ, Doucet SM, Ward KA, Maynard DF, Otis B, Burt JM (2012) A novel digital telemetry system for tracking wild animals: a field test for studying mate choice in a lekking tropical bird. Methods Ecol Evol 3:663–672.
- Mermoz ME, Reboreda JC (1999) Egg-laying behaviour by shiny cowbirds parasitizing brown-and-yellow marshbirds. Anim Behav 58:873–882.
- Norman R, Robertson R (1975) Nest-searching behavior in the Brown-headed Cowbird. Auk 92:610–611.
- Peer B, Sealy S (1999) Laying time of the Bronzed Cowbird. Wilson Bull 111:137–139.
- Rappole JH, Tipton AR (1991) New harness design for attachment of radio transmitters to small passerines. J F Ornithol 62:335–337.
- Reboreda J, Clayton N, Kacelnik A (1996) Species and sex differences in hippocampus size in parasitic and non-parasitic cowbirds. Neuroreport 7:505–508.
- Robinson SK, Robinson WD (2001) Avian nesting success in a selectively harvested north temperate deciduous forest. Conserv Biol 15:1763–1771.
- Rutz C, Burns ZT, James R, Ismar S, Burt J, Otis B, Bowen J, St Clair J (2012) Automated mapping of social networks in wild birds. Curr Biol 22:669–671.
- Scott DM (1991) The time of day of egg laying by the Brown-headed Cowbird and other icterines. Can J Zool 69:2093–2099.

- Sherry DF, Forbes M, Khurgel M, Ivy G (1993) Females have a larger hippocampus than males in the brood-parasitic Brown-headed Cowbird. Proc Natl Acad Sci U S A 90:7839–7843.
- Sherry DF (2006) Neuroecology. Annu Rev Psychol 57:167–197.
- Smith J, Arcese P, McLean I (1984) Age, experience, and enemy recognition by wild song sparrows. Behav Ecol Sociobiol 14:101–106.
- Strausberger BM (1998) Evident nest-searching behavior of female brown-headed cowbirds while attended by males. Wilson Bull 110:133–136.
- Teuschl Y, Taborsky B, Taborsky M (1998) How do cuckoos find their hosts? The role of habitat imprinting. Anim Behav 56:1425–1433.
- Thompson CF, Gottfried BM (1976) How do cowbirds find and select nests to parasitize? Wilson Bull 88:673–675.
- Thompson CF, Gottfried BM (1981) Nest discovery and selection by brown-headed cowbirds. Condor 83:268–269.
- Uyehara J, Narins P (1995) Nest defense by willow flycatchers to brood-parasitic intruders. Condor 97:361–368.
- White DJ, Ho L, de los Santos G, Godoy I (2007) An experimental test of preferences for nest contents in an obligate brood parasite, *Molothrus ater*. Behav Ecol 18:922–928.
- Wiley J (1988) Host selection by the Shiny Cowbird. Condor 90:289–303.
- Wyllie I (1981) The Cuckoo. Batsford, London.

ANEXO I. Secuencia temporal de las visitas de 3 hembras de Tordo Renegrido a nidos de Calandria Grande. Se muestran las visitas en los días previos y posteriores a los eventos de parasitismo (filas sombreadas en gris), la hora en que comenzó la visita, la intensidad de señal máxima y media registrada durante cada visita, su duración y el rango de distancia en que ocurrieron las visitas.

Nido 15-4, Hembra 2681

Fecha	Día (relativo al primer evento de parasitismo)	Hora	Intensidad máxima	Intensidad media	Duración (s)	Distancia
04/12/12	-1	14:18	137	128,0	10	< 10 m
04/12/12	-1	14:49	191	166,3	44	< 10 m
05/12/12	0	4:59	187	173,9	19	< 10 m

Nido 6-4, Hembra 2874

Fecha	Día (relativo al primer evento de parasitismo)	Hora	Intensidad máxima	Intensidad media	Duración (s)	Distancia
05/12/12	-8	17:38	170	142,6	18	< 10 m
06/12/12	-7	07:38	162	145,5	7	< 10 m
06/12/12	-7	08:39	114	95,4	16	> 10 m
07/12/12	-6	11:13	156	148,2	8	< 10 m
07/12/12	-6	11:28	176	152,8	8	< 10 m
07/12/12	-6	12:39	191	152,4	100	< 10 m
10/12/12	-3	08:08	114	104,7	6	> 10 m
10/12/12	-3	08:39	97	79,8	8	> 10 m
10/12/12	-3	12:55	190	158,4	180	< 10 m
10/12/12	-3	12:58	114	95,8	22	> 10 m
11/12/12	-2	10:18	150	141,8	22	< 10 m
11/12/12	-2	12:59	114	75,1	22	> 10 m
12/12/12	-1	06:15	103	92,3	4	> 10 m
12/12/12	-1	11:03	123	117,2	10	< 10 m
13/12/12	0	04:59	201	180,0	26	< 10 m

Nido 3-5, Hembra 3850

Fecha	Día (relativo al primer evento de parasitismo)	Hora	Intensidad máxima	Intensidad media	Duración (s)	Distancia
21/12/12	-3	15:49	185	154,5	36	< 10 m
21/12/12	-3	15:49	114	74,5	118	> 10 m
22/12/12	-2	15:54	114	97,8	97	> 10 m
22/12/12	-2	15:56	114	75,5	32	> 10 m
24/12/12	0	5:07	114	99,7	22	> 10 m
24/12/12	0	5:08	192	174,8	18	< 10 m

ANEXO II. Secuencia temporal y detalle de las visitas de 4 hembras de Tordo Pico Corto a nidos de Músico. Se muestran las visitas en los 3 días previos y posteriores a los eventos de parasitismo (filas sombreadas en gris), su hora de comienzo, la intensidad de señal máxima y media registrada durante cada visita, su duración y el rango de distancia en que ocurrieron.

Nido 16, Hembra 2686

Fecha	Día (relativo al primer evento de parasitismo)	Hora	Intensidad máxima	Intensidad media	Duración (s)	Distancia
16/12/12	-3	11:45	146	88,0	386	> 10 m
16/12/12	-3	11:48	162	147,0	104	< 10 m
16/12/12	-3	16:04	158	145,5	52	< 10 m
16/12/12	-3	16:08	105	93,0	14	> 10 m
16/12/12	-3	17:05	105	94,2	22	> 10 m
16/12/12	-3	18:57	141	109,0	6	> 10 m
16/12/12	-3	18:57	123	116,3	70	< 10 m
16/12/12	-3	19:31	181	147,4	60	< 10 m
16/12/12	-3	19:32	105	101,7	52	> 10 m
16/12/12	-3	19:50	121	100,5	120	> 10 m
17/12/12	-2	7:12	144	135,7	12	< 10 m
17/12/12	-2	7:13	165	52,8	14	> 10 m
17/12/12	-2	7:25	175	140,2	24	< 10 m
17/12/12	-2	7:25	90	86,3	4	> 10 m
17/12/12	-2	7:41	148	139,3	137	< 10 m
17/12/12	-2	7:43	139	85,9	98	> 10 m
17/12/12	-2	7:46	129	117,0	6	< 10 m
17/12/12	-2	7:50	145	72,0	18	> 10 m
17/12/12	-2	9:20	96	58,3	82	> 10 m
17/12/12	-2	12:19	119	94,1	69	> 10 m
17/12/12	-2	18:33	111	97,8	40	> 10 m
18/12/12	-1	5:43	122	102,9	388	> 10 m
18/12/12	-1	5:50	106	72,3	84	> 10 m
18/12/12	-1	6:33	133	116,3	30	< 10 m
18/12/12	-1	7:00	96	84,7	10	> 10 m
18/12/12	-1	7:01	119	64,8	337	> 10 m
18/12/12	-1	7:46	71	53,0	24	> 10 m
18/12/12	-1	8:00	116	57,2	78	> 10 m
18/12/12	-1	9:31	173	150,2	36	< 10 m
18/12/12	-1	9:35	102	78,8	24	> 10 m
18/12/12	-1	10:19	166	148,1	32	< 10 m

Fecha	Día (relativo al primer evento de parasitismo)	Hora	Intensidad máxima	Intensidad media	Duración (s)	Distancia
(cont.)						
18/12/12	-1	11:41	162	97,3	30	> 10 m
18/12/12	-1	11:42	159	142,1	96	< 10 m
18/12/12	-1	13:42	163	156,8	42	< 10 m
18/12/12	-1	19:16	166	114,2	8	> 10 m
18/12/12	-1	19:16	155	144,5	82	< 10 m
19/12/12	0	4:39	166	125,3	58	< 10 m
19/12/12	0	4:40	148	88,7	16	> 10 m
19/12/12	0	10:52	181	144,1	48	< 10 m
19/12/12	0	15:31	121	107,3	72	> 10 m
19/12/12	0	18:44	171	133,3	4	< 10 m
20/12/12	1	7:42	140	55,8	45	> 10 m
20/12/12	1	10:46	158	142,4	74	< 10 m
20/12/12	1	11:15	171	165,9	14	< 10 m
21/12/12	2	7:48	176	150,7	32	< 10 m
21/12/12	2	9:07	183	153,2	34	< 10 m
21/12/12	2	9:08	99	84,4	20	> 10 m
21/12/12	2	16:10	154	132,7	56	< 10 m
21/12/12	2	16:11	109	102,5	6	> 10 m
22/12/12	3	4:39	187	140,8	62	< 10 m
22/12/12	3	17:14	150	129,7	132	< 10 m
22/12/12	3	17:15	111	76,6	16	> 10 m
23/12/12	4	7:54	160	156,0	30	< 10 m
23/12/12	4	8:39	134	79,1	37	> 10 m
23/12/12	4	9:17	86	55,4	16	> 10 m
23/12/12	4	9:18	88	51,3	86	> 10 m
23/12/12	4	9:37	181	92,2	26	> 10 m
23/12/12	4	9:38	151	126,9	28	< 10 m
23/12/12	4	9:39	104	94,8	10	> 10 m
23/12/12	4	12:14	115	81,1	78	> 10 m
23/12/12	4	13:10	171	87,8	56	> 10 m
23/12/12	4	18:47	191	163,4	254	< 10 m
23/12/12	4	18:49	111	91,9	18	> 10 m
23/12/12	4	19:31	115	95,4	368	> 10 m
25/12/12	6	5:05	196	146,6	72	< 10 m
25/12/12	6	5:05	104	77,4	20	> 10 m
25/12/12	6	10:20	112	88,6	18	> 10 m
25/12/12	6	10:56	189	158,3	426	< 10 m
25/12/12	6	10:57	111	93,2	8	> 10 m

Fecha	Día (relativo al primer evento de parasitismo)	Hora	Intensidad máxima	Intensidad media	Duración (s)	Distancia
(cont.)						
25/12/12	6	11:18	91	84,1	24	> 10 m
25/12/12	6	11:18	150	146,9	40	< 10 m
25/12/12	6	11:46	172	126,2	74	< 10 m
25/12/12	6	11:47	113	109,0	16	> 10 m

Nido 16 Hembra 2877

Fecha	Día (relativo al primer evento de parasitismo)	Hora	Intensidad máxima	Intensidad media	Duración (s)	Distancia
18/12/12	-3	15:11	110	91,1	24	> 10 m
18/12/12	-3	19:12	106	77,3	52	> 10 m
19/12/12	-2	11:38	148	101,8	38	> 10 m
19/12/12	-2	11:39	121	117,4	12	< 10 m
20/12/12	-1	8:46	134	117,7	22	< 10 m
20/12/12	-1	8:46	128	87,3	20	> 10 m
20/12/12	-1	11:45	188	154,7	120	< 10 m
20/12/12	-1	11:47	114	102,4	12	> 10 m
20/12/12	-1	14:29	23	17,7	20	> 10 m
20/12/12	-1	14:39	92	82,9	54	> 10 m
20/12/12	-1	14:40	146	128,2	20	< 10 m
20/12/12	-1	18:01	75	72,3	212	> 10 m
21/12/12	0	4:46	192	153,9	48	< 10 m
21/12/12	0	4:49	190	158,2	10	< 10 m
21/12/12	0	4:51	187	156,0	34	< 10 m
22/12/12	1	15:15	167	102,4	66	> 10 m
22/12/12	1	15:16	149	135,4	133	< 10 m
22/12/12	1	15:19	157	145,3	320	< 10 m
23/12/12	2	18:49	184	150,0	144	< 10 m
23/12/12	2	18:51	118	106,3	14	> 10 m
25/12/12	4	10:23	92	54,0	34	> 10 m
25/12/12	4	11:12	130	114,7	34	< 10 m
25/12/12	4	11:12	101	88,7	32	> 10 m
25/12/12	4	11:46	115	95,9	74	> 10 m
25/12/12	4	13:09	141	133,2	0	< 10 m

Nido 40, Hembra 2686

	Día (relativo al primer		Intensidad	Intensidad	Duración	
Fecha	evento de parasitismo)	Hora	máxima	media	(s)	Distancia
23/01/13	-3	7:24	52	33,4	12	> 10 m
23/01/13	-3	7:29	74	41,0	24	> 10 m
23/01/13	-3	9:03	81	60,8	110	> 10 m
24/01/13	-2	7:10	67	26,0	72	> 10 m
24/01/13	-2	7:12	77	55,4	34	> 10 m
25/01/13	-1	7:40	95	79,3	4	> 10 m
25/01/13	-1	19:05	130	90,5	94	> 10 m
25/01/13	-1	19:05	148	123,9	52	< 10 m
26/01/13	0	5:09	107	89,7	6	> 10 m
26/01/13	0	5:09	170	133,9	26	< 10 m
26/01/13	0	9:57	138	119,2	24	< 10 m
26/01/13	0	9:57	102	96,9	12	> 10 m
27/01/13	1	10:12	140	116,4	8	< 10 m
27/01/13	1	17:16	110	73,5	164	> 10 m
29/01/13	3	8:06	79	63,1	28	> 10 m
29/01/13	3	9:28	97	74,2	54	> 10 m
29/01/13	3	12:10	99	87,7	46	> 10 m

Nido 8, Hembra 2451

Fecha	Día (relativo al primer evento de parasitismo)	Hora	Intensidad máxima	Intensidad media	Duración	Distancia
19/12/13	-3	7:26	109	55,4	52	> 10 m
19/12/13	-3	13:30	154	130,2	10	< 10 m
20/12/13	-2	9:05	150	116,8	14	< 10 m
20/12/13	-2	9:34	40	29,5	23	> 10 m
20/12/13	-2	15:54	42	33,7	35	> 10 m
20/12/13	-2	19:02	109	98,1	38	> 10 m
20/12/13	-2	19:02	142	124,1	17	< 10 m
20/12/13	-2	19:03	113	65,8	57	> 10 m
21/12/13	-1	11:41	153	114,4	102	< 10 m
21/12/13	-1	11:43	114	103,4	18	> 10 m
21/12/13	-1	11:44	112	103,4	48	> 10 m
21/12/13	-1	17:02	206	31,9	20	> 10 m
22/12/13	0	4:47	139	114,4	26	< 10 m
22/12/13	0	10:02	32	25,0	22	> 10 m
22/12/13	0	10:32	53	34,7	42	> 10 m
22/12/13	0	12:30	138	97,6	44	> 10 m
23/12/13	1	8:03	40	30,0	25	> 10 m
23/12/13	1	8:51	139	128,6	38	< 10 m
24/12/13	2	11:00	141	122,3	8	< 10 m
24/12/13	2	11:00	81	56,3	9	> 10 m
25/12/13	3	4:44	112	75,5	81	> 10 m
25/12/13	3	4:44	174	140,0	783	< 10 m
26/12/13	4	8:37	55	61,1	26	> 10 m
27/12/13	5	15:34	64	48,6	48	> 10 m
27/12/13	5	18:13	149	143,0	16	< 10 m
27/12/13	5	18:13	83	75,3	39	> 10 m
28/12/13	6	7:31	145	123,0	8	< 10 m
28/12/13	6	10:05	156	138,6	24	< 10 m
28/12/13	6	10:06	114	95,5	24	> 10 m

Nido 25, Hembra 2457

Fecha	Día (relativo al primer	Hora	Intensidad	Intensidad	Duración	Distancia
	evento de parasitismo)		máxima	media	(s)	
24/12/13	-3	15:42	177	139,3	50	< 10 m
24/12/13	-3	15:42	111	80,0	82	> 10 m
24/12/13	-3	15:50	18	15,0	28	> 10 m
24/12/13	-3	15:51	135	69,5	106	> 10 m
24/12/13	-3	15:52	177	135,7	125	< 10 m
25/12/13	-2	6:46	100	81,7	33	> 10 m
25/12/13	-2	6:47	122	83,8	140	> 10 m
25/12/13	-2	7:08	123	114,4	6	< 10 m
25/12/13	-2	7:08	156	89,1	62	> 10 m
25/12/13	-2	7:24	94	65,3	18	> 10 m
25/12/13	-2	8:37	153	59,1	72	> 10 m
25/12/13	-2	9:44	131	85,7	30	> 10 m
25/12/13	-2	9:45	167	139,9	74	< 10 m
25/12/13	-2	10:20	165	83,6	46	> 10 m
25/12/13	-2	10:20	179	141,1	14	< 10  m
25/12/13	-2	10:22	31	21,4	14	> 10 m
25/12/13	-2	13:39	141	69,0	46	> 10 m
25/12/13	-2	13:39	153	133,7	46	< 10 m
26/12/13	-1	7:20	184	54,6	34	> 10 m
26/12/13	-1	10:11	163	140,4	34	< 10 m
26/12/13	-1	10:11	141	88,8	38	> 10 m
26/12/13	-1	10:25	181	137,2	110	< 10 m
26/12/13	-1	10:26	139	78,9	26	> 10 m
26/12/13	-1	15:06	165	120,4	42	< 10 m
26/12/13	-1	15:07	89	67,5	112	> 10 m
26/12/13	-1	15:42	148	114,3	10	> 10 m
26/12/13	-1	15:42	122	118,2	18	< 10 m
27/12/13	0	4:54	199	181,2	36	< 10 m
27/12/13	0	16:30	195	155,0	26	< 10 m
27/12/13	0	16:31	104	69,1	30	> 10 m
28/12/13	1	9:05	205	179,7	82	< 10 m
28/12/13	1	11:54	195	172,4	26	< 10 m
31/12/13	4	12:20	174	134,0	16	< 10 m
31/12/13	4	12:20	140	93,7	98	> 10 m
31/12/13	4	13:19	179	112,4	78	> 10 m
31/12/13	4	13:20	186	151,9	56	< 10 m
31/12/13	4	15:23	116	107,0	60	> 10 m
31/12/13	4	15:24	163	122,4	190	< 10 m

# Capítulo 4: Uso de dormideros por individuos de Tordo Renegrido y Tordo Pico Corto durante la temporada reproductiva

### 4.1. Introducción

El uso de dormideros comunales, definidos como una agregación de individuos no relacionados que pasan el periodo de descanso nocturno juntos (Laughlin y col. 2014), representa un comportamiento que puede encontrarse en un amplio rango de taxones, incluyendo mamíferos (murciélagos y primates; Kunz 1982; Anderson 1998), peces (Clough y Ladle 1997), insectos (Grether y Switzer 2000; Grether y Donaldson 2007), y aves (Eiserer 1984). En este último grupo, el tamaño de las agregaciones puede variar desde unos pocos individuos (Dhondt y col. 2006) hasta cientos o miles de individuos (Winkler 2006; Laughlin y col. 2014).

Existen diferentes hipótesis funcionales (no mutuamente excluyentes) que explicarían la existencia de dormideros comunales en aves (revisado en Beauchamp 1999), entre ellas la reducción de la probabilidad de depredación, ya sea a través de: 1) un efecto de detección (i.e. la presencia de otros individuos aumenta la probabilidad de detección de un predador; Pulliam 1973), 2) un efecto de dilución (i.e. la presencia de otros individuos reduce la probabilidad individual de predación; Foster y Treherne 1981; Eiserer 1984) o 3) un efecto borde (i.e. los individuos ubicados en el centro del dormidero tienen menor probabilidad de ser depredados que aquellos ubicados en los bordes del dormidero; Weatherhead 1983). Otra hipótesis plantea la existencia de beneficios en términos de termorregulación (i.e. la presencia de otros individuos disminuye los requerimientos energéticos individuales; du Plessis y Williams 1994; du Plessis y col. 1994; Hatchwell y col. 2009). Por su parte, Ward y Zahavi (1973), plantearon que los dormideros podrían funcionar como "centros de información" en los que existiría transferencia de información sobre la ubicación de fuentes de alimento. Más recientemente algunos autores (i.e. Bijleveld y col. 2010) consideraron la posibilidad de que en estos "centros" exista transferencia de otros tipos de información, como el riesgo de depredación y de potenciales parejas

reproductivas. Además plantearon que en lugar de una transferencia activa de información, la transferencia pasiva predominaría en los dormideros comunales.

Por otra parte, distintos mecanismos pueden explicar la agregación de los individuos en dormideros (Laughlin y col. 2014). Estos mecanismos incluyen: atracción por conespecíficos (i.e. los individuos se agregan con sus vecinos más cercanos en grupos); selección de hábitat (i.e. distintos individuos seleccionan el mismo tipo de hábitat repetidamente porque les provee protección del clima adverso, reduciendo los costos de la termorregulación, porque impide el acceso de posibles depredadores o por estar cerca de fuentes de alimento) y memoria (i.e. los individuos recuerdan y retornan al mismo dormidero cada noche).

Estudios con animales instrumentados con radiotransmisores permiten analizar el uso individual y la constancia espacial y temporal de los individuos a los dormideros. Hasta el presente la mayoría de los estudios se han centrado en analizar el uso de dormideros en relación a los sitios de alimentación. Por ejemplo, un estudio realizado en individuos de Estornino Pinto (*Sturnus vulgaris*, un ave paseriforme de la familia Sturnidae) marcados con radiotransmisores VHF mostró que los individuos eran más fieles a sus áreas de actividad diurnas que a los dormideros (Morrison y Caccamise 1985). En este estudio se encontró que cada estornino se trasladaba desde su dormidero al área de actividad diurna desde entre 1 y 5 dormideros comunales diferentes. Esta baja fidelidad entre áreas diurnas y dormideros fue aún más transitoria en el invierno (Heisterberg y col. 1984). La fidelidad de individuos marcados a áreas de forrajeo también ha sido descripta en otras especies de aves que tienen dormideros comunales, como el Sargento (*Agelaius phoeniceus*; Johnson 1979), la Garcita Bueyera (*Bubulcus ibis*; Siegfried 1971) y la Garza Ceniza (*Ardea herodias*; Krebs 1974).

Muchas especies se agregan en dormideros que persisten en el mismo sitio día tras día y a lo largo de los años (Eiserer 1984; Lewis 1995; Grether y Donaldson 2007). Sin embargo, existe una alta variación en la fidelidad individual a los dormideros a lo largo del tiempo, con algunos individuos presentando un alto grado de fidelidad a uno de varios dormideros (Leyrer y col. 2006) y otros en los que los cambios de dormidero son comunes (Morrison y Caccamise 1985; Morrison y Caccamise 1990; Caccamise y col. 1997). Por ejemplo, en el estudio ya mencionado con estorninos marcados con radiotransmisores (Morrison y Caccamise 1985), se mostró que existía un alto grado de variación dentro de la población en la fidelidad al

dormidero, con algunos individuos que eran siempre fieles a un dormidero en particular mientras que otros cambiaban generalmente entre un grupo de dormideros principales y secundarios.

Laughlin y col. (2014) estudiaron la fidelidad individual al dormidero para individuos de la Golondrina Bicolor (*Tachycineta bicolor*) marcados con radiotransmisores. Este estudio mostró que los individuos presentaban un grado relativamente alto de fidelidad al dormidero (60% de retorno al dormidero utilizado previamente) y que cuando los animales cambiaban de dormidero de una noche a la siguiente, lo hacían a los dormideros más cercanos.

A excepción de menciones secundarias en trabajos donde se estudiaron las áreas de actividad o uso de hábitat en el Tordo de Cabeza Marrón (Thompson 1994; Gates y Evans 1998; Hahn y col. 1999) y de los trabajos de Cruz y col. (1990) y Feare y Zaccagnini (1993) en Tordo Renegrido, el uso de dormideros en relación a la estrategia reproductiva de los parásitos de cría no ha sido aún estudiado. En los Capítulos 2 y 3 se han presentado datos que muestran que las hembras de Tordo Renegrido y Tordo Pico Corto parecerían conocer la ubicación de los nidos que van a ser parasitados, ya que vuelan directamente desde el dormidero al nido del hospedador y lo parasitan en una estrecha ventana temporal antes del amanecer. En este sentido, la ubicación del dormidero con respecto al área de reproducción podría ser importante, ya que los parásitos deben navegar desde el sitio donde pernoctaron hasta el nido que va a ser parasitado en condiciones de muy baja luminosidad.

El objetivo de este capítulo es evaluar la dinámica temporal y espacial de la actividad en los dormideros. En particular se analizará la constancia temporal o fidelidad al dormidero, la constancia espacial de los lugares que los individuos utilizan dentro de un dormidero y las horas de partida de hembras y machos de Tordo Renegrido y de Tordo Pico Corto. Como se mencionó anteriormente, este tema ha sido muy poco estudiado hasta el presente, siendo éste el primer estudio en el que se analiza la fidelidad espacial y temporal de dos especies de aves parásitas de cría a sus dormideros y se relaciona este comportamiento con el de búsqueda y parasitismo de los nidos de sus hospedadores.

## 4.2. Metodología

## 4.2.1. Captura, instrumentación y monitoreo de individuos

Durante las temporadas reproductivas de Tordo Renegrido (Octubre a Diciembre) y de Tordo Pico Corto (Diciembre a Enero) de 2010-2011, 2011-2012 y 2013-2014 se capturaron e instrumentaron con radiotransmisores un total de 27 hembras (2 de ellas instrumentadas durante dos temporadas reproductivas diferentes y 1 de ellas instrumentada en las tres temporadas reproductivas) y 9 machos de Tordo Renegrido; y 27 hembras (1 de ellas instrumentada durante dos temporadas reproductivas diferentes) y 5 machos de Tordo Pico Corto (Capítulos 2 y 3; Tabla 4.1). Las capturas se hicieron mediante redes de niebla o trampas tipo "walk-in". Los animales instrumentados con radiotransmisores VHF por pulsos (temporadas 2010-2011 y 2011-2012, Capítulo 2) fueron instrumentados con radiotransmisores tipo "glue-on" de 1,2 g de peso (modelos PicoPip Ag392 de la empresa Biotrack, Wareham, UK; o modelo A2455 de la empresa Advanced Telemetry Systems, Isanti, Minnesota, USA), los cuales fueron adheridos al dorso de los animales usando un adhesivo a base de cianoacrilato y un activador (Loctite 401 y Loctite 770, Henkel, respectivamente). Los radiotransmisores se cayeron de las aves luego de un periodo de tiempo o fueron removidos de ellas si eran recapturadas y habían sido monitoreadas durante al menos seis días (Capítulo 2). El tiempo medio que los transmisores estuvieron adheridos a las aves fue de  $35.8 \pm 3.6$  días (rango = 6 - 68 días, n = 34). Los animales instrumentados con radiotransmisores VHF codificados (temporada 2013-2014, Capítulo 3) fueron instrumentados con radiotransmisores tipo backpack marca Lotek Wireless (Ontario, Canada) modelo NTQB-4-2 de 1,0 g de peso y 79 días de vida útil. Los radiotransmisores fueron colocados mediante un arnés en forma de ocho (Capítulo 3) de 'Tefflon Ribbon' marca Bally Ribbon Mills (Philadelphia, EEUU). Esta técnica de instrumentación, a diferencia de la técnica 'glue-on', permitió que las hembras portaran los radiotransmisores durante toda la vida útil de éstos, y por lo tanto se cuenta con mayor número de datos de uso de dormidero para los individuos monitoreados en la temporada 2013-2014. No se obtuvieron datos de uso de

dormidero para la temporada 2012-2013 debido a una falla en el receptor de radiotelemetría.

Tabla 4.1. Número de individuos de Tordo Renegrido y Tordo Pico Corto monitoreados durante las temporadas reproductivas 2010-2011, 2011-2012 y 2013-2014 y tipo de radiotransmisor que se les colocó en cada temporada.

		Tordo Renegrido		Tordo Pico Corto	
Temporada	Tipo de radiotransmisor	Hembras	Machos	Hembras	Machos
2010-2011	VHF por pulsos	8	3	3	2
2011-2012	VHF por pulsos	6	5	5	3
2013-2014	VHF codificado	17	-	20	-
2013-2014	VHF por pulsos	-	1	-	-

Los radiotransmisores VHF por pulsos, que son los utilizados convencionalmente, emiten pulsos en distintas frecuencias y son monitoreados con receptores que funcionan en un cierto rango de frecuencias predeterminado. En este caso, cada radiotransmisor es asignado a una frecuencia distinta, y para monitorear cada uno de ellos es necesario configurar la frecuencia en el receptor. En el caso de los radiotransmisores VHF codificados, hasta 521 radiotransmisores distintos pueden ser asignados a una única frecuencia ya que emiten un código único que es decodificado por el receptor. Estos receptores, que pueden ser fijos (como los utilizados en el Capítulo 3) o móviles (este Capítulo) pueden registrar en forma simultánea la presencia de los radiotransmisores que estén activos.

Los individuos fueron monitoreados mediante un receptor de telemetría para radiotransmisores VHF por pulsos modelo Sika (Biotrack, Wareham, UK) o un receptor para radiotransmisores VHF codificados modelo SRX400-W5XG (Lotek, Ontario, Canada), según correspondiera, y una antena Yagi de 3 elementos. Cada individuo fue localizado antes del amanecer y/o luego del anochecer y se determinó la ubicación del dormidero que utilizaron, registrándose la posición mediante un

dispositivo GPS (E-trex Legend, Garmin), la fecha y la hora del registro. Al amanecer, se registró el horario de partida del dormidero de todos los individuos que fue posible.

#### 4.2.2. Ubicación de los dormideros

Se ubicaron los registros obtenidos para las hembras y machos de ambas especies en un mapa del sitio de estudio utilizando el software Google Earth. Dado que al observarse el mapa de distribución espacial de los registros de uso de dormidero para Tordo Renegrido se observó que existía un agrupamiento de un gran número de registros en una zona determinada del mapa, mientras que otros registros se encontraban más alejados, se definieron dos tipos de dormidero: 1) el dormidero principal, compuesto por registros en una alta densidad en el espacio, y 2) otros sitios de pernoctación secundarios (registros más aislados). Esta decisión se basó además en observaciones realizadas en el sitio de estudio en las que se notaron zonas con alta densidad de animales (dormidero principal) y zonas de baja densidad de animales.

Para definir cuáles de los registros de machos y hembras de Tordo Renegrido correspondían a cada tipo de dormidero, se definió en primer lugar el centroide (ver debajo) para la totalidad de los registros, y luego se tomó un criterio de distancia con respecto al centroide para definir la pertenencia de cada registro a uno u otro tipo de dormidero. Para esto, se calcularon en primer lugar las distancias entre todos los pares de registros utilizando el paquete gDistance en el software R 3.1.1. A partir de la matriz de distancias obtenida, se calculó la distancia media de cada registro con respecto al resto de los registros. Se definió como 'centroide' del dormidero a aquel punto que presentara el menor promedio de distancia con respecto al resto de los puntos. Por último, se calculó el cociente entre el promedio de distancia de cada punto con respecto al resto de los puntos y el promedio de distancia mínima, lo cual resultó en un índice que indica cuán alejado está cada punto con respecto al centroide. Se definió que los puntos cuyo cociente fuera menor a 2,5 pertenecían al dormidero principal y los de cociente mayor a 2,5 representaban sitios de pernoctación secundarios.

Para el caso del Tordo Pico Corto, los registros no presentaron un agrupamiento espacial tan marcado como en el caso del Tordo Renegrido, por lo cual no se consideró necesaria la definición de un dormidero principal y sitios secundarios. Además, la cantidad de registros para Tordo Pico Corto fue menor que para Tordo Renegrido. Esto ocurrió porque los individuos de Tordo Pico Corto en muchas ocasiones pernoctaban en una zona de alta densidad de árboles, alejados del camino de tránsito vehicular, y no era posible acceder por la noche a registrar su ubicación exacta. Además, el receptor utilizado para monitorear los radiotransmisores VHF codificados (temporada 2013-2014) presentó la desventaja de generar posibles falsos negativos si la lectura no se realizaba en un radio de 10-20 m del lugar donde se encontraba el animal instrumentado. Dado que este equipo lee todos los radiotransmisores en simultáneo y al no ser posible filtrar la recepción de la señal por individuo (como sí es posible hacer con los radiotransmisores VHF por pulsos, ya que transmiten en distintas frecuencias), y en particular cuando muchos radiotransmisores se encontraban activos en la zona al mismo tiempo, se observó que la lectura de algunos códigos generaba errores, no pudiendo identificarse con precisión la presencia o ausencia de algunos individuos de Tordo Pico Corto. Esto no sucedió con los individuos de Tordo Renegrido, por la tendencia de los mismos a utilizar sitios próximos al camino de tránsito vehicular, y a los que podía accederse sin inconvenientes para registrar su posición.

#### 4.2.3. Constancia temporal en el uso del dormidero

Se definió la constancia temporal o fidelidad como el uso repetido de un mismo dormidero (por ejemplo el dormidero principal en Tordo Renegrido) durante el periodo de monitoreo. La constancia o fidelidad espacial (ver debajo), por otro lado, se refiere al uso del espacio *dentro* de un dormidero, mientras que la constancia temporal se refiere a la fidelidad *entre* distintos dormideros (i.e. agregaciones de individuos que pueden estar distantes entre cientos de metros o kilómetros).

Para estudiar la constancia temporal en el uso del dormidero se utilizaron los datos de 22 hembras de Tordo Renegrido (2 de ellas monitoreadas en dos temporadas reproductivas y una en tres temporadas reproductivas diferentes) cuya presencia o ausencia en el dormidero fue monitoreada por más de 4 días en la temporada

reproductiva. La fidelidad al dormidero fue estimada como el porcentaje de registros en el que el individuo utilizó el dormidero respecto al total de días en que se lo monitoreó. Para los casos de individuos que fueron monitoreados en dos o tres temporadas reproductivas distintas, se analizó la fidelidad al dormidero entre años.

# 4.2.4. Constancia espacial en el uso del dormidero

Se estudió la fidelidad espacial al dormidero (i.e. constancia de los lugares que los individuos utilizaron en distintas noches dentro del dormidero) de hembras de Tordo Renegrido y hembras y machos de Tordo Pico Corto. Para ello, se utilizaron los datos de individuos cuyo uso de dormidero fue monitoreado durante 4 o más días. Para cada individuo, se determinó la posición dentro del dormidero para cada día como la distancia en metros desde el inicio del dormidero (punto de referencia = 0 m) a partir de la matriz de distancias obtenida en la Sección 4.2.2.

# 4.2.5. Análisis de horarios de partida del dormidero de hembras de Tordo Renegrido y eventos de parasitismo en nidos de Calandria Grande

Se corrigieron los datos de horarios de partida del dormidero con respecto a la salida del sol, utilizando las tablas dadas en <a href="http://www.usno.navy.mil">http://www.usno.navy.mil</a>. Se comparó la distribución de los horarios de partida del dormidero que ocurrieron en intervalos de 5 minutos con la distribución de los horarios de los eventos de parasitismo que ocurrieron en los mismos intervalos. Los horarios de eventos de parasitismo de hembras de Tordo Renegrido en nidos de Calandria Grande fueron obtenidos a partir de filmaciones con micro-cámaras en los nidos como parte de este estudio (temporadas 2012-2013 y 2013-2014, Capítulo 3) y de otro estudio (Gloag y col. 2013) y de receptores fijos de radiotelemetría que detectaban la presencia de hembras instrumentadas con radiotransmisores en los nidos (temporadas 2012-2013 y 2013-2014, Capítulo 3).

A partir de la distribución de los horarios de partidas del dormidero y de los eventos de parasitismo, fue posible realizar una aproximación novedosa a la fecundidad potencial máxima en aves parásitas. Se estimó la fecundidad potencial

máxima para las hembras de Tordo Renegrido con más de 4 registros de horario de partida del dormidero, tomando el número de veces que cada hembra partió del dormidero en un horario que se superponía con la distribución de los horarios de los eventos de parasitismo como un indicador de cuántos huevos pudo haber puesto durante los días que fue monitoreada.

# 4.2.6. Análisis de horarios de partida del dormidero de hembras y machos de Tordo Pico Corto y eventos de parasitismo en nidos de Músico

Se corrigieron los datos de horarios de partida del dormidero de hembras y machos de Tordo Pico Corto con respecto a la salida del sol utilizando las tablas dadas en <a href="http://www.usno.navy.mil">http://www.usno.navy.mil</a>. Se comparó la distribución de los horarios de partida del dormidero de hembras y machos que ocurrieron en intervalos de 5 minutos con la distribución de los horarios de los eventos de parasitismo que ocurrieron en los mismos intervalos. Además, se comparó la distribución de los horarios de partida entre hembras y machos para los mismos intervalos. Los horarios de los eventos de parasitismo de hembras de Tordo Pico Corto en nidos de Músico fueron obtenidos a partir de receptores fijos de radiotelemetría que detectaban la presencia de hembras instrumentadas con radiotransmisores en los nidos (Capítulo 3).

## 4.3. Resultados

La mayoría de las hembras de Tordo Renegrido y hembras y machos de Tordo Pico Corto utilizaron alguno de los dormideros monitoreados (Tabla 4.2; Figuras 4.1 y 4.2). El uso de dormideros en la zona monitoreada por parte de machos de Tordo Renegrido fue rara, no siendo posible por lo general localizarlos luego del anochecer o antes del amanecer. Sin embargo, eran localizados nuevamente por la mañana en sus áreas de acción en el sitio de estudio (ver Capítulo 2).

En el 98 % de los casos en que el dormidero fue visitado luego del anochecer y nuevamente antes del amanecer, el día siguiente, los individuos se encontraron en el mismo lugar donde se los había ubicado la noche anterior (n=122 observaciones de 34

individuos). En los únicos dos casos en los que los individuos que habían sido ubicados por la noche no fueron encontrados durante la mañana siguiente, es muy probable que los individuos hayan partido del dormidero unos minutos antes de que el observador llegara para tomar los datos (en ambos casos se trató de hembras de Tordo Renegrido).

Tabla 4.2. Registros de uso de dormidero para hembras y machos de Tordo Renegrido y Tordo Pico Corto en la Reserva El Destino, Magdalena, Provincia de Buenos Aires, durante las temporadas reproductivas 2010-2011, 2011-2012 y 2013-2014.

	Tordo Renegrido		Tordo Pico Corto	
	Hembras	Machos	Hembras	Machos
# individuos instrumentados	27	9	27	5
# individuos registrados	25	5	18	5
# registros	247	10	97	33

# 4.3.1. Ubicación de los dormideros de Tordo Renegrido

Los sitios utilizados por las hembras de Tordo Renegrido para pernoctar fueron sitios cercanos a un camino de tránsito vehicular (Figura 4.1). Una gran parte de los registros se encontraron densamente agrupados, definiéndose esta zona de alta densidad de animales que se agregaban para pasar la noche como el dormidero principal, mientras que el resto de los registros correspondió a individuos que pernoctaron en lugares más aislados y con menor densidad de animales, y fueron clasificados como sitios de pernoctación secundarios.

Las hembras de Tordo Renegrido utilizaron en un 93% de los casos el dormidero principal y en el 7% restante a 3 sitios secundarios (Tabla 4.3, Figura 4.3). El dormidero principal para Tordo Renegrido presentó una longitud de 755 m.

Tabla 4.3. Registros de uso del dormidero principal y de sitios secundarios para hembras y machos de Tordo Renegrido en la Reserva El Destino, Magdalena, Provincia de Buenos Aires, durante las temporadas reproductivas 2010-2011, 2011-2012 y 2013-2014.

	Tordo Renegrido		
	Hembras	Machos	
Dormidero principal			
# individuos registrados	24	4	
# registros	223	6	
Otros sitios			
# individuos registrados	7	1	
# registros	17	4	

Para el caso del Tordo Pico Corto, los registros no presentaron un agrupamiento espacial tan marcado como en el caso del Tordo Renegrido, con una distancia promedio mayor entre los registros. La distancia máxima registrada entre sitios utilizados para pernoctar por parte de individuos de Tordo Pico Corto fue de 1311 m.



Figura 4.1. Registros de uso de dormideros durante la temporada reproductiva por parte de hembras (círculos rosados) y machos (círculos azules) de Tordo Renegrido en la Reserva El Destino, Partido de Magdalena, Provincia de Buenos Aires, Argentina.



Figura 4.2. Registros de uso de dormideros durante la temporada reproductiva por parte de hembras (círculos rojos) y machos (círculos celestes) de Tordo Pico Corto en la Reserva El Destino, Partido de Magdalena, Provincia de Buenos Aires, Argentina.



Figura 4.3. Registros de uso de dormideros por parte de individuos de Tordo Renegrido asignados al dormidero principal (círculos blancos) y a sitios secundarios (círculos rojos).

## 4.3.2. Constancia temporal en el uso del dormidero

Se observó una marcada fidelidad de las hembras de Tordo Renegrido al dormidero a lo largo de la temporada reproductiva (Figura 4.4), con una fidelidad media de  $82.2 \pm 24.9 \%$  (media  $\pm$  DS, rango=17.4 - 100%, n=22). En el caso de dos hembras que fueron monitoreadas en dos temporadas reproductivas distintas, las mismas mantuvieron un alto grado de fidelidad al mismo dormidero en ambos años (Hembra 1 = 100% de fidelidad en ambos años; Hembra 2, año 1 = 100%, año 2 = 88.9 % de fidelidad; Figura 4.4). En el caso de la hembra que fue monitoreada durante tres temporadas reproductivas, se observó un grado variable de fidelidad al dormidero entre años (año 1 = 29.4%, año 2 = 80%, año 3 = 84.2% de fidelidad, Figura 4.4).

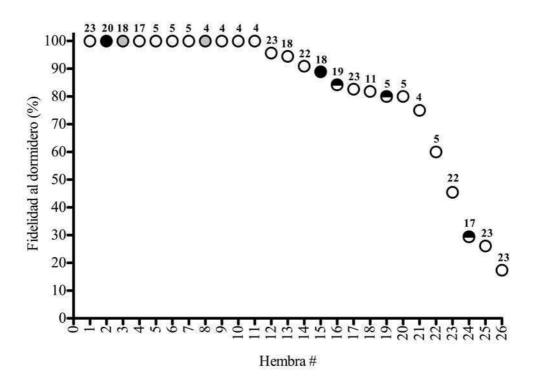


Figura 4.4. Constancia temporal (fidelidad) en el uso del dormidero de hembras de Tordo Renegrido cuyo uso de dormidero fue monitoreado durante más de 4 días en la temporada reproductiva. Las hembras fueron ordenadas según fidelidad decreciente. Los datos de dos hembras que fueron monitoreadas en dos temporadas se muestran en colores gris y negro, y los datos de una hembra que fue monitoreada durante tres temporadas reproductivas, en círculos parcialmente pintados.

No fue posible realizar este mismo análisis para los individuos de Tordo Pico Corto debido a la posible presencia de falsos negativos en los datos, como ya ha sido mencionado anteriormente (ver Sección 4.3.1). Se contó con datos precisos de 5 hembras y 3 machos instrumentados con radiotransmisores VHF por pulsos (temporadas 2010-2011 y 2011-2012) cuyo uso de dormidero fue monitoreado durante más de 4 días. Estos individuos presentaron una fidelidad del 100% al dormidero.

## 4.3.3. Constancia espacial en el uso del dormidero

Se obtuvieron ubicaciones en el dormidero para más de 4 días para 15 hembras de Tordo Renegrido (dos de ellas monitoreadas durante dos temporadas reproductivas, y una de ellas durante tres temporadas reproductivas distintas). La distancia promedio entre ubicaciones en el dormidero para una misma hembra fue de  $109,3 \pm 138,2$  m (media  $\pm$  DS, rango = 20 - 570,2 m, n=15, Figura 4.5).

Las dos hembras que fueron monitoreadas durante dos temporadas reproductivas, utilizaron el dormidero principal ambos años (Figura 4.5; Hembra 1, año 1: H1/1, año 2: H1/2; Hembra 2, año 1: H2/1 y año 2: H2/2). La hembra que fue monitoreada durante tres temporadas reproductivas distintas, utilizó el dormidero principal durante dos de las tres temporadas (Figura 4.5, Hembra 3, año 1: H3/1, año 2: H3/2), utilizando sitios secundarios la temporada restante.

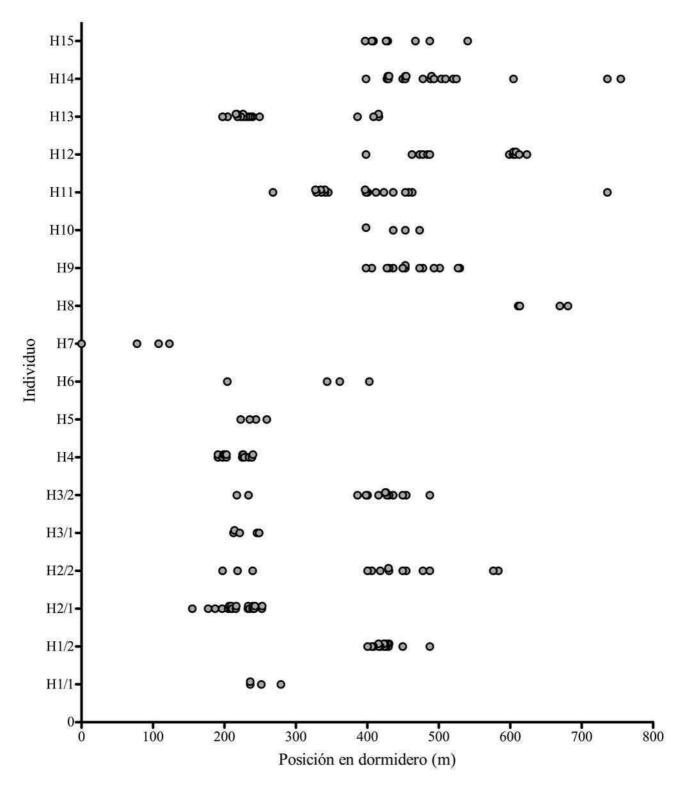


Figura 4.5. Constancia espacial en el uso de dormideros para hembras de Tordo Renegrido con más de 4 registros. Se muestra la ubicación de las hembras (medida como distancia desde el punto inicial del dormidero) durante las noches en que fueron monitoreadas.

Se obtuvieron ubicaciones en el dormidero durante más de 4 días para 11 hembras y 3 machos de Tordo Pico Corto. La distancia promedio entre ubicaciones en el dormidero para una misma hembra fue de  $80.9 \pm 51.9$  m (media  $\pm$  DS, rango = 17.8 - 161.5 m, n=11), y para machos fue de  $44.6 \pm 18.9$  m (media  $\pm$  DS, rango = 22.9 - 57.3 m, n=3, Figura 4.6).

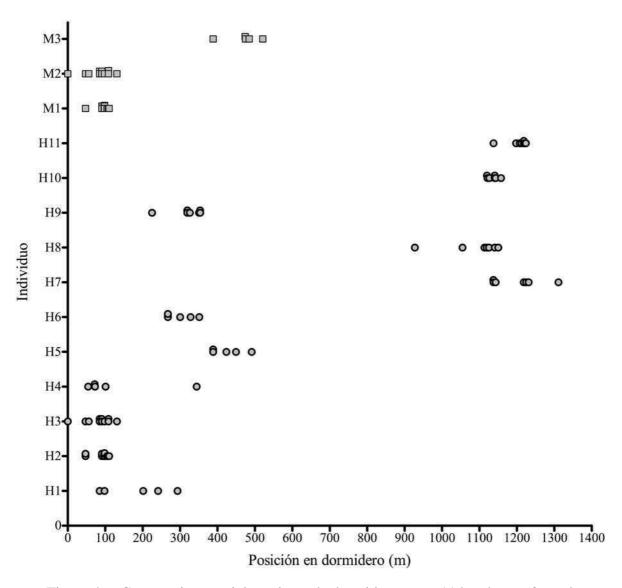


Figura 4.6. Constancia espacial en el uso de dormideros para 11 hembras y 3 machos de Tordo Pico Corto con más de 4 registros. Se muestra la ubicación de los individuos (medida como distancia desde el punto inicial del dormidero) durante las noches en que fueron monitoreados.

# 4.3.4. Análisis de horarios de partida del dormidero de hembras de Tordo Renegrido y eventos de parasitismo en nidos de Calandria Grande

Se registraron los horarios de partida del dormidero de 21 hembras de Tordo Renegrido, con un total de 97 horarios de partida. Se obtuvieron los horarios de 292 eventos de parasitismo de Tordo Renegrido durante las temporadas reproductivas 2010-2011, 2011-2012 (Gloag y col. 2013), 2012-2013 y 2013-2014 a partir de filmaciones con micro-cámaras en los nidos de Calandria Grande y de receptores fijos de radiotelemetría en los nidos (Capítulo 3).

La mayoría de los eventos de parasitismo por parte de hembras de Tordo Renegrido ocurrieron antes del amanecer (92%, 268/292, rango = 1-32 min antes del amanecer), con los restantes eventos ocurriendo luego del amanecer (8%, 24/292, rango = 0-28 min luego del amanecer; Figura 4.7) Las partidas del dormidero se encontraron distribuidas tanto antes como después del amanecer, con el 59% de las partidas ocurriendo antes del amanecer (57/97, rango = 1-30 min antes del amanecer), y el restante 41% luego del amanecer (40/97, rango = 0-25 min luego del amanecer; Figura 4.7).

La fecundidad potencial máxima estimada utilizando las distribuciones de horarios de parasitismo y de horarios de partida del dormidero de las hembras resultó de 0,56 ± 0,23 huevos/día (media ± DS, rango = 0,25 – 1,00 huevos/día, n=13). Considerando el período de puesta individual máximo registrado para una hembra de Tordo Renegrido (79 días; de la Colina 2013), se calculó el número máximo de huevos que una hembra pondría en una temporada, resultando de 44 huevos por temporada.

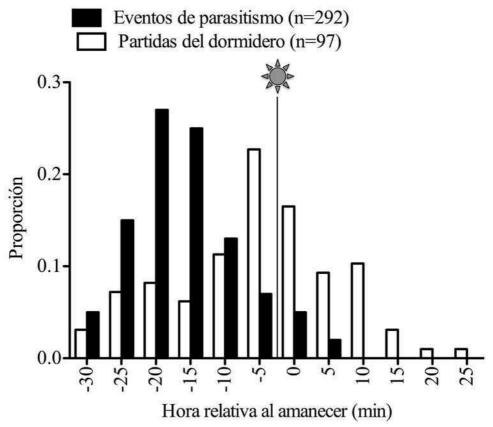


Figura 4.7. Distribución de los horarios de partida del dormidero y de los eventos de parasitismo de hembras de Tordo Renegrido en nidos de Calandria Grande.

Se registraron 20 eventos de parasitismo por hembras de Tordo Renegrido instrumentadas con radiotransmisores. Para 5 de estos eventos se registró además la ubicación de la hembra en el dormidero la noche previa. En un caso, se registró el horario de partida de la hembra del dormidero y se filmó el evento de parasitismo en un nido de Calandria Grande 3 minutos más tarde. Para el resto de los casos, no fue posible registrar la hora exacta de partida desde el dormidero el día del evento de parasitismo, pero se registraron los horarios de partida en días previos. En promedio, las hembras abandonaron el dormidero  $9.7 \pm 10.6$  min antes del amanecer (media  $\pm$  DS, rango = 21 min antes del amanecer -9 min después del amanecer, n = 7), y fueron filmadas parasitando  $9.6 \pm 9.6$  min antes del amanecer (media  $\pm$  DS, rango = 19 min antes del amanecer -6 min después del amanecer, n = 5). Esto sugiere que las hembras volaron directamente desde el dormidero al nido que parasitaron, el cual se encontró dentro del área que utilizó la hembra en días previos (Capítulo 2). En

promedio, la distancia entre el dormidero y los nidos parasitados fue de  $676 \pm 154$  m (media  $\pm$  DS, n = 5).

# 4.3.5. Análisis de horarios de partida del dormidero de hembras y machos de Tordo Pico Corto y eventos de parasitismo en nidos de Músico

Se registraron los horarios de partida del dormidero de 11 hembras y 5 machos de Tordo Pico Corto, con un total de 28 y 15 horarios de partida respectivamente. Se obtuvieron los horarios de 11 eventos de parasitismo de Tordo Pico Corto en nidos de Músico durante las temporadas 2012-2013 y 2013-2014 a partir de receptores fijos de radiotelemetría que detectaban la presencia de hembras instrumentadas con radiotransmisores en los nidos (Capítulo 3).

La totalidad de los eventos de parasitismo por parte de hembras de Tordo Pico Corto ocurrieron antes del amanecer (rango = 54 – 40 min antes del amanecer, Figura 4.8). Las partidas del dormidero por parte de las hembras ocurrieron tanto antes como después del amanecer, con el 89% de las partidas antes del amanecer (25/28, rango = 50 – 1 min antes del amanecer), y el restante 11% luego del amanecer (3/28, rango = 0 – 11 min luego del amanecer; Figura 4.8). Las partidas del dormidero de los machos de Tordo Pico Corto ocurrieron en un 80% antes del amanecer (12/15, rango = 2 – 21 min antes del amanecer), y el restante 20% luego del amanecer (3/15, rango = 0 – 4 min luego del amanecer; Figura 4.8). Las partidas de las hembras ocurrieron en un rango más amplio y desde más temprano (i.e. a partir de 50 min antes del amanecer) que las partidas de los machos (a partir de 21 min antes del amanecer), pero dado que las partidas de las hembras se extendieron hasta 11 min luego del amanecer, las partidas del dormidero de ambos sexos se superpusieron (Figura 4.9).

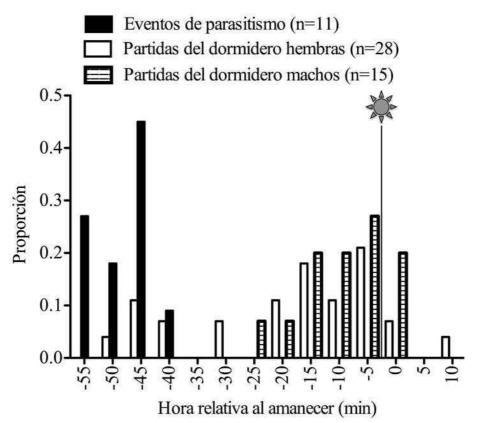


Figura 4.8. Distribución de los horarios de partida del dormidero de hembras y machos y de los eventos de parasitismo de hembras de Tordo Pico Corto en nidos de Músico.

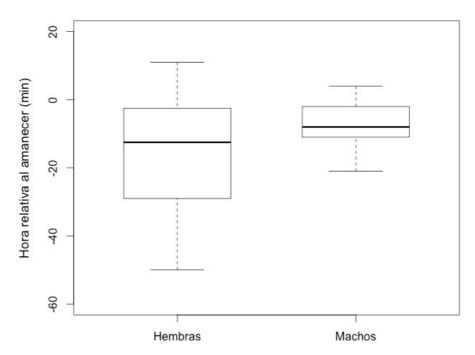


Figura 4.9. Horas de partida del dormidero respecto al amanecer de machos y hembras de Tordo Pico Corto.

## 4.3.6. Análisis del uso de dormideros por parte de parejas de Tordo Pico Corto

Las parejas de Tordo Pico Corto (i.e. machos y hembras que fueron capturados juntos y permanecieron asociados durante más del 80% de las detecciones durante la mañana, ver Capítulo 2) estuvieron asociados (i.e. a menos de 2 m, Capítulo 2) en el dormidero en el 88,9  $\pm$  12,7 % de los casos (media  $\pm$  DS, rango = 75 – 100 %, n = 3, Tabla 4.4). En los casos en que no se encontraron asociados, ambos individuos de la pareja usaron el mismo dormidero pero se encontraron a más de 2m uno de otro. En cuanto a las partidas del dormidero, se obtuvieron datos de dos parejas, con una de ellas partiendo juntos en el 83,3 % (5/6) de los casos y la segunda en un 40% (2/5) de los casos. Cuando los individuos partieron por separado, el macho partió antes que la hembra en 3 de 4 ocasiones, con una diferencia entre horarios de partida de 9,3  $\pm$  6,4 min (rango = 2 – 14 min, n = 3). En el caso en que la hembra partió antes, la diferencia entre partidas fue de 6 min. A pesar de partir por separado, los machos y las hembras se encontraron nuevamente asociados pocos minutos más tarde (Capítulo 2).

Tabla 4.4. Número de registros en que machos y hembras de Tordo Pico Corto capturados juntos ('parejas') se encontraron asociados en el dormidero.

	Juntos	Separados
Pareja 1	12	0
Pareja 2	11	1
Pareja 3	3	1

#### 4.4. Discusión

En este estudio se evaluó por primera vez la dinámica temporal y espacial de la actividad en los dormideros de hembras y machos de dos especies de aves parásitas de cría. Las hembras de Tordo Renegrido presentaron una alta fidelidad al dormidero (i.e. utilizaron el mismo dormidero a lo largo de la temporada reproductiva). Los machos de Tordo Renegrido por lo general no pudieron ser localizados en la zona luego del anochecer. Tanto las hembras de Tordo Renegrido como las hembras y

machos de Tordo Pico Corto presentaron un alto grado de fidelidad espacial a los lugares donde se ubicaron dentro del dormidero cada noche. Las partidas del dormidero ocurrieron tanto antes como luego del amanecer, mientras que la mayoría de los eventos de parasitismo ocurrieron antes del amanecer.

El uso de dormideros en aves ha sido estudiado en el pasado (i.e. Eiserer 1984; Caccamise y Morrison 1986; Beauchamp 1999; Blanco y Tella 1999; Laughlin y col. 2014), aunque sus posibles funciones se encuentran en discusión (i.e. Ward y Zahavi 1973; Bijleveld y col. 2010). En el caso de las especies de aves parásitas de cría, el dormidero podría cumplir una función relacionada a su estrategia reproductiva. Al amanecer, las hembras de tordo vuelan directamente desde los dormideros a los nidos que van a parasitar, lo que sugiere que conocen con anticipación la ubicación de dichos nidos y luego pasan el resto del día visitando nidos que pueden parasitar los días subsiguientes (Capítulos 2 y 3). Además de este proceso de búsqueda individual de nidos, las hembras de tordo también podrían encontrar nidos por aprendizaje social (hipótesis planteada previamente por May y Reboreda 2005), esto es, siguiendo a otras hembras con las que compartieron el dormidero y que tienen información sobre la ubicación de nidos (parasitismo de información o "eavesdropping"). Esta hipótesis recibió apoyo empírico a partir de la observación del arribo simultáneo de dos o más hembras de Tordo Renegrido a los nidos de Calandria Grande con una frecuencia mayor a la esperada por azar (Gloag y col. 2013). En esta especie, en 30-40% de los eventos de parasitismo, 2 o más hembras parásitas arriban en forma simultánea al nido y mientras una de ellas es atacada (*mobbing* por parte de la pareja hospedadora) la otra aprovecha para parasitar el nido. Los dormideros podrían entonces actuar como centros de información (sensu Ward y Zahavi 1973) en donde hembras que no fueron exitosas en encontrar nidos de hospedadores siguen a otras hembras que sí lo fueron. Esta hipótesis es particularmente novedosa ya que hasta la fecha todos los ejemplos de centros de información se habían restringido a la obtención de información sobre la ubicación de fuentes de alimento, si bien algunos autores (i.e. Bijleveld y col. 2010) consideraron la posibilidad de que en estos "centros" exista transferencia de otros tipos de información. Sin embargo, poner a prueba las predicciones de esta hipótesis resulta muy difícil, ya que requeriría que una gran proporción de las hembras del sitio de estudio sean instrumentadas con radiotransmisores y una gran proporción de los nidos del hospedador sean monitoreados mediante receptores fijos de radiotelemetría (Capítulo 3) o video filmaciones durante la temporada reproductiva. Además, se

debería monitorear a las hembras en el dormidero todas las noches, de manera de corroborar su asociación. En este trabajo, se instrumentaron entre 17 y 20 hembras por temporada reproductiva. A pesar que este número representa un gran esfuerzo de muestreo, fue sin embargo un número bajo si se compara la cantidad de huevos o visitas de hembras instrumentadas con la de hembras no instrumentadas que recibe cada nido (Capítulo 3). Es decir, que la probabilidad de registrar eventos de parasitismo simultáneos por parte de dos hembras instrumentadas es muy baja si no se instrumenta un número considerablemente mayor de individuos.

Los animales instrumentados en este estudio fueron capturados en los alrededores de los nidos de sus hospedadores y la mayoría de las hembras de Tordo Renegrido y las hembras y machos de Tordo Pico Corto utilizaron un dormidero en la zona. Esto es consistente con la hipótesis de "patch-sitting" (Caccamise y Morrison 1986), que plantea que los animales se agregan en dormideros cercanos a áreas de alta densidad de recursos, que en el caso de los tordos se trataría de áreas de alta densidad de hospedadores. Los machos de Tordo Renegrido no pudieron por lo general ser localizados ni por la tarde (Capítulo 2) ni por la noche (este Capítulo). Es posible que los machos se desplacen por la tarde a zonas de mayor densidad de alimento, como feed-lots o zonas agrícolas, y que luego permanezcan en algún dormidero de ese área, retornando por la mañana a las áreas de mayor densidad de hospedadores en las que se encuentran las hembras.

El estudio de la fidelidad individual al dormidero requiere el monitoreo de individuos marcados que puedan ser identificados en condiciones de muy baja luminosidad, siendo la radiotelemetría una técnica que permite este tipo de estudios. Las hembras de Tordo Renegrido mostraron un alto grado (82%) de fidelidad al dormidero. En el caso del Tordo Pico Corto, la fidelidad fue total (i.e del 100%). Sin embargo, es necesario tener en cuenta que se contó con datos de un número menor de individuos de Tordo Pico Corto (5 hembras y 3 machos instrumentados con radiotransmisores VHF por pulsos) y que el lapso de tiempo en el cual se los monitoreó fue menor, ya que los radiotransmisores por pulsos eran adosados al dorso de los animales mediante pegamento y se caían en días o semanas, a diferencia de los radiotransmisores codificados, que eran colocados con un arnés y portados por los animales durante toda su vida útil. De esta manera, es posible que exista una sobreestimación de la fidelidad al dormidero en esta especie. En otras especies de aves, se ha mostrado que existe variación en el grado de fidelidad de los individuos al

dormidero. En un estudio en el Playero Rojizo (*Calidris canutus*), una especie de ave Charadriiforme de la familia Scolopacidae (Leyrer y col. 2006), encontraron una alta fidelidad individual al dormidero a lo largo de los 21 días que los animales fueron monitoreados. Por el contrario, en otras especies los individuos cambian de dormidero entre noches, presentando una menor fidelidad a un dormidero en particular (Estornino Pinto, *Sturnus vulgaris*, Morrison y Caccamise 1985; Zanate Común, *Quiscalus quiscula* y Mirlo Primavera, *Turdus migratorius*, Morrison y Caccamise 1990; Cuervo Americano, *Corvus brachyrhyncos*, Caccamise y col. 1997).

Los horarios de partida del dormidero de hembras de Tordo Renegrido y de parasitismo en nidos de Calandria Grande se superpusieron, con la distribución de horarios de parasitismo presentando un pico más temprano que el de la distribución de horarios de partida del dormidero. Estas observaciones sugieren que las hembras que van a parasitar nidos saldrían más temprano del dormidero, dirigiéndose directamente desde el sitio donde pernoctaron al nido que van a parasitar, mientras que las que no tienen un huevo para depositar esa mañana podrían quedarse en el dormidero hasta más tarde y saldrían cuando la intensidad de luz es mayor y puedan comenzar con la búsqueda de nidos. En el caso del Tordo Pico Corto, también se observó una superposición de la distribución de los horarios de parasitismo con la distribución de los horarios de partida del dormidero de las hembras, con las partidas siguiendo hasta 51 minutos después del último horario de parasitismo registrado. En el caso de los machos de Tordo Pico Corto monitoreados, no hubo superposición entre los horarios de partida del dormidero y los horarios de parasitismo, lo cual podría sugerir que los machos no acompañan a las hembras al momento que ellas van a depositar el huevo en el nido de su hospedador, contrario a lo sugerido por Mason (1987). Sin embargo, hay que tener en cuenta que la muestra de horarios de partida para los machos es pequeña (15 horarios de partida de 5 machos en las dos primeras temporadas). Los 3 pares de hembras y machos de Tordo Pico Corto que fueron capturados juntos ('parejas') por lo general durmieron juntos en el dormidero, lo cual representa nueva evidencia de monogamia social en Tordo Pico Corto consistente con los datos presentados en el Capítulo 2. No se tienen para estas tres parejas horarios de partida del dormidero que se superpongan con los horarios de parasitismo, por lo cual no puede evaluarse si los machos acompañan o no a las hembras a los nidos al momento del evento de parasitismo.

Se ha sugerido que las hembras de tordo pueden poner huevos en forma continua durante la mayor parte de la temporada reproductiva (Kattan 1993; Gloag y col. 2014). Sin embargo, conocer la fecundidad efectiva (número de huevos puestos por temporada reproductiva) resulta muy difícil, debido a la ausencia de un nido propio, a la alta movilidad y a que las hembras no defienden territorios de puesta (Capítulo 2; de la Colina 2013). A pesar de esto, existen estimaciones que informan que una hembra de Tordo Renegrido pondría entre 60 y 120 huevos por temporada reproductiva (Hudson 1874; Friedmann y Kiff 1985; Kattan 1993). A partir de la distribución de los horarios de partidas del dormidero y de la distribución de los horarios de los eventos de parasitismo, se estimó la fecundidad potencial máxima, utilizando el número de veces en que una hembra partió del dormidero antes del amanecer (horario que coincide con la distribución de horarios de los eventos de parasitismo) como un estimador de la cantidad de huevos máxima que la hembra pudo haber puesto durante el periodo en que fue monitoreada. La estimación realizada mediante este método novedoso, resultó de 0,56 huevos/día, y es similar al valor de 0,66 huevos/día encontrado por Kattan (1993) mediante el estudio del tamaño de los folículos post-ovulatorios en hembras capturadas en Colombia y al de 0,67 huevos/día encontrado por de la Colina (2013), a partir del análisis genético con microsatélites de muestras provenientes de huevos y pichones parásitos encontrados en los nidos de los dos hospedadores más frecuentes (Calandria Grande y Ratona Común) en el mismo sitio de estudio en que fue llevada a cabo esta tesis.

En conclusión, en este capítulo se presentaron por primera vez datos de la dinámica espacial y temporal de los dormideros en dos especies de aves parásitas de cría. Las hembras de Tordo Renegrido y hembras y machos de Tordo Pico Corto presentaron una alta fidelidad temporal al dormidero, así como un alto grado de fidelidad a los lugares donde se ubicaron dentro del dormidero cada noche. El análisis de la distribución de horarios de las partidas del dormidero y de los eventos de parasitismo presentan una manera novedosa de estimar la fecundidad de las hembras parásitas.

# 4.5. Referencias bibliográficas

- Anderson JR (1998) Sleep, sleeping sites, and sleep-related activities: Awakening to their significance. Am J Primatol 46:63–75.
- Beauchamp G (1999) The evolution of communal roosting in birds: origin and secondary losses. Behav Ecol 10:675–687.
- Bijleveld AI, Egas M, van Gils J, Piersma T (2010) Beyond the information centre hypothesis: Communal roosting for information on food, predators, travel companions and mates? Oikos 119:277–285.
- Blanco G, Tella J (1999) Temporal, spatial and social segregation of red-billed choughs between two types of communal roost: a role for mating and territory acquisition. Anim Behav 57:1219–1227.
- Caccamise DF, Morrison DW (1986) Avian communal roosting: Implications of diurnal activity centers. Am Nat 128:191.
- Caccamise DF, Reed LM, Romanowski J, Stouffer PC (1997) Roosting behavior and group territoriality in American crows. Auk 114:628–637.
- Clough S, Ladle M (1997) Diel migration and site fidelity in a stream-dwelling cyprinid, *Leuciscus leuciscus*. J Fish Biol 50:1117–1119.
- Cruz A, Manolis T, Andrews R (1990) Reproductive interactions of the Shiny Cowbird *Molothrus bonariensis* and the Yellow-hooded Blackbird *Agelaius icterocephalus* in Trinidad. Ibis 132:436–444.
- de la Colina A (2013) Estudio a nivel individual de las estrategias de parasitismo del Tordo Renegrido (*Molothrus bonariensis*). Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.

- Dhondt A, Driscoll MJL, Swarthout ECH (2006) House Finch *Carpodacus mexicanus* roosting behaviour during the non-breeding season and possible effects of Mycoplasmal conjunctivitis. Ibis 149:1–9.
- Du Plessis M, Williams JB (1994) Communal cavity roosting in green woodhoopoes: consequences for energy expenditure and the seasonal pattern of mortality. Auk 111:292–299.
- Du Plessis M, Weathers WW, Koenig WD (1994) Energetic benefits of communal roosting by acorn woodpeckers during the nonbreeding season. Condor 96:631–637.
- Eiserer L (1984) Communal roosting in birds. Bird Behav 5:61–80.
- Feare C, Zaccagnini M (1993) Roost departure by shiny cowbirds (*Molothrus bonariensis*). Hornero 013:292–293.
- Foster WA, Treherne JE (1981) Evidence for the dilution effect in the selfish herd from fish predation on a marine insect. Nature 293:466–467.
- Friedmann H, Kiff LF (1985) The parasitic cowbird and their hosts. Proc West Found Vertebr Zool 2:225–304.
- Gates JE, Evans DR (1998) Cowbirds breeding in the Central Appalachians: spatial and temporal patterns and habitat selection. Ecol Appl 8:27–40.
- Gloag R, Fiorini VD, Reboreda JC, Kacelnik A (2013) The wages of violence: mobbing by mockingbirds as a frontline defence against brood-parasitic cowbirds. Anim Behav 86:1023–1029.
- Gloag R, Fiorini VD, Reboreda JC, Kacelnik A (2014) Shiny cowbirds share foster mothers but not true mothers in multiply parasitized mockingbird nests. Behav Ecol Sociobiol 68:681–689.
- Grether G, Switzer P (2000) Mechanisms for the formation and maintenance of traditional night roost aggregations in a territorial damselfly. Anim Behav 60:569–579.

- Grether GF, Donaldson ZR (2007) Communal roost site selection in a neotropical harvestman: Habitat limitation vs. tradition. Ethology 113:290–300.
- Hahn D, Sedgwick J, Painter I, Casna N (1999) A spatial and genetic analysis of cowbird host selection. Stud Avian Biol 18:204–217.
- Hatchwell BJ, Sharp SP, Simeoni M, McGowan A (2009) Factors influencing overnight loss of body mass in the communal roosts of a social bird. Funct Ecol 23:367–372.
- Heisterberg JF, Knittle CE, Bray OE, Mott DF, Besser JF (1984) Movements of radio-instrumented blackbirds and European starlings among winter roosts. J Wildl Manage 48:203–209.
- Hudson WH (1874) Notes on the procreant instincts of the three species of *Molothrus* found in Buenos Aires. Proc Zool Soc London 11:153–174.
- Johnson RJ (1979) Foraging distribution, habitat relationships, and bioenergetics of roosting and flocking red-winged blackbirds in central New York. Ph.D. Thesis. Cornell University, Ithaca, N.Y.
- Kattan GH (1993) Reproductive strategy of a generalist brood parasite, the Shiny Cowbird, in the Cauca Valley, Colombia. Ph.D. Thesis. University of Florida, Gainesville, Florida.
- Krebs JR (1974) Colonial nesting and social feeding as strategies for exploiting food resources in the Great Blue Heron (*Ardea herodias*). Behaviour 51:99–134.
- Kunz TH (1982) Roosting ecology of bats. En: Kunz T (ed) Ecology of Bats. Plenum Press, New York, pp 1–55.
- Laughlin AJ, Sheldon DR, Winkler DW, Taylor CM (2014) Behavioral drivers of communal roosting in a songbird: A combined theoretical and empirical approach. Behav Ecol 25:734–743.
- Lewis SE (1995) Roost fidelity of bats: a review. J Mammology 76:481–496.

- Leyrer J, Spaans B, Camara M, Piersma T (2006) Small home ranges and high site fidelity in red knots (*Calidris c. canutus*) wintering on the Banc d'Arguin, Mauritania. J Ornithol 147:376–384.
- Mason P (1987) Pair formation in cowbirds: evidence found for screaming but not shiny cowbirds. Condor 89:349–356.
- May D, Reboreda JC (2005) Conspecific and heterospecific social learning in shiny cowbirds. Anim Behav 70:1087–1092.
- Morrison DW, Caccamise DF (1985) Ephemeral roosts and stable patches A radiotelemetry study of communally roosting starlings. Auk 102:793–804.
- Morrison DW, Caccamise DF (1990) Comparison of roost use by three species of communal roostmates. Condor 92:405–412.
- Pulliam HR (1973) On the advantages of flocking. J Theor Biol 38:419–422.
- Siegfried WR (1971) Communal roosting of the cattle egret. Trans R Soc South Africa 39:419–443.
- Thompson F (1994) Temporal and spatial patterns of breeding brown-headed cowbirds in the midwestern United States. Auk 111:979–990.
- Ward P, Zahavi A (1973) The importance of certain assemblages of birds as "information-centres" for food-finding. Ibis 115:517–534.
- Weatherhead PJ (1983) Two principal strategies in avian communal roosts. Am Nat 121:237–243.
- Winkler DW (2006) Roosts and migrations of swallows. Hornero 21:85–97.

# Capítulo 5: Adaptaciones a la visión a bajas intensidades lumínicas en tordos parásitos de cría

## 5.1. Introducción

Aunque el núcleo de esta Tesis Doctoral es ecológico y comportamental, algunas de las observaciones previas estimularon una incursión en el campo de la neuroanatomía. Los descubrimientos recientes muestran que las hembras de tordo parasitan los nidos de sus hospedadores antes del amanecer (Gloag y col. 2013; Capítulos 3 y 4). Dado que las hembras de Tordo Renegrido buscan y parasitan los nidos sin la compañía de los machos, y en el Tordo Pico Corto las hembras podrían hacerlo o no acompañadas (Capítulo 4), el dimorfismo comportamental sugiere la posibilidad de que existan adaptaciones morfológicas correlacionadas, y en particular que el sistema visual de las hembras esté preparado para una mayor agudeza de visión crepuscular, quizás comprometiendo a cambio la visión cromática. Evidencia publicada recientemente en una especie relacionada pareciera apoyar esta expectativa Fernández-Juricic y col. (2013).

Distintos grupos de aves con hábitos crepusculares o nocturnos presentan adaptaciones visuales asociadas con su estilo de vida. Algunas de estas adaptaciones comprenden una diferente topografía o morfología de la retina, presentando, por ejemplo, variación en el número y tipo de fotorreceptores presentes en la misma (Rojas y col. 1999; Martin y col. 2004; Coimbra y col. 2015).

La retina de las aves presenta 6 tipos de fotorreceptores distintos: un único tipo de bastones, un único tipo de cono doble, y 4 tipos de conos simples, con pigmentos visuales que maximizan la absorción de luz en diferentes longitudes de onda. Los conos simples incluyen: conos ultravioletas o UVS (ultraviolet sensitive, sensibles a longitudes de onda en el ultravioleta cercano), conos azules o SWS (short wave sensitive, sensibles a longitudes de onda corta), conos verdes o MWS (medium wave sensitive, sensibles a longitudes de onda mediana) y conos rojos o LWS (long wave sensitive, sensibles a longitudes de onda larga). Los conos tienen, en su parte distal, organelas esféricas denominadas *oil droplets*, los cuales actúan como filtros de la luz

antes de que ésta llegue al pigmento visual (Hart 2001a; Figura 5.1). Los oil droplets contienen lípidos neutros (Johnston y Hudson 1976) y a excepción de los oil droplets de los conos UV, contienen carotenoides (Wald y Zussman 1937; Meyer y col. 1971). Los oil droplets con carotenoides permitirían una mejor discriminación entre colores (Vorobyev 2003).

Los bastones son fotorreceptores que actúan durante la visión a bajas intensidades lumínicas (i.e. visión escotópica) y son entre 25 y 100 veces más sensibles a la luz que los conos (Yau 1994). Dado que existe solamente un tipo de bastón, no pueden ser utilizados para la visión en color. Los conos, por otro lado, funcionan con niveles de iluminación más altos (i.e. visión fotópica), y al haber diferentes tipos de conos con pigmentos sensibles a diferentes longitudes de onda, la información de cada uno puede compararse y de esta manera decodificar información cromática (Hart 2001a). Los conos dobles se encuentran asociados con la detección de movimiento y con la visión acromática.

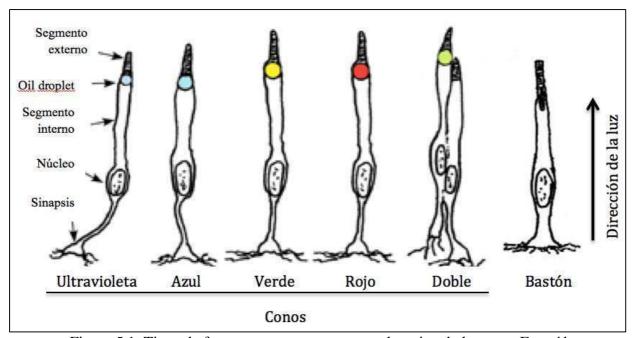


Figura 5.1. Tipos de fotorreceptores presentes en la retina de las aves. Extraído de Kram y col. (2010).

La estructura de la retina puede presentar adaptaciones a los hábitos o estilo de vida de las distintas especies. Rojas y col. (1999) estudiaron si el tipo de hábito (diurno o nocturno) y el tipo de estrategia de forrajeo (visual o táctil) estaba correlacionado con la estructura y función de la retina en 6 especies de aves zancudas. Para ello utilizaron ejemplares de la Garza Nocturna Sabacú (*Nyctanassa violacea*), la Garza Ceniza (*Ardea herodias*), la Espátula Rosada (*Platalea ajaja*), la Garcita Bueyera (*Bubulcus ibis*), la Garceta Tricolor (*Egretta tricolor*), y el Corocoro Rojo (*Eudocimus ruber*), a partir de los cuales obtuvieron electroretinogramas en condiciones escotópicas y fotópicas, y posteriormente realizaron análisis histológicos de las retinas. Estos autores encontraron que en las especies con una estrategia de forrajeo visual, la relación bastones:conos era más alta en las especies con hábitos crepusculares (i.e. que forrajean cerca del amanecer o del anochecer) que en aquellas con hábitos de forrajeo diurnos.

Hart (2001b) estudió la abundancia relativa y la distribución topográfica de los conos en 19 especies de aves para identificar posibles correlaciones entre la composición de la retina y la ecología visual de las especies. Teniendo en cuenta los 5 tipos de conos que existen en la retina, realizaron un análisis de clusters y obtuvieron grupos que reflejaban la dieta, el tipo de comportamiento de forrajeo y el hábitat en mayor grado que la filogenia.

En un estudio reciente, Fernández-Juricic y col. (2013) encontraron que en el Tordo de Cabeza Marrón, una especie parásita de cría emparentada con el Tordo Renegrido y el Tordo Pico Corto, las hembras tenían alrededor de la fóvea y en la periferia de la retina una menor densidad de conos simples y conos dobles que los machos. Este estudio mostró la existencia de diferencias sexuales en la visión en esta especie pero no analizó el posible origen y valor adaptativo de dichas diferencias. Por otra parte, en este estudio no se midió la densidad de bastones. Una mayor densidad de bastones sería particularmente importante para las hembras de los tordos parásitos, dado que éstas parasitan los nidos de sus hospedadores antes de la salida del sol. La menor densidad de conos observada por Fernández-Juricic y col. (2013) podría representar el costo de asignar mayor superficie retinal a la visión con baja luminosidad.

En Gloag y col. (2013) y en esta tesis (Capítulos 3 y 4) se mostró que los eventos de parasitismo de hembras de Tordo Renegrido ocurren en una estrecha banda horaria entre 5 y 20 minutos antes de la salida del sol. En forma semejante, los

eventos de parasitismo de las hembras de Tordo Pico Corto en nidos de Músico, ocurren entre 40 y 50 minutos antes de la salida del sol (Capítulos 3 y 4). Esto implica que las hembras de ambas especies deben volar desde el dormidero hasta la zona en la que se encuentra el nido que van a parasitar y ubicar ese nido en condiciones de muy baja luminosidad. Por ello, sería esperable que en estas especies se hayan seleccionado adaptaciones que favorezcan la visión en estas condiciones.

La hipótesis que se plantea a partir de estas observaciones es que la necesidad de relocalizar los nidos de hospedadores en condiciones de baja intensidad lumínica habría favorecido una mayor densidad de bastones en los tordos parásitos. En base a esto, sería esperable que en aquellas especies en las que la hembra relocaliza el nido sin la compañía del macho (i.e. Tordo Renegrido) las hembras presenten una mayor densidad de bastones que los machos, mientras que en aquellas especies donde machos y hembras relocalizan los nidos juntos (i.e. Tordo Pico Corto), se esperaría encontrar una alta densidad de bastones en ambos sexos.

Para estudiar las posibles diferencias entre sexos y especies en la composición de la retina, se realizaron estudios en microscopio de campo brillante de preparados de retinas completas para estimar la cantidad y distribución de conos y microscopía con técnicas de inmunohistoquímica para comparar la distribución y densidad de bastones. Estos estudios permitieron determinar la densidad de los distintos tipos de conos y la densidad de bastones en la retina. Si bien los resultados que se presentan en este capítulo son preliminares, se consideró pertinente incluirlos debido a la relevancia que tiene este estudio en el marco general de esta tesis.

# 5.2. Metodología

#### 5.2.1. Captura de los animales

Se capturaron 6 machos y 5 hembras de Tordo Renegrido, y 3 hembras y 2 machos de Tordo Pico Corto mediante trampas tipo walk-in cebadas con semillas de mijo y redes de niebla en los alrededores del Bioterio Central de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales-UBA en Diciembre de 2013 y Enero de 2014. Los animales fueron colocados en aviarios externos del mismo Bioterio con alimento y agua ad-libitum hasta su sacrificio.

#### 5.2.2. Procesamiento del material

Los animales se sacrificaron mediante una dosis letal de pentobarbital sódico (8µg/g, intraperitoneal). A continuación, fueron decapitados. Se disecaron los párpados, músculos extraoculares y ligamentos y se enucleó el globo ocular de las cavidades orbitales. En todo momento los globos oculares fueron mantenidos en bandejas frías y el proceso de disección hasta la inmersión en el fijador no llevó más de 5 minutos.

Se realizó un corte en el limbo esclero-corneal para la descompresión de la tensión ocular, seguido de pequeños cortes siguiendo el borde del límite esclero-corneal. Al concluir la circunferencia del corte, se retiró la córnea quedando expuesta la cámara anterior e inmediatamente por debajo, el cristalino y aún más profundo, el humor vítreo. Se retiró el cristalino y parte del humor vítreo y se sumergieron ambos ojos de cada animal en paraformaldehído 4% en buffer fosfato 0,1 M, pH 7,3-7,4. Durante la fijación o posterior a la misma se desprendió y quitó la coroides y la esclerótica.

La retina fue extraída y separada del epitelio pigmentario usando pinzas de punta fina y pinceles. En algunas aves, la fijación con paraformaldehído al 4% por espacio de entre dos y tres horas, permite que el epitelio pigmentario sea removido fácilmente. En los tordos, esto no sucedió con tanta facilidad y fue necesario realizar un aclaramiento o *bleaching* del epitelio pigmentario. Esto se logró incubando las retinas en una solución de buffer fosfato 0,1 M (pH 7,4) y peróxido de hidrógeno al 30%. La solución final se ajustó a pH 12 con hidróxido de potasio. Posteriormente se realizaron cortes radiales con el fin de disminuir la tensión del tejido nervioso y que el mismo adopte una disposición laminar. Para determinar la orientación de la retina, se utilizó como referencia el pecten, una estructura pigmentada y vascular que se encuentra en el cuadrante naso-ventral de la retina de las aves (Figura 5.2).

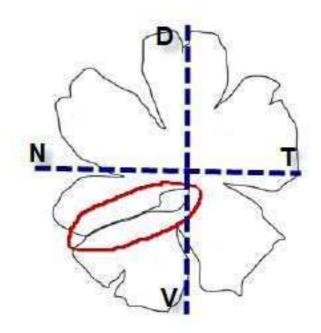


Figura 5.2. Esquema de la retina. Se muestra el pecten (en rojo) y los cuatro cuadrantes en que queda dividida la retina a partir de los ejes dorsal (D)-ventral (V) y nasal (N)-temporal (T).

# 5.2.3. Visualización de los conos simples a partir de los oil droplets

Se colocó la retina en un portaobjeto con la cara vítrea hacia abajo con unas pocas gotas de glicerol al 50% en buffer. Se colocó el cubreobjetos y se observó con óptica de Nomarsky y sin tinción alguna los oil droplets de los fotorreceptores desde la superficie escleral de la retina.

Las retinas fueron fotografiadas con una lupa binocular Olympus, con baja magnificación (10x) y se trazaron sobre el cubreobjetos 2 líneas perpendiculares para delimitar los cuadrantes dorso-nasal, dorso-temporal, ventro-nasal y ventro-temporal (Figura 5.3). En cada uno de los cuadrantes se tomaron entre 10 y 15 fotos con un microscopio Axiophot Carl Zeiss, con óptica de Nomarsky y con una magnificación final de 400x. Los registros digitales fueron adquiridos siempre atendiendo a una imagen previa de baja magnificación que permitía ubicar la zona topográfica de la retina estudiada.

Se obtuvieron imágenes de 9 individuos de Tordo Renegrido (4 hembras y 5 machos) y de 4 individuos de Tordo Pico Corto (2 hembras y 2 machos).

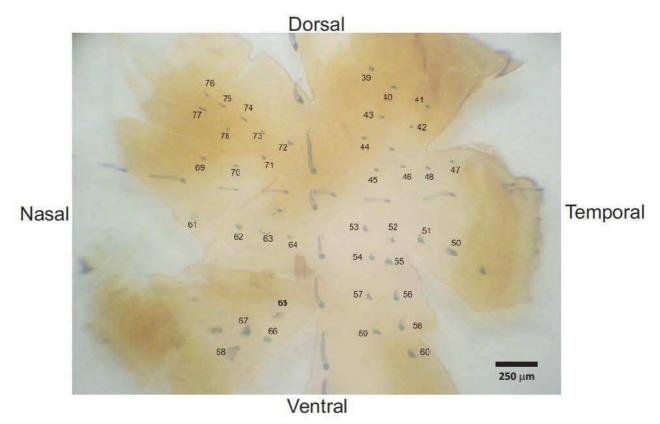


Figura 5.3. Fotografía panorámica de una retina de un macho de Tordo Pico Corto en la que se indica (línea punteada) los ejes dorso-ventral y naso- temporal. Se muestran además marcados con números los puntos de muestreo.

#### 5.2.4. Visualización de la rodopsina

Para cuantificar el número de bastones se utilizó una técnica de inmunohistoquímica por flotación en policubetas. Las retinas fueron expuestas a un suero bloqueante al 5% durante 3 h. Luego se cambió esta solución por una solución que contenía el anticuerpo primario (Tabla 5.1) durante 48 h. Finalmente, luego de sucesivos lavados con solución buffer Tris-salina, se colocó la solución con los anticuerpos secundarios asociados a fluoróforos (Tabla 5.1). Luego de 3 h, se retiraron los mismos y se lavó en forma sucesiva y abundante. Se montaron las retinas en una base de glicerol al 70% con la cara vítrea hacia el portaobjeto. Se colocó el cubreobjeto y se lo selló. De esta forma fue posible observar el preparado en microscopios directos o invertidos, con epifluorescencia o confocales.

Se tomaron registros digitales de alta resolución con el Axiophot y posteriormente con un microscopio confocal Olympus FV-1000. Los registros

digitales fueron adquiridos siempre atendiendo a una imagen previa de baja magnificación que permitía ubicar la zona topográfica de la retina estudiada. Se obtuvieron imágenes de 4 individuos de Tordo Renegrido (2 hembras y 2 machos) y de 2 individuos de Tordo Pico Corto (1 hembra y 1 macho).

Los estudios de microscopía se realizaron en colaboración con el Laboratorio de Neuroplasticidad en Sistemas Sensoriales de la Facultad de Medicina de la UBA, grupo dirigido por el Dr. Hugo Ríos. Los anticuerpos de rodopsina utilizados se obtuvieron del Dr. Steven Hughes del Department of Ophtalmology de la Universidad de Oxford.

Tabla 5.1. Anticuerpos utilizados en la pruebas de inmunohistoquímica.

Tipo de	Nombre	Desarrollado	Blanco	Dilución
anticuerpo		en		
Primario	Rho 1D4 to rhodopsin	Ratón	C-terminal de la rodopsina	1:3000
Secundario	Anti-Rabbit Rhodamine TRITC	Burro	Fc IgG Conejo	1:2000
Secundario	GAM FITC	Cabra	Fc IgG Cabra	1:1500

# 5.2.5. Análisis de las imágenes: conos

Se distinguió entre los distintos tipos de conos usando para ello los oil droplets (Tabla 5.2). Cada tipo de cono está asociado a un tipo específico de oil droplet (Hart 2001b; Kram y col. 2010), organelas en la retina de las aves que mejoran la discriminación de los colores (Vorobyev 2003). En este trabajo, se contaron los oil droplets rojos (conos rojos) y los oil droplets naranjas (conos verdes). No se contaron conos azules ni conos dobles por la imposibilidad de determinarlos en forma inequívoca a partir de las imágenes de microscopio de campo brillante (Hart 2001b).

Tabla 5.2. Correspondencia entre los oil droplets que se observan en imágenes de campo brillante y los distintos tipos de conos. Fuente: Kram y col. (2010).

Tipo de cono	Color de oil droplet en microscopía de campo brillante		
Rojo	Rojo		
Verde	Naranja-amarillo brillante		
Azul	Blanco - celeste		
Ultravioleta	Transparente		
Doble	Amarillo claro-verde		

Para cada individuo se seleccionaron, para cada cuadrante de la retina, una imagen de la zona central y una de la zona periférica (i.e. 8 imágenes por individuo, Figura 5.4). En algunos casos no fue posible obtener buenas imágenes de algún cuadrante de la retina (por daños del tejido, por ejemplo) y el número de imágenes analizadas por individuo fue menor. Los conteos fueron llevados a cabo por 2 observadores "blind" (i.e. ajenos a la hipótesis que se ponía a prueba). Para el análisis se usó la media de ambos conteos. Las diferencias entre ambos observadores relativas al valor medio fueron de 5.1%.

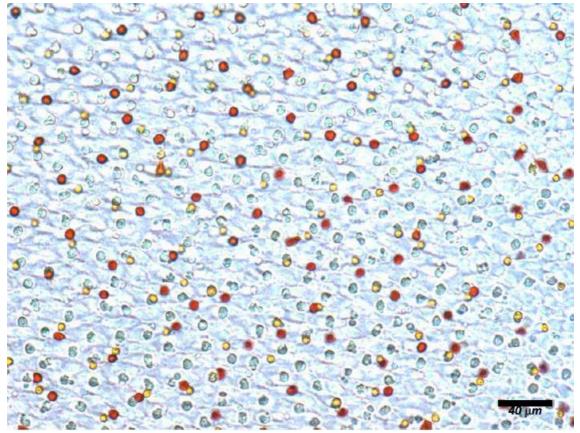


Figura 5.4. Imagen en microscopio de campo brillante de una porción de la retina periférica en la que se observan los oil droplets correspondientes a los distintos tipos de conos simples (conos rojos: oil droplets rojos; conos verdes: oil droplets amarillosnaranjas).

Se calculó la densidad de conos como el número de conos/mm². Los datos fueron analizados mediante modelos generales mixtos (GLMM) con especie, sexo, zona de la retina y sus interacciones como factores fijos, la identidad del individuo como factor aleatorio, y la densidad de conos rojos y la densidad de conos verdes como variables dependientes de los distintos GLMM.

El conteo del número de oil-droplets en las imágenes se hizo utilizando el software ImagePro 6.0 y el análisis de los datos con el software R versión 3.1.1. Las diferencias fueron consideradas significativas con P<0,05.

#### 5.2.6. Análisis de las imágenes: bastones

Para cada individuo se analizaron entre 1 y 3 imágenes de la zona central y entre 1 y 6 imágenes de la zona periférica de la retina. En cada imagen se tomó un área de interés (AOI) de 100 x 100 micrones (0,01 mm2) y se contabilizó el número de bastones utilizando el software Image J. Luego se calculó la densidad de bastones como número de bastones/mm². Los datos para Tordo Renegrido fueron analizados mediante un GLMM con sexo, zona de la retina y su interacción como factores fijos, la identidad del individuo como factor aleatorio, y la densidad de bastones como variable dependiente. En el caso del Tordo Pico Corto, no pudieron analizarse los datos estadísticamente al contarse con imágenes de únicamente un individuo por sexo.

### 5.3. Resultados

### 5.3.1. Densidad de conos rojos

La densidad de conos rojos en la zona central de la retina fue significativamente mayor que en la periferia para ambas especies y sexos (Tabla 5.3, Figura 5.5). Sin embargo, no se encontraron diferencias entre sexos o especies (Tabla 5.3).

Tabla 5.3. Resultados del modelo lineal generalizado mixto para evaluar el efecto de la especie, sexo, zona de la retina y sus interacciones sobre la densidad de conos rojos.

	F	GL	p-valor
(Intercepto)	636,31	1, 78	<0,001
Especie	1,29	1, 9	0,285
Sexo	0,47	1, 9	0,510
Zona	38,56	1, 78	<0,001
Especie x Sexo	1,02	1, 9	0,339
Especie x Zona	2,59	1, 78	0,112
Sexo x Zona	0,03	1, 78	0,855
Especie x Sexo x Zona	0,19	1, 78	0,662

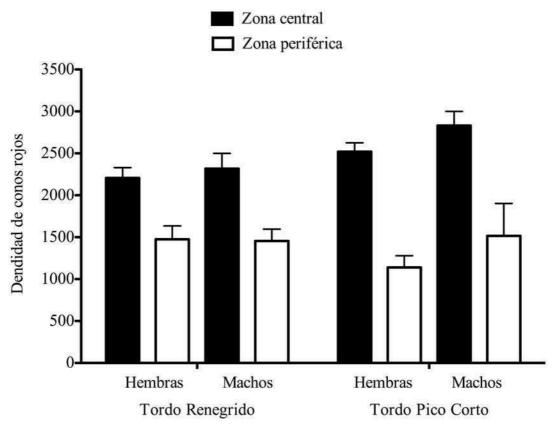


Figura 5.5. Densidad de conos rojos (media ± ES) estimados a partir del conteo de oil droplets rojos en función del sexo, especie y zona de la retina.

#### 5.3.2. Densidad de conos verdes

La densidad de conos verdes en la zona central de la retina fue significativamente mayor que en la periferia para ambas especies y sexos (Tabla 5.4, Figura 5.6). Sin embargo, no se encontraron diferencias entre sexos o especies (Tabla 5.4).

Tabla 5.4. Resultados del modelo lineal generalizado mixto para evaluar el efecto de la especie, sexo, zona de la retina y sus interacciones sobre la densidad de conos verdes.

	F	GL	p-valor
(Intercepto)	354,15	1, 78	<0,001
Especie	1,10	1, 9	0,322
Sexo	<0,01	1, 9	0,996
Zona	47,48	1, 78	<0,001
Especie x Sexo	<0,01	1, 9	0,984
Especie x Zona	0,15	1, 78	0,701
Sexo x Zona	0,05	1, 78	0,816
Especie x Sexo x Zona	0,11	1, 78	0,739

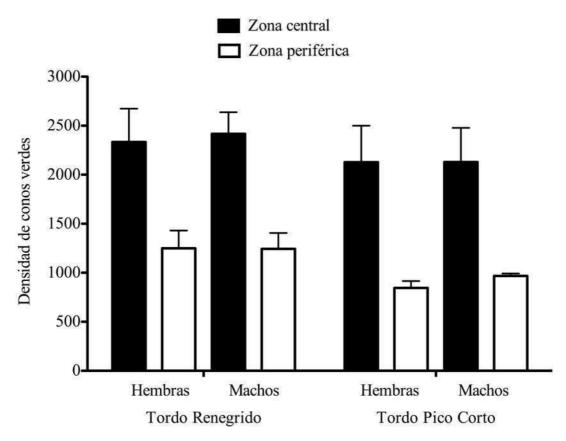


Figura 5.6. Densidad de conos verdes (media  $\pm$  ES) estimados a partir del conteo de oil droplets amarillo-naranjas por sexo, especie y zona de la retina.

#### 5.3.3. Densidad de bastones

La densidad de bastones en Tordo Renegrido fue mayor en la zona periférica que en la central de la retina para ambos sexos (Tabla 5.5, Figura 5.7). Sin embargo, no se encontraron diferencias entre sexos (Tabla 5.5).

Tabla 5.5. Resultados del modelo lineal generalizado mixto para evaluar el efecto del sexo, zona de la retina y su interacción sobre la densidad de bastones.

	F	GL	p-valor
(Intercepto)	118,41	1, 17	<0,001
Sexo	0,34	1, 2	0,617
Zona	14,92	1, 17	0,001
Sexo * Zona	0,09	1, 17	0,766

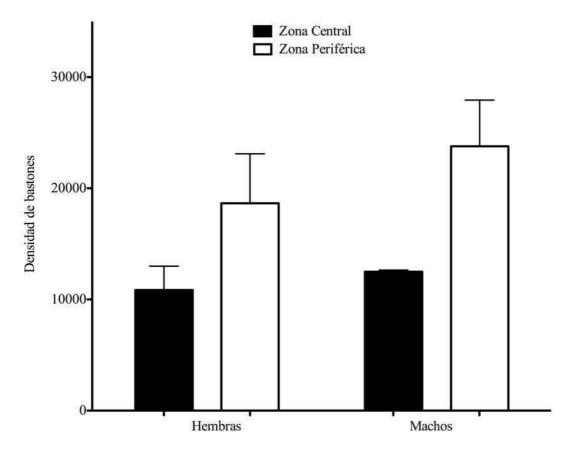


Figura 5.7. Densidad de bastones en las retinas de machos y hembras de Tordo Renegrido.

En Tordo Pico Corto, la hembra analizada presentó en promedio 18133,3 bastones/mm² en la zona central y 21450,0 bastones/mm² en la zona periférica de la retina. El macho presentó 17033,3 bastones/mm² en la zona central y 24500,0 bastones/mm² en la zona periférica de la retina.

#### 5.4. Discusión

Los resultados presentados en este capítulo indican que no existen diferencias sexuales en la composición de la retina (i.e. densidad de conos y bastones) de Tordo Renegrido y Tordo Pico Corto. Sin embargo, teniendo en cuenta el reducido número de sujetos en los que se analizó la densidad de bastones y la ausencia de mediciones en una especie control (i.e. una especie no parásita con una ecología similar a la de las especies analizadas), estos resultados deben tomarse como preliminares en lo referente a poder poner a prueba la hipótesis de que la necesidad de relocalizar los nidos de hospedadores en condiciones de baja intensidad lumínica habría favorecido una mayor densidad de bastones en los tordos parásitos.

Rojas de Azuaje y col. (1993) compararon la relación entre bastones y conos en especies de aves con distintos hábitos de forrajeo y encontraron una mayor relación bastones:conos en una especie con hábitos nocturnos y una estrategia de forrajeo visual que en una especie diurna y que durante la noche cambia a una estrategia de forrajeo táctil. Otras aves presentan adaptaciones extremas a su estilo de vida, como es el Guácharo (*Steatornis caripensis*), un ave Caprimulgiforme que habita dentro de cuevas, cuya retina tiene la mayor densidad de bastones registradas hasta el momento en un vertebrado (1.000.000 bastones/mm²; Martin y col. 2004).

En aves paseriformes, el número de bastones ha sido muy poco estudiado hasta el momento, existiendo sólo algunas estimaciones de la densidad de estos fotorreceptores en retinas de 4 especies de aves paseriformes australianas (Coimbra y col. 2015). Este estudio muestra que en estas especies la densidad promedio máxima de bastones varió entre 18.000-19.500 bastones por mm². Estos valores son similares a los valores promedio máximos observados en este capítulo (aproximadamente 18-25.000 bastones por mm²). Si bien el reducido tamaño muestral no permite realizar un análisis estadístico con la suficiente potencia como para detectar diferencias sexuales, tanto para el Tordo Renegrido como para el Tordo Pico Corto la densidad de bastones parecería ser mayor en machos que en hembras, tendencia opuesta a la esperada según la hipótesis adaptativa planteada al inicio de este capítulo.

En relación a la densidad de conos, tanto en el Tordo Renegrido como en el Tordo Pico Corto se detectó una mayor densidad de conos en la retina central que en la periférica. Este resultado es similar al encontrado por Fernández-Juricic y col. (2013) en el Tordo de Cabeza Marrón, donde la densidad tanto de los conos simples como de los conos dobles fue mayor en la porción central de la retina que en la periférica. Estos autores encontraron, además, diferencias sexuales en la densidad de conos simples en la zona central de la retina, con los machos presentando un 12,5% más de conos simples que las hembras y una mayor densidad de dobles conos tanto en la zona central como en la periférica de la retina. Dado que en este capítulo no se determinó la densidad de dobles conos y de conos simples azules y ultravioletas, y que en el trabajo de Fernández-Juricic y col. (2013) no se discrimina entre los distintos tipos de conos simples, queda abierta la posibilidad de que el Tordo Renegrido y el Tordo Pico Corto presenten, al igual que el Tordo Cabeza Marrón, dimorfismo sexual en la densidad de dobles conos y conos simples.

En este estudio se cuantificó la densidad de fotorreceptores como una medida de la posible adaptación a la visión en condiciones de baja intensidad lumínica. Sin embargo, esta adaptación también podría observarse en otras variables que no fueron cuantificadas, como la distribución topográfica de los fotorreceptores (Kram y col. 2010), o la densidad de las células ganglionares (Fernández-Juricic y col. 2011). También, como se mencionó anteriormente resulta necesario comparar la relación bastones:conos entre especies parásitas y no parásitas cercanamente emparentadas.

En caso de confirmarse la ausencia de una adaptación para la visión a bajas intensidades lumínicas, se enfatizaría la importancia de la memoria espacial en la navegación desde el dormidero al nido del hospedador en el momento en que las hembras de tordo van a parasitar, ya que las hembras estarían limitadas en la utilización de claves visuales para la relocalización del nido. Como ya se ha mencionado, el área del cerebro que procesa la información espacial (i.e. hipocampo) está adaptativamente especializada en las aves parásitas de cría (Sherry y col. 1993; Reboreda y col. 1996), con un mayor desarrollo del hipocampo en las especies parásitas y en el sexo que realiza la búsqueda de nidos.

En conclusión, los resultados presentados en este capítulo no mostraron diferencias sexuales en la composición de la retina de Tordo Renegrido y Tordo Pico Corto. Sin embargo, son necesarios nuevos estudios que permitan aumentar la

potencia para poner a prueba esta hipótesis. Por otra parte, la combinación de la técnica de microscopía utilizada con una nueva técnica de microscopía (i.e. microscopía de luz epifluorescente) permitirá además cuantificar los dobles conos y los conos simples ultravioletas y azules que no pudieron ser discriminados en forma inequívoca en este trabajo. Por último, la incorporación de una especie control no parásita permitirá poner a prueba la predicción de una mayor densidad de bastones en las especies parásitas que en las no parásitas.

# 5.5. Referencias bibliográficas

- Adler HE, Dalland JI (1959) Spectral thresholds in the starling (*Sturnus vulgaris*). J Comp Physiol Psychol 52:438–445.
- Armington JC, Thiede FC (1956) Electroretinal demonstration of a Purkinje shift in the chicken eye. Am J Physiol 186:258–262.
- Coimbra JP, Collin SP, Hart NS (2015) Variations in retinal photoreceptor topography and the organization of the rod-free zone reflect behavioral diversity in Australian passerines. J Comp Neurol. Online Jan.
- Fernández-Juricic E, Gall MD, Dolan T, O'Rourke C, Thomas S, Lynch J (2011)

  Visual systems and vigilance behaviour of two ground-foraging avian prey species: White-crowned sparrows and California towhees. Anim Behav 81:705–713.
- Fernández-Juricic E, Ojeda A, Deisher M, Burry B, Baumhardt P, Stark A, Elmore AG, Ensminger AL (2013) Do male and female cowbirds see their world differently? Implications for sex differences in the sensory system of an avian brood parasite. PLoS One 8:1–8.

- Gloag R, Fiorini VD, Reboreda JC, Kacelnik A (2013) The wages of violence: mobbing by mockingbirds as a frontline defence against brood-parasitic cowbirds. Anim Behav 86:1023–1029.
- Hart NS (2001a) The visual ecology of avian photoreceptors. Prog Retin Eye Res 20:675–703.
- Hart NS (2001b) Variations in cone photoreceptor abundance and the visual ecology of birds. J Comp Physiol A Sensory, Neural, Behav Physiol 187:685–698.
- Johnston D, Hudson RA (1976) Isolation and composition of the carotenoid-containing oil droplets from cone photoreceptors. Biochim Biophys Acta 424:235–245.
- Kram Y, Mantey S, Corbo JC (2010) Avian cone photoreceptors tile the retina as five independent, self-organizing mosaics. PLoS One 5:e8992.
- Martin G, Rojas LM, Ramírez Y, McNeil R (2004) The eyes of oilbirds (*Steatornis caripensis*): pushing at the limits of sensitivity. Naturwissenschaften 91:26–9.
- Meyer D, Stuckey S, Hudson R (1971) Oil droplet carotenoids of avian cones-I: Dietary exclusion Models for biochemical and physiological studies. Comp Biochem Physiol B 40:61–64.
- Purkinje J (1819) Beiträge zur Kenntnis des Sehens in subjectiver Hinsicht. J.G. Calve, Prague.
- Reboreda JC, Clayton N, Kacelnik A (1996) Species and sex differences in hippocampus size in parasitic and non-parasitic cowbirds. Neuroreport 7:505–508.
- Rojas de Azuaje LM, Tai S, McNeil R (1993) Comparison of rod/cone ratio in three species of shorebirds having different nocturnal foraging strategies. Auk 110:141–145.

- Rojas LM, McNeil R, Cabana T, Lachapelle P (1999) Behavioral, morphological and physiological correlates of diurnal and nocturnal vision in selected wading bird species. Brain Behav Evol 53:227–242.
- Sherry D, Forbes M, Khurgel M, Ivy G (1993) Females have a larger hippocampus than males in the brood-parasitic Brown-headed Cowbird. Proc Natl Acad Sci USA 90:7839–7843.
- Vorobyev M (2003) Coloured oil droplets enhance colour discrimination. Proc Biol Sci 270:1255–61.
- Wald G, Zussman H (1937) Carotenoids of the chicken retina. Nature 140:197.
- Yau K-W (1994) Phototransduction mechanisms in retinal rods and cones. Investig Ophthalmol Vis Sci 35:9–32.

## Capítulo 6: Discusión general

Los resultados de este trabajo apoyan la hipótesis general de que el Tordo Renegrido y el Tordo Pico Corto monitorean los nidos de sus hospedadores antes de depositar sus huevos, de modo de sincronizar el parasitismo con la puesta del hospedador, y que de este modo sus pichones puedan nacer antes o simultáneamente con los pichones del hospedador y competir exitosamente con éstos por el alimento. Las hembras de Tordo Renegrido y Tordo Pico Corto presentaron áreas de acción relativamente constantes en el tiempo (i.e. existió una alta superposición de las áreas de acción en días consecutivos) y visitaron los nidos de sus hospedadores antes de parasitarlos. La frecuencia de visitas de las hembras de Tordo Pico Corto a los nidos de su principal hospedador (el Músico, Agelaioides badius) fue mayor que la de las hembras de Tordo Renegrido a uno de sus hospedadores más frecuentes (la Calandria Grande, Mimus saturninus) lo cual es consistente con diferencias en el comportamiento de puesta de los hospedadores (inicio de puesta impredecible en el Músico). Ambas especies utilizaron dormideros comunales cercanos a las áreas de acción en las que las hembras buscaban nidos. En ambas especies, los días en que ocurrieron eventos de parasitismo las hembras volaron directamente desde el dormidero al nido del hospedador y ello ocurrió en una estrecha ventana temporal antes del amanecer. Por último, la asociación entre machos y hembras es consistente con un sistema de apareamiento social promiscuo en Tordo Renegrido y monogámico en el Tordo Pico Corto.

El grupo de los tordos del nuevo mundo (género *Molothrus*) consta de cinco especies, las cuales presentan distinto grado de especialización en el uso de hospedadores. En esta tesis se estudiaron dos de esas cinco especies: el Tordo Renegrido, un parásito generalista extremo que utiliza unas 267 especies como hospedadores, y el Tordo Pico Corto, un parásito especialista que utiliza en forma casi exclusiva un único hospedador. El comportamiento del parásito generalista se estudió en un único hospedador, la Calandria Grande, principal hospedador del Tordo Renegrido en el sitio de estudio. Esto plantea algunos interrogantes respecto a los resultados obtenidos en los Capítulos 2 y 3, entre ellos la posibilidad de que las hembras de Tordo Renegrido estuvieran monitoreando los nidos de otros

hospedadores dentro de las áreas de acción registradas (i.e. hembras generalistas a nivel individual). Mahler y col. (2007) encontraron que existen diferencias genéticas (distinta distribución de frecuencias de haplotipos mitocondriales) entre las hembras de Tordo Renegrido que parasitan la Calandria Grande y aquellas que parasitan a otro hospedador, la Ratona Común (Troglodytes aedon). Estos resultados constituyen una evidencia indirecta de que las hembras de Tordo Renegrido son hospedadorespecíficas o especialistas a nivel individual, con lo cual resulta razonable pensar que las hembras monitoreadas en este trabajo estuvieron visitando los nidos de un único hospedador dentro de sus áreas de acción. El comportamiento de las hembras de tordo, entre ellos el comportamiento durante las visitas a los nidos y sus alrededores, podría variar en función del hospedador que utilizan. Tuero (2011), encontró diferencias en el tamaño de huevos puestos por hembras de Tordo Renegrido en dos hospedadores distintos (Calandria Grande y Ratona Común), así como en sus comportamientos de picadura de huevos y de pedido de alimento de los pichones. El ajuste del comportamiento de los parásitos a las características del hospedador podría explicarse de dos formas: 1) las hembras parásitas son especialistas a nivel individual y presentan adaptaciones en función de las características del hospedador que utilizan, o 2) las hembras de tordo presentan flexibilidad comportamental dependiendo del hospedador que utilizan. De acuerdo con esto, para poder tener una visión más general del ajuste del comportamiento de los parásitos al comportamiento del hospedador, los estudios presentados en esta tesis deberían repetirse en otras especies hospedadoras. En el caso del Tordo Renegrido una posibilidad sería repetirlos en la Ratona Común o el Zorzal (Turdus rufiventris). En el caso del Tordo Pico Corto, estos estudios podrían repetirse en el Chopi (Gnorimopsar chopi), una especie que el Tordo Pico Corto utiliza como hospedador alternativo en el noreste de Argentina (Di Giacomo 2005), o en el Tordo Patagónico, un hospedador alternativo que el Tordo Pico Corto ha comenzado a utilizar de manera exitosa recientemente en Chile (Lowther 2014). Además de estudiar el ajuste del comportamiento del parásito en función del hospedador, sería interesante analizar los comportamientos estudiados en esta tesis en otras especies del género *Molothrus*, como el Tordo de Cabeza Marrón, el Tordo Gigante o el Tordo Bronceado. Esto permitiría evaluar de manera más general las adaptaciones comportamentales de las especies parásitas de este grupo y poder analizar el rango de defensas y contra-defensas que fueron surgiendo durante la evolución de los distintos sistemas parásito-hospedador.

El uso de la radiotelemetría permitió además mostrar diferencias en las áreas de acción de hembras y machos de Tordo Renegrido y Tordo Pico Corto lo que a su vez brindó nuevos elementos para analizar el sistema de apareamiento social que presentan estas especies. Los machos de Tordo Renegrido tuvieron áreas de acción de casi el doble de tamaño que las hembras, lo cual sería consistente con un sistema de apareamiento promiscuo o poligínico. En el Tordo Pico Corto, no hubo diferencias en el tamaño de las áreas de acción de machos y hembras y los machos y hembras capturados juntos se mantuvieron asociados a lo largo del día. Este último resultado es consistente con un sistema de apareamiento monogámico. Los resultados obtenidos no permiten descartar que la asociación encontrada entre machos y hembras sea en realidad el resultado de comportamiento de cuidado de pareja ("mate guarding") por parte del macho. En este caso, los machos estarían simplemente defendiendo a las hembra de otros machos para evitar que copulen con ellos, y de esta forma aumentar su probabilidad de paternidad. Sin embargo, la asociación de machos y hembras durante varios días consecutivos parecería ser mas consistente con un sistema de apareamiento monogámico que con machos defendiendo a las hembras durante periodos de tiempo acotados. Otra de las preguntas que se desprenden a partir de los resultados presentados en esta tesis, es si la monogamia social observada está asociada a monogamia a nivel genético. Esta pegunta resulta particularmente interesante, ya que la evolución de un sistema de apareamiento monogámico en un ave parásita de cría resulta llamativo, y los beneficios para las hembras son difíciles de dilucidar (Mason 1987; Hauber y Dearborn 2003).

Por otro lado, se estudió la secuencia temporal de las visitas a los nidos de sus hospedadores tanto en Tordo Renegrido como en Tordo Pico Corto. Para esto, se utilizó una nueva tecnología de radiotelemetría, la cual permitió monitorear de manera continua la presencia o ausencia de hembras de tordo instrumentadas con radiotransmisores en los alrededores de los nidos de sus hospedadores. Esta nueva tecnología permitió además realizar una estimación de la distancia a la cual se encontraban las hembras durante las visitas. Si bien esta nueva tecnología representa un avance cualitativo importante en la información que puede obtenerse y permitió estudiar por primera vez la secuencia de las visitas de las hembras parásitas a los nidos de sus hospedadores y sus alrededores, no se encuentra libre de falencias. A pesar de haber obtenido una estimación de la distancia a la cual se encontraba la hembra al realizar cada visita, existió un error asociado a dicha estimación y no pudo

determinarse con certeza si un individuo entró efectivamente o no al nido del hospedador durante la visita. Para poder alcanzar este nivel de precisión en el estudio de los movimientos de las hembras en los alrededores de los nidos de sus hospedadores, será necesario aguardar al desarrollo de dispositivos GPS de alrededor de 1 g de peso con los cuales instrumentar a las hembras parásitas.

Este es el primer trabajo que estudia en detalle la dinámica tanto temporal como espacial de la actividad en los dormideros comunales de hembras y machos de Tordo Renegrido y Tordo Pico Corto. A partir de este estudio, se presentó una nueva metodología para estimar la fecundidad individual de las hembras parásitas, un aspecto de la biología reproductiva de los tordos parásitos que aún plantea muchos interrogantes. También se deja abierta la pregunta si los machos de Tordo Pico Corto participan activamente en la relocalización de los nidos junto con las hembras cuando éstas van a depositar sus huevos. Los datos de horarios de partidas del dormidero obtenidos no muestran una superposición de los horarios de partidas de los machos con los horarios de parasitismo, pero la cantidad de datos obtenidos fue muy baja y podría deberse simplemente a un problema de muestreo. Si los machos no participan de la relocalización del nido junto con las hembras, el interrogante que surge es por qué presentan un desarrollo del hipocampo similar al de las hembras de su especie (Reboreda y col. 1996), cuando las demandas de procesamiento de información espacial no serían tan grandes para ellos.

# Referencias bibliográficas

Di Giacomo AG (2005) Aves de la Reserva El Bagual. En: Di Giacomo A.,

Krapovickas SF (eds) Historia Natural y Paisaje de la Reserva El Bagual, Prov.

de Formosa, Argentina. Temas de Naturaleza y Conservación - Monografía de

Aves Argentinas Nº 4. Aves Argentinas/Asociación Ornitológica del Plata,

Buenos Aires, Argentina, pp 201–465.

Hauber ME, Dearborn DC (2003) Parentage without parental care: what to look for in genetic studies of obligate brood-parasitic mating systems. Auk 120:1–13.

- Lowther PE (2014) Lists of victims and hosts of the parasitic cowbirds (*Molothrus*). Version 11 Dec 2014. 1–31.
- Mahler B, Confalonieri V, Lovette IJ, Reboreda JC (2007) Partial host fidelity in nest selection by the Shiny Cowbird (*Molothrus bonariensis*), a highly generalist avian brood parasite. J Evol Biol 20:1918–23.
- Mason P (1987) Pair formation in cowbirds: evidence found for screaming but not shiny cowbirds. Condor 89:349–356.
- Reboreda JC, Clayton N, Kacelnik A (1996) Species and sex differences in hippocampus size in parasitic and non-parasitic cowbirds. Neuroreport 7:505–508.
- Tuero DT (2011) Flexibilidad comportamental del Tordo Renegrido (*Molothrus bonariensis*) al parasitar diferentes hospedadores. Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.