

Coevolución entre un parásito de cría, el tordo común (*Molothrus bonariensis*), y uno de sus hospedadores, el hornero (*Furnarius rufus*): defensas antiparasitarias y contradefensas del parásito.

Lic. Rafael A. Tosi-Germán

Orientador: Dr. Juan Carlos Reboreda

Coorientador: Dra. Bettina Tassino

Maestría en Ciencias Biológicas, opción Zoología
Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas (PEDECIBA)
Facultad de Ciencias, Universidad de la República
Montevideo, 2015



Índice

Agradecimientos	3
Resumen	5
Introducción y Antecedentes	6
Coevolución y Parasitismo de Cría	6
Costos del Parasitismo de Cría, Defensas y Contradefensas	7
Rechazo y Mimetismo de Huevos	9
Sistema Tordo-Hornero	11
Hipótesis y Objetivos	17
Métodos Generales	18
Sitio de Estudio	18
Búsqueda, Monitoreo y Apertura de Nidos de hornero	19
Estadística	20
Historia Natural	21
Parasitismo de <i>Molothrus bonariensis</i> en <i>Furnarius rufus</i>	21
Objetivos específicos	21
Métodos Específicos	21
Datos de Nidos de Hornero	21
Manipulación de las Nidadas y Pichones de Hornero	22
Parasitismo del Tordo en el Hornero	22
Rechazo de Huevos por el Hornero	23
Estadística	23
Resultados	24
Nidos de Hornero	24
Parasitismo del Tordo Sobre el Hornero	27
Comparación de Huevos de Tordo Aceptados y Rechazados por el Hornero	28
Costos del Parasitismo del Tordo sobre el Hornero	28
Uso de la Comunidad de Hospedadores por parte de <i>Molothrus bonariensis</i>	30
Objetivos Específicos	30
Métodos Específicos	30
Búsqueda y Monitoreo de Nidos de Otras Especies Hospedadoras del Tordo	30
Estadística	31
Resultados	32
Nidadas de Otros Hospedadores	32

Parasitismo del Tordo sobre Otros Hospedadores	34
Parasitismo del Tordo sobre el Hornero en Comparación con Otros Hospedadores.....	35
Tamaños de Huevos de Tordo en Diferentes Hospedadores.....	35
Experimentos de Parasitismo Artificial	38
Mecanismos de Rechazo de Huevos Parásitos.....	38
Objetivos Específicos.....	38
Métodos Específicos.....	38
Experimentos de Parasitismo Artificial	38
Experimento I – Tamaño como Clave Discriminatoria.....	40
Experimento II – Rechazo por Comparación con Huevos Propios.....	41
Criterio de Rechazo	42
Estadística.....	43
Resultados	43
Experimento I	43
Experimento II	44
Criterio de Rechazo	44
Comportamiento de Rechazo y Sexo que Rechaza.....	47
Objetivos Específicos.....	47
Métodos Específicos.....	47
Captura de los Miembros de la Pareja Reproductiva de Hornero	47
Determinación del Sexo de los Miembros de la Pareja Reproductiva de Hornero.....	49
Filmaciones de los Experimentos de Parasitismo Artificial.....	49
Comportamiento de Rechazo	51
Sexo que Rechaza.....	51
Estadística.....	52
Resultados	52
Comportamiento de Rechazo	52
Sexo que Rechaza.....	53
Discusión.....	54
Contribuciones y Financiación	68
Referencias	69
Anexos	78
Individuos de Hornero Capturados	78
Dimorfismo Sexual en Hornero.....	79
Territorios de Hornero	79
Uso de los Territorios	80

Agradecimientos

- A Juan Carlos Rebores, por la orientación de esta tesis, por su buena voluntad permanente y generosidad infinita, por estar cerca sin importar las distancias, por invitarme a su laboratorio, por aclarar con dos frases las cosas que parecen complicadísimas, por acompañarme al campo y enseñarme desde cómo abrir un nido de hornero hasta cómo redactar resultados.
- A Bettina Tassino, por aceptar ser coorientadora de esta tesis, por su infinita paciencia, por guiarme en el mundo académico y del comportamiento animal, por darme un lugar en Facultad, por ir al campo, por aconsejarme, por leer y releer y proponer plan tras plan para que esto se concretara.
- A la Facultad de Ciencias y al PEDECIBA por brindarme la oportunidad de desarrollar la maestría en forma gratuita y brindar financiación.
- A la Estación Experimental Wilson Ferreira Aldunate INIA Las Brujas por permitirme realizar allí el trabajo de campo y proveerme de todo para llevarlo a cabo. A los directores de dicha estación, Aelita Moreira, Nora Altier y Santiago Cayota por apoyar el proyecto y dar el aval para que pudiera realizarse. También agradezco a Adriana Lenzi, Aldo Fregossi, y Oscar Blumetto por facilitar tanto mi trabajo en la estación experimental.
- A Adrián Azpiroz, Carlos Passos y Daniel Naya por conformar el tribunal y hacer las correcciones y sugerencias que mejoraron este manuscrito.
- A Averaves y sus integrantes por acercarme al estudio de las aves y compartir nuestro entusiasmo por la ornitología.
- A todos los funcionarios del INIA que me apoyaron y ayudaron, me llevaron en camioneta, que pararon a preguntarme qué andaba haciendo cruzando alambrados con una escalera, un calderín y mil cosas colgando, y por interesarse acerca de “los pájaros”. En especial agradezco a los funcionarios de proveeduría y del taller, por prestarme una bicicleta y hasta hacerme un carrito personalizado para llevar la escalera.
- A todo el personal del tambo de INIA Las Brujas, por la compañía, charlas y mates jugando al truco cuando llovía demasiado para ir al campo, por cuidarme el material y darme una mano en mil cosas. Gracias Carlitos Macías, “Cacho” Nicasio, Eliana Bentancor, “Quesero” Santiago Cuenca, Silvia Camejo, Fernando Espinosa, Javier Silva, Pablo Clara, Gastón Tejera, Rodrigo Icardi, Félix y Marcio Greque.
- A mis jefes Almary Bengoechea, Laura Pereyra y Esteban Siniscalco, que me dieron días libres e hicieron todo lo posible para que pudiera seguir haciendo el trabajo de campo mientras trabajaba tanto en Berlitz como en Altisource.

- A los integrantes del Laboratorio de Ecología y Comportamiento Animal de Buenos Aires, por hacerme sentir siempre como uno más, aunque los haya visitado solamente un par de semanas. Gracias a Vanina Fiorini, Cecilia de Mársico, Diego Tuero, Caro Facchinetti, Flor Bulit, Alicia de la Colina, Cynthia Ursino, Luciano Segura, y en especial gracias a Bettina Mahler por ser mi mentora de laboratorio y a Marisol Domínguez por darme una gran mano con el sexado.
- A todos los que oficiaron de ayudantes de campo: Nacho Melo, Cacha, Nito, Nati, Emanuel Machín, Carlita Rivera, Pablo Vaz, Pablo Bobadilla, Diego Caballero, Anita Rodales, Lu Ziegler, Lu Zubizarreta, Mati Zarucki, Nati Zaldúa, Felipe García, Franca Stábile, Guille Rehermann, María Galán. Cuánto ayuda tener gente a tu lado!
- A Mónica Quevedo, qué habría hecho sin vos compañera de campo! Gracias por todas las llevadas, las traídas, las horas compartidas atrás de los bichitos, por ayudarme a tomar los datos, por aprender y fascinarnos juntos con la naturaleza. Y gracias David por tanta paciencia con dos estudiantes de biología locasos y por interesarte en esto desde afuera.
- A Daniel Hernández y Daniel Naya por ser mis mentores de la estadística y aclararme muchas dudas.
- A Michael Male, Diego Caballero, Emanuel Machín, Natalia Viera, Bettina Tassino y Pablo Vaz por brindarme generosamente las fotos incluidas en este manuscrito.
- A mis hermanos postizos Edu y Fede, a los amigos Nacho, Nico C y Cacha, y a muchos otros amigos por la amistad incondicional. Gracias por bancar mi abandono durante meses!
- A mi familia por todo el apoyo y por lo que invirtieron en mí, gracias padre, madre, Titín, Nito y Romi, a Gime y Fede, y a Ceci, Hans y Johann, sin ustedes no podría haber hecho nada.
- A mi otra familia, Flaco, Mirza, Andrés y Leti, a Mateo y a Feli, y a Diego y Lauri, a la Abuela y las Tías, por aceptarme como uno de ustedes y hacerme sentir tan cómodo en esos días que estaba como loco meta escribir tesis.
- A Nati por ser mi todo! por aguantarme la cabeza siempre, por aconsejarme, darme para adelante, pararme el carro cuando lo ameritaba, acompañarme al campo, por darme más de lo que le podría pedir a nadie, por acompañarme en este viaje desde el principio hasta el final, y sobre todo por acompañarme en ese otro viaje mucho más grande que creamos juntos!
- Y en especial agradezco y pido disculpas a tantos horneros, tordos, calandrias, zorzales, sabiás y chingolos que molesté para poder sacar los datos que conforman esta tesis.



Resumen

El parasitismo de cría interespecífico en aves se ha estudiado ampliamente como ejemplo de coevolución. En esta interacción una especie (parásita) pone sus huevos en nidos de otra (hospedadora) la cual ejerce la totalidad del cuidado parental. El parasitismo es costoso para el hospedador, por lo que varios han generado defensas antiparasitarias, la más común de ellas es el rechazo de huevos parásitos. A su vez, los parásitos pueden generar contradefensas que permiten sortear las defensas del hospedador, como el mimetismo de huevos, generando una carrera armamentista. El tordo común (*Molothrus bonariensis*) es un parásito que utiliza varios hospedadores, entre ellos el hornero (*Furnarius rufus*). Este hospedador rechaza huevos de tordo, y se ha propuesto que lo hace en base a diferencias en tamaño entre sus huevos y los de tordo, y que este parásito habría evolucionado un mayor tamaño de huevo en parte de su distribución (incluyendo Uruguay) como contradefensa. Este trabajo, realizado en la estación experimental INIA Las Brujas (Canelones), estudió el mecanismo de rechazo de huevos mediante experimentos de parasitismo artificial, e investigó si el hornero podría estar ejerciendo una presión de selección que resulte en un aumento de tamaño de los huevos de tordo. Los experimentos demuestran que los horneros utilizan el tamaño como clave para rechazar, y comprobaron que no necesitan comparar el huevo parásito con los propios para hacerlo, sugiriendo que poseen un templado interno de cómo debe ser un huevo propio y que rechazan aquellos huevos que difieren de tal. Registros en video demostraron que ambos sexos rechazan, y los datos recabados acerca de la biología reproductiva de esta ave concuerdan con lo ya publicado sobre la especie. El hornero, al ser un hospedador de alta calidad, podría haber ejercido una presión de selección hacia un aumento en el tamaño de huevos en el tordo. Ciertos resultados apoyan esta hipótesis: 1) el hornero fue un hospedador frecuente del tordo en el sitio de estudio; 2) los huevos de tordo puestos en nidos de otros hospedadores fueron más pequeños que los puestos en nidos de hornero y más pequeños que los aceptados, pero de igual tamaño que los rechazados; 3) la mayoría de los huevos naturales de tordo tuvieron tamaños por encima del umbral de rechazo. Si bien los resultados son acordes a un escenario coevolutivo, donde las defensas del hospedador están bien documentadas y se cumplen algunas predicciones que avalan la posibilidad de una contradefensa, no se puede afirmar que el mayor tamaño de los huevos de tordo se deba a una respuesta evolutiva frente al rechazo por tamaño del hornero, pues otras variables como el tamaño corporal podrían explicar tal variación.

1

Introducción y Antecedentes

Coevolución y Parasitismo de Cría

La coevolución es el proceso recíproco de adaptación y contra-adaptación entre especies que interactúan ecológicamente (Brockhurst y Koskella, 2013). Afecta a la mayoría de los organismos y es considerada una fuerza clave en la estructuración de la diversidad biológica. Se define como el cambio evolutivo en un rasgo de los individuos de una población o especie en respuesta a caracteres de los individuos de una segunda población o especie, seguidos por una respuesta evolutiva de ésta al cambio en la primera, resultando en una carrera armamentista evolutiva (Jansen, 1980). Luego del trabajo pionero de Ehrlich y Raven (1964) sobre la interacción entre mariposas y las plantas de las que se alimentan sus orugas, surgieron otras investigaciones sobre interacciones coevolutivas entre especies, incluyendo aproximaciones experimentales a campo y más recientemente en el laboratorio (Brockhurst y Koskella, 2013).

El proceso coevolutivo es difícil de demostrar debido a que una población generalmente interactúa en su comunidad con varias otras poblaciones, escenario que se conoce como coevolución difusa. Por el contrario, la coevolución entre solo dos especies o poblaciones, o pareada, es de naturaleza paso a paso y recíproca (Rothstein, 1990). De este proceso provienen los ejemplos más claros de coevolución, tales como sistemas de mutualismo o asociaciones parásito-hospedador. Dentro de estas últimas el parasitismo de cría (Davies, 2000) ha demostrado ser uno de los ejemplos más evidentes de coevolución.

El parasitismo de cría es una estrategia reproductiva en la que ciertos individuos (los parásitos) reciben cuidado parental de individuos no emparentados (los hospedadores). Si bien el parasitismo de cría está presente en himenópteros, peces y aves, ha sido más estudiado en las aves, debido quizá a que los mecanismos visuales y acústicos son más perceptibles al ser humano que las claves olfativas utilizadas por los insectos (Rothstein, 1990).

En las aves el parasitismo de cría, o parasitismo de nidada, implica que la hembra parásita deposita sus huevos en el nido de otro individuo, dejando la totalidad del cuidado parental (incubación de los huevos y eventualmente alimentación de los pichones y juveniles) a cargo del hospedador. El parasitismo de cría en aves puede ser intraespecífico o interespecífico. El parasitismo de cría intraespecífico es facultativo y está asociado generalmente a especies precociales (Krüger y Brooke, 2007). El parasitismo intraespecífico se ha detectado en más de 230 especies de aves (Lyon y Eadie, 2000). Si bien algunas de estas especies pueden además utilizar hospedadores de otra especie, resultando así en un parasitismo interespecífico (Sorenson, 1997; Lyon y Eadie, 2000), sigue siendo facultativo al ser los individuos capaces de hacerse cargo de su progenie. El parasitismo de cría interespecífico se registra en alrededor de 100 especies y es siempre obligatorio, es decir que estas especies son incapaces de reproducirse en ausencia del hospedador, y en todos menos un caso (el pato cabeza negra, *Heteronetta atricapilla*) está asociado a crías altriciales (Krüger, 2007; Krüger y Brooke, 2007). Esta última estrategia ha surgido independientemente en al menos siete oportunidades en la evolución de las aves: tres veces entre los cucúlidos (57 spp.), una en los tordos (género *Molothrus* – 5 spp.), una en los viduidos (20 spp.), una en los indicatóridos (17 spp.), y una en los anátidos (pato cabeza negra) (Payne, 1977; Rothstein, 1990; Davies, 2000; Krüger y Brooke, 2007; Davies, 2011). Mientras que la mayoría de estos grupos parecen tener un origen filogenético antiguo (>10 Ma.), *Molothrus* y *Heteronetta* serían relativamente más recientes (<5 Ma.) (Sorenson y Payne, 2002).

Costos del Parasitismo de Cría, Defensas y Contradefensas

El parasitismo de cría reduce el éxito reproductivo de los hospedadores, lo que genera una presión de selección a favor de la evolución de caracteres que disminuyan la probabilidad y/o costos del parasitismo (defensas). A su vez la aparición de estas defensas ejerce una presión de selección sobre el parásito que favorece la evolución de adaptaciones que le permitan continuar utilizando al hospedador (contradefensas), lo que resulta en un proceso coevolutivo. Si la presión de parasitismo es muy intensa el hospedador puede, en teoría, llegar a extinguirse o generar defensas antiparasitarias más efectivas. En este caso, la carrera armamentista puede progresar o el parásito puede cambiar de hospedador y de esta forma comenzar un nuevo ciclo de adaptaciones y contraadaptaciones (Payne, 1977; Rothstein, 1990; Krüger, 2007; Krüger y Brooke, 2007).

Para el hospedador los costos de ser parasitados son numerosos. Las hembras parásitas pueden remover (Davies y Brooke, 1988; Sealy, 1992; Payne y Payne, 1998) o picotear y punzar (Massoni y Reboreda, 2002; Astié y Reboreda, 2006) los huevos del hospedador. A su vez, la puesta del parásito puede resultar en la rotura de huevos del hospedador (Soler, 1990; Soler y Martínez, 2000). Además, la presencia de huevos parásitos puede reducir la probabilidad de eclosión de los huevos del hospedador (Hoover, 2003; Tuero et al., 2007). En algunos casos, los pichones parásitos al nacer remueven del nido todos los huevos o pichones del hospedador (Anderson et al., 2009; Davies, 2011) o incluso pueden matar a picotazos a sus pichones (Morton y Farabaugh, 1979; Spottiswoode y Koorevaar, 2011) resultando en éxito reproductivo cero para los hospedadores. Cuando los pichones de ambas especies comparten el nido, los parásitos pueden ser mejores competidores por comida, disminuyendo las tasas de crecimiento de los hospedadores (Hoover, 2003; Schuetz, 2005) y promoviendo la reducción de nidada (Hoover, 2003). Además, la presencia de un pichón parásito puede aumentar el riesgo de depredación del nido (Massoni y Reboreda, 1998; Dearborn, 1999; Hannon et al., 2009). Por último, la crianza exitosa de parásitos puede reducir la supervivencia de los pichones del hospedador una vez que abandonan el nido (Payne y Payne, 1998; Rasmussen y Sealy, 2006), y en ocasiones, puede disminuir el éxito reproductivo futuro de los padres (Hauber, 2006; Hoover y Reetz, 2006).

La evolución de defensas antiparasitarias por parte de los hospedadores en distintas etapas del ciclo reproductivo mitiga los costos del parasitismo. Para prevenir la puesta o rotura de huevos varias especies de hospedadores muestran agresividad diferencial hacia individuos parásitos cuando se acercan a su nido (Fiorini et al., 2009A; Welbergen y Davies, 2009; Gloag et al., 2013; Mermoz et al., 2013). Si la hembra parásita es exitosa en oviponer, la siguiente línea de defensa incluye el rechazo de los huevos (Rohwer et al., 1989; Lawes y Kirkman, 1996; Peer et al., 2000; Lorenzana y Sealy, 2001; Reboreda et al., 2013) o de la nidada completa (De Mársico et al., 2013), el enterramiento de los huevos bajo nuevo material del nido (Davies y Brooke, 1989; Sealy, 1995), o incluso el abandono de la nidada completa (Davies y Brooke, 1989; Goguen y Mathews, 1996). Como última línea de defensa luego que los pichones han eclosionado, ciertos hospedadores abandonan el nido (Langmore et al., 2003), rechazan al pichón parásito (Sato et al., 2010; Tokue y Ueda, 2010), dejan de alimentarlo (De Mársico et al., 2012) o lo alimentan diferencialmente (Schuetz, 2005).

En respuesta a estas defensas, han evolucionado contradefensas en los parásitos, como un acercamiento críptico al nido del hospedador (Davies, 2011), puesta rápida de

sus huevos, (Sealy et al., 1995; Soler y Martínez, 2000; Gloag et al., 2013), diseños de plumaje que reducen la agresión de los hospedadores (Welbergen y Davies, 2011) y comportamientos de distracción (Davies, 2000). También como contradefensas, han evolucionado caracteres en los huevos parásitos como el aumento del grosor de la cáscara (Brooker y Brooker, 1991; Picman, 1997; Soler y Martínez, 2000; Mermoz y Ornelas, 2004), mimetismo de sus huevos con los del hospedador (Schulze-Hagen et al., 2009), huevos crípticos (Langmore et al., 2009), o tiempos de incubación reducidos (Briskie y Spencer, 1990; Kattan, 1995; pero ver Mermoz y Ornelas; 2004). En el estadio de pichones, los parásitos pueden presentar estructuras y/o comportamientos que les permiten obtener más recursos de sus padres adoptivos y competir mejor contra los pichones del hospedador (Soler et al., 1995; Davies et al., 1998; Boncoraglio et al., 2009). Por último, los pichones parásitos pueden presentar mimetismo tanto en apariencia (Schuetz, 2005), en las vocalizaciones para solicitar comida (Davies et al., 1998), o en ambas (De Mársico et al., 2012).

Rechazo y Mimetismo de Huevos

De todas las defensas antiparasitarias, la más extendida y estudiada es el rechazo de huevos parásitos (Rothstein, 1982; Fraga, 1985; Brooke y Davies, 1988; Lorenzana y Sealy, 2001; Marchetti, 2000; Peer et al., 2000; Amundsen et al., 2002; Krüger, 2007; Honza y Polačikova, 2008; De la Colina et al., 2012). Frente a esta defensa, la contradefensa parasitaria más frecuente es el mimetismo de huevos por parte del parásito (Payne, 1977; Davies y Brooke, 1988; Brooke y Davies, 1988; Rothstein, 1990; Lawes y Kirkman, 1996; Gibbs et al., 2000; Krüger, 2007; Schulze-Hagen et al., 2009; Davies, 2011).

La mayoría de los hospedadores que rechazan huevos utilizan el patrón de coloración como clave para discriminar entre sus huevos y los del parásito (Davies y Brooke, 1988; Rothstein, 1990; Krüger, 2007; Polačikova et al., 2007; Honza y Polačikova, 2008). Por ejemplo, la calandria común (*Mimus saturninus*), que tiene huevos manchados y rechaza los huevos del morfo blanco immaculado del tordo común (*Molothrus bonariensis*), utiliza en primer lugar la ausencia de manchas de los huevos immaculados y en segundo lugar la intensidad del brillo como claves para rechazar los huevos parásitos (de la Colina et al., 2012). Por el contrario, el hospedador no es capaz de distinguir los huevos de tordo común del morfo manchado, ya que presentan un patrón de pigmentación y brillo similar a los huevos propios (de la Colina et al., 2012). Por otro

lado, los hospedadores pueden mejorar la capacidad de discriminación si además de contraste en la coloración existen diferencias entre el tamaño de sus huevos y los huevos del parásito (Rothstein 1982).

Si bien el tamaño parece ser una clave de discriminación poco frecuente, Marchetti (1992, 2000) demostró experimentalmente que *Phylloscopus humei* rechaza huevos más grandes que los propios y que este comportamiento posiblemente haya sido una defensa exitosa frente a *Cuculus poliocephalus*, que habría conducido a que en la actualidad ya no sea su parásito. Esta defensa es efectiva sólo si *P. humei* es capaz de comparar simultáneamente el tamaño de sus huevos con los del parásito, lo que sugiere que el hospedador no posee un criterio fijo, sino que frente a la comparación, rechaza los de mayor tamaño. En contraste, *Acrocephalus arundinaceus*, un hospedador de *Cuculus canorus*, es capaz de rechazar huevos que difieren de los propios en coloración aun en ausencia de sus huevos (Moskát et al., 2010, 2014; Bán et al., 2013). Esta especie posee una imagen mental, o templado, de cómo debería ser un huevo propio con la que compara los huevos presentes en el nido y rechaza aquellos que se desvían de esa imagen (Lyon, 2007; Petrie et al.; 2009; Moskát et al., 2010). Estos mecanismos cognitivos no son excluyentes y *A. arundinaceus* utiliza tanto un templado como diferencias entre los huevos presentes en el nido para tomar decisiones de rechazo (Moskát et al., 2010, 2014; Ban et al., 2013). En especies o poblaciones donde el parasitismo múltiple es frecuente, se estima que el mecanismo de templado sería más importante, ya que la comparación entre huevos podría inducir a errores de reconocimiento de huevos propios cuando éstos son minoría en el nido (Moskát et al., 2010).

Se ha propuesto que las hembras que rechazan huevos parásitos aprenden cómo son sus huevos durante el primer evento reproductivo y en posteriores eventos utilizarían esa imagen para discriminar (Lotem et al., 1992, 1995). Esta hipótesis asume implícitamente que es la hembra el miembro de la pareja que rechaza. Sin embargo, son escasos los estudios donde se ha determinado cuál es el sexo que rechaza (Palomino et al., 1998; Soler et al., 2002). Por otra parte, otros resultados no apoyan la hipótesis de que los hospedadores aprenden cómo son sus huevos en el primer evento reproductivo, ya que en ciertas especies las frecuencias de rechazo no varían entre individuos de una misma población, incluso entre los que reproducen por primera vez y los que ya lo hicieron previamente (Marchetti, 2000; Amudsen et al., 2002).

En cuanto a la forma en que ocurre el rechazo, Rohwer y Spaw (1988) propusieron que una de las claves para entender la forma de rechazo es el tamaño del pico del ave parasitada. Estos autores propusieron un índice de sujeción o “grasp index”, calculado

como la distancia desde la comisura bucal a la punta del pico multiplicado por el ancho del pico entre las comisuras, como un buen predictor del tipo de rechazo (Rohwer y Spaw, 1988; Davies y Brooke, 1989; Moksnes et al., 1991). Las aves con un mayor índice de sujeción rechazarían los huevos intactos, sujetándolos y removiéndolos del nido con el pico (“grasp ejectors”), mientras que aves con un menor índice de sujeción lo harían tomándolo de la cáscara previa punción del huevo (“puncture ejectors”) (Davies y Brooke, 1989). Este último método es más riesgoso debido a la mayor probabilidad de dañar huevos propios durante el proceso de punción del huevo parásito, y por lo tanto podría implicar un costo en el "fitness" o adecuación biológica del hospedador.

Por otro lado, la contradefensa parasitaria más común es el mimetismo de la apariencia de los huevos. Aunque es una estrategia poco extendida en los tordos, es muy frecuente entre los cucúlidos, indicatóridos y viduidos, si bien en estos dos últimos grupos la similitud podría deberse al origen común con sus hospedadores (Sorenson y Payne, 2001). Un caso extremo de contradefensas se observa en *Cuculus canorus*. En esta especie coexisten linajes de hembras denominados “gentes” (singular: "gens"), cada gens se especializa en parasitar a un determinado hospedador y produce huevos miméticos a los de éste (Brooke y Davies, 1988). Esta adaptación sería el resultado de que las hembras parasitan al hospedador en el que fueron criadas como resultado de un proceso de "imprinting" (Payne et al., 2000) y la información genética de la apariencia de los huevos estaría ligada al cromosoma sexual W (en las aves el sexo heterogamético -ZW- es el femenino) (Gosler et al., 2000; pero ver Mahler et al., 2008). El proceso de adaptación se completaría con cada especie hospedadora rechazando los huevos parásitos que no son miméticos con los propios (Spottiswoode y Stevens, 2010). Debido a que los machos de *Cuculus canorus* no tienen preferencias por hembras de un gens en particular, no se produciría una divergencia genética entre los distintos gentes (Gibbs et al., 2000).

Sistema Tordo-Hornero

El género *Molothrus* está representado por cinco especies parásitas que presentan marcadas diferencias en el número de hospedadores que utilizan. En un extremo se encuentra el tordo pico corto (*M. rufoaxillaris*) que parasita casi exclusivamente al músico (*Agelaioides badius*), mientras que en el otro extremo se encuentra el tordo común (*M. bonariensis*) que parasita más de 260 hospedadores, de los cuales más de 90 crían exitosamente a sus pichones (Lowther, 2013). Sin embargo, en una determinada área de

su distribución el tordo común parasita un número reducido de hospedadores, utilizando más frecuentemente de una a cuatro especies (De Mársico et al., 2010).

El tordo común es omnívoro y se alimenta sobre el suelo en bandadas conespecíficas o mixtas que suelen seguir a grupos de grandes herbívoros. Presenta dimorfismo sexual en coloración de plumaje (Fig. 1) y peso corporal (Ortega, 1998). Es la especie de tordo con distribución más amplia, y aunque originalmente se restringía a áreas abiertas y semiabiertas de América del Sur y Trinidad y Tobago, desde 1901 hasta el presente se ha expandido por el Caribe, llegando a Norteamérica en 1987, e incorporando nuevos hospedadores en su expansión (Ortega, 1998; Fraga, 2011). Los huevos del tordo común son extremadamente variables en coloración y tamaño a lo largo de su distribución. En el este de Argentina, Uruguay y áreas aledañas posee dos morfos de huevos: blanco inmaculado y manchado (Fraga, 1985; Mahler et al., 2008).

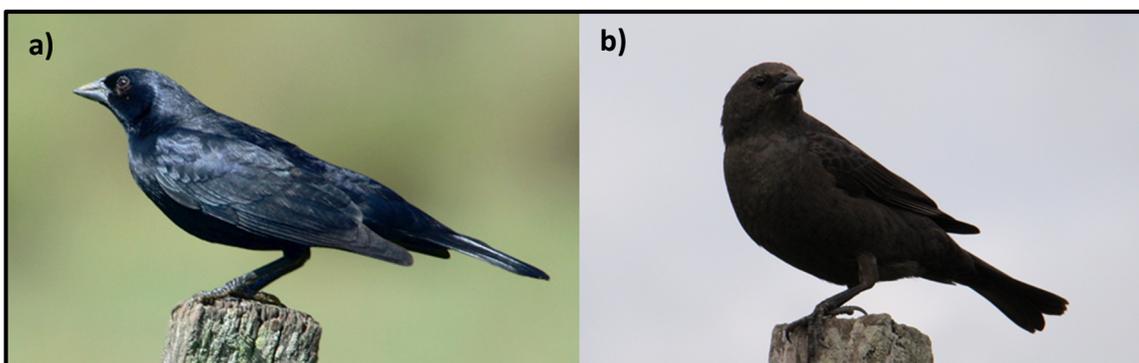


Figura 1. a) Macho y b) hembra de *Molothrus bonarensis* (tordo).

El tordo común reduce el éxito reproductivo de sus hospedadores como consecuencia de la picadura y punción de sus huevos (Astié y Reboreda, 2006; Peer, 2006), y disminuye el éxito de eclosión (Tuero et al., 2007), la tasa de crecimiento y la supervivencia de los pichones (Reboreda et al., 2003, Tuero et al., 2007). Además, el parasitismo aumenta la probabilidad de que el hospedador abandone su nido (Massoni y Reboreda, 1998; Astié y Reboreda, 2006) y en algunos casos la presencia de pichones del parásito aumenta el riesgo de depredación del nido (Massoni y Reboreda, 1998). Las principales defensas antiparasitarias de sus hospedadores son la agresión diferencial al parásito cuando éste se acerca al nido (Mermoz et al., 2013; Gloag et al., 2013) y el rechazo de los huevos parásitos (Sackmann y Reboreda, 2003; Astié y Reboreda, 2005; Segura y Reboreda, 2012).

El hornero (*Furnarius rufus*) ha sido reportado como hospedador del tordo común (Fig. 2-a; Friedmann, 1929; Fraga, 1980; Mason, 1986) y es simpátrico con éste en toda su distribución. Habita el norte y este de Argentina, este y sur de Brasil, Bolivia, Paraguay

y Uruguay (Remsen, 2003). La prevalencia de parasitismo en esta especie difiere marcadamente entre sitios variando entre 0% y 60% (Fraga, 1980; Mason, 1986; Di Giácomo, 2005; De Mársico et al., 2010). Es una especie insectívora terrestre, sin dimorfismo sexual y con un fuerte vínculo entre los miembros de la pareja que defiende su territorio mediante despliegues agresivos y vocalizaciones durante todo el año (Fraga, 1980). El nido tiene forma de domo cerrado (Fig. 2-b) y es construido enteramente de barro mezclado con pasto y otras fibras alcanzando sus paredes un grosor de entre 3 y 5 cm. (Vaz Ferreira et al., 1993). La cámara de cría del nido no comunica directamente al exterior, sino que está separada de la entrada por un tabique (Vaz Ferreira et al., 1993). Ambos miembros de la pareja invierten equitativamente en cada etapa del ciclo reproductivo (Aldatz, 2006; Massoni et al., 2012). Los tamaños de puesta reportados son de 3.3 (Aldatz, 2006), 3.4 (Mason, 1985), 3.5 (Fraga, 1980) y 3.7 (Salvador, 2013) huevos, con un rango de entre dos y cinco huevos, aunque lo más frecuente es una puesta de tres o cuatro huevos (Fraga, 1980; Mason, 1985; Aldatz, 2006). La evidencia indica que posee un alto éxito reproductivo: Fraga (1980) reportó que 72.2% y Mason (1985) que 71.0% de los huevos producen pichones que abandonan exitosamente el nido, mientras Aldatz (2006) encontró que el 61% de los nidos producen volantones. Es probable que este alto éxito reproductivo se deba a la protección que provee el nido contra depredadores, lo cual se evidencia en mayor éxito reproductivo que logran otras especies de aves, como *Sicalis flaveola*, cuando nidifican en nidos de hornero que cuando lo hacen en otras cavidades (Mason, 1985). Otro factor de éxito puede ser el comportamiento defensivo de la pareja, ya que otras aves que utilizan nidos de hornero no obtienen el mismo éxito (Mason, 1985). Estas características hacen del hornero un hospedador de muy buena calidad. Aunque Fraga (1980) y Aldatz (2006) han estudiado el comportamiento reproductivo de esta especie con profundidad, los antecedentes de la biología reproductiva, salvo comentarios aislados sobre la frecuencia de parasitismo, no refieren al parasitismo del tordo común sobre este hospedador.



Figura 2. a) Adulto de *Furnarius rufus* (hornero) alimentando a un pichón de tordo. **b)** Ejemplar de hornero posado sobre su nido de barro.

Existen evidencias de que los horneros rechazan huevos de tordo común (Fraga 1980, Mason 1986). Mason y Rothstein (1986) propusieron que el hornero discriminaría entre sus huevos y los del parásito usando como clave las diferencias en el tamaño de los huevos, pero no el patrón de coloración. Esta estrategia podría ser una adaptación a las condiciones de baja intensidad lumínica de la cámara de incubación del nido de hornero y a que sus huevos se manchan con barro, lo que dificultaría aún más la discriminación visual entre sus huevos y los huevos manchados del tordo común (Rothstein, 1990).

Para determinar este mecanismo de rechazo, Mason y Rothstein (1986) introdujeron huevos de tordo naturales y artificiales en nidos de hornero, y al cabo de cinco días si permanecían en el nido los consideraron aceptados o rechazados en caso contrario. Hallaron que los huevos más grandes fueron aceptados y los más pequeños rechazados e investigaron qué clave del tamaño, es decir cuál atributo morfológico de los huevos, usaron estas aves para discriminar. Para ello consideraron cinco medidas: volumen, ancho y largo absolutos, y ancho y largo relativos, estas dos últimas calculadas como la proporción que representa la medida del huevo de tordo con respecto al huevo más pequeño de hornero contenido en la nidada que se realizó el experimento. A partir de los resultados obtenidos, los autores propusieron que los horneros utilizan como clave discriminatoria el ancho relativo de los huevos de tordo respecto al de su huevo más angosto, ya que rechazarían los huevos parásitos cuyo ancho relativo es menor al 88% del huevo propio más angosto. Es importante resaltar que su aproximación experimental utilizando huevos artificiales carece de rigor estadístico, ya que utilizaron solamente dos tratamientos no balanceados: uno con ocho réplicas y otro con tres (tampoco utilizaron un tratamiento con huevos control del mismo tamaño que los del hospedador). Balancear

los tratamientos y agregar un tratamiento control resulta necesario para determinar qué atributo de los huevos utilizarían los horneros para discriminar entre sus huevos y los parásitos.

Por otro lado, en cuanto al parásito, se ha propuesto que en forma semejante a lo observado en Cuculidae (Gibbs et al., 2000) e Indicatoridae (Spottiswoode et al., 2011), podrían existir linajes de hembras de tordo hospedador-específicas que utilizan preferentemente un tipo de hospedador (Mahler et al. 2007, 2009). Esto se desprende de que el análisis de haplotipos mitocondriales de tordo común en nidos de distintos hospedadores indica un cierto grado de fidelidad al hospedador por parte de las hembras (Mahler et al., 2007). Es de esperar, si existen tales linajes, que las hembras de tordo que utilicen preferentemente nidos de hornero tengan huevos más anchos que los linajes que utilizan otros hospedadores que no rechacen por tamaño. Esto se daría porque las hembras que nacen en nidos de horneros preferirían parasitar al mismo hospedador cuando madurasen reproductivamente. Asimismo, estas tordas habrían nacido de huevos grandes (porque los pequeños habrían sido rechazados por los horneros) y, como el tamaño del huevo es un rasgo heredable en aves (Tuero et al., 2012a), pondrían también huevos grandes cuando adultas. Aún si no existieran linajes hospedador-específicos, sería esperable que los huevos de tordo que se encuentran en nidos de horneros sean más grandes, porque serían los únicos presentes en el nido luego de que los pequeños hayan sido rechazados.

El comportamiento de rechazo antedicho podría, en regiones con una larga historia de simpatría entre el hornero y el tordo, ejercer una presión de selección hacia el aumento del tamaño de los huevos del parásito como contradefensa (Mason y Rothstein, 1986). Según Rothstein (1990) el tordo común habría evolucionado esta contradefensa ante el hornero porque se trataría de un hospedador de muy buena calidad como resultado de una dieta apropiada, baja predación de sus nidos, largos períodos de incubación y alimentación de pichones (Fraga, 1980; Mason y Rothstein, 1986). Por otra parte, aunque el tordo deposite mayor número de huevos en nidos de otros hospedadores, si los horneros contribuyen desproporcionadamente al reclutamiento de tordos, estos individuos exitosos incidirán en la evolución de ciertos caracteres, como el tamaño de los huevos.

Mason y Rothstein (1986) reportaron que los huevos del tordo son más grandes (largos y anchos) y más redondos (mayor cociente ancho-largo) en Uruguay que en la provincia de Buenos Aires. Según estos autores, en nuestro país el parásito habría coevolucionado y generado contradefensas debido a una mayor historia de simpatría que la que tuvo en la provincia de Buenos Aires, donde la simpatría sería reciente. Esta

hipótesis resultó atractiva en su momento ya que fue el primer ejemplo de evolución de contradefensas en una especie parásita del género *Molothrus*. Hasta ese entonces se había asumido que, por tratarse de un grupo relativamente reciente (i.e. el género habría evolucionado hace menos de 4 Ma., Sorenson y Payne, 2002), la presencia de contradaptaciones era poco probable. Sin embargo, esta hipótesis presenta algunos cuestionamientos: 1) no hay evidencias que apoyen una mayor historia de simpatría entre horneros y tordos en Uruguay que en la Provincia de Buenos Aires, 2) no hay evidencias que apoyen que en Uruguay el hornero sea o haya sido un hospedador frecuente del tordo común y que por lo tanto haya generado una presión de selección que favoreciera el aumento en el tamaño de los huevos del parásito, 3) no se observó que en Uruguay los huevos de tordo en nidos de hornero fuesen más grandes que en nidos de otros hospedadores (predicción para el caso de que el hornero estuviese ejerciendo una presión de selección sobre el parásito), 4) los tordos aparentan exhibir un mayor tamaño corporal en Uruguay que en Buenos Aires (Mason y Rothstein, 1986) por lo que sería esperable que por alometría pongan huevos más grandes (hipótesis más parsimoniosa). Sin embargo, este último punto también podría ser evidencia a favor de una contradefensa: si el tamaño corporal estuviese relacionado con la puesta de huevos más grandes, sería esperable que sea seleccionado indirectamente hacia tamaños mayores. De todas maneras este rasgo puede variar con diversos factores que no estén relacionados con el tamaño del huevo por lo que no es fácilmente atribuible a una relación coevolutiva con el hospedador.

En suma, el sistema tordo común – hornero representa un modelo de estudio interesante para evaluar defensas y contradefensas del parasitismo de cría principalmente por dos razones: 1) al parecer la especie hospedadora utiliza como clave para discriminar entre sus huevos y los del parásito sólo las diferencias de tamaño entre éstos, lo que ha sido reportado solamente para otra especie; 2) Sería uno de los pocos ejemplos de coevolución de contradefensas en una especie del género *Molothrus*. Por tanto, este trabajo se centra en la interacción entre estas dos especies con un abordaje observacional y experimental. Se propone describir aspectos de la historia natural en la interacción entre horneros y tordos, determinar y caracterizar los mecanismos de las defensas antiparasitarias mediante experimentos de parasitismo artificial, y poner a prueba las predicciones que se desprenden en el caso de existir contradefensas por parte del parásito.

2

Hipótesis y Objetivos

Hipótesis

La hipótesis general de este trabajo es que el sistema tordo común – hornero constituye un caso de coevolución entre un parásito de cría y su hospedador. En particular, considerando los antecedentes que existen para dicho sistema se propone que el hornero rechazaría huevos parásitos utilizando el tamaño como clave (rechazaría huevos más pequeños que los propios), mientras que el tordo habría evolucionado la puesta de huevos más grandes en Uruguay, y esto constituiría un caso de coevolución. De esta hipótesis se desprenden las siguientes predicciones: 1) El hornero es uno de los principales hospedadores del tordo en Uruguay, 2) Los huevos de tordo rechazados por horneros son más pequeños que los aceptados, 3) En nidos de hornero se encuentran huevos de tordo más grandes que en nidos de otros hospedadores.

Objetivos

Historia Natural

- Caracterizar la interacción entre el tordo parásito y el hornero como su hospedador.
- Caracterizar el uso de la comunidad de hospedadores por parte del tordo.

Experimentos de Parasitismo Artificial

- Determinar experimentalmente el mecanismo de rechazo de huevos por parte del hornero.
- Determinar el comportamiento y los tiempos implicados en el rechazo de huevos parásitos por parte del hornero.

3

Métodos Generales

Sitio de Estudio

El estudio se llevó a cabo en la estación experimental del Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria (INIA) Las Brujas “Wilson Ferreira Aldunate”, en el departamento de Canelones, Uruguay (34°40'14" S, 56°20'27" W) (Fig. 3) en los meses de agosto a diciembre durante las temporadas reproductivas de 2010, 2011 y 2012. Las 451 hectáreas de la estación están ocupadas principalmente con agroecosistemas dedicados a horticultura y ganadería ovina y vacuna intensiva. Además el sitio cuenta con un parque natural con vegetación nativa de matorral y monte de bajo porte, así como zonas cubiertas por vegetación exótica. En este paisaje el hornero es un residente muy abundante, sobre todo en los sitios de prácticas ganaderas, y también el tordo común cuya presencia se incrementa en las zonas de cría de ganado. Son frecuentes también otras especies hospedadoras del tordo, especialmente la calandria común (*Mimus saturninus*), el zorzal (*Turdus rufiventris*), el sabiá (*Turdus amaurochalinus*) y el chingolo (*Zonotrichia capensis*).



Figura 3. Imagen satelital de la estación experimental INIA las Brujas y su ubicación.

Búsqueda, Monitoreo y Apertura de Nidos de Hornero

Dentro del área de estudio se seleccionaron nidos de hornero contruidos a menos de 4 metros de altura. Durante agosto y setiembre se localizaron los territorios de las parejas reproductoras residentes, se monitorearon los territorios para detectar el inicio de la construcción del nido y a partir de la finalización de la construcción del tabique entre la cámara de incubación y la entrada se visitaron los nidos regularmente.

Se realizó la apertura del nido mediante un orificio circular de 5 cm de diámetro en la pared de la cámara de cría para dar visibilidad y acceso a la misma. Luego de revisado el nido, el orificio fue cerrado con un tapón de madera circular y cubierto con barro fresco mezclado con pasto (Fig. 4). Estudios previos (Fraga, 1980; Mason y Rothstein, 1986; Aldatz, 2006) indican que esta manipulación no afecta el comportamiento de nidificación. Esta abertura fue utilizada para el monitoreo del ciclo de nidificación y para realizar los experimentos de parasitismo artificial. A cada nido abierto se le asignó un código de identificación.

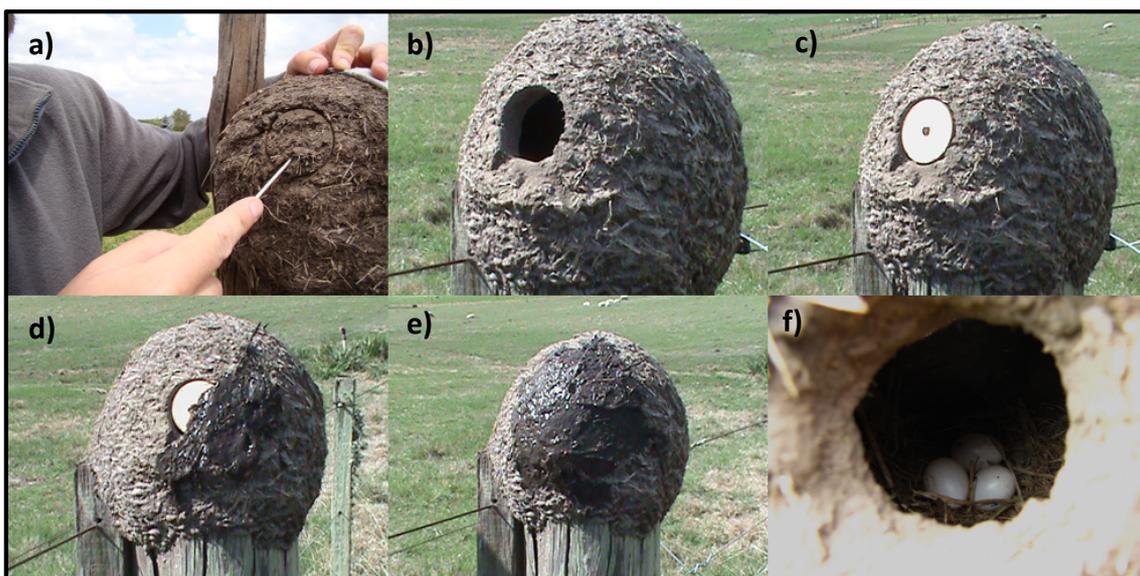


Figura 4. a) Nido de hornero previo al orificio. b) Nido con orificio para acceso a la cámara de cría. c) Nido con tapón de madera sobre orificio. d) Nido siendo cubierto por barro fresco mezclado con pasto. e) Nido luego de sellado con barro fresco y pasto. f) Vista hacia la cámara de cría por el orificio en la pared del nido.

Las mediciones de huevos e individuos fueron realizadas con calibre de precisión ± 0.02 mm y con balanza de resorte de 10 g con precisión ± 0.1 g (huevos) o 100g con precisión ± 1 g (individuos).

Estadística

Para los análisis estadísticos se utilizó el programa R (R Development Core Team, 2008). Para comparar medidas de individuos y huevos, y las fechas de puesta primero se puso a prueba la distribución normal de los datos. En caso de cumplirla las medidas se compararon con un GLM de distribución normal, de lo contrario se utilizó su equivalente no paramétrico. Las fechas de puesta entre años fueron comparadas tomando la fecha más temprana de puesta de cada año como día 1, y contando a partir de ese día para determinar las demás fechas. Las medidas de tamaños de huevos rechazados y aceptados fueron comparadas mediante el test de Mann-Whitney. El test de Fisher se utilizó para comparar las frecuencias de rechazo entre diferentes tamaños de huevos artificiales. Para determinar diferencias entre sexos en los tiempos de rechazo en los experimentos de parasitismo artificial captados en video se utilizó el test de Wilcoxon, y el test binomial para las diferencias en las tasas de rechazo.

Para estudiar diferencias entre variables que predicen el rechazo/no-rechazo de huevos por parte de los horneros, determinar los costos de parasitismo, y comparar las frecuencias de parasitismo entre hospedadores se utilizaron regresiones logísticas mediante un GLM de distribución binomial. La intensidad de parasitismo se comparó entre hospedadores mediante el test no paramétrico de Kruskal-Wallis. Para establecer qué atributos del tamaño de los huevos predicen el rechazo, se utilizó la operación BestGLM, que identifica el mejor modelo en base al AIC (Akaike Information Criterion) más bajo. Para que un modelo se considere más apropiado que otro es necesario que la diferencia entre sus AIC sea mayor a 2 unidades (Akaike, 1974). Las regresiones logísticas que predicen el rechazo fueron graficadas con el programa PAST (Hammer et al., 2001).

4

Historia Natural

Parasitismo de *Molothrus bonariensis* en *Furnarius rufus*

Objetivo

- Caracterizar la interacción entre el parásito y el hospedador en el sistema tordo-hornero.

Objetivos Específicos

- Descripción de las nidadas de hornero.
- Describir el modo en que ocurre el parasitismo del tordo sobre el hornero en el sitio de estudio.
- Determinar si existen diferencias en los atributos morfológicos entre los huevos naturales de tordo rechazados y aceptados por horneros.
- Estudiar costos que le supone al hornero el parasitismo por parte del tordo durante el estadio de huevos (puesta + incubación).

Métodos Específicos

Datos de Nidos de Hornero

En cada nido se registró el tipo de sustrato sobre el que estaba apoyado el nido, la altura aproximada desde el suelo y la fecha de localización. Además se registró el estadio en que se inició el monitoreo utilizando las siguientes categorías: Construcción (durante la construcción), Construido (construido pero sin huevos), Puesta (durante la puesta), Incubación (durante la incubación), Pichones (al menos un pichón ya nacido), Vacío (con

signos de haber estado habitado pero sin huevos ni pichones), y Abandonado (con huevos rotos o fríos y sin actividad). Los nidos fueron revisados cada 1-5 días para detectar las puestas y seguir su actividad hasta que se completaron los experimentos o se anillaron los pichones. Además se registró el estado de los nidos durante la última visita y se categorizaron como: Sin puesta (cuando nunca hubo puesta de huevos en ese nido aunque la construcción estuviera completa), Exitoso (cuando al menos un pichón llegó a volantón y abandonó el nido), Abandonado (cuando los adultos abandonaron sus nidadas), Depredado (cuando las nidadas desaparecieron completas), Destruído (cuando los nidos cayeron en tormentas o fueron rotos), e Incierto (cuando el seguimiento realizado del nido no permitió conocer su destino).

Manipulación de las Nidadas y Pichones de Hornero

Cuando se encontraron huevos se removieron a través del orificio, se rotularon indicando el código del nido y el orden de puesta, y se registró el ancho, largo y peso antes de ser devueltos al nido. Siempre que fue posible se registró la fecha de inicio de puesta. En caso contrario se estimó el valor medio entre la fecha más temprana y más tardía probable. Para calcular estas fechas se consideró que el hornero pone un huevo cada dos días (Fraga, 1980), que la incubación dura 16-17 días, y si el nido fue encontrado en estado de pichones se calculó la edad de los pichones según su peso siguiendo las curvas de crecimiento documentadas por Fraga (1980) y Aldatz (2006) (con un margen de ± 3 días).

Parasitismo del Tordo en el Hornero

Los huevos de tordo se marcaron con el código de nido en el que fueron puestos e identificados con la letra T seguido del número correspondiente al orden de puesta. Se registraron largo y ancho y peso de cada uno, y si pertenecían al morfo immaculado o al manchado. Luego de la manipulación fueron devueltos al nido donde se dejaron durante cinco días para determinar rechazo o aceptación. Se calculó la frecuencia de parasitismo (% de nidadas parasitadas) en nidadas encontradas durante o antes de la puesta, y la intensidad de parasitismo (número medio de huevos de tordo por nido parasitado). Todos los nidos de hornero se revisaron para registrar huevos rechazados en la entrada o en el suelo bajo el nido, o con picaduras de tordo.

Como forma de estimar los costos del parasitismo en las etapas de puesta e incubación se comparó el número de huevos picados y la pérdida de huevos (considerando

nidadas encontrados durante o antes de la puesta en los que uno o más huevos de hornero desaparecieron o fueron rechazados) entre nidadas parasitadas y no parasitadas.

Rechazo de Huevos por el Hornero

Las medidas de los huevos de tordo se reportan como absolutas (mm) y relativas a los huevos de hornero de las nidadas en que fueron puestos (%). Las medidas relativas fueron calculadas como:

$$\text{Medida relativa} = \frac{\text{Medida del huevo parásito} \times 100}{\text{Medida del huevo de hornero}}$$

Las medidas relativas se calcularon con respecto al huevo de hornero más angosto, más ancho, más largo y más corto de la nidada, así como al ancho y largo promedio de la nidada.

El volumen de los huevos fue calculado como:

$$\text{Vol} = C \times \text{Largo} \times \text{Ancho}^2$$

Donde C es una constante especie específica, cuyo valor para huevos de tordos es 0.515 (Nolan y Thompson, 1978), para calcular el volumen de los huevos de hornero se utilizó la constante para aves passeriformes propuesta por Hoyt (1979) de $C = 0.509$ por falta de información específica.

Estadística

Para probar la normalidad de los datos se utilizó el test de Shapiro-Wilk. Por falta de normalidad en los datos, se utilizó el test de Kruskal-Wallis para determinar si existieron diferencias entre años en las fechas de puesta de las nidadas de hornero y las fechas en que se encontraron los huevos de tordo. Para establecer si hubo diferencias entre las medidas absolutas y relativas de los huevos de tordo rechazados y aceptados por horneros, se utilizó el test de Mann-Whitney.

Los costos de parasitismo del tordo sobre el hornero se evaluaron con un GLM de distribución binomial, se estudió si los nidos parasitados perdieron más huevos que los no parasitados como resultado del comportamiento de picadura de huevos que realizan las tordas (se consideró que un nido perdió huevos si en visitas consecutivas al menos un huevo había desaparecido del nido). En casos donde los huevos picados desaparecieron

del nido, se asumió que habían sido retirados por las aves como resultado del comportamiento de higiene del nido. La variable independiente fue el tipo de nido (parasitado o no parasitado) y las variables de respuesta fueron nido con al menos un huevo picado (1) o sin picaduras (0), y nido donde ocurrió pérdida de huevos (1) o sin pérdidas (0). Este análisis fue hecho con variables binomiales y no continuas porque los casos donde se encontró más de un huevo picado y donde se perdió más de un huevo fueron pocos.

Resultados

Nidos de Hornero

Se localizaron 35, 36 y 29 nidos de hornero durante las temporadas reproductivas de 2010, 2011 y 2012 respectivamente. En ellos los horneros tuvieron 115 nidadas, de las cuales 14 fueron segundas nidadas y una fue una tercera nidada. Se produjeron segundas nidadas cuando la primera no fue exitosa ($n=8$), o cuando aún con una puesta exitosa la pareja realizó un nuevo intento reproductivo ($n=4$). En dos casos no se identificó la causa de renidificación. La tercera nidada se generó cuando el nido no fue exitoso en dos intentos previos. La ubicación de los nidos en el área de estudio se muestra en la Figura 5.

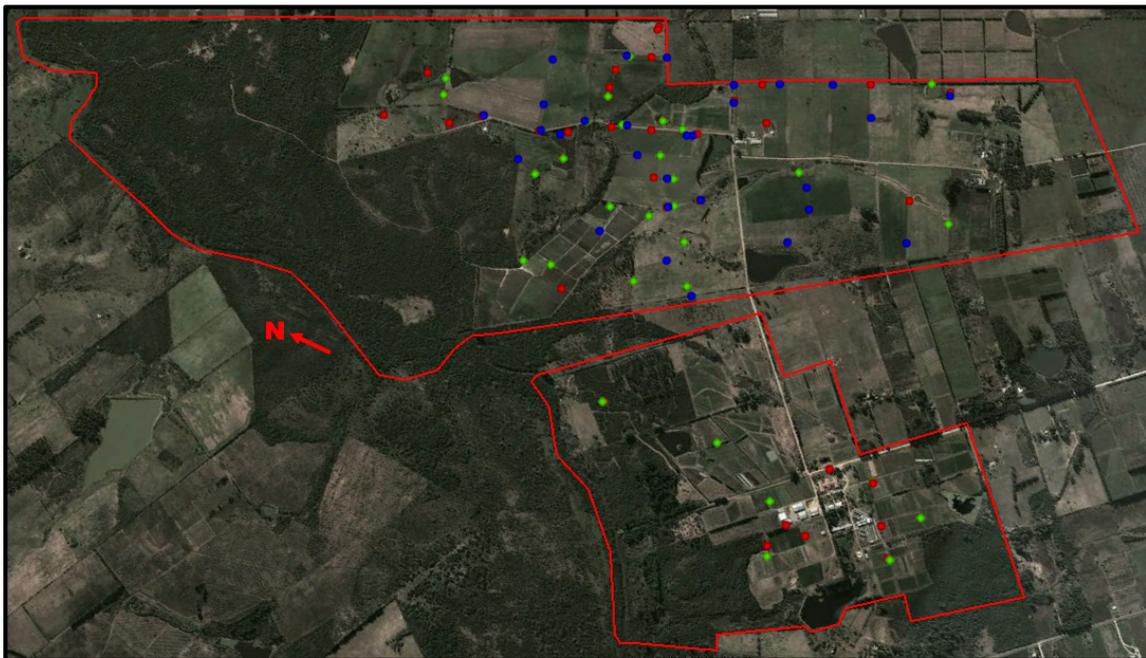


Figura 5. Foto satelital del sitio de estudio mostrando la ubicación de los nidos de hornero según los diferentes años (2010: Verde, 2011: Rojo, 2012: Azul).

Respecto a la ubicación de los nidos, 30 se encontraron en árboles (10 en especies exóticas y 20 en nativas), 63 en postes de alambrado y 7 en construcciones humanas (edificaciones y postes altos de viñedos). En cuanto a la altura, 77 se encontraban a dos metros o menos del suelo, 21 entre dos y cuatro metros, y 2 a más de cuatro metros. En relación al estadio en que fueron encontrados, 23 estaban en construcción, 29 ya construidos, 12 en puesta, 28 en incubación, 5 con pichones, 1 ya vacío luego de haber sido exitoso, y 1 abandonado.

Se registraron puestas en 93 nidadas donde se encontraron en total 281 huevos. El número medio de huevos por nidada en nidos hallados durante o antes de la puesta fue de 3.47 ± 0.5 ($n=24$) (3.45 ± 0.55 ($n=38$) considerando los nidos parasitados) y varió entre 3 y 5. Un solo nido llegó a 5 huevos aunque uno de ellos desapareció durante la puesta por lo que nunca los tuvo a todos simultáneamente.

Como los tamaños de los huevos de una misma hembra no son independientes entre sí, primero se calculó el promedio de cada nidada y luego el promedio de las nidadas. Las medidas de los huevos se muestran en la Tabla 1.

Tabla 1. Largo, ancho y peso de los huevos de hornero. Las medidas se expresan como media \pm desvío estándar en mm (largo y ancho) y g (peso). Se detalla el rango y el tamaño de muestra de nidadas y huevos para cada caso.

	Medida	Rango	n nidadas	n huevos
Largo	28.46 ± 1.48	24.41 – 32.55	90	264
Ancho	21.72 ± 0.63	20.02 – 26.80	90	265
Peso	6.98 ± 1.05	4.8 – 9.5	53	154

El ancho de los huevos tuvo distribución normal (Shapiro-Wilk $p=0,54$) pero no el largo ($p<0,01$) que mostró una distribución bimodal. Se observó una discontinuidad en la frecuencia del largo de los huevos ya que hubo pocos que midieron entre los 29.25 y 30.00 mm (Fig. 6).

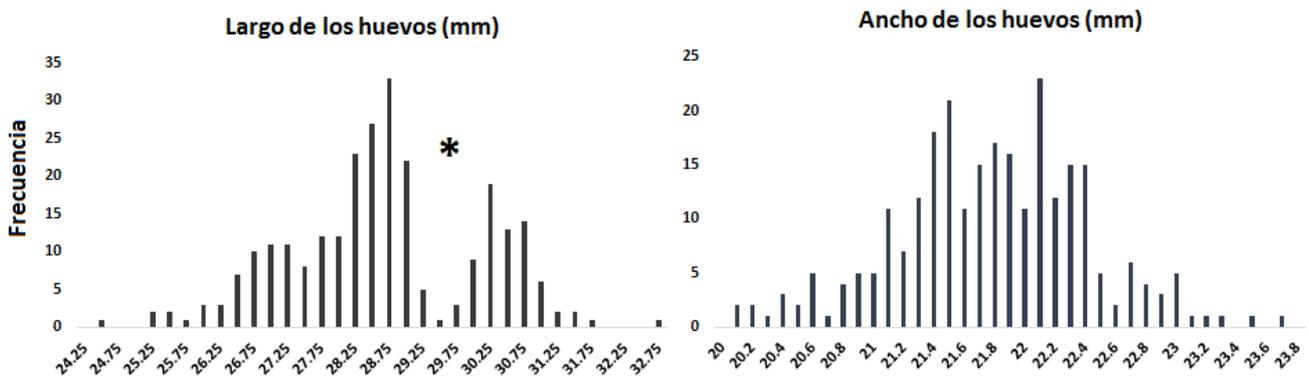


Figura 6. Distribución de tallas de los huevos de hornero. a) Largo de los huevos, el asterisco marca la discontinuidad. b) Ancho de los huevos.

La fecha de puesta más temprana calculada fue el 28 de agosto y la más tardía el 16 de noviembre, con un pico entre el 17 de setiembre y el 17 de octubre (Fig. 7). Las cuatro segundas puestas luego de una puesta exitosa ocurrieron entre el 22 de octubre y el 13 de noviembre. Las fechas de puesta no exhibieron diferencias significativas entre años (Kruskall – Wallis, $p= 0.70$).

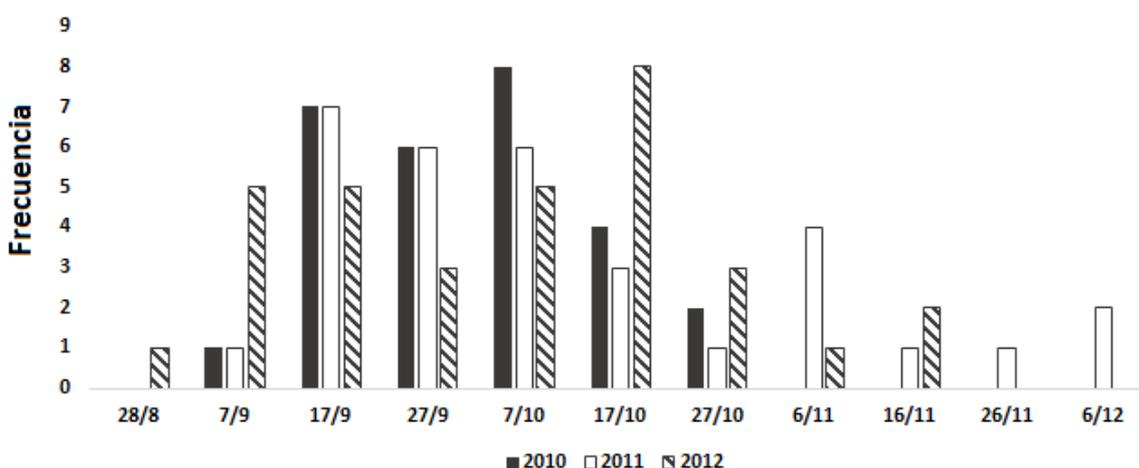


Figura 7. Inicio de las puestas de hornero en los tres años de estudio en intervalos de 10 días.

El destino de las nidadas no se pudo determinar en 59 de las 115 nidadas ya que no se pudo hacer un seguimiento de las mismas, 5 nidadas nunca tuvieron puestas a pesar de estar el nido construido, 14 nidadas fueron exitosas y 37 no exitosas.

La depredación fue la causa que provocó la mayor pérdida de nidadas ($n= 16$) presentándose en dos formas: la desaparición del nido de todos los huevos ($n= 7$), pichones ($n= 2$) o ambos ($n= 2$); y nidos encontrados con la entrada rota o desprendida dando acceso a la cámara de cría ($n= 5$) en el estadio de huevos ($n= 3$) y pichones ($n= 2$), asociado en tres ocasiones a la presencia de plumas de horneros arrancadas, encontradas dentro del nido o en el suelo directamente debajo. La pérdida de nidadas se dio también por caída de nidos durante tormentas ($n= 3$) o posiblemente tirados por el ganado ($n= 4$). Adicionalmente, un número considerable de nidadas fueron abandonadas por la pareja ($n= 15$), las causas fueron artificiales por accidentes durante la manipulación ($n= 5$) o naturales incluyendo: abandono de nidadas (tres con huevos propios y dos parasitadas), rechazo de nidadas completas (dos con huevos propios y una parasitada) o muerte del único pichón ($n= 1$, nido donde solamente quedaba un pichón de tordo).

Parasitismo del Tordo sobre el Hornero

Se encontraron 31/94 nidadas de hornero parasitadas por tordos. Se registraron 51 huevos de tordo en nidadas de hornero o rechazados en la puerta del nido o bajo ellos, un nido con dos pichones de tordo ya nacidos, y un huevo de tordo puesto en un nido vacío donde la puesta de los horneros no había comenzado aún. La frecuencia de parasitismo en nidos encontrados durante o antes de la puesta fue de 44.2 % (n= 34), y en éstos la intensidad de parasitismo fue de 1.7 ± 1.1 (media \pm desviación estándar, n= 15) huevos de tordo por nido de hornero parasitado. Se encontraron huevos de tordo en cantidades de 1, 2, 3, 4 y 5 en 18, 9, 2, 1 y 1 ocasiones respectivamente. Solamente 6/51 huevos de tordo (11.8 %) fueron immaculados. Las medidas de los huevos se muestran en la Tabla 2.

Tabla 2. Largo, ancho y peso de los huevos de tordo encontrados en nidos de hornero. Las medidas se expresan como media \pm desvío estándar en mm (largo y ancho) y g (peso). Se detalla el rango y el tamaño de muestra.

	Medida	Rango	n
Largo	25.03 \pm 0.96	23.02 – 27.46	50
Ancho	20.46 \pm 0.70	18.58 – 21.72	51
Peso	5.40 \pm 0.52	4.4 – 6.4	27

El huevo de tordo más temprano en la temporada se encontró el 10 de setiembre y el más tardío fue 6 de diciembre. Se observó un pico de parasitismo entre el 17 de octubre y el 26 de Octubre (Fig. 8). No hubo diferencias en las fechas que se encontraron los huevos de tordo entre años (Kruskal-Wallis, p= 0.95).

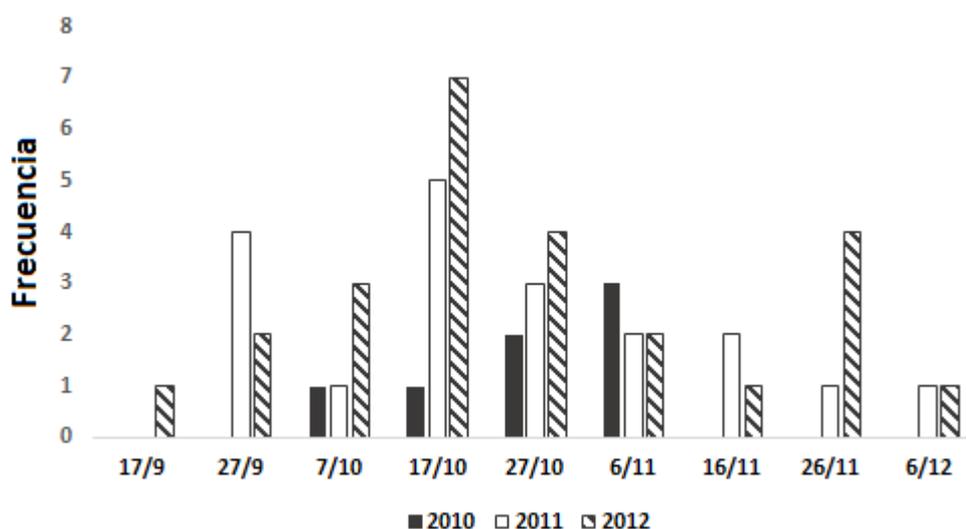


Figura 8. Fechas en que fueron encontrados huevos de tordo en nidos de hornero en los tres años de estudio en intervalos de 10 días.

Comparación de Huevos de Tordo Aceptados y Rechazados por el Hornero

Se pudo confirmar con certeza que 7/30 huevos de tordo fueron rechazados por los horneros (23.3 % de rechazos). Se consideraron como rechazados los huevos de tordo encontrados dentro de nidos de hornero que en la siguiente visita habían desaparecido sin que desapareciera ningún huevo hospedador. En la mayoría de los casos los huevos rechazados fueron encontrados en la entrada de los nidos y en el suelo bajo el nido o a pocos metros de éste.

No hubo diferencias significativas en las medidas absolutas o relativas entre huevos de tordo aceptados y rechazados por los horneros. En la Tabla 3 se muestran las medidas absolutas de los huevos de tordo aceptados y rechazados y sus medidas relativas a los huevos de hornero de la nidada en que fueron puestos, así como el resultado del test para determinar diferencias significativas entre tipos de huevo.

Tabla 3. Medidas absolutas y relativas (media \pm desvío estándar) de los huevos de tordo aceptados y rechazados por horneros. La última columna muestra el p-valor arrojado por el test de Mann-Whitney para determinar diferencias significativas entre las medidas de los huevos aceptados y rechazados.

		Aceptados			Rechazados			p-valor	
		Media	Rango	n	Media	Rango	n		
Absolutos (mm/mm³)	Largo	25.17 \pm 0.81	23.02 - 26.38	23	24.58 \pm 0.70	23.7 - 25.68	6	0.11	
	Ancho	20.46 \pm 0.57	18.72 - 21.38	23	20.68 \pm 0.44	20.21 - 21.47	7	0.84	
	Volumen	5433 \pm 357	4537 - 6148	23	5433 \pm 265	5109 - 5811	6	0.89	
Relativos (%)	Largo	Al promedio	88.02 \pm 4.96	79.49 - 98.01	23	86.97 \pm 4.49	80.48 - 92.66	6	0.73
		Al más largo	87.08 \pm 4.65	79.22 - 96.38	23	85.86 \pm 4.77	78.69 - 92.13	6	0.68
		Al más corto	89.04 \pm 5.37	79.88 - 100.62	23	88.40 \pm 4.56	82.35 - 93.72	6	0.98
	Ancho	Al promedio	94.97 \pm 3.48	87.83 - 103.18	23	95.51 \pm 2.99	91.82 - 101.32	7	0.77
		Al más ancho	94.04 \pm 3.72	87.43 - 102.53	23	94.73 \pm 2.92	91.20 - 100.70	7	0.59
		Al más angosto	95.94 \pm 3.31	88.63 - 104.10	23	96.26 \pm 3.06	92.62 - 101.95	7	0.92
	Volumen	Al promedio	80.53 \pm 8.91	66.84 - 105.51	23	80.65 \pm 7.67	72.14 - 96.19	6	0.98
		Al mayor	74.41 \pm 9.09	65.2 - 101.94	23	79.39 \pm 7.52	94.86 - 71.43	6	0.77
		Al menor	82.61 \pm 9.02	68.83 - 110.32	23	82.36 \pm 8.00	72.86 - 98.18	6	0.93

Costos del Parasitismo del tordo sobre el hornero

Solamente 11/226 (4.9%) huevos de hornero fueron perforados como resultado de las picaduras de los tordos en 9 de 90 nidos (10.0%). En 7/9 nidos fue picado un solo huevo y en 2/9 dos huevos. Los huevos picados fueron rechazados (n= 6), abandonados junto con el resto de la nidada (n= 2), aceptados e incubados (n= 2), o depredados (n= 1). Además, fueron picados 5 de 46 huevos de tordo puestos en nidos de hornero (11.9%), dos de ellos en el mismo nido y otro junto con un huevo de hornero. Estos huevos fueron

rechazados (n= 2), aceptados e incubados (n= 1), o destruidos cuando cayó el nido (n= 2). Las nidadas parasitadas tuvieron más huevos de hornero picados (parasitadas= 7/31, no parasitadas= 2/59; GLM binomial p= 0.045) y perdieron más huevos de hornero (parasitadas= 6/13, no parasitadas= 2/19; GLM binomial p= 0.033) que las no parasitadas (Fig. 9).

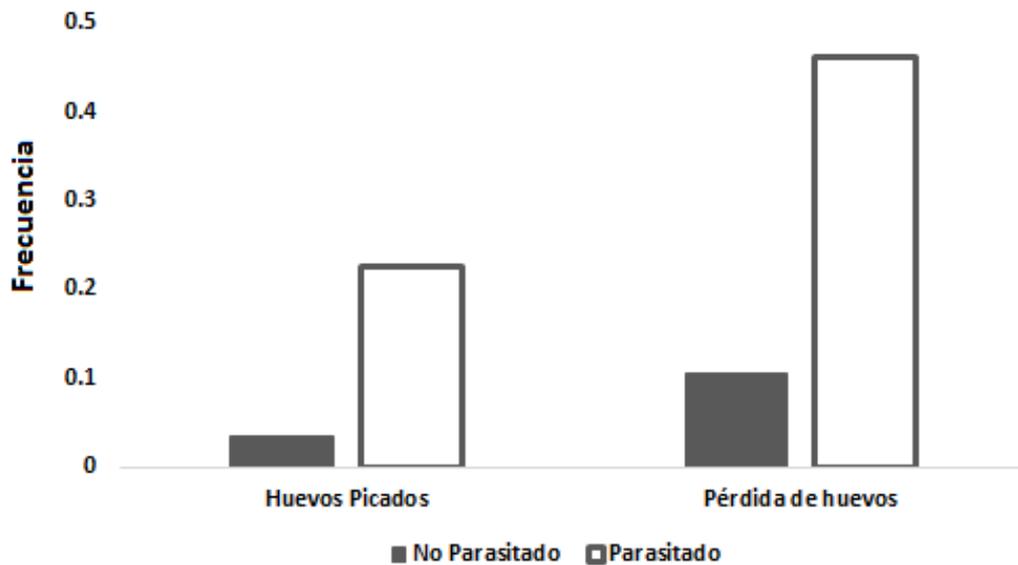


Figura 9. Frecuencia de nidadas de hornero parasitadas y no parasitadas por tordos con huevos picados y con pérdida de huevos. Ambas variables mostraron diferencias significativas. Barras rellenas: nidadas no parasitadas, Barras vacías: nidadas parasitadas.

Uso de la Comunidad de Hospedadores por parte de *Molothrus bonariensis*

Objetivo

- Caracterizar el uso de la comunidad de hospedadores por parte del tordo.

Objetivos Específicos

- Descripción de las nidadas de otras aves hospedadoras del tordo (calandria, zorzal, sabiá y chingolo).
- Describir el modo en que ocurre el parasitismo del tordo sobre estas especies en el sitio de estudio.
- Comparar intensidad y frecuencia de parasitismo en estos hospedadores con las del hornero.
- Comparar el tamaño de los huevos de tordo puestos en nidos de estos hospedadores con los puestos en nidos de hornero.

Métodos Específicos

Búsqueda y Monitoreo de Nidos de Otras Especies Hospedadoras del Tordo

A partir de octubre de 2011 y 2012 se realizó la búsqueda de nidos de otras especies reportadas como hospedadoras de tordo: calandria común (*Mimus saturninus* – de aquí en más “calandria”), zorzal (*Turdus rufiventris*), sabiá (*Turdus amaurochalinus*) y chingolo (*Zonotrichia capensis*) (Fig. 10). Los nidos de calandria fueron encontrados siguiendo claves comportamentales y buscando en árboles nativos (Talas – *Celtis tala*, Coronillas – *Scutia buxifolia*, y Molles – *Schinus longifolius*) dentro de sus territorios. Los nidos de ambas especies de *Turdus* fueron encontrados buscando activamente en sitios potenciales, principalmente arboledas de especies introducidas (Ligustro – *Ligustrum lucidum* y Madreselva – *Lonicera japonica*), en árboles frutales y en los mismos árboles utilizados por calandria. El chingolo nidifica sobre o cerca del suelo, por lo que sus nidos fueron encontrados luego de que las aves volaran desde los mismos al pasar cerca de ellos o encontrados mientras se buscaban los nidos de las otras especies. Una vez hallados, cada nido fue marcado con un código indicando especie, año y número.



Figura 10. Otros hospedadores del tordo monitoreados en el área de estudio. **a)** *Mimus saturninus* (calandria). **b)** *Turdus rufiventris* (zorzal). **c)** *Turdus amaurochalinus* (sabiá). **d)** *Zonotrichia capensis* (chingolo).

Los huevos de los hospedadores y el parásito fueron individualizados, medidos en ancho y largo y pesados. Cada uno se inspeccionó por picaduras y se registró el morfo al que pertenecían los de tordo. La fecha del inicio de puesta fue calculada de la misma manera que para el hornero, teniendo en cuenta que estas especies ponen un huevo por día y que la incubación de la calandria dura 13-15 días, la del zorzal 13 días, la del sabiá 11-14 días, y la del chingolo 13 días (Astié y Reboreda, 2009).

Los datos de parasitismo de estos nidos se compararon con los de hornero para determinar si existen diferencias en la frecuencia e intensidad de parasitismo y entre los tamaños de los huevos parásitos en nidos de hornero y otros hospedadores. En estas especies (salvo el hornero) la frecuencia e intensidad de parasitismo fue calculada considerando todos los nidos porque el tamaño de muestra de nidos encontrados durante o antes de la puesta fue pequeño.

Estadística

Las frecuencias de parasitismo entre diferentes hospedadores se compararon con un GLM de distribución binomial, considerando al hospedador como variable independiente y si el nido fue parasitado/no-parasitado (marcado como 1 o 0) como variable de respuesta. La intensidad de parasitismo entre diferentes hospedadores se comparó con el test de Kruskal-Wallis considerando al hospedador como variable independiente y el número de huevos de tordo como variable dependiente. El mismo test se utilizó para detectar diferencias en los tamaños de huevos de tordo puestos en diferentes hospedadores por la falta de normalidad de los datos.

Resultados

Nidadas de Otros Hospedadores

Se encontraron 87 nidos de otros hospedadores de tordo en el sitio de estudio: 42 nidos de calandria (20 en 2011 y 22 en 2012), 17 de zorzal (10 en 2011 y 7 en 2012), 11 de sabiá (6 en 2011 y 5 en 2012), y 13 de chingolo (6 en 2011 y 7 en 2012). La ubicación de los nidos en el predio de estudio se muestra en la Figura 11.

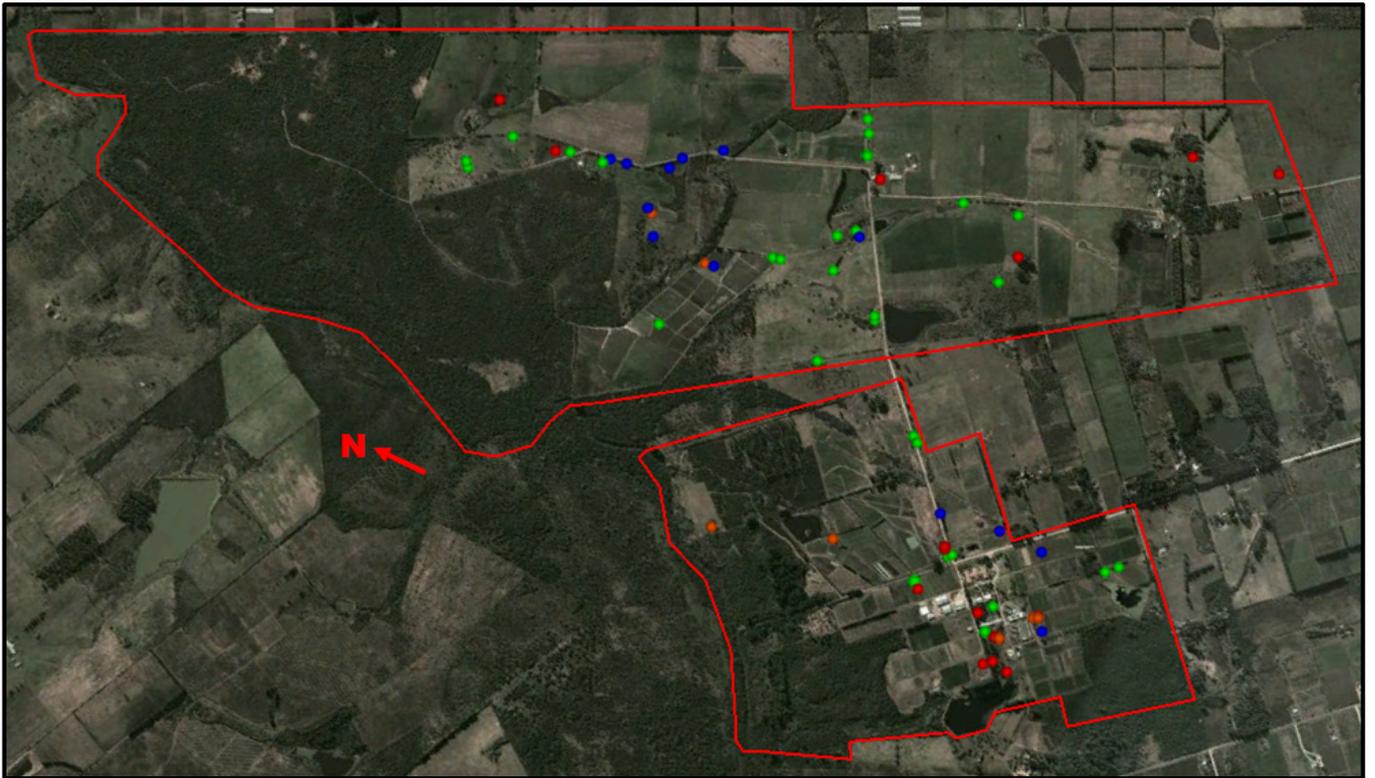


Figura 11. Foto satelital del sitio de estudio mostrando la ubicación de los nidos de calandria (Verde), zorzal (Rojo), sabiá (Naranja) y chingolo (Azul) en 2011 y 2012.

La fecha de puesta de las calandrias varió entre el 30 de setiembre y el 11 de diciembre, la de los zorzales entre el 13 de octubre y el 24 de noviembre, la de los sabiás entre el 21 de octubre y el 14 de diciembre, y la de los chingolos entre el 9 de octubre y el 17 de noviembre (Fig. 12).

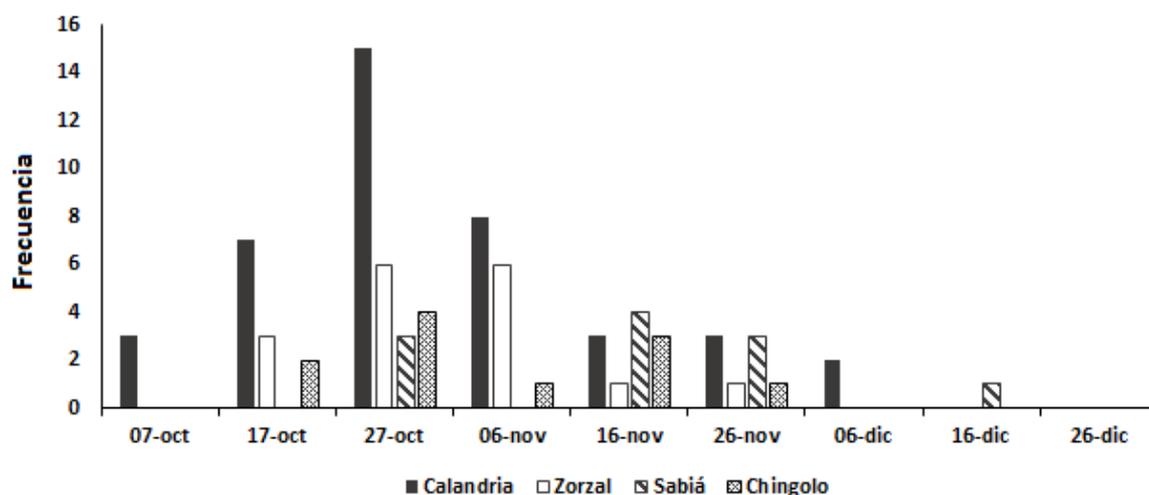


Figura 12. Fechas del comienzo de puesta de calandria (verde), zorzal (rojo), sabiá (naranja), y chingolo (azul) en intervalos de 10 días en los años 2011 y 2012.

La cantidad de nidos y huevos encontrados para cada especie se detalla en la Tabla 4, así como el rango de huevos y los tamaños de nidada. Las medidas morfométricas y peso de los huevos de estas especies se muestran en la Tabla 5.

Tabla 4. Cantidad de nidos y huevos encontrados y tamaños de nidadas de cuatro hospedadores del tordo: calandria, zorzal, sabiá y chingolo. El tamaño de puesta se presenta como media \pm desvío (n).

	Calandria	Zorzal	Sabiá	Chingolo
Nidos	42	17	11	13
Huevos	93	49	23	40
Tamaño de puesta	2.70 \pm 0.87 (37)	3.00 \pm 0.69 (17)	2.45 \pm 0.66 (11)	3.08 \pm 1.07 (13)
Rango	1-4	1-4	1-3	1-5

Tabla 5. Medidas de los huevos de cuatro hospedadores del tordo: calandria, zorzal, sabiá y chingolo. Los datos se presentan como media \pm desvío estándar, rango, y tamaño de muestra (número de nidos/número de huevos).

	Largo (mm)			Ancho (mm)			Peso (p)		
	Media	Rango	n	Media	Rango	n	Media	Rango	n
Calandria	28.02 \pm 1.34	25.18 – 32.22	33/87	20.70 \pm 0.55	18.72 – 22.86	33/87	6.12 \pm 0.59	4.8 – 7.2	9/22
Zorzal	30.00 \pm 1.24	26.18 – 31.16	17/49	21.18 \pm 0.64	20.35 – 22.86	17/48	7.00 \pm 0.35	6.5 – 8.2	5/15
Sabiá	27.93 \pm 1.18	25.18 – 30.48	10/23	20.62 \pm 0.52	19.36 – 21.62	10/23	5.97 \pm 0.47	5.2 – 6.9	3/9
Chingolo	19.86 \pm 1.59	16.26 – 22.34	12/38	14.95 \pm 0.79	12.82 – 16.04	12/38	2.46 \pm 0.21	2.1 – 2.8	6/19

Parasitismo del Tordo Sobre otros Hospedadores

Se registró parasitismo en cuatro hospedadores además del hornero: fueron parasitadas 30/42 nidadas de calandria, 5/17 de zorzal, 3/11 de sabiá y 1/13 de chingolo. Se hallaron 54 huevos de tordo en estas especies: 36 en nidos de calandria, 9 en nidos de zorzal, 3 nidos de sabiá, y 2 en 1 nido de chingolo. La frecuencia de parasitismo por lo tanto fue de 70.3% en calandria, 29.4% en zorzal, 27.3% en sabiá, y 7.7% en chingolo. La intensidad de parasitismo fue de 1.2 ± 0.4 (media \pm desviación estándar, $n=42$, rango 1-2) huevos de tordo por nido parasitado en calandria, 1.4 ± 0.8 ($n=17$, rango 1-3) en zorzal, 1.0 ± 0.0 ($n=3$) en sabiá y 2.0 ± 0.0 en chingolo. Estas frecuencias e intensidades de parasitismo no fueron calculadas en base a nidadas halladas solamente antes o durante la puesta debido a un tamaño de muestra pequeño, por lo que se consideraron todas las nidadas encontradas. Solamente 3 de los 54 huevos de tordo fueron immaculados (5.6%), dos de ellos fueron encontrados en nidos de calandria y uno en un nido de zorzal. En total, incluyendo los huevos encontrados en nidos de hornero, 9 de 105 fueron immaculados (8.6%).

El primer huevo de tordo fue encontrado el 30 de setiembre en un nido de calandria, y los más tardíos el 21 de diciembre en nidos de calandria y de chingolo. Las fechas en que se encontraron los huevos de tordo en los diferentes hospedadores pueden verse en la Figura 13.

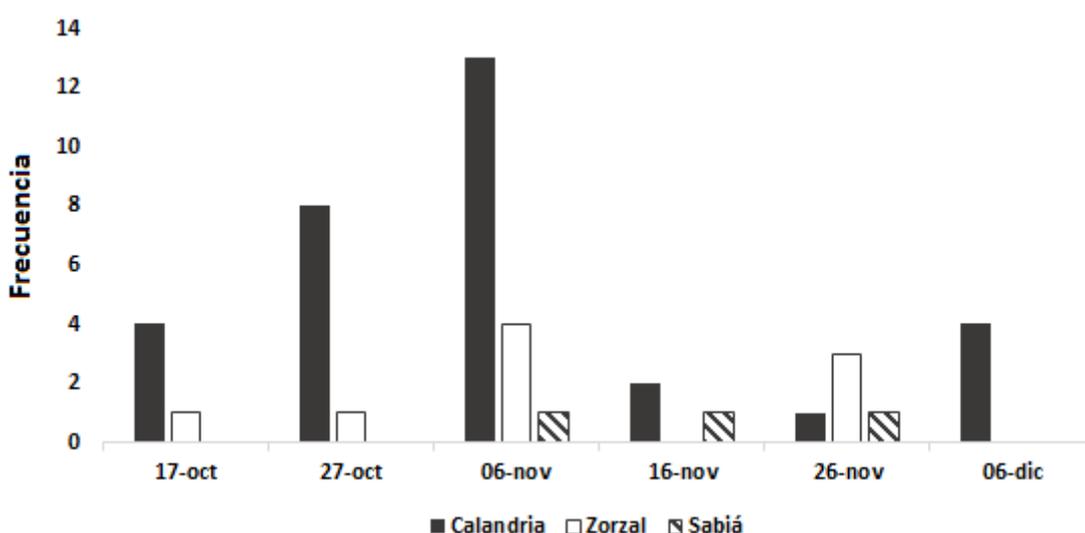


Figura 13. Fechas en que se encontraron los huevos de tordo en nidos de calandria (verde), zorzal (rojo), sabiá (naranja), y chingolo (azul) en intervalos de 10 días.

Considerando todos los hospedadores exceptuando el hornero, solamente 10 de 201 huevos fueron picados por tordos (5.0%), los huevos picados aparecieron en 10 de

72 nidadas (13.9%). Los hospedadores que recibieron picaduras fueron la calandria en 9 de 88 huevos (10.2%) en 9 de 34 nidadas (26.5%) y el sabiá en 1 de 25 huevos (4.0%) en 10 nidadas (10.0%). Solamente 1 de 39 huevos de tordo fue picado (2.6%) en un nido de calandria, junto con un huevo picado de este hospedador, por lo que la cantidad de nidadas con huevos de tordo picados fue de 1 en 32 (3.1%). La cantidad de huevos tenidos en cuenta para estos análisis es menor a la cantidad total de huevos porque no todos pudieron ser asignados con certeza a las categorías picado/no picado.

Parasitismo del Tordo sobre el Hornero en Comparación con Otros Hospedadores

Las frecuencias de parasitismo del tordo difirieron de manera significativa entre hospedadores. La especie parasitada más asiduamente fue la calandria, cuya frecuencia de parasitismo mostró diferencias significativas frente al resto (GLM binomial: $p < 0.001$ vs hornero, $p < 0.05$ vs zorzal, $p < 0.05$ vs sabiá, $p < 0.001$ vs chingolo). El parasitismo sobre el hornero fue más frecuente que sobre el chingolo ($p < 0.05$), contrariamente no se encontraron diferencias entre el primero y las dos especies de *Turdus*. El parasitismo entre ambos *Turdus*, y de éstos con el chingolo fue similar. La intensidad de parasitismo no mostró resultados disímiles entre especies, excepto entre hornero y calandria (Kruskal-Wallis $p < 0.05$). La Tabla 6 muestra las frecuencias e intensidades de parasitismo así como las agrupaciones arrojadas por los test estadísticos según las diferencias entre especies.

Tabla 6. Frecuencia e intensidad de parasitismo en diferentes hospedadores del tordo. Entre paréntesis se muestra la cantidad de nidadas analizadas en cada caso. Las letras indican los grupos que se diferencian significativamente según un GLM binomial (frecuencia) y el test de Kruskal-Wallis (intensidad).

	Frecuencia			Intensidad		
Calandria	71.4% (42)	A		1.19 (30)	A	
Hornero	44.2 % (34)	B		1.73 (15)	B	
Zorzal	29.4% (17)	B	C	1.4 (5)	A	B
Sabiá	27.3% (11)	B	C	1 (3)	A	B
Chingolo	7.7% (13)		C	2 (1)	A	B

Tamaños de Huevos de Tordo en Diferentes Hospedadores

Las medidas de los huevos de tordo en diferentes hospedadores se muestran en la Tabla 7. La distribución de tallas del largo de huevos de tordo tuvo distribución normal (Shapiro-Wilk $p = 0.26$) (Fig. 14-a). En el caso del ancho de los huevos la distribución

difirió significativamente de una normal ($p < 0.001$), estas tallas presentaron una distribución bimodal, con un pico mayor entre los 20.25 – 21.00 mm, y un pico menor entre los 18.75 – 19.00 mm (Fig. 14-b).

Tabla 7. Medidas de huevos de tordo encontrados en nidos de diferentes hospedadores. “Otros hosp.” agrupa todas las especies excepto el hornero. Las medidas se presentan como media \pm desvío.

	Largo (mm)			Ancho (mm)		
	Media	n	Rango	Media	n	Rango
Calandria	24.27 \pm 1.08	35	22.2 - 28.07	19.98 \pm 1.14	35	16.47 - 22.52
Zorzal	23.68 \pm 0.57	8	22.86 - 24.52	20.19 \pm 0.68	9	18.69 - 20.97
Sabiá	23.45 \pm 0.52	3	22.84 - 24.12	19.93 \pm 0.81	3	18.87 - 20.82
Chingolo	24.08 \pm 0.33	2	23.75 - 24.4	20.33 \pm 0.43	2	19.90 - 20.76
Hornero	25.03 \pm 0.96	50	23.02 – 27.46	20.46 \pm 0.70	51	18.58 - 21.72
Otros hosp.	24.11 \pm 1.00	48	22.2 - 28.07	20.03 \pm 1.03	49	16.47 - 22.52

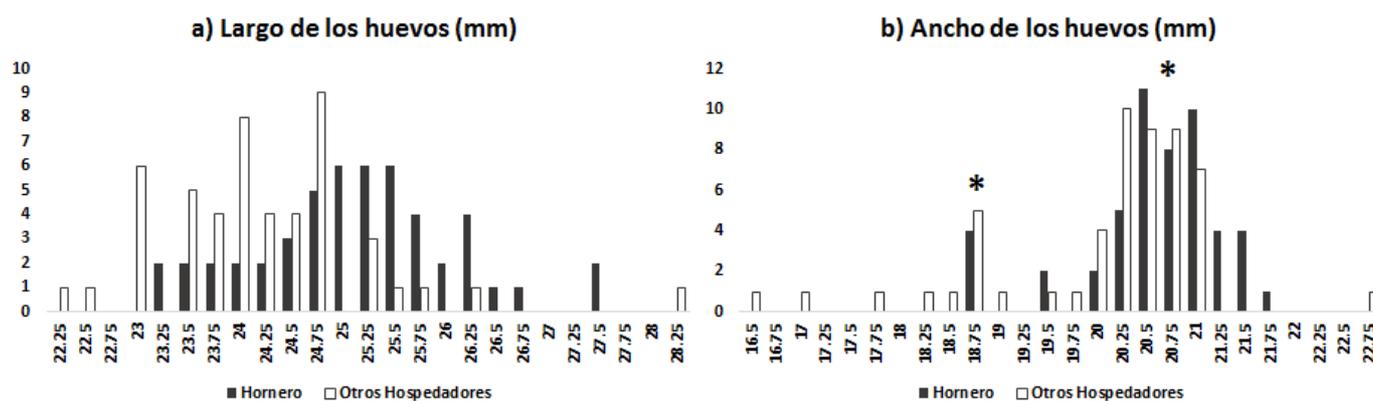


Figura 14. Distribución de tallas de los huevos de tordo encontrados en nidos de hornero y de otros hospedadores (calandria, zorzal, sabiá y chingolo). Barras abiertas: nidos de hornero, barras sombreadas: nidos de otros hospedadores. **a)** Largo de los huevos. **b)** Ancho de los huevos, los asteriscos marcan los dos picos presentados por la distribución bimodal.

Los huevos de tordos puestos en nidos de distintos hospedadores mostraron diferencias significativas en sus tamaños. Los huevos parásitos encontrados en nidos del género *Turdus* presentaron tamaños similares entre especies, por lo que se agruparon; los encontrados en nidos de chingolo quedaron fuera del análisis por presentar un número bajo de muestra ($n = 2$), pero sí se incluyeron en el total de “otros hospedadores”.

Los huevos de tordo encontrados en nidos de hornero fueron más largos (Kruskal-Wallis $p < 0.001$) y más anchos ($p < 0.01$) que los encontrados en los de otros hospedadores en su conjunto. Además fueron más grandes que los encontrados solamente en nidos de calandria (largo $p < 0.001$; ancho $p < 0.01$), y más largos que los puestos en nidos de *Turdus spp.* ($p < 0.001$) aunque no difirieron en ancho de éstos ($p = 0.21$).

Los huevos de tordo aceptados por los horneros mostraron las mismas diferencias: fueron más grandes que los encontrados en nidos de otros hospedadores agrupados (largo $p < 0.001$; ancho $p < 0.05$) y de calandria (largo $p < 0.002$; ancho $p < 0.05$), y fueron más largos que los hallados en nidos de *Turdus spp.* ($p < 0.001$) pero no difirieron en su ancho ($p = 0.20$).

Contrariamente, los rechazados por los horneros no difirieron en tamaño de aquellos encontrados en nidos de otros hospedadores en su conjunto (largo $p = 0.23$; ancho $p = 0.09$) ni por separado (hornero vs calandria: largo $p = 0.51$; ancho $p = 0.06$; hornero vs *Turdus spp.*: ancho $p = 0.35$), aunque fueron más largos que los encontrados en nidos de *Turdus spp.* ($p < 0.05$). Un resumen de estos resultados se puede ver en la Tabla 8.

Tabla 8. Media y desvío estándar del largo y ancho de huevos de tordo puestos en nidos de diferentes hospedadores. Entre paréntesis se muestra la cantidad de nidadas analizadas en cada caso. Las letras indican los grupos que se diferencian significativamente según el test de Kruskal-Wallis. Se muestran medidas de huevos encontrados en todos los nidos de hornero así como aquellos aceptados y rechazados por ellos. “Otros Hosp.” agrupa todos los huevos de tordo encontrados en nidos de cualquier hospedador excepto hornero. *Turdus spp.* incluye huevos de tordo encontrados en nidos de zorzal y sabiá.

	Largo (mm)		Ancho (mm)	
Hornero	25.03 ± 0.96 (50)	A	20.46 ± 0.70 (51)	A
Hor. Acep.	25.17 ± 0.81 (23)	A	20.46 ± 0.57 (23)	A
Hor. Rech.	24.58 ± 0.70 (6)	A B	20.68 ± 0.44 (7)	A B
Otros Hosp.	24.06 ± 1.00 (48)	B C	19.94 ± 1.07 (49)	B
Calandria	24.27 ± 1.08 (35)	B C	19.98 ± 1.14 (35)	B
<i>Turdus spp.</i>	23.53 ± 0.57 (11)	C	19.78 ± 0.98 (12)	A B

5

Experimentos de Parasitismo Artificial

Mecanismos de Rechazo de Huevos Parásitos

Objetivo

- Determinar experimentalmente el mecanismo de rechazo de huevos por parte del hornero.

Objetivos Específicos

- Determinar experimentalmente si los horneros utilizan el tamaño de los huevos como clave de discriminación.
- Determinar experimentalmente si el rechazo de huevos parásitos por parte del hornero requiere la comparación del huevo parásito con sus propios huevos para poder discriminarlos.
- Estudiar cuál atributo morfológico de los huevos de tordo naturales explica mejor el rechazo.

Métodos Específicos

Experimentos de Parasitismo Artificial

Se realizaron dos experimentos de parasitismo artificial para determinar el mecanismo de rechazo utilizado por el hospedador que consistieron en la puesta de un huevo artificial de yeso en nidos activos de hornero durante la puesta o la incubación (Fig. 15). Los huevos artificiales se construyeron en moldes de silicona y luego se les aplicó una capa de barniz (Mason y Rothstein, 1986; De la Colina et al., 2012). Se hicieron huevos de yeso de tres tamaños que simulaban:

- 1) Huevos pequeños de tordo (TPe), cercanos al tamaño medio de las poblaciones de Buenos Aires (Fraga, 1985; Sackmann y Reboveda, 2003; Tuero et al., 2012b):

Largo: 22.47 ± 0.43 mm

Ancho: 17.78 ± 0.63 mm

- 2) Huevos grandes de tordo (TGr), cercanos al tamaño medio de las poblaciones de Uruguay (Mason y Rothstein, 1986):

Largo: 24.28 ± 0.24 mm

Ancho: 20.34 ± 0.21 mm

- 3) Huevos de hornero (Hor):

Largo: 27.59 ± 0.26 mm

Ancho: 21.03 ± 0.35 mm

Los huevos tamaño Hor fueron utilizados como tratamiento control. Ya que todos los huevos eran blancos immaculados las únicas diferencias entre ellos fueron sus tamaños. Los huevos de yeso fueron estadísticamente diferentes entre sí en ancho y largo (Kruskal-Wallis $p < 0.001$ para todas las comparaciones). El ancho y largo de los huevos artificiales tipo TPe y TGr cayeron dentro del rango de lo registrado para huevos naturales de tordo hallados en el sitio de estudio, y los de tamaño Hor dentro del rango de los huevos de hornero, por lo que sus tamaños están dentro de la variación natural encontrada en el sitio de estudio.



Figura 15. Huevo artificial de yeso previo a un experimento de parasitismo artificial en un nido de hornero.

Experimento I – Tamaño como Clave Discriminatoria.

Objetivo: Determinar si el tamaño de los huevos es un atributo que los horneros utilizan como clave para rechazar huevos parásitos.

Hipótesis Específica: Los horneros discriminan los huevos propios de los parásitos usando como clave su tamaño, y rechazan los más pequeños.

En este experimento se realizaron tres tratamientos (Fig. 16) que consistieron en agregar un huevo de yeso en nidadas naturales de hornero, utilizando tres tamaños diferentes según el tratamiento:

- 1) Agregado de un huevo de yeso tamaño tordo pequeño (TPe) a la nidada de hornero.
- 2) Agregado de un huevo de yeso tamaño tordo grande (TGr) a la nidada de hornero.
- 3) Agregado de un huevo de yeso tamaño hornero (Hor) a la nidada de hornero como control.

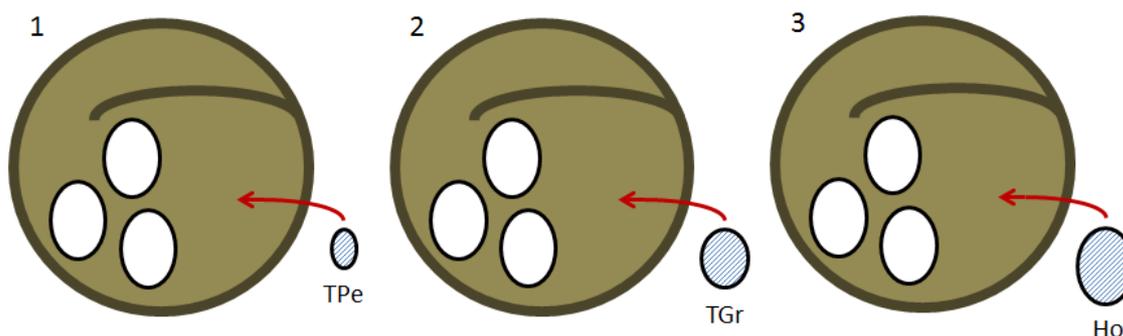


Figura 16. Diagrama del Experimento I mostrando los 3 tratamientos. 1 – Agregado de un huevo de yeso del tamaño de un huevo pequeño de tordo (TPe). 2 – Agregado de un huevo de yeso tamaño del tamaño de un huevo grande de tordo (TGr). 3 – Agregado de un huevo de yeso del tamaño de un huevo de hornero como control (Hor).

Para cada tratamiento se realizaron 10 réplicas en nidos diferentes ($n=30$). A los cinco días se registró si el huevo artificial había sido rechazado o aceptado por la pareja de horneros (Mason y Rothstein, 1986). Se consideraron rechazados todos los huevos que desaparecieron de la cámara de incubación (incluyendo los encontrados en la entrada del nido) y aceptados los que permanecieron en la nidada. Se compararon las tasas de rechazo entre tratamientos para determinar diferencias.

Predicciones del Experimento I

Acorde a la hipótesis específica planteada, se predice el rechazo de huevos en el tratamiento 1 (TPe), aceptación de huevos en el tratamiento 3 (Hor), y rechazo de huevos en tratamiento el 2 (TGr) dependiendo del tamaño umbral requerido para rechazar.

Experimento II – Rechazo por Comparación con Huevos Propios.

Objetivo: Determinar si los horneros necesitan comparar los huevos parásito con los propios para poder discriminar entre ellos.

Hipótesis Específica: este experimento intenta diferenciar entre dos hipótesis contrastantes: 1) Los horneros rechazan huevos parásitos por comparación con los huevos de su nidada; y 2) Los horneros rechazan huevos parásitos utilizando un templado (“imagen mental previa”) de cómo son sus propios huevos y rechazan aquellos huevos que difieren de esta imagen.

El experimento se basó en dos tratamientos (Fig. 17), en que se utilizaron huevos artificiales tamaño tordo pequeño (TPe). El primer tratamiento permitió a las aves comparar el huevo parásito en simultáneo con los huevos propios, mientras que el segundo negó la posibilidad de comparar. El primer tratamiento corresponde al tratamiento 1 del experimento anterior (experimento I), donde fue agregado un huevo artificial tamaño TPe a nidadas de hornero. Por su parte, el segundo tratamiento se realizó luego de la puesta del primer huevo de hornero el cual fue retirado del nido, y consistió en el agregado de dos huevos de yeso tamaño tordo pequeño (TPe), uno de ellos para reemplazar el extraído y el otro para simular el parasitismo. El hospedador por lo tanto encuentra dos huevos de yeso del mismo tamaño pero más pequeños que el propio, lo que no le permite comparar el huevo “parásito” con los suyos. Por lo tanto, los tratamientos utilizados fueron:

- 1) Agregado de un huevo de yeso tamaño tordo pequeño a la nidada de hornero (TPe). Corresponde al tratamiento 1 del experimento anterior (experimento I).
- 2) Sustitución del primer huevo de la nidada de hornero por dos huevos de yeso tamaño tordo pequeño (2TPe).

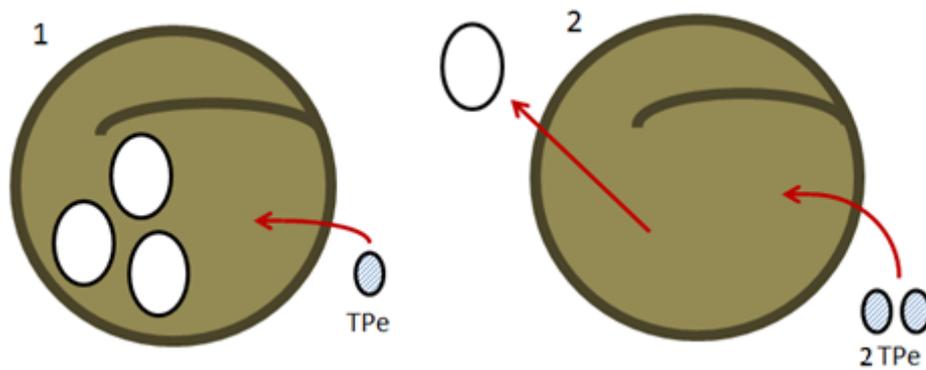


Figura 17. Diagrama del Experimento II mostrando los 2 tratamientos. 1 – Agregado de un huevo de yeso del tamaño de un huevo pequeño de tordo (TPe). 2 – Sustitución del primero huevo de hornero por dos huevos de yeso del tamaño de un huevo pequeño de tordo (2TPe).

Se utilizaron 10 nidos para cada tratamiento. El segundo duró un día (mientras que el primer tratamiento duró cinco días) porque al día siguiente los horneros ya habrían puesto el segundo huevo y así tendrían un huevo propio con el que comparar tamaños.

Predicciones del Experimento II

Si los horneros rechazan el huevo parásito por comparación con los presentes en la nidada, rechazarán el huevo parásito en el tratamiento 1, pero no rechazarán ningún huevo en el tratamiento 2.

Si los horneros utilizan un templado y no necesitan comparar rechazarán el huevo parásito en el tratamiento 1 y ambos huevos en el tratamiento 2.

Criterio de Rechazo

Como forma de estudiar qué atributo del tamaño de los huevos utilizan los horneros para discriminar entre un huevo parásito y uno propio, se definió el “criterio de rechazo” como la medida o combinación de medidas de los huevos naturales y artificiales que mejor explican esta conducta. Para ello se compararon diferentes medidas entre huevos rechazados y aceptados por horneros, para determinar si existieron diferencias entre ambos grupos. Las medidas comparadas fueron:

largo, ancho y volumen **absoluto** del huevo parásito (mm)

largo, ancho y volumen **relativo** del huevo parásito al huevo de hornero más corto, más angosto y menos voluminoso (respectivamente) de la nidada de hornero en que fue puesto (%).

Se eligió el huevo más corto, el más angosto y el menos voluminoso de cada nidada porque son los más pequeños que los horneros deben aceptar para no rechazar huevos propios (i.e. los más cercanos al umbral de rechazo). Este análisis se realizó independientemente para huevos naturales de tordo por un lado y para los utilizados en el

Experimento I por otro, y luego se analizaron conjuntamente en un modelo combinado para explorar la respuesta en la variabilidad total de los huevos aceptados y rechazados.

Estadística

Los resultados de los experimentos fueron analizados con el test de Fisher para comparar la frecuencia de rechazo entre tratamientos.

Se estudió el ajuste de las seis medidas de los huevos a una regresión logística para establecer si eran buenas predictoras de los rechazos, con cada medida como variable independiente y rechazo (1) o aceptación (0) del huevo como variable dependiente.

Para determinar si el criterio de rechazo correspondía al largo, al ancho o su interacción, y a medidas absolutas o relativas, se utilizó la función BestGLM de familia binomial. A este análisis se lo alimenta con un set de variables y el mismo resuelve cuál de estas variables o combinación de variables influyen en el rechazo de los huevos, resultando en un “mejor modelo” definido por el AIC más bajo. El análisis se corrió para las siguientes variables pareadas:

Largo y Ancho Absoluto

Largo y Ancho Relativo

Largo Absoluto y Relativo

Ancho Absoluto y Relativo

La variable de respuesta fue el rechazo (1) o no-rechazo (0) del huevo parásito, en función de las medidas de los huevos.

Resultados

Experimento I

Los horneros rechazaron todos los huevos de yeso tamaño TPe, rechazaron 4 y aceptaron 6 huevos de yeso tamaño TGr, y rechazaron 2 y aceptaron 8 huevos de yeso tamaño Hor. El test de Fisher muestra diferencias significativas en las tasas de rechazo de huevos TPe vs huevos TGr y Hor pero no hubo diferencias significativas entre las tasas de rechazo de TGr y Hor (Tabla 9).

Tabla 9. Cantidad de huevos de yeso rechazados y aceptados por hornero en el Experimento 1 de parasitismo artificial. A la derecha se muestran los resultados del test de Fisher. TPe: huevos artificiales tamaño huevo pequeño de tordo, TGr: huevos artificiales tamaño huevo grande de tordo, Hor: huevos artificiales tamaño huevo de hornero (control). Las letras indican los grupos que se diferencian significativamente según el test de Fisher.

Tratamiento	Rechazados	Aceptados		Test de Fisher
TPe	10	0	A	TPe VS TGr p< 0.05
TGr	4	6	B	TPe VS Hor P< 0.001
Hor	2	8	B	TGr VS Hor p= 0.63

Experimento II

Al ser el tratamiento 1 el mismo que el primer tratamiento del experimento anterior, se tiene constancia que fueron rechazados los 10 huevos de yeso. En el tratamiento 2 los horneros también rechazaron en 10 oportunidades, aunque en 9/10 casos rechazaron ambos huevos y en 1/10 casos rechazaron uno y aceptaron el otro. El test de Fisher muestra que no hubo diferencias en las tasas de rechazo de huevos de yeso entre el tratamiento 1 y el tratamiento 2 (Tabla 10).

Tabla 10. Cantidad de huevos de yeso rechazados y aceptados por hornero en el Experimento 2 de parasitismo artificial según el tratamiento. A la derecha se muestran los resultados del test de Fisher. TPe: huevos artificiales tamaño huevo pequeño de tordo. Las letras indican los grupos que se diferencian significativamente según el test de Fisher.

Tratamiento	Rechazo	No Rechazo		Test de Fisher
Agregado de 1 TPe	10	0	A	TPe VS 2TPe p=1.00
Sustitución por 2 TPe	10	0	A	

Criterio de rechazo

Todas las variables ajustaron una regresión logística para huevos artificiales y artificiales + naturales combinados, sin embargo ninguna lo hizo para huevos naturales (Tabla 11). Esto indica que en huevos artificiales y el modelo combinado la probabilidad de rechazo disminuye a medida que aumenta el tamaño de los huevos. En la Figura 18 se muestran las regresiones correspondientes al rechazo de huevos en función del largo y ancho absoluto en el modelo combinado.

Tabla 11. Se muestra la significancia (p-valor) de las regresiones logísticas sobre huevos de tordo naturales, artificiales y combinados aceptados o rechazados. El asterisco indica cuáles ajustaron significativamente.

Medida	Huevos			
	Artificiales	Naturales	Combinado	
Absolutos	Largo	<0.01*	0.13	<0.001*
	Ancho	<0.05*	0.33	<0.01*
	Volumen	<0.01*	1.00	<0.05*
Relativos	Largo	<0.01*	0.79	<0.05*
	Ancho	0.01*	0.75	<0.01*
	Volumen	<0.01*	0.95	<0.01*

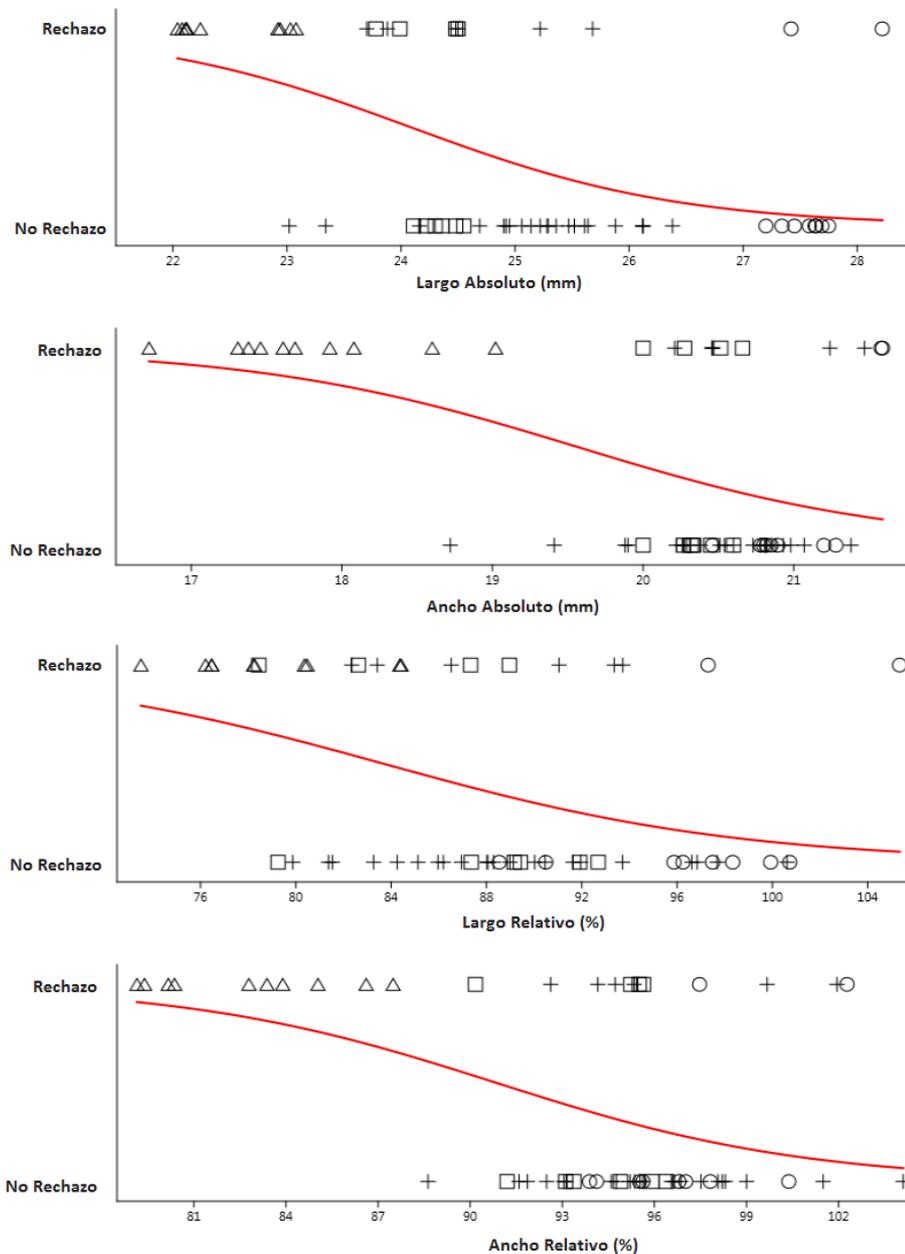


Figura 18. Regresiones logísticas de la probabilidad de rechazo de huevos de tordo naturales y artificiales según sus largos y anchos absolutos y relativos. Círculo: huevos artificiales tamaño Hor, Cuadrado: tamaño TGr, Triángulo: tamaño TPe, Cruz: huevos de tordo naturales.

Dado que los datos para huevos naturales no ajustan a una regresión logística, se excluyeron del análisis con Best GLM. Dicho análisis no fue capaz de resolver qué atributo del tamaño explicó mejor los rechazos (i.e., no hubo diferencias en AIC mayores a 2) para cada set de variables. En la Tabla 12 se muestran los resultados del análisis con los valores de AIC correspondientes a cada modelo.

Tabla 12. Modelos resultantes del análisis BestGLM binomial para rechazos de huevos artificiales. Se muestran las variables alimentadas al análisis (columna “Variables”) y cuáles de éstas fueron consideradas en cada modelo. Cada fila representa un modelo, donde “TRUE” indica que la variable fue considerada en el modelo y “F” que fue excluida. A la derecha se indica el AIC de cada modelo.

Variables	Absoluto		Relativo		AIC
	Largo	Ancho	Largo	Ancho	
Largo y Ancho Absoluto	F	TRUE	-	-	30.52
	TRUE	F	-	-	31.27
	TRUE	TRUE	-	-	31.8
Largo y Ancho Relativo	-	-	F	TRUE	31.68
	-	-	TRUE	TRUE	32.72
	-	-	TRUE	F	32.87
Largo Absoluto y Relativo	TRUE	-	F	-	31.27
	F	-	TRUE	-	32.87
	TRUE	-	TRUE	-	33.06
Ancho Absoluto y Relativo	-	TRUE	-	F	30.53
	-	F	-	TRUE	31.68
	-	TRUE	-	TRUE	32.52

Comportamiento de Rechazo y Sexo que Rechaza

Objetivo

- Determinar el comportamiento y los tiempos implicados en el rechazo de huevos parásitos por parte del hornero.

Objetivos Específicos

- Caracterizar el comportamiento que lleva al rechazo mediante filmaciones de los experimentos.
- Determinar el sexo responsable del rechazo de los huevos parásitos.

Métodos específicos

Captura de los Miembros de la Pareja Reproductiva de Hornero

Se capturaron los individuos de las parejas reproductivas utilizando una red circular puesta a la entrada del nido cuando los individuos estaban dentro (Fig. 19-a). Una vez capturada el ave se le colocaron dos anillos en cada pata, uno de metal numerado y tres de plástico de diferentes colores en una combinación de color y posición única (Fig. 19-b). Adicionalmente, los pichones encontrados en los nidos se identificaron inicialmente con una combinación única de marcas de tinta indeleble en el pico y tarsos. Cuando ya tuvieron plumas, a partir de los 16-17 días (Fraga, 1980), fueron individualizados con anillos al igual que los adultos. El objetivo de marcar pichones fue recapturarlos en años siguientes cuando ya hubieran madurado sexualmente y formado parejas reproductivas.



Figura 19. a) Red colocada en la entrada de un nido de hornero para capturar al individuo que se encuentra dentro. b) Adulto de hornero anillado.

Se tomaron muestras de sangre (30-50 μ l) de adultos y pichones mediante la punción de la vena braquial para determinar el sexo de los individuos (Fig. 20). Las muestras fueron colectadas en tubos capilares heparinizados, disueltas en 500 μ l de buffer de lisis (100mM Tris pH8, 10 mM NaCl, 100mM EDTA, 2% SDS) y mantenidas a temperatura ambiente hasta su análisis.



Figura 20. Proceso de obtención de sangre por punción de la vena braquial en un pichón de hornero.

En individuos adultos se registraron medidas morfométricas (Fig. 21-a) de ambos tarsos, culmen, culmen expuesto, alto del pico y ancho del pico (ambas a la altura de las narinas). Para determinar si existen restricciones en el tamaño de huevo que son capaces de sujetar se midió la apertura máxima del pico introduciendo el calibre en la punta del pico y abriéndolo hasta que comenzaba a tener resistencia o zafaba hacia afuera por la curvatura del mismo. Además, se registró el peso corporal de cada individuo (Fig. 21-b). Luego de las mediciones el ave fue liberada en el mismo territorio donde fue capturada y en años subsiguientes se registraron las recapturas. Los individuos se manipularon siguiendo los lineamientos para el uso de aves silvestres en investigación propuestos por

Fair et al. (2010) y los aprobados por la CHEA (Comisión Honoraria de Experimentación Animal, UdelaR, Exp 241000-001186-12, aprobación 31/10/2012).

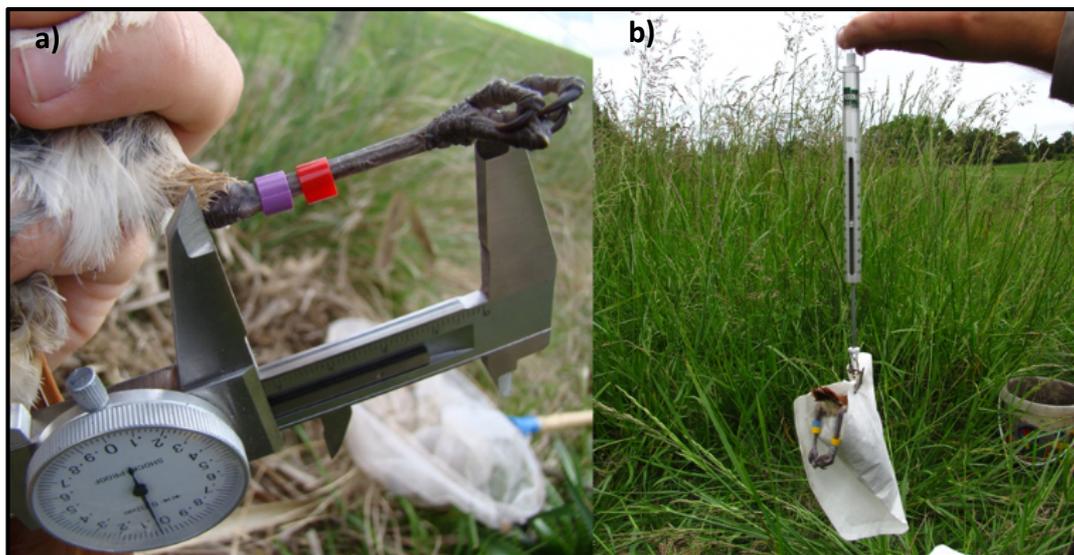


Figura 21. a) Medición del tarso en un pichón de hornero. b) Pichón de hornero siendo pesado.

Determinación del Sexo de los Miembros de la Pareja Reproductiva de Hornero

La determinación del sexo fue realizada en el Laboratorio de Ecología y Comportamiento Animal del Departamento de Ecología, Genética y Evolución de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, mediante la amplificación del gen CHD (chromo-helicase-DNA binding protein). Este gen se encuentra en los cromosomas sexuales y el largo de sus intrones difiere según su ubicación en los cromosomas sexuales Z y W (Ellegren, 1996). La extracción de ADN se realizó utilizando protocolos estándar (Miller et al., 1988) y el gen CHD fue amplificado mediante la reacción en cadena de la polimerasa (PCR) usando los cebadores P2 y P8 (Griffiths et al., 1998). Los productos de la PCR fueron separados en geles de agarosa al 3% y teñidos con bromuro de etidio. En la corrida electroforética las hembras (sexo heretogamético) presentan dos bandas mientras que los machos sólo una (Fig. 22).



Figura 22. Electroforesis de la CHD de dos individuos de hornero, arriba se ven dos bandas que identifican a la hembra y abajo una única banda que identifica al macho.

Filmaciones de los Experimentos de Parasitismo Artificial

Para determinar cuál es el sexo responsable del rechazo en el hornero y describir esa conducta se realizaron 20 videograbaciones de los experimentos con huevos artificiales tamaño TPe, ya que los resultados demostraron que es el tamaño con mayor probabilidad de rechazo. En algunos casos se registraron los nidos utilizados para los experimentos, y en otros nidos parasitados especialmente para realizar el registro. Se utilizó una videocámara Sony Handycam DCR-HC28 ubicada sobre un trípode a 5-10 metros del nido (Fig. 23). El registro se inició luego de que los nidos fueran parasitados artificialmente. Entre 4 y 6 hs de iniciado el registro, se inspeccionó el nido para confirmar el rechazo del huevo artificial.

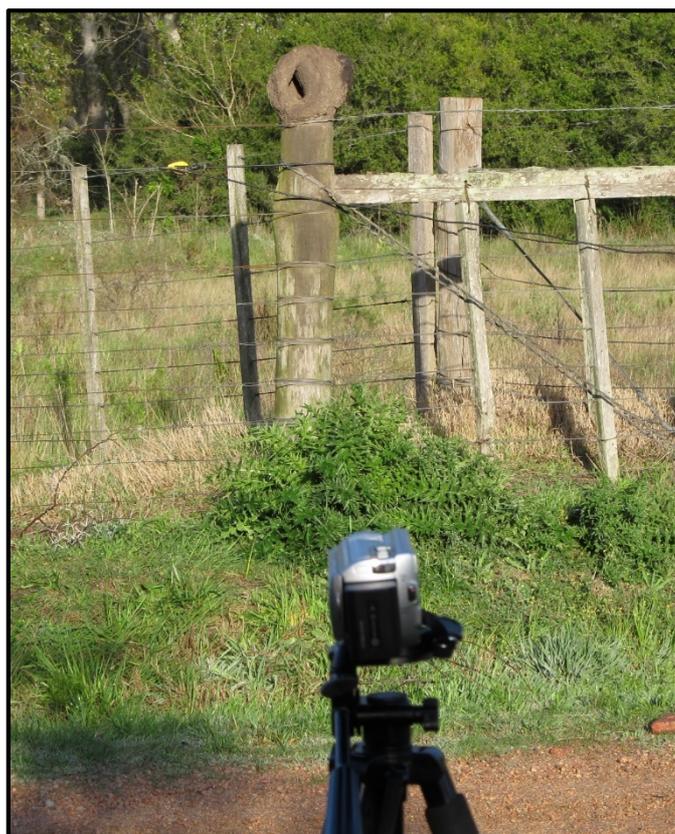


Figura 23. Cámara enfocando nido de hornero para registrar el comportamiento de rechazo en un experimento de parasitismo artificial.

Para las filmaciones se utilizaron nidos en los que al menos un miembro de la pareja reproductiva estuviera anillado de manera de identificar el sexo del individuo que rechazó el huevo.

Se obtuvieron filmaciones de experimentos de parasitismo artificial en 20 nidos, y el rechazo fue captado en video en 13 de ellos, en los cuales se registró el rechazo de 15 huevos ya que en tres casos parasitó el nido con dos huevos (en dos de estos nidos se rechazaron ambos huevos y en el tercero sólo uno de ellos). Las filmaciones se llevaron a cabo cuando en el nido había 0 ($n= 2$, en uno de estos casos pusieron el primer huevo durante la filmación), 2 ($n= 7$, en uno de estos casos pusieron el segundo huevo durante la filmación), 3 ($n= 1$) o 4 ($n= 2$) huevos de hornero. Dos filmaciones fueron realizadas con un huevo de tordo en el nido, uno de ellos estaba picado y fue rechazado durante la filmación.

Comportamiento de Rechazo

A partir del análisis de los videos se estudió el comportamiento de los rechazos. Para ello, los individuos de la pareja se clasificaron en rechazador y no-rechazador. De cada evento se registraron los siguientes tiempos implicados en el rechazo:

- **Latencia Total** (desde que el primer individuo entra al nido hasta que ocurre el rechazo).
- **Latencia Individual**
 - Del rechazador (desde que el individuo rechazador entra al nido por primera vez hasta que rechaza).
 - Del no-rechazador (desde que el individuo no-rechazador entra al nido por primera vez hasta que su pareja rechaza).
- **Duración media de las visitas**
 - Del rechazador.
 - Del no-rechazador.
- **Permanencia en el nido** (tiempo total que permaneció dentro del nido sumando todas las visitas).
 - Del rechazador.
 - Del no-rechazador.

Además, en cada caso se registró:

- **Cantidad de visitas**
 - Del rechazador.
 - Del no-rechazador.
- **Modo de rechazo** (comportamiento mediante el cual los individuos rechazaron los huevos).

En nidos donde fueron rechazados dos huevos ($n= 2$), se consideró solamente el primer huevo rechazado porque el segundo podría no ser un evento independiente, excepto para describir el modo de rechazo donde fueron tomados en cuenta todos.

Sexo que Rechaza

Los individuos que rechazaron los huevos fueron identificados en las filmaciones por medio de su combinación única de anillado, el sexo de estos individuos se dedujo mediante el sexado molecular. Para estudiar si existieron diferencias en el comportamiento de rechazo entre machos y hembras, se compararon los tiempos implicados en los rechazos y la cantidad de visitas a los nidos entre sexos.

Estadística

Las frecuencias de rechazo entre machos y hembras se compararon con el test binomial. Los tiempos implicados en los rechazos y la cantidad de visitas a los nidos entre sexos fueron comparados mediante el test de Wilcoxon. Los tiempos fueron comparados en segundos, pero los datos que aquí se presentan fueron pasados a horas:minutos:segundos.

Resultados

Comportamiento de Rechazo

Los resultados presentados a continuación corresponden a 12 nidos en que los rechazos fueron registrados en video (i.e., dentro de las primeras 4 horas luego del parasitismo artificial). La latencia de rechazo fue de $1:22:13 \pm 1:01:13$ hs, en un rango de 0:09:42 - 3:30:05 hs. Los individuos que rechazaron el huevo entraron primero al nido en 7/13 casos, y fueron los únicos en ingresar al nido en 5/13 videos. Por otro lado, los individuos no rechazadores entraron en 8/13 casos, y visitaron el nido antes que sus parejas en 6/13 oportunidades. Los tiempos implicados en los rechazos y la cantidad de visitas al nido para ambos individuos se exponen en la Tabla 13.

Tabla 13. Variables implicadas en los rechazos de huevos artificiales y cantidad de visitas al nido por parte de individuos de hornero rechazadores y no-rechazadores. Los tiempos se muestran en horas:minutos:segundos. Los resultados se presentan como media \pm desvío estándar.

	Rechazador		No-rechazador	
	Media	Rango	Media	Rango
Latencia individual	1:06:07 \pm 1:03:45	0:00:13 - 3:30:05	1:35:58 \pm 0:39:32	0:40:30 - 3:04:17
Duración de visitas	0:06:18 \pm 0:06:21	0:00:02 - 0:29:28	0:07:00 \pm 0:08:49	0:00:03 - 0:40:58
Permanencia en el nido	0:33:18 \pm 0:30:08	0:00:13 - 1:41:50	31:32 \pm 21:43	0:06:43 - 1:09:45
Cantidad de visitas	5.33 \pm 4.97	1 - 16	4.50 \pm 1.58	3 - 8

En cuanto al modo de rechazo, considerando todos los huevos expulsados de los nidos, algunos (3/15) fueron rechazados cuando el individuo se alejó volando con ellos en el pico al salir del nido, sujetándolos por la parte más angosta. Sin embargo, la mayoría de los huevos (12/15) fueron rechazados cuando el individuo rechazador, estando dentro de la cámara de incubación, soltó los huevos desde adentro y cayeron en la entrada fuera del tabique. Algunos de estos huevos cayeron directamente al suelo bajo el nido (4/12), pero la mayoría quedó en la entrada del nido (8/12), donde permanecieron hasta el final

del video (n= 4) o fueron retirados por el individuo rechazador (n= 3) (Fig. 24) o su pareja (n= 1).



Figura 24. Individuo de hornero recogiendo un huevo de yeso de la entrada de su nido luego de que fuera rechazado.

Sexo que Rechaza

Ambos sexos rechazaron huevos parásitos: la hembra en 8/13 nidos (n= 10 huevos) y el macho en 5/13 nidos (n= 5 huevos). La frecuencia de rechazo por sexo no difirió de lo esperado por azar (test binomial $p= 0.30$) y tampoco se observaron diferencias entre machos y hembras en la latencia individual, la duración media de las visitas, el tiempo total dentro del nido, ni la cantidad de visitas al nido (Tabla 14).

Tabla 14. Variables implicadas en los rechazos de huevos artificiales por hembras y machos de hornero. Los tiempos se muestran en horas:minutos:segundos. Los resultados se presentan como media \pm desvío estandar. Se muestra el p-valor arrojado por el test de Wilcoxon. Hembras: n= 8, machos: n= 5.

	Hembras (n= 8)	Machos (n= 5)	p-valor
Latencia individual	1:04:41 \pm 1:05:48	1:08:07 \pm 1:00:43	1.00
Duración de visitas	0:08:19 \pm 0:04:34	0:05:30 \pm 0:01:27	0.20
Tiempo de permanencia	0:31:31 \pm 0:25:04	0:35:48 \pm 0:35:55	1.00
Cantidad de visitas	4.86 \pm 4.70	6.00 \pm 5.25	0.74

6

Discusión

Los resultados obtenidos en esta tesis muestran, en primer lugar, aspectos novedosos sobre el sistema parásito-hospedador entre el tordo y el hornero. Mediante un doble abordaje de observaciones de historia natural y aproximaciones experimentales, se hizo foco en las defensas antiparasitarias del hospedador y se exploró la existencia de contradefensas en el parásito. Además, secundariamente, se aportan datos descriptivos acerca de la historia natural del hornero, en especial en lo referente a su biología reproductiva; datos que se encuentran detallados en los anexos.

En cuanto a la relación parásito-hospedador, en primer lugar, se confirmó que el hornero es un hospedador frecuente del tordo en Uruguay. Esta información es relevante ya que son los primeros datos acerca del uso de este hospedador en el país, y porque esta alta frecuencia implica que posee la potencialidad de ejercer una presión de selección sobre el parásito. A modo de comparación con otras localidades de la región, la frecuencia de parasitismo sobre el hornero en el sitio de estudio (44%) fue mayor a la reportada para Buenos Aires (0 - 7%; Fraga, 1980; Mason, 1985; Aldatz, 2006) y Córdoba (24.7% - Salvador, 2013) y muy similar a las que ocurren en Santa Fe (48% - De la Peña, 2013) y Entre Ríos (44% - Reboreda, com. pers.). Sin embargo es menor a la reportada en Formosa (59.3% - Di Giacomo, 2005). Aparentemente ocurre un gradiente en el nivel de parasitismo con menores frecuencias hacia al sur y sur oeste, pasando de ser el hospedador más utilizado en Formosa a no ser parasitado en Buenos Aires (Fig. 25).

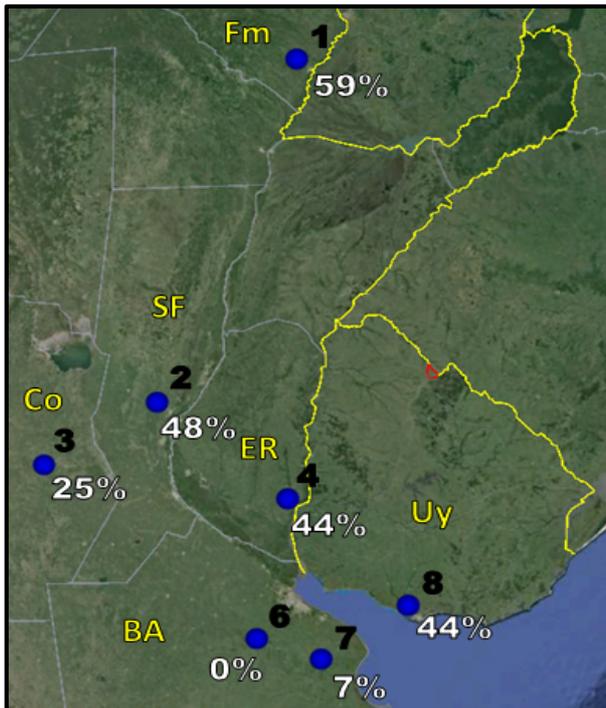


Figura 25. Frecuencia de parasitismo del tordo sobre el hornero en distintas localidades.

1. Formosa (El Bagual) – Di Giácomo, 2005
2. Santa Fe (Esperanza) – De la Peña, 2013
3. Córdoba (Villa María) – Salvador, 2013
4. Entre Ríos (Gualeguaychú) – Reboreda, com. Pers.
5. Buenos Aires (Lobos) – Fraga, 1980
6. Buenos Aires (Chascomús) – Aldatz, 2006
7. Canelones (Las Brujas) – Este estudio

En lo referente al uso de hospedadores a nivel comunitario, en el sitio de estudio la calandria ocupa el primer lugar. En segundo lugar los tordos utilizaron al hornero y luego a las dos especies de *Turdus*, aunque no existieron diferencias estadísticas en el uso de estos tres hospedadores. Por último, el chingolo (6%) fue menos parasitado que el hornero pero no se diferenció estadísticamente de ambos *Turdus*. Aunque no fue el hospedador más usado por el tordo, los nidos de hornero presentan mayor intensidad de parasitismo que los de calandria. Es posible que la frecuencia e intensidad de parasitismo en estos otros hospedadores esté subestimada ya que se consideraron todos los nidos y no solamente aquellos encontrados durante o antes de la puesta. Además porque no fueron contabilizados los huevos de tordo rechazados por picadura o del morfo blanco, que tanto las calandrias, los zorzales y los sabiás retiran de sus nidos (Reboreda et al., 2013).

A nivel regional, comparando el sitio de estudio (Las Brujas) con cuatro sitios de diferentes provincias argentinas (Buenos Aires, Córdoba, Santa Fe y Formosa) analizadas por De Mársico et al. (2010), la calandria es siempre un hospedador importante del tordo: es el más utilizado en tres sitios (incluyendo Las Brujas) y está en segundo y tercer lugar en otros dos, con frecuencias de parasitismo mayores al 54%. Las especies del género *Turdus* son utilizadas con frecuencias altas (Buenos Aires), medias (Santa Fe, Las Brujas), o bajas (Formosa). El hornero, por su parte, es el hospedador más utilizado en Formosa, pero en otros sitios ocupa posiciones intermedias (Córdoba, Santa Fe, Las Brujas) y en Buenos Aires es muy poco utilizado. El chingolo es un hospedador frecuente en la provincia de Buenos Aires (54% de nidos parasitados, aunque otros datos indican

45% - Carro y Fernández, 2013) y relativamente frecuente en Córdoba (36%), pero no tan importante en otros sitios (Santa Fe, Formosa, Las Brujas). Es interesante observar que parece existir una relación inversamente proporcional en el uso del hornero y otros hospedadores: en sitios donde el hornero es un hospedador frecuente el chingolo y ambas especies de *Turdus* no lo son, y viceversa; dicha relación no se da entre hornero y calandria y esta última es un hospedador importante en todos los sitios independientemente del uso de otras especies.

Mason (1986) estimó el éxito reproductivo del parásito a través de las tasas de supervivencia de huevos y pichones de tordo en nidos de diferentes hospedadores. Este autor concluyó que el hornero es el hospedador de mayor calidad (probabilidad de supervivencia de los pichones de tordo: 78.3%), la calandria, el zorzal y el chingolo presentaron probabilidades mucho menores (16.8%, 15.1% y 5.3%, respectivamente). Estos datos indican que los horneros serían la mejor opción para los tordos, por lo cual deberían ser los hospedadores más utilizados. Sin embargo esto no se refleja en el uso de la comunidad de hospedadores en Las Brujas ni (exceptuando Formosa) en los diferentes sitios estudiados por De Mársico et al. (2010). De todas maneras, entender el uso de hospedadores requiere futuros estudios ya que el tordo utiliza una amplia gama de especies y las reglas que determinan su uso aún no están bien comprendidas. Asimismo, es razonable asumir que existen otros factores más allá de la supervivencia de huevos y pichones en el nido que influyen en el uso de hospedadores, como la supervivencia de volantones al abandonar el nido y sobre todo la incidencia de las defensas antiparasitarias.

Las especies hospedadoras del tordo sufren costos asociados al parasitismo que disminuyen su éxito reproductivo, (Sackmann y Rebores, 2003; Astié y Rebores, 2006; Fiorini et al., 2009b). En los horneros estos costos en la etapa de huevo se observan en que los nidos parasitados tuvieron más huevos picados y sufrieron mayor pérdida de huevos que los no parasitados. En el mismo sentido, en otros hospedadores de tamaño corporal mayor al parásito como la calandria, el zorzal y el sabiá se ha reportado que la picadura es el principal costo de parasitismo al reducir la cantidad de huevos que eclosionan (Sackmann y Rebores, 2003; Astié y Rebores, 2006). Asimismo, Fiorini et al. (2009b) proponen que las tordas utilizan la picadura de huevos para reducir la competencia que sufrirán sus pichones en nidos de hospedadores de mayor tamaño, entre los que correspondería incluir al hornero. Las defensas antiparasitarias evolucionan como respuesta adaptativa a los costos que supone el parasitismo (Rothstein, 1990; Krüger, 2007), y en los horneros esta defensa es el rechazo de huevos parásitos. El rechazo de huevos no es una solución efectiva contra la picadura de huevos, porque ésta ocurre antes

que las tordas pongan sus huevos. De todas maneras, en otros hospedadores de tordos se han registrado otros tipos de costos como la reducción en el éxito de eclosión (Hoover, 2003; Tuero et al, 2007), mortalidad de pichones por competencia con el pichón parásito (Soler, 1990; Hoover, 2003; Schuetz, 2005) y aumento del riesgo de depredación del nido (Massoni y Reboreda, 1998). Es esperable que estos costos también afecten al hornero. Teniendo esto en cuenta, el rechazo de huevos disminuye los costos de parasitismo no asociados a la picadura de huevos.

Experimentalmente se comprobó que el tamaño de los huevos es una clave de discriminación utilizada por los horneros y que éstos rechazan huevos más pequeños que los propios. Si bien este mecanismo fue propuesto por Mason y Rothstein (1986), en el presente trabajo se mejoró el diseño experimental, lo que robustece los resultados. Las tasas de rechazo entre huevos artificiales tamaño TGr y Hor fueron similares, lo cual indica que los horneros no discriminan entre estos dos tamaños. Contrario a lo esperado, este resultado experimental no se reflejó en los huevos naturales de tordo puestos en nidos de hornero, donde no se encontraron diferencias en el tamaño de los huevos rechazados y aceptados. Es posible que esto se deba a que tamaño de muestra fue demasiado pequeño para detectar diferencias en los análisis estadísticos. Una explicación alternativa podría ser que los horneros discriminen utilizando además del tamaño otras claves que no fueron contempladas en este trabajo, como podría ser el brillo (De la Colina et al., 2012) o la textura de los huevos. Si esto ocurriese también explicaría por qué algunos huevos artificiales grandes también fueron rechazados en los experimentos.

Si bien el tamaño es una clave utilizada para rechazar el huevo parásito, no se pudo determinar cuál fue el atributo específico del tamaño que determinó su rechazo. El análisis de los huevos artificiales mostró que todas las variables influyeron en la decisión de rechazar y las probabilidades de rechazo disminuyeron al aumentar el tamaño. Las variables comprendidas en el análisis no son independientes entre sí, por lo que se puede asumir que la clave del rechazo es el tamaño en general. Si bien Mason y Rothstein (1986) propusieron, a partir de su trabajo en el departamento de Colonia, que el ancho del huevo parásito relativo al huevo más angosto de hornero (RW) explica mejor los rechazos, esto no fue visto en este trabajo. De todas maneras y considerando que las variables están correlacionadas entre sí, los resultados de estos autores coinciden con los del presente trabajo en que el RW más pequeño de los huevos parásitos aceptados fue de 88.6%, muy semejante al valor de 88.3% reportado por dichos autores; lo que evidencia que la regla de rechazo es similar en ambas poblaciones de hornero.

En cuanto a la frecuencia de rechazo de huevos, si bien en los experimentos los horneros rechazaron el 100% de los huevos artificiales tamaño TPe y el 40% de los de tamaño TGr, solamente el 23% de los huevos de tordo naturales fueron rechazados de los nidos parasitados. Una explicación posible para esto es que en el sitio de estudio los huevos de tordo puestos en nidos de hornero podrían normalmente sobrepasar el umbral de detectabilidad del hospedador, lo que reduciría la frecuencia de rechazo. Si esta interpretación es correcta, también podría explicar por qué no existieron diferencias estadísticas entre huevos naturales aceptados y rechazados. Una explicación alternativa es que los huevos pequeños de tordo hayan sido rechazados al poco tiempo de ser puestos (como indican los registros en video), y como consecuencia de ello estos rechazos sean poco probables de ser detectados por el investigador. Sin embargo, se encontraron pocos huevos de tordo rechazados en las entradas o bajo los nidos, y los rechazos en que los adultos se llevan al huevo lejos del nido no parecen ser muy frecuentes por lo que parecería poco probable que el bajo número de huevos rechazados se deba a una baja detectabilidad en el muestreo. En su trabajo, Mason y Rothstein (1986) reportaron una tasa de rechazo de huevos parásitos mayor que en Las Brujas (41%). Si bien no hay validación estadística, los huevos de tordo en nidos de hornero parecen ser más pequeños en Colonia que en Las Brujas. Esta diferencia podría explicar la variación en las tasas de rechazo entre ambas localidades: en Las Brujas los tordos pondrían huevos más grandes que limitan la discriminación y el rechazo del hospedador.

Otro aspecto importante acerca del mecanismo cognitivo de rechazo se evidencia a partir de los resultados del segundo experimento. Los horneros rechazaron huevos artificiales pequeños tanto en presencia como ausencia de sus propios huevos en el nido, esto indica que no necesitan comparar sus propios huevos con los del parásito al momento de decidir el rechazo. Esto implicaría que los horneros poseen un templado, o “imagen mental” de cómo es un huevo propio y un umbral a partir del cual los huevos suficientemente distintos a ese templado son rechazados. Este sistema cognitivo parece ser común en aves que rechazan huevos en base a diferencias de coloración (Victoria, 1972; Moskát et al., 2010, 2014; Bán et al., 2013). Sin embargo, el otro hospedador conocido que rechaza huevos utilizando el tamaño como clave (*Phylloscopus humei*) es incapaz de discriminar en ausencia de huevos propios (Marchetti, 2000). Por lo tanto, el hornero sería hasta el momento el único hospedador que discriminaría por tamaño y que utilizaría un mecanismo cognitivo de templado. Es posible que tal mecanismo se asocie a la propuesta de que la estructura compleja del nido que construyen podría implicar una “imagen virtual” de las dimensiones y compartimentación espacial del mismo (Vaz

Ferreira et al., 1999). Si así fuera quizá los horneros tengan una predisposición cognitiva a formar imágenes mentales espaciales que faciliten el proceso de adquisición del templado utilizado para discriminar los huevos.

Es posible que este mecanismo de templado se acompañe con otros mecanismos cognitivos de comparación - como el de discordancia (rechazo del huevo cuyo fenotipo es la minoría en una nidada) o la autorreferencia (comparación simultánea de cada huevo con los propios, previamente habiendo identificado los propios) - y que cada uno de éstos se utilice según el contexto en que se da el parasitismo (Bán et al., 2013; Moskát et al., 2014). En *Acrocephalus arundinaceus*, variados contextos de parasitismo generan resultados diferentes en las tasas de rechazo (Moskát et al., 2014), así en nidos con un solo huevo parásito parecen utilizar reglas de comparación mientras que en nidos con parasitismo múltiple predomina la regla de templado. Si bien el presente trabajo demuestra que este último mecanismo es utilizado para discriminar huevos, no puede descartar que se utilicen mecanismos cognitivos alternativos en simultáneo o en diferentes contextos.

Aún es tema de debate si el templado es adquirido o si es innato, aunque existe creciente evidencia que las aves no utilizan “imprinting” en su primer intento reproductivo (Marchetti, 2000; Amudsen et al., 2002). Soler et al. (2013) probaron experimentalmente que en hembras primerizas de *Passer domesticus* no existe un mecanismo de “imprinting” para discriminar huevos conespecíficos, y proponen un templado que se afina con el aprendizaje en cada nidada nueva. En el presente estudio, una hembra en su primera reproducción fue sometida al tratamiento de sustitución de su primer huevo por dos huevos de yeso tamaño TCh, y ambos fueron rechazados. Esto en principio es compatible con que la regla es innata o aprendida muy rápidamente luego de la puesta de su primer huevo.

El tercer resultado importante acerca del rechazo de huevos es la comprobación que en el hornero ambos sexos rechazan. Esto implicaría que los machos deberían aprender los huevos de cada hembra con la que se reproducen para poder rechazar los huevos parásitos sin cometer errores, si es que la variabilidad intra-específica en el tamaño de los huevos de hornero es tomada en cuenta para discriminar. Esto representaría un problema si el aprendizaje se basa en “imprinting” durante el primer intento reproductivo, lo cual no parece ocurrir (Soler et al., 2013). El mecanismo propuesto por Soler et al. (2013) es compatible con un escenario donde el macho aprende o afina su templado en cada nuevo intento reproductivo, por lo que podría rechazar huevos con cada pareja nueva. Por otro lado, existiría un mecanismo alternativo que simplificaría tal tarea

a los machos; si el criterio de rechazo en el hornero respondiese a medidas absolutas de los huevos, no sería necesario aprender los huevos de nuevas hembras ya que el criterio no cambiaría de una a otra.

Aunque se creía que en las aves la hembra era la responsable de los rechazos (Rothstein, 1977; Bazin, 1991; Palomino et al., 1998), se ha documentado que en hospedadores donde incuban los dos miembros de la pareja los machos también rechazan huevos parásitos (Sealy y Neudorf, 1995; Soler et al., 2002; Lee et al., 2005; Honza et al., 2007); y que en los casos donde rechaza solamente la hembra, ésta es también responsable por sí sola de la incubación (Požgayová et al., 2009). En *Sylvia atricapilla* existe una relación positiva entre la proporción del tiempo que incuba la hembra y la probabilidad de que la hembra rechace (Honza et al., 2007). No se encontraron diferencias en la frecuencia de rechazos entre horneros machos y hembras, esto es esperable, debido a que en el hornero el esfuerzo parental entre sexos es equitativo (Aldatz, 2006; Massoni et al., 2012). Esta característica podría tener implicancias evolutivas en la velocidad con que se fija el rasgo de la defensa antiparasitaria, ya que en este escenario la evolución de la defensa es más rápida que si rechazara solamente un sexo (Sealy y Neudorf, 1995).

Si bien se asumía que el hornero es un rechazador por sujeción (grasp ejector) pues los huevos de tordo rechazados se encuentran enteros, las filmaciones realizadas para este estudio lo confirman. La mayoría de los rechazos ocurren cuando los horneros dejan caer el huevo parásito hacia la entrada del nido, y en pocos casos se alejan volando con el huevo en el pico tomándolo por su parte más angosta. Al mismo tiempo, los horneros son capaces de abrir su pico un 30% más de lo que mide el ancho de un huevo de tordo promedio. De esta manera, no parece existir una restricción en el tamaño de huevo que las aves son capaces de rechazar, y es factible que el no-rechazo de huevos grandes no se deba a una restricción mecánica, sino que probablemente esté relacionado a limitaciones en la capacidad de discriminación.

En cuanto a los tiempos, este es el primer estudio donde se caracteriza el rechazo en un hospedador que utiliza el tamaño como clave de discriminación. La mayoría de los estudios en aves (Lotem et al., 1992; Marchetti, 2000; Lorenzana y Sealy, 2001; Amundsen et al., 2002) indican que los rechazos ocurren durante el día del parasitismo (Sealy y Bazin, 1995; Lorenzana y Sealy, 2001; Antonov et al., 2008), mientras que trabajos más recientes donde se realizaron filmaciones muestran tiempos de reacción más rápidos. Por ejemplo, Underwood y Sealy (2011) en *Vireo gilvus* (rechazador por sujeción) reportan desde de pocos segundos hasta 6 minutos, y Sealy y Neudorf (1995) en *Icterus galbula* (rechazador por punción) de 12 min en promedio. Estas dos especies

discriminan por diferencias en coloración mediante claves visuales y ambas rechazaron en la primer visita al nido. En el hornero los tiempos de rechazo son considerablemente mayores (media= 1h 22m) y necesitan múltiples visitas al nido (media= 5.33). Estas diferencias probablemente se centren en que los nidos de hornero al ser cerrados y oscuros, impiden la discriminación visual, mientras el rechazo en base al tamaño indicaría discriminación táctil. Es posible que utilicen el pico como calibre o el contacto de los huevos con el parche de incubación podría ser suficiente para detectar las diferencias.

En suma, el hornero es un hospedador de alta calidad pero que posee una defensa al parasitismo efectiva contra huevos más pequeños que los propios. Esta defensa influye disminuyendo el éxito reproductivo de los tordos que lo parasitan, siempre y cuando el tamaño de los huevos parásitos sea lo suficientemente pequeños para encontrarse dentro del umbral de discriminación del hornero. En cambio, como demostraron los experimentos, si los huevos parásitos son más grandes (i.e., más parecidos en tamaño a los de este hospedador) la capacidad de discriminación se reduce y los huevos no son rechazados. Esto evidencia una presión de selección que favorece a aquellas tordas que pongan huevos más grandes. Si el hornero es lo suficientemente importante como hospedador, estas hembras podrían adquirir una ventaja adaptativa frente a otras que ponen huevos más pequeños. Estas últimas tendrían éxito reproductivo menor parasitando al hornero, y aunque parasitasen otros hospedadores que no rechazan por tamaño, podrían no llegar al éxito que alcanzan aquellas cuyos huevos no son rechazados por el hornero, debido a las diferencias en calidad entre hospedadores. A largo plazo, esta presión selectiva podría llevar a la evolución de tamaños de huevo mayores en los tordos. Esto constituiría una contradefensa por parte del parásito para contrarrestar las defensas del hospedador, y por lo tanto se trataría de un verdadero caso de coevolución.

Dos resultados importantes apoyan la propuesta que esta contradefensa puede haber evolucionado en la población de tordos de Las Brujas: 1) los huevos de tordo encontrados en nidos de hornero fueron más grandes que los puestos en nidos de otros hospedadores, y 2) los huevos de tordo en nidos de otros hospedadores son de igual tamaño que los rechazados por los horneros, pero más pequeños que los aceptados. Estos resultados podrían explicarse por dos razones. En primer lugar, puede ocurrir que los horneros al rechazar los huevos pequeños provoquen un “corrimiento” de la media hacia tamaños más grandes, y que en realidad los huevos de tordo no difieran en tamaño de los puestos en nidos de otros hospedadores al momento de la puesta, pero sí luego de los rechazos. Por otro lado, podrían existir linajes de hembras de tordo hospedador-específicas (Mahler et al., 2007) que en el hornero pongan huevos más grandes. Estos

linajes se generarían porque las tordas que nacen en nidos de hornero provienen de huevos grandes, y como el tamaño de los huevos tiene una alta heredabilidad (Moss y Watson, 1982; Robertson et al., 2001), éstas también producirían huevos grandes. Ambas explicaciones no son excluyentes, pero el bajo número de huevos rechazados encontrados hace menos probable que la primera explicación sea la que da cuenta de los resultados. Cualquiera que sea la causa, estos datos apoyan la existencia de una contradefensa en los tordos.

Datos provenientes del departamento de Colonia (Mason y Rothstein, 1986) también muestran que los huevos de tordo puestos en nidos de hornero fueron más largos que los puestos en nidos de otros hospedadores, aunque a diferencia de este estudio su ancho no fue diferente. Si tomamos en cuenta que los horneros parecen rechazar huevos del mismo tamaño en ambos sitios (ancho relativo < 88%), y por lo tanto impondrían la misma presión de selección sobre los tordos, es posible especular que la contradefensa estaría también extendida a la población de tordos de Colonia.

A nivel regional, los datos sobre el tamaño de los huevos de tordo muestran cierta variabilidad, y si bien no se hicieron análisis estadísticos que evalúen si realmente existen diferencias, se pueden especular ciertas tendencias comparando con las medias de sus medidas reportadas por otros autores. En Las Brujas los huevos parecieron ser en promedio más grandes que en otras localidades del Río de la Plata (Fig. 26; Fraga, 1985; Mason, 1985; Mason y Rothstein, 1986; Massoni y Reboreda, 1998; Sackman y Reboreda, 2003; Segura y Reboreda, 2012; Tuero et al., 2012b; Azpiroz, datos sin publicar) y en conjunto más largos y más anchos en Uruguay que en Buenos Aires. Más al norte, en la Provincia de Formosa, aparentan ser mayores que en Buenos Aires y más similares a los de Uruguay (largo: 23.8 mm, ancho: 19.5 mm - Di Giácomo, 2005). Entre las medias de las medidas reportadas, la correspondiente al ancho de los huevos en Las Brujas es la mayor registrada para la especie, y la correspondiente al largo es la mayor después de la publicada para Punta Indio (Segura y Reboreda, 2012).



Figura 26. Medidas promedio en mm (largo – ancho) de los huevos de tordo en diferentes localidades de Río de la Plata. 1- Río Luján (Sackmann y Reboreda, 2003). 2- Lobos (Fraga, 1985). 3- Magdalena (Mason, 1985). 4- Magdalena (Tuero et al., 2012). 5- Punta Indio (Segura y Reboreda, 2012). 6- General Lavalle (Massoni y Reboreda, 1998). 7- Colonia del Sacramento (Mason y Rothstein, 1986). 8- Las Brujas (este estudio). 9- Rocha (A. Azpiroz, datos sin publicar).

Estas aparentes tendencias regionales permiten especular sobre un escenario en el que la presión de selección ejercida por el rechazo del hornero haya resultado en que las tordas del lado uruguayo del Río de la Plata evolucionaron hacia la puesta de huevos más grandes. Si esta hipótesis es correcta, significaría que el aparente tamaño mayor de los huevos de tordo en Uruguay es una contradefensa del parásito frente al rechazo de huevos pequeños. De esta manera, los huevos más grandes no serían detectados como diferentes por los horneros y permanecerían en sus nidos, y así las tordas podrían hacer uso de este hospedador de alta calidad. En sitios donde los horneros rechazan pocos huevos, como ocurrió en Las Brujas, sus nidos serían la mejor opción para los tordos. Incluso es posible especular que el hornero podría ser el hospedador más importante en Las Brujas, porque aunque la calandria es el hospedador más frecuentemente parasitado, el hornero podría estar reclutando mayor proporción de individuos a la siguiente generación de tordos. Si bien los datos acerca de la calidad de los hospedadores fueron obtenidos en Buenos Aires (Mason, 1985), la diferencia en entre hospedadores es grande y es probable que se repita en Las Brujas. Adicionalmente, en este sitio el hornero parece encontrarse en mayor

abundancia que la calandria (obs. pers), lo que haría que el aporte del hornero a la crianza de tordos fuese aún mayor.

Otro resultado concordante con esta hipótesis es la distribución bimodal del ancho de los huevos de tordo en Las Brujas, con el pico mayor cercano a la media poblacional del sitio (cerca de los 20.75 mm), mientras que el pico menor corresponde a huevos más angostos (alrededor de los 18.75 mm). Este segundo pico concuerda con el ancho promedio de los huevos típicamente reportados para las poblaciones de Buenos Aires (Fraga, 1985; Mason, 1985; Mason y Rothstein, 1986; Massoni y Rebores, 1998; Sackman y Rebores, 2003; Segura y Rebores, 2012; Tuero et al., 2012b). Esto podría implicar que en Las Brujas existen tordas que ponen huevos pequeños y que no han desarrollado la contradefensa por no estar bajo presión de selección, quizá aquellas pertenecientes a linajes que normalmente no parasitan horneros. Si esta interpretación es correcta, apunta a que el ancho de los huevos puede ser una clave importante de discriminación, tal como ha sido sugerido anteriormente (Mason y Rothstein, 1986).

La hipótesis de que los tordos del lado uruguayo han evolucionado una contradefensa al rechazo de huevos de hornero fue propuesta por Mason y Rothstein (1986) y los resultados de este trabajo apuntan en tal dirección. Los resultados que apoyan esta hipótesis son: 1) el hornero es un hospedador frecuente del tordo en Uruguay y rechaza huevos de tordo que son más pequeños que los propios (es capaz de generar una presión de selección), 2) los huevos de tordo en nidos de hornero son más grandes que en nidos de otros hospedadores y los huevos de tordo en nidos de otros hospedadores son de igual tamaño que los rechazados por horneros, y 3) el ancho de los huevos de tordo en Las Brujas tiene distribución bimodal con un pico pequeño cercano al ancho de Buenos Aires y otro mayor en huevos más anchos. Por otra parte, las tendencias regionales consistentes con esta hipótesis son que: 1) la frecuencia de parasitismo en el hornero en Uruguay es mayor que en Buenos Aires, y 2) el tamaño de los huevos de tordo en Uruguay parecería ser mayor que en Buenos Aires.

Si bien resulta una propuesta interesante con resultados que apuntan en la dirección apropiada, los datos recabados hasta el momento son aún insuficientes para avalar la hipótesis de aumento del tamaño de los huevos de tordo como contradefensa al comportamiento de rechazo de huevos por parte del hornero. El mayor tamaño de huevos en Uruguay podría deberse a que en nuestro país los tordos parecen tener mayor tamaño corporal que en Buenos Aires y como consecuencia poner huevos más grandes por alometría. Aunque a su vez esto podría ser evidencia indirecta de que la contradefensa existe, pues un tamaño corporal mayor podría ser producto de la selección por huevos

mayores. De todas maneras, el tamaño corporal puede variar con diversos factores ambientales que no estén relacionados con el uso de hospedadores. Los resultados de esta tesis entonces son acordes a la hipótesis de la contradefensa, pero no permiten descartar hipótesis alternativas consistentes con los patrones observados.

Si bien esta tesis se centra en la relación parásito-hospedador entre tordos y horneros, también se recabaron datos que aportan conocimiento a la biología reproductiva básica del hornero (ver anexos). En líneas generales, estos datos concuerdan con lo ya reportado para la especie en Buenos Aires (Fraga, 1980; Mason, 1985; Aldatz, 2006), Córdoba (Salvador, 2013) y Formosa (Di Giacomo, 2005). Las puestas típicas son 3.1 a 3.7 huevos puestas en días alternos, y si bien las nidadas máximas reportadas son de cuatro huevos (Azara, 1802; Gibson, 1880, 1918; Fraga, 1980, Di Giacomo, 2005), excepcionalmente se registran de cinco (Hudson, 1920; Aldatz, 2006; Salvador, 2013; este estudio). Esta especie inicia su temporada reproductiva temprano en comparación con otras aves (Fraga, 1980; Mason, 1985; Di Giacomo, 2005; Aldatz, 2006; Rodríguez y Roper, 2011; Salvador, 2013) con el nido más temprano registrado en agosto (Salvador, 2013). En La Brujas las segundas nidadas aparecen con menor frecuencia que en Buenos Aires (Fraga, 1980; Mason, 1985; Aldatz, 2006) pero más que en Formosa (Di Giacomo, 2005), aunque posiblemente se subestime la ocurrencia de un segundo evento reproductivo en este estudio porque el monitoreo finalizó cuando los experimentos concluyeron y las segundas nidadas son puestas usualmente en el mismo nido (Fraga, 1980; Di Giacomo, 2005; Aldatz, 2006).

El tamaño de los huevos también fue similar a lo reportado en el departamento de Colonia (Mason y Rothstein, 1986) y las provincias de Buenos Aires (Fraga, 1980; Mason, 1985; Mason y Rothstein, 1986; Aldatz, 2006) y Córdoba (Salvador, 2013), pero fueron mayores a los de Formosa (Di Giacomo, 2005) donde los horneros son más pequeños en masa corporal. Adicionalmente, si bien no se calculó el éxito reproductivo, varias nidadas fracasaron durante la etapa de huevos principalmente debido a la depredación, como ha sido reportado para Chascomús (Aldatz, 2006). Por último, un número considerable de nidadas fueron abandonadas, esto puede haberse dado en respuesta al parasitismo o picaduras de huevos, como registró Aldatz (2006) en Chascomús. Sin embargo algunas nidadas fueron rechazadas enteras bajo los nidos, sin indicios de parasitismo o picadura. Este comportamiento no ha sido reportado antes para la especie y quizá sea en respuesta a la manipulación artificial de los nidos, aunque el método empleado no ha producido rechazos en otros trabajos (Fraga, 1980; Mason, 1985; Aldatz, 2006).

Los horneros son territoriales y los límites de los territorios son estables entre años, mientras que los individuos que los ocupan pueden cambiar (Fraga, 1980; este estudio). Aunque las parejas pueden permanecer unidas durante más de una temporada reproductiva (Fraga, 1980; Aldatz, 2006), esto no fue observado posiblemente debido a las pocas recapturas. Sin embargo, es frecuente que las parejas cambien entre temporadas y que al menos un individuo se mantenga en el territorio (Fraga, 1980). Dicho autor registró que las hembras cambian de territorio entre años, pero en Las Brujas ocurrió, además de en hembras, también en un macho. En cuanto a la dispersión de juveniles, se recapturaron dos hermanos (macho y hembra) nacidos en el área que luego se asentaron y procrearon en territorios vecinos pero no adyacentes, lo que evidencia que algunos pichones tendrían poca dispersión natal. La baja mortalidad y alta natalidad puede establecer una población “flotante” de individuos que no se reproducen, y que se evidencia en el frecuente recambio de parejas entre años (Fraga, 1980).

Los individuos capturados en Las Brujas tienen medidas similares a las reportadas en Córdoba (Salvador, 2013), y aparentan ser ligeramente más pesados y tener tarsos más largos que en Buenos Aires (Aldatz, 2006). Por otro lado, en Las Brujas los individuos son en promedio 47% más pesados que en El Bagual (Provincia de Formosa) (Di Giácomo, 2005). Los individuos no presentaron dimorfismo sexual marcado, aunque los machos tuvieron tarsos significativamente más largos que las hembras. Aldatz (2006) reporta que los machos son más pesados, aunque no se observó en Las Brujas. Diferencias sexuales similares en las medidas de tarso, ala y peso se han encontrado en otras especies de furnáridos, al igual que ausencia de dimorfismo en las medidas del pico (Remsen, 2003).

En definitiva, el presente trabajo aporta datos valiosos acerca del sistema tordo - hornero y abre la posibilidad de nuevos estudios que contemplen aspectos adicionales acerca de esta interacción. En primer lugar, ciertos aspectos sobre el rechazo de huevos no pudieron ser resueltos por este trabajo. Para investigar qué atributo del tamaño de los huevos explica los rechazos se podrían hacer experimentos con huevos artificiales diseñados especialmente para ello (i.e. que difieran solamente en largo o en ancho). Adicionalmente, en poblaciones anilladas se podrían realizar experimentos de rechazo sobre individuos que se reproducen por primera vez para explorar si la regla que utilizan es innata o aprendida. Por otro lado, queda abierta la pregunta sobre si el mayor tamaño de los huevos de tordo en Uruguay es una contradefensa frente al rechazo de huevos. Para determinar esta hipótesis hacen falta estudios que contemplen el efecto del tamaño corporal sobre los huevos de las tordas a un lado y otro del Río de La Plata. En caso de

que la contradefensa exista, sería un caso interesante de adaptación en el género *Molothrus* por ser éste un grupo relativamente reciente en comparación con otras aves parásitas.

Contribuciones

- Tosi-Germán, Rafael A.; Tassino, Bettina; Reboreda, Juan. Mecanismos de defensa del hornero (*Furnarius rufus*) frente al parasitismo de cría del tordo común (*Molothrus bonariensis*). 2013. Cuartas Jornadas Uruguayas de Comportamiento Animal. Montevideo, Uruguay.
- Tosi-Germán, Rafael A.; Quevedo, Mónica; Tassino, Bettina; Reboreda, Juan. Comportamiento de rechazo de huevos parásitos por el hornero (*Furnarius rufus*): el tamaño como clave de discriminación. 2015. Quintas Jornadas Uruguayas de Comportamiento Animal. Montevideo, Uruguay.
- Tosi-Germán, Rafael A.; Quevedo, Mónica; Tassino, Bettina; Reboreda, Juan. Uso de hospedadores del tordo común (*Molothrus bonariensis*) a nivel comunitario. Quintas Jornadas Uruguayas de Comportamiento Animal. Montevideo, Uruguay.
- Tosi-Germán, Rafael A.; Tassino, Bettina; Reboreda, Juan. Manuscrito en preparación, a ser enviado a revista científica internacional.
- Documental "Animal Homes: The Nest" (Part 1 of 3). 8 de Abril, 2015. a Nature Special Presentation. Canal PBS, Estados Unidos.

Financiación

Esta tesis fue financiada por la Alícuota otorgada por el PEDECIBA y la Beca PEDECIBA para la realización de pasantías en el exterior.

7

Referencias

- Akaike, H. 1974. A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control* 19 (6): 716–723.
- Aldatz, M.F. 2006. Biología reproductiva y cuidado parental en el Hornero Común (*Furnarius rufus*). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.
- Amundsen, T.; Brobakken, P.T.; Moksnes, A.; Røskaft, E. 2002. Rejection of Common Cuckoo *Cuculus canorus* eggs in relation to female age in the Bluethroat *Luscinia svecica*. *Journal of Avian Biology* 33: 366-370.
- Anderson, M.G.; Moskát, C.; Bán, M.; Grim, T.; Cassey, P.; Hauber, M.E. 2009. Egg eviction imposes a recoverable cost of virulence in chicks of a brood parasite. *PLoS One* 4: e7725.
- Antonov, A.; Stokke, B.G; Moksnes, A.; Røskaft, E. 2008. Getting rid of the Cuckoo *Cuculus canorus* egg: why do hosts delay rejection? *Behavioral Ecology* 19: 100-107.
- Astié, A.A.; Reboreda, J.C. 2005. Creamy-bellied Thrush defences against Shiny Cowbird brood parasitism. *Condor* 107: 788-796.
- Astié, A.A.; Reboreda, J.C. 2006. Costs of egg punctures and parasitism by Shiny Cowbirds (*Molothrus bonariensis*) at Creamy-bellied Thrush (*Turdus amaurochalinus*) reproductive success. *Auk* 123: 23-32.
- Astié, A.A.; Reboreda, J.C. 2009. Shiny cowbird parasitism of a low quality host: effect of host traits on a parasite's reproductive success. *J. Field Ornithol.* 80 (3): 224-233.
- Azara, F de. 1805. Apuntamientos para la historia natural de los pájaros del Paraguay y del Río de la Plata. Tomo II. La viuda de Ibarra. Digitalizado por Goolge, 2006.
- Bán, M.; Moskat, C.; Barta, Z.; Hauber, M.E. 2013. Simultaneous viewing of own and parasitic eggs is not required for egg rejection by a cuckoo host. *Behav. Ecol.* 24: 1014-1021.
- Bazin, R.C. 1991. Defenses against brood parasitism in the Eastern Kingbird. MSc Thesis, University of Manitoba.
- Boncoraglio, G.; Saino N.; Garamszegi, L.Z. 2009. Begging and cowbirds; brood parasites make hosts scream louder. *Behav. Ecol.* 20 (1): 215-221.
- Briskie, J.V.; Spencer, G.S. 1990. Evolution of Short Incubation Periods in the Parasitic Cowbirds, *Molothrus spp.* *Auk* 107: 789-794.

- Brockhurst, M.A.; Koskella, B. 2013. Experimental coevolution of species interactions. *Trends in Ecology & Evolution* 28 (6), 367-375.
- Brooke, M. de L.; Davies, N.B. 1988. Egg mimicry by cuckoos *Cuculus canorus* in relation to discrimination by hosts. *Nature* 335: 630-632.
- Brooker, M.G.; Brooker, L.C. 1991. Eggshell strength in cuckoos and cowbirds. *Ibis* 133: 406-413.
- Davies, N.B. 2000. *Cuckoos, Cowbirds and other cheats*. Oxford University Press, Oxford.
- Davies, N.B. 2011. Cuckoo adaptations: trickery and tuning. *Journal of Zoology* 284: 1-14.
- Davies, N.B.; Brooke, M. de L. 1988. Cuckoos versus Reed Warblers: adaptations and counter-adaptations. *Animal Behaviour* 36: 262-284.
- Davies, N.B.; Brooke, M. de L. 1989. An experimental study of co-evolution between the cuckoo, *Cuculus canorus*, and its hosts. I. host egg discrimination. *J. Anim. Ecol.* 58 (1): 207-224.
- Davies, N.B.; Kilner, R.M.; Noble, D.G. 1998. Nestling cuckoos, *Cuculus canorus*, exploit hosts with begging calls that mimic a brood. *Proc. Biol. Sci.* 265 (1397): 673-678.
- Dearborn, D.C. 1999. Brown-headed Cowbird nestling vocalizations and risk of nest predation. *The Auk* 116 (2): 448-457.
- De la Colina, M.A.; Pompilio, L.; Hauber, M.E.; Reboreda, J.C.; Mahler, B. 2012. Different recognition cues reveal the decision rules used for egg rejection by hosts of a variably mimetic avian brood parasite. *Animal Cognition* 15: 881-889.
- De la Peña, M.R. 2013. *Nidos y reproducción de las aves argentinas*. Ediciones Biológica. Serie Naturaleza, Conservación y Sociedad No 8. Santa Fe, Argentina.
- De Mársico, M.C.; Mahler, B; Chomnalez, M.; Di Giacomo, A.G.; Reboreda, J.C. 2010. Host use by generalist and specialist brood parasitic cowbirds at population and individual levels. *Advances in the Study of Behavior* 42: 81-119.
- De Mársico, M.C.; Gantchoff, M.G.; Reboreda, J.C. 2012. Host-parasite coevolution beyond the nestling stage? Mimicry of host fledglings by the specialist Screaming Cowbird. *Proc. R. Soc. B* 279: 3401-3408.
- De Mársico, M.C.; Gloag, R.; Ursino, C.A.; Reboreda, J.C. 2013. A novel method of rejection of brood parasitic eggs reduces parasitism intensity in a cowbird host. *Biology Letters* 9: 007.
- Di Giacomo, A.G. 2005. Aves de la Reserva El Bagual. En "Historia natural y paisaje de la Reserva El Bagual, Provincia de Formosa, Argentina" (A. G. Di Giacomo & S. F. Krapovickas, Ed.), pp 201-465. Aves Argentinas/Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires.
- Ehrlich, P.R.; Raven, P.H. 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution*. 18: 586-608.

- Ellegren, H. 1996. First gene on the avian W chromosome (CHD) provides a tag for universal sexing of non-ratite birds. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 263: 1635-1641.
- Fair, J.; Paul, E.; Jones, J. 2010. *Guidelines to the use of wild birds in Research*. Washington, D.C.: Ornithological Council. 215 pp.
- Fiorini, V.D.; Tuero, D.T.; Reboreda, J.C. 2009A. Host behavior and nest-site characteristics affect the likelihood of brood parasitism by Shiny Cowbirds on Chalk-browed Mockingbirds. *Behaviour* 146: 1387-1403.
- Fiorini, V.D.; Tuero, D.T.; Reboreda, J.C. 2009B. Shiny Cowbirds synchronize parasitism with host laying and puncture host eggs according to host characteristics. *Animal Behaviour* 77: 561-568.
- Fraga, R.M. 1980. The breeding of Rufous Horneros (*Furnarius rufus*). *Condor* 82: 58-68.
- Fraga, R.M. 1985. Host-parasite interactions between Chalk-browed Mockingbirds and Shiny Cowbirds. *Ornithological Monographs* 36: 829-844.
- Fraga, R.M. 2011. Family Icteridae (New World Blackbirds). In del Hoyo, J.; Elliot, A.; Christie, D. (EDS), *Handbook of birds of the world*. Vol 16. Ediciones Lynx, Barcelona, España.
- Friedman, H. 1929. *The cowbirds: a study in the biology of social parasitism*. Thomas, Baltimore, MD.
- Gibbs, H.L.; Sorenson, M.D.; Marchetti, K.; Brooke, M de L.; Davies, N.B.; Nakamura, H. 2000. Genetic evidence for female host-specific races of the Common Cuckoo. *Nature* 407: 183-186.
- Gibson, E. 1880. Ornithological notes from the neighbourhood of Cape San Antonio, Buenos Ayres. *Ibis* 22 (1): 1-38.
- Gibson, E. 1918. Further ornithological notes from the neighbourhood of Cape San Antonio, Province of Buenos Ayres. Part I. *Ibis* 60 (3): 363-415.
- Gloag, R.; Fiorini, V.D.; Reboreda, J.C.; Kacelnik, A. 2013. The wages of violence: mobbing by mockingbirds as a frontline defence against brood parasitic cowbirds. *Animal Behaviour* 86: 1023-1029.
- Goguen, C.B.; Mathews, N.E. 1996. Nest desertion by Blue-gray Gnatcatchers in association with Brown-Headed cowbird parasitism. *Anim. Behav.* 52: 613-619.
- Gosler, A.G.; Barnett, P.R.; Reynolds, J.S. 2000. Inheritance and variation in eggshell patterning in the Great Tit *Parus major*. *Proc. R. Soc. B.* 267: 2469-2473.
- Griffiths, R.; Double, M.C.; Orr, K.; Dawson, R.J.G. 1998. A DNA test to sex most birds. *Molecular Ecology* 7: 1071-1075.
- Hammer, Ø.; Harper, D.A.T.; Ryan, P.D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9pp.
- Hannon, S.J.; Wilson, S.; McCallum, C.A. 2009. Does cowbird parasitism increase predation risk to American Redstart nests? *Oikos* 118: 1035-1043.

- Hauber, M.E. 2006. A future cost of misdirected parental care for brood parasitic young? *Folia Zool.* 55 (4): 367-374.
- Honza, M.; Polačikova, L. 2008. Experimental reduction of ultraviolet wavelengths reflected from parasitic eggs affects rejection behavior in the Blackcap *Sylvia atricapilla*. *J. Exp. Biol.* 211: 2519-2523.
- Honza, M.; Požgayová, M.; Procházka, P.; Tkadlec, E. 2007. Consistency in egg rejection behavior: responses to repeated brood parasitism in the Blackcap (*Sylvia atricapilla*). *Ethology* 113 (4): 344-351.
- Hoover, J.P. 2003. Multiple effects of brood parasitism reduce the reproductive success of Prothonotary Warblers, *Protonotaria citrea*. *Anim. Behav.* 65: 923-934.
- Hoover, J.P.; Reetz, M.J. 2006. Brood parasitism increases provisioning rate, and reduces offspring recruitment and adult return rates, in a cowbird host. *Oecologia* 149: 165-173.
- Hoyt, D.F. 1979. Practical methods of estimating volume and fresh weight of bird eggs. *The Auk* 96: 73-77.
- Hudson, W.H. 1920. Birds of La Plata. 2 Volúmenes. J.M Dent and Sons, Londres.
- Janzen, D.H. 1980. When is it coevolution? *Evolution* 30 (3): 611-612.
- Kattan, G.H. 1995. Mechanisms of short incubation period in brood-parasitic cowbirds. *Auk* 112 (2): 335-342.
- Krüger, O. 2007. Cuckoos, cowbirds and hosts: adaptations, trade-offs and constraints. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B* 362: 1873-1886.
- Krüger, O.; Brooke, M. de L. 2007. Brood parasitism in birds. In: *Reproductive biology and phylogeny of Aves* (Jamieson, B. G. M. ed.), pp. 327-366. Science Publishers Inc., New Hampshire.
- Langmore, N. E.; Hunt, S.; Kilner, R.M. 2003. Escalation of a coevolutionary arms race through host rejection of brood parasitic young. *Nature* 422: 157-160.
- Langmore, N.E.; Stevens, M.; Maurer, G.; Kilner, R.M. 2009. Are dark cuckoo eggs cryptic in host nests? *Anim. Behav.* 78: 461-468.
- Lawes, M.J.; Kirkman, S. 1996. Egg recognition and interspecific brood parasitism rates in Red Bishops (Aves: Ploceidae). *Anim. Behav.* 52: 553-563.
- Lee, J.W.; Kim, D.W.; Yoo, J.C. 2005. Egg rejection by both male and female Vinous-throated Parrotbills *Paradoxornis webbiana*. *Integrative Biosciences* 9: 211-213.
- Lorenzana, J.C.; Sealy, S.G. 2001. Fitness costs and benefits of cowbird egg ejection by Gray Catbirds. *Behav. Ecol.* 3: 325-329.
- Lotem, A.; Nakamura, H.; Zahavi, A. 1992. Rejection of cuckoo eggs in relation to host age: a possible evolutionary equilibrium. *Behavioral Ecology* 3: 128-132.
- Lotem, A.; Nakamura, H.; Zahavi, A. 1995. Constraints on egg discrimination and cuckoo-host co-evolution. *Animal Behaviour* 49: 1185-1209.

- Lowther, P.E. 2013. Lists of victims and hosts of the parasitic cowbirds (*Molothrus*). Version 26 Aug 2013. https://www.fieldmuseum.org/sites/default/files/Molothrus_hosts-26aug2013.pdf.
- Lyon, B. 2007. Mechanism of egg rejection in defenses against conspecific brood parasitism: American coots (*Fulica americana*) know their own eggs. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 62: 455-463.
- Lyon, B.E.; Eadie, J.M. 2000. Family matters: kin selection and the evolution of conspecific brood parasitism. *PNAS* 97 (24): 12942-12944.
- Mahler B.; Confalonieri, V.A.; Lovette, I.J.; Reboreda, J.C. 2007. Partial host fidelity in nest selection by the Shiny Cowbird (*Molothrus bonariensis*), a highly generalist avian brood parasite. *Journal of Evolutionary Biology* 20: 1918-1923.
- Mahler B.; Confalonieri, V.A.; Lovette, I.J.; Reboreda J.C. 2008. Eggshell spotting in brood parasitic shiny cowbirds (*Molothrus bonariensis*) is not linked to the female sex chromosome. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 62: 1193-1199.
- Mahler, B.; Sarquis Adamson, Y.; Di Giacomo A.G.; Confalonieri, V.A.; Reboreda, J.C. 2009. Utilization of a new host in the Screaming Cowbird *Molothrus rufoaxillaris*, a host specialist brood parasite: host switch or host acquisition? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 63: 1603-1608.
- Marchetti, K. 1992. Costs to host defense and the persistence of parasitic cuckoos. *Proc. R. Soc. Lond. B* 248: 41-45.
- Marchetti, K. 2000. Egg rejection in a passerine bird: size does matter. *Animal Behaviour* 59: 877-883.
- Mason, P. 1985. The nesting biology of some passerines of Buenos Aires, Argentina. *Ornithological monographs* 36: 954-972.
- Mason, P. 1986. Brood parasitism in a host generalist, the Shiny Cowbird: I. The quality of different species as hosts. *Auk* 103: 52-60.
- Mason, P.; Rothstein, S.I. 1986. Coevolution and avian brood parasitism: Cowbird eggs show evolutionary response to host discrimination. *Evolution* 40: 1207-1214.
- Massoni, V.; Reboreda, J.C. 1998. Costs of brood parasitism and the lack of defenses on the Yellow-winged Blackbird – Shiny Cowbird system. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 42: 273-280.
- Massoni, V.; Reboreda, J.C. 2002. A neglected cost of parasitism: egg punctures by Shiny Cowbirds during inspection of potential host nests. *Condor* 104: 407-412.
- Massoni, V.; Reboreda, J.C.; López, G.C.; Aldatz, M.F. 2012. High coordination and equitable parental effort in the Rufous Hornero. *The Condor* 114 (3): 564-570.
- Mermoz, M.E.; Ornelas, J.F. 2004. Phylogenetic analysis of life-history adaptations in parasitic cowbirds. *Behavioral Ecology* 15: 109-119.
- Mermoz, M.E.; Reboreda, J.C.; Fernández, G.J. 2013. High rates of Shiny Cowbird parasitism on the Brown-and-yellow Marshbird select for complementary host defenses. *The Condor* 115 (4): 910-920.

- Miller, S.A.; Dykes, D.D.; Polesky, H.F. 1988. A simple salting out procedure for extracting DNA from human nucleated cells. *Nucleic Acids Research* 16: 1215.
- Moksnes, A.; Røskaft, E.; Braa, A.T. 1991. Rejection behavior by Common Cuckoo hosts towards artificial brood parasitic eggs. *Auk* 108: 348-354.
- Morton, E.S.; Farabaugh, S.M. 1979. Infanticide and other adaptations of the nestling striped cuckoo *Tapera naevia*. *Ibis* 121: 212-213.
- Moskát, C.; Bán, M.; Székely, T.; Komdeur, J.; Lucassen, R.W.G.; van Boheemen, L.A.; Hauber, M.E. 2010. Discordancy or template-based recognition? Dissecting the cognitive basis of the rejection of foreign eggs in hosts of avian brood parasites. *J. Exp. Biol.* 213: 1976-1983.
- Moskát, C.; Zölei, A.; Bán, M.; Elek, L.; Tong, L.; Geltsch, N.; Hauber, M.E. 2014. How to spot a stranger's egg? A mimicry-specific discordancy effect in the recognition of parasitic eggs. *Ethology* 120: 1-11.
- Moss, R.; Watson, A. 1982. Heritability of egg size, hatch weight, body weight, and viability in Red Grouse (*Lagopus lagopus scoticus*). *The Auk* 99: 683-686.
- Nolan, V.; Thompson, C.F. 1978. Egg volume as a predictor of hatchling weight in the Brown-headed Cowbird. *Wilson Bull.* 90 (3): 353-358.
- Ortega, C. 1998. Cowbirds and other brood parasites. The University of Arizona Press, Tucson.
- Palomino, J.J.; Martín-Vivaldi, M.; Soler, M.; Soler, J.J. 1998. Females are responsible for ejection of Cuckoo eggs in the Rufous Bush Robin. *Anim. Behav.* 56: 131-136.
- Payne, R.B. 1977. The ecology of brood parasitism in birds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 8: 1-28.
- Payne, R.B.; Payne, L.L. 1998. Brood parasitism by cowbirds: risks and effects on reproductive success and survival in Indigo Buntings. *Behav. Ecol.* 9: 64-73.
- Payne, R.B.; Payne, L.L.; Woods, J.L.; Sorenson, M.D. 2000. Imprinting and the origin of parasite-host species associations in brood-parasitic indigobirds, *Vidua chalybeata*. *Animal Behavior* 59: 69-81.
- Peer, B.D. 2006. Egg destruction and egg removal by avian brood parasites: adaptiveness and consequences. *Auk* 123: 16-22.
- Peer, B.D.; Robinson, S.K.; Herkert, J.R. 2000. Egg rejection by cowbird hosts in grasslands. *Auk* 117: 892-901.
- Petrie, M.; Pinxten, R.; Eens, M. 2009. Moorhens have an internal representation of their own eggs. *Naturwissenschaften* 96: 405-407.
- Picman, J. 1997. Are cowbird eggs unusually strong from the inside? *Auk* 114: 66-73.
- Polačiková, L.; Honza, M.; Procházka, P.; Topercer, J.; Stokkes, B. 2007. Color characteristics of the blunt egg pole: cues for recognition of parasitic eggs as revealed by reflectance spectrophotometry. *Anim. Behav.* 74: 419-427.

- Požgayová, M.; Procházka, P.; Honza, M. 2009. Sex-specific defense behaviour against brood parasitism in a host with female-only incubation. *Behavioural Processes* 81: 34-38.
- R Development Core Team. 2008. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Rasmussen, J.L.; Sealy, S.G. 2006. Hosts feeding only Brown-headed Cowbird fledglings: where are the host fledglings? *J. Field Ornithol.* 77 (3): 269-279.
- Reboreda, J.C.; Mermoz, M.E.; Massoni, V.; Astié, A.A.; Rabuffetti, F.L. 2003. Impacto del parasitismo de cría del tordo renegrado (*Molothrus bonariensis*) sobre el éxito reproductivo de sus hospedadores. *Hornero* 18: 77-88.
- Reboreda, J.C.; Fiorini, V.D.; De Mársico, M.C. 2013. Antiparasitic defenses in hosts of the South American Cowbirds. *Chinese Birds* 4: 57-70.
- Remsen, J.V. 2003. Family Furnariidae (ovenbirds). In del Hoyo, J.; Elliot, A.; Christie, D. (EDS), *Handbook of birds of the world*. Vol 8. Ediciones Lynx, Barcelona, España.
- Robertson, G.J.; Reed, A.; Gilchrist, H.G. 2001. Clutch, egg and body size variation among eiders breeding in Hudson Bay, Canada. *Polar Research* 20 (1): 85-94.
- Rodriguez, M.N.; Roper, J.J. 2011. An experimental test of the benefits of hatching asynchrony in the Rufous Hornero (*Furnarius rufus*). *Revista Brasileira de Ornitologia*, 19 (1): 17-21.
- Rohwer, S.; Spaw, C.D. 1988. Evolutionary lag versus bill-size constraints: a comparative study of the acceptance of cowbird eggs by old hosts. *Evolutionary Ecology* 2: 27-36.
- Rohwer, S.; Spaw, C.D.; Røskaft, E. 1989. Costs to Northern Orioles of puncture-ejecting parasitic cowbird eggs from their nests. *Auk* 106: 734-738.
- Rothstein, S.I. 1977. Cowbird parasitism and egg recognition of the Northern Oriole. *Willson Bulletin* 89: 21-32.
- Rothstein, S.I. 1982. Mechanisms of avian egg recognition: Which egg parameters elicit responses by rejector species? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 11:229-39.
- Rothstein, S.I. 1990. A model system for coevolution: avian brood parasitism. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 481-508.
- Sackmann, P.; Reboreda, J.C. 2003. A comparative study of Shiny Cowbird parasitism in two large hosts: Chalk-browed Mockingbird and Rufous-bellied Thrush. *Condor* 105: 728-736, 2003.
- Salvador, S.A. 2013. Reproducción de los Furnariidae en el Departamento General San Martín, Córdoba, Argentina. *Historia Natural Tercera Serie* 3 (1): 61-85.
- Sato, N.J.; Tokue, K.; Noske, R.A.; Mikami, O.K.; Ueda, K. 2010. Evicting cuckoo nestlings from the nest: a new anti-parasitism behavior. *Biol. Lett.* 6: 67-69.

- Schuetz, J. G. 2005. Reduced growth but not survival of chicks with altered gape patterns: implications for the evolution of nestling similarity in a parasitic finch. *Anim. Behav.* 70: 839-848.
- Schulze-Hagen, K., Stokke, B.G., Birkhead, T.R. 2009. Reproductive biology of the European Cuckoo *Cuculus canorus*: early insights, persistent errors and the acquisition of knowledge. *J. Ornithol.* 150: 1-16.
- Sealey, S.G. 1992. Removal of yellow warbler eggs in association with cowbird parasitism. *Condor* 94: 40-54.
- Sealy, S.G. 1995. Burial of cowbird eggs by parasitized yellow warblers: an empirical and experimental study. *Anim. Behav.* 49: 877-889.
- Sealy, S.G.; Bazin, R.C. 1995. Low frequency of observed cowbird parasitism on Eastern Kingbirds: host rejection, effective nest defence, or parasite avoidance? *Behavioral Ecology* 6 (2): 140-145.
- Sealy, S.G.; Neudorf, D.L. 1995. Male Northern Orioles eject cowbird eggs: implications for the evolution of rejection behavior. *Condor* 97: 369-375.
- Sealy, S.G.; Neudorf, D.L.; Hill, D.P. 1995. Rapid laying by Brown-headed Cowbirds *Molothrus ater* and other parasitic birds. *Ibis* 137: 76-84.
- Segura, L.N.; Reboreda, J.C. 2012. Red-crested Cardinal defenses against Shiny Cowbird parasitism. *Behaviour* 149: 325-343.
- Soler, J.M. 1990. Relationships between the Great Spotted Cuckoo *Clamator glandarius* and its corvid hosts in a recently colonized area. *Ornis Scandinavica* 21: 212-223.
- Soler, J.M.; Martínez, J.G. 2000. Is egg-damaging behavior by Great Spotted Cuckoos an accident or an adaptation? *Behav. Ecol.* 11 (5): 495-501.
- Soler, M.; Martínez, J.G.; Soler, J.J.; Moller, A.P. 1995. Preferential allocation of food by Magpies *Pica pica* to Great Spotted Cuckoo *Clamator glandarius* chicks. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 37: 7-13.
- Soler, M.; Martin-Vivaldi, M.; Pérez-Contreras, T. 2002. Identification of the sex responsible for recognition and the method of ejection of parasitic eggs in some potential Common Cuckoo hosts. *Ethology* 108: 1093-1101.
- Soler, M.; Ruiz-Castellano, C.; Carra, L.G.; Ontanilla, J.; Martín-Galvez, D. 2013. Do first-time breeding females imprint on their own eggs? *Proc. R. Soc. B* 280 (1752):20122518
- Sorenson, M.D. 1997. Effects of intra- and interspecific brood parasitism on a precocial host, the Canvasback, *Aythya valisineria*. *Behav. Ecol.* 8 (2): 153-161.
- Sorenson, M.D.; Payne, R.B. 2001. A single ancient origin of brood parasitism in African finches: implications for host-parasite coevolution. *Evolution* 55: 2550-2567.
- Sorenson, M.D.; Payne, R.B. 2002. Molecular genetic perspectives on avian brood parasitism. *Integr. and Comp. Biol.* 42: 388-400.
- Spottiswoode, C.N.; Koorevaar, J. 2011. A stab in the dark: chick killing by brood parasitic honeyguides. *Biology Letters* 8: 241-244.

- Spottiswoode, C.N.; Stevens, M. 2010. Visual modeling shows that avian host parents use multiple visual cues in rejecting parasitic eggs. *PNAS* 107 (19): 8672-8676.
- Spottiswoode, C.N.; Stryjewski, K.F.; Quader, S.; Colebrook-Robjent, J.F.R. 2011. Ancient host specificity within a single species of brood parasitic bird. *PNAS* 108 (43): 17738-17742.
- Tokue, K.; Ueda, K. 2010. Mangrove Gerygones *Gerygone laevigaster* eject Little Bronze-cuckoo *Chalictes minutillus* hatchlings from parasitized nests. *Ibis* 152: 835-839.
- Tuero, D.T.; Fiorini, V.D.; Reboreda, J.C. 2007. Effects of Shiny Cowbird *Molothrus bonariensis* parasitism on different components of House Wren *Troglodytes aedon* reproductive success. *Ibis* 149: 521-529.
- Tuero, D.T.; Fiorini, V.D.; Mahler, B.; Reboreda, J.C. 2012. Shiny cowbird *Molothrus bonariensis* egg size and chick growth vary between two hosts that differ markedly in body size. *Journal of Avian Biology* 43: 227-233.
- Tuero, D.T.; Fiorini, V.D.; Reboreda, J.C. 2012. Do shiny cowbird females adjust egg pecking behavior according to the level of competition their chicks face in host nests? *Behavioral Processes* 89: 137-142.
- Underwood, T.J.; Sealy, S.G. 2011. Behavior of Warbling Vireos ejecting real and artificial cowbird eggs. *The Wilson Journal of Ornithology* 123 (2): 395-400.
- Vaz Ferreira, R.; Palerm, E.; Bianco, J.; Stagi, A. 1993. Características del nido y técnicas de construcción del “hornero” *Furnarius rufus* y del “espinero” *Anumbius annumbi* (Furnariidae, Passeriformes). *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay*, 2da época 8: 239-264.
- Vaz Ferreira, R.; Stagi, A.; Bianco, J.; Olmos, A.; Bentos-Pereira, A. 1999. Comportamientos en la nidificación de *Furnarius rufus* (Passeriformes, Furnariidae). *Actas de las V Jornadas de Zoología del Uruguay* 11: 47.
- Victoria, J.K. 1972. Clutch characteristics and egg discriminative ability of the African Village Weaverbird *Ploceus cucullatus*. *Ibis* 114: 367-376.
- Welbergen, J.A.; Davies, N.B. 2009. Strategic variation in mobbing as a front line of defense against brood parasitism. *Current Biology* 19: 235-240.
- Welbergen, J.A.; Davies, N.B. 2011. A parasite in wolf’s clothing: hawk mimicry reduces mobbing of cuckoos by hosts. *Behav. Ecol.* 22 (3): 574-579.

Anexos

A continuación se presenta información adicional recabada durante este estudio, que contiene datos acerca de la historia natural del hornero no relacionada con su interacción con el tordo.

Individuos de Hornero Capturados

Se capturaron 124 individuos de hornero, la cantidad de adultos y pichones capturados y recapturados en diferentes años se muestra en la Tabla A. Las medidas morfométricas y peso de los adultos figuran en la Tabla B.

Tabla A. Cantidad de individuos de hornero capturados y recapturados por año.

	2010	2011	2012	Total
Adultos	19	17	32	68
Pichones	13	8	35	56
Recapturados	-	5	6	8

Tabla B. Peso y medidas morfométricas de los individuos adultos de hornero capturados. Las medidas se expresan como media \pm desvío estándar en g (peso) y mm (otras medidas). Se detalla el rango y el tamaño de muestra.

Medida	Media	Rango	n
Peso	64.81 \pm 5.13	56 - 78	64
Tarso Derecho	38.61 \pm 1.69	35.44 - 43.00	36
Tarso Izquierdo	37.84 \pm 1.86	35.18 - 43.00	70
Culmen	25.52 \pm 0.96	22.81 - 27.70	50
Culmen Expuesto	21.27 \pm 0.71	19.87 - 23.75	36
Alto pico	5.11 \pm 0.21	4.58 - 5.58	50
Ancho pico	4.54 \pm 0.27	4.01 - 5.34	50
Apertura pico	26.48 \pm 2.53	21.18 - 31.18	46

Dimorfismo Sexual en Hornero

Se determinó el sexo de 47 individuos adultos (28 hembras y 19 machos). Los horneros no mostraron diferencias significativas en su peso y morfometría entre machos y hembras excepto en el largo del tarso, que fue significativamente mayor en los machos (Kruskal-Wallis $p < 0.01$). El resumen de las medidas por sexo se presenta en la Tabla C.

Tabla C. Peso y medidas morfométricas de machos y hembras de hornero. En la última columna se muestra la significancia arrojado por el test de Kruskal-Wallis. El peso se presenta en gramos y las demás medidas en mm.

	Hembras			Machos			p-valor
	Media	Rango	n	Media	Rango	n	
Peso	65.42 ± 6.44	56 - 79	26	64.06 ± 2.29	59 - 69	17	0.5
Tarso	37.06 ± 1.6	31.78 - 41.06	28	38.73 ± 2.26	32.12 - 43	19	0.002*
Culmen	25.2 ± 1.09	22.81 - 26.64	14	25.8 ± 0.82	24.22 - 27.26	13	0.17
Culmen Expuesto	21.04 ± 0.78	19.87 - 22.38	8	21.84 ± 0.84	20.9 - 23.75	8	0.12
Alto Pico	5.14 ± 0.21	4.8 - 5.46	14	5.13 ± 0.12	4.81 - 5.33	13	0.98
Ancho Pico	4.53 ± 0.2	4.28 - 4.88	14	4.52 ± 0.31	4.02 - 5.27	13	1.00
Apertura Pico	25.84 ± 1.99	21.23 - 28.37	12	25.86 ± 2.27	21.56 - 30.78	12	0.86

Territorios de Hornero

Durante el monitoreo de los nidos se obtuvo información acerca de los territorios utilizados por los horneros en el área de estudio. Si bien los individuos residentes en los territorios cambiaron entre años, los límites territoriales se mantuvieron relativamente fijos por lo cual se pudieron delimitar. La ubicación y delimitación de territorios no se estudió de manera sistemática y se presentan datos anecdóticos, basados en los sitios de construcción de los nidos en años sucesivos y las zonas donde se divisaron los individuos de cada pareja. Por lo tanto, los tamaños y límites de los territorios que se reportan son arbitrarios, y no se reportan datos sobre solapamiento de los mismos ni variación entre temporadas. Se definieron dos tipos de territorios: “Territorios Definidos”, donde se registraron nidadas en más de una temporada y/o donde se conocía bien el área que utilizaban los individuos de la pareja; y “Territorios Difusos”, donde se registraron nidadas una sola vez y/o no se conocían las áreas que utilizaban los miembros de la pareja. Además se ubicaron zonas donde la especie estaba presente nidificando pero los nidos no entraron en el estudio por ser de difícil acceso (árboles altos, edificaciones, postes de líneas eléctricas). Se observaron 33 territorios definidos y 28 territorios indefinidos (Fig. A).

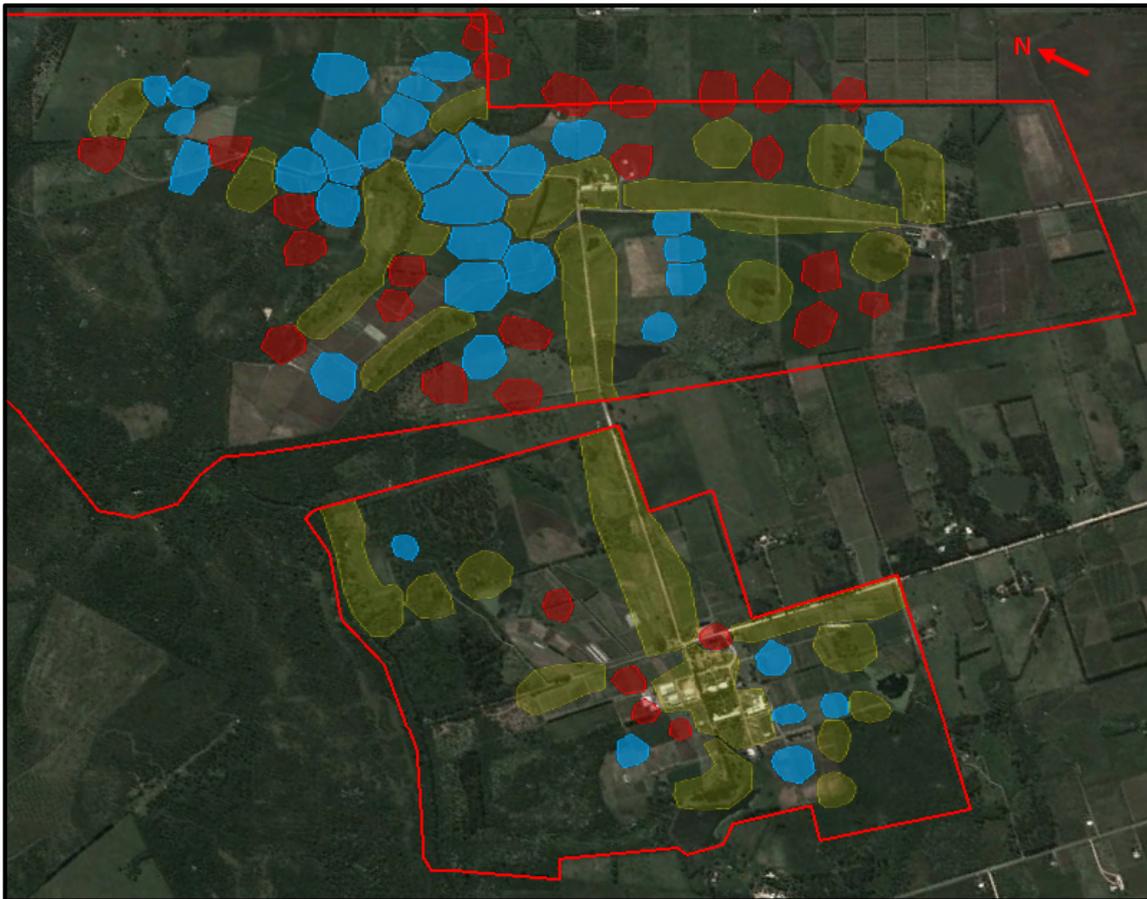


Figura A. Ubicación de Territorios de hornero en la zona de estudio. Celeste: Territorios Definidos. Rojo: Territorios Difusos. Amarillo: Áreas donde se constató la presencia de la especie pero no se pudo acceder a los nidos y la zona no fue monitoreada.

Uso de los Territorios

Se recapturaron ocho individuos: cuatro hembras y un macho que mantuvieron sus territorios en al menos dos años sucesivos, un macho que cambió de territorio y dos pichones que dispersaron a territorios cercanos en años siguientes. La Tabla D muestra los territorios y las parejas de cada individuo recapturado en los diferentes años. La Figura B diagrama el seguimiento de estos ocho individuos y sus parejas durante las tres temporadas en superposición con sus territorios.

Tabla D. Individuos de hornero recapturados en las diferentes temporadas reproductivas mostrando el territorio que ocuparon y la pareja que tuvieron cada año. Los primeros seis individuos fueron capturados de adultos, y los últimos dos cuando eran pichones en el nido. S/A= Sin Anillar.

Individuo	2010		2011		2012	
	Territorio	Pareja	Territorio	Pareja	Territorio	Pareja
♀ 3702	TDef16	S/A	TDef16	3799	TDef16	3763
♀ 3712	TDef17	S/A	TDef17	S/A	TDef17	S/A
♀ 3713	TDef12	S/A	TDef12	3719	x	x
♀ 3721	x	x	TDef14	S/A	TDef14	3774
♂ 3723	x	x	TDef15	S/A	TDef15	3775
♂ 3727	x	x	TDef18	3729	TDef28	3796
♀ 3796	TDef20	Pichón	TDef28	3724	TDef28	3727
♂ 3799	TDef20	Pichón	TDef16	3702	x	x

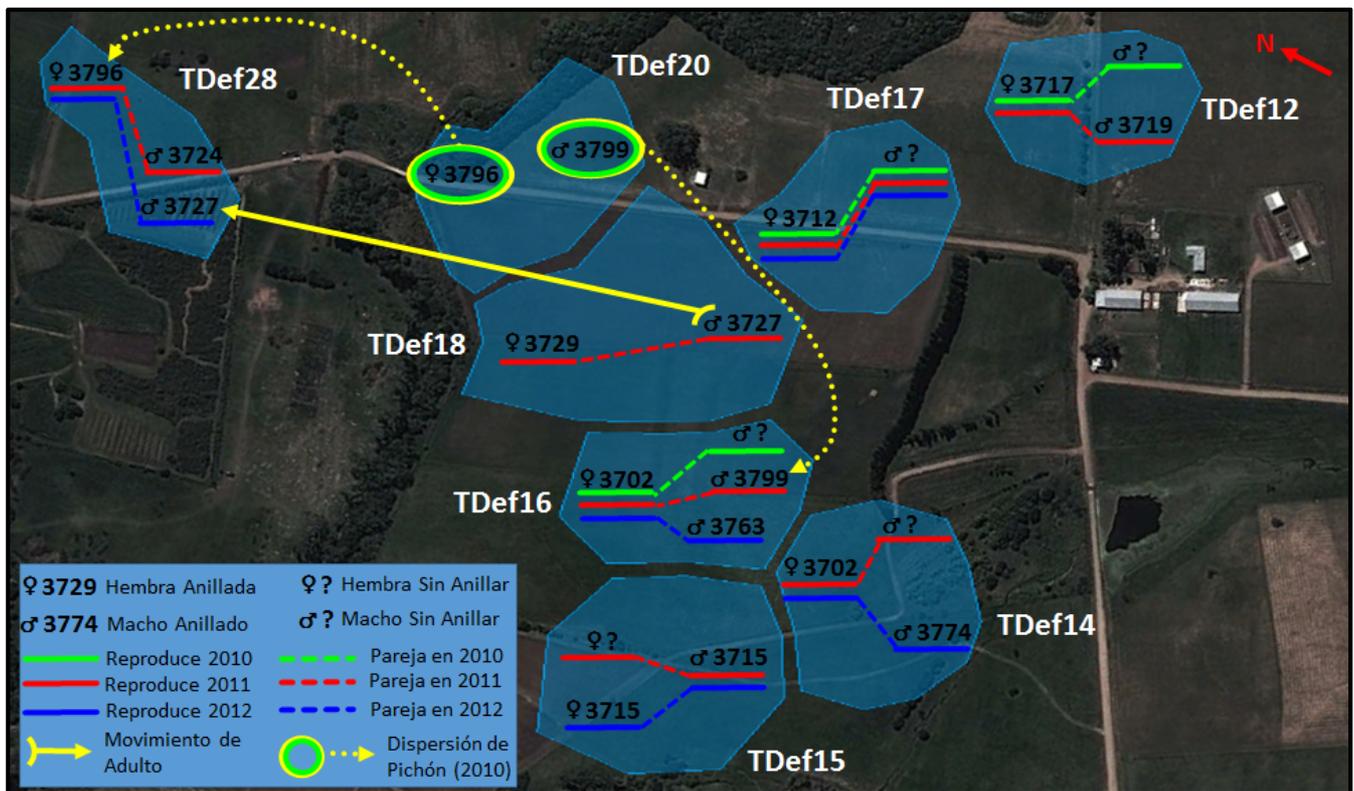


Figura B. Ubicación de los territorios (celestes) ocupados por los 8 individuos de hornero recapturados. Se indica en negro el número de anillo y sexo de los individuos que lo ocuparon. La línea de color bajo el número indica el año en que dicho individuo ocupó el territorio (Verde – 2010, Rojo – 2011, Azul – 2012). La línea punteada une a los que formaron las parejas en cada año, respetando el código de colores anterior. Las flechas amarillas indican movimientos entre años, línea entera: migración de adulto a otro territorio, línea punteada: dispersión de pichón desde el territorio donde nació (indicado con un círculo amarillo alrededor del número) al que dispersó.