

023

127.

INSTITUTO VALLECAUCANO DE INVESTIGACIONES CIENTIFICAS  
INCIVA

INFORME DE INVESTIGACION

BIOLOGIA REPRODUCTIVA DE UN PARASITO DE CRIA,  
EL CHAMON NEGRO

Por

Gustavo H. Kattan\*

Cali, Julio de 1991

\* Biólogo, Univ. del Valle; M. Sc., candidato a Ph. D., Univ. of Florida.

## INTRODUCCION

Los parásitos de cría son aves que ponen sus huevos en los nidos de otras especies de aves; el ave hospedera incuba los huevos y cría los polluelos. El parasitismo de cría es practicado aproximadamente por el 1% de las especies de aves (unas 85 spp.), incluyendo la mitad de las 135 especies de cucos (Cuculidae) y cinco especies de chamones (Icteridae).

El Chamón Negro (Molothrus bonariensis) es un parásito de cría generalista, con una amplia distribución en América del Sur y las Antillas (Cruz et al. 1985; Friedmann & Kiff 1985). En este informe se presenta un resumen de los resultados de un estudio de la biología reproductiva del Chamón Negro en el Valle del Cauca. El estudio se enfocó desde dos puntos de vista diferentes: 1) La estrategia reproductiva de M. bonariensis como parásito de cría, y 2) El impacto del parasitismo sobre uno de sus hospederos. Los aspectos específicos estudiados fueron los siguientes:

1. Estrategia Reproductiva de M. bonariensis.
  - a. Estacionalidad reproductiva de una población del Chamón Negro.
  - b. Esquema de postura de huevos de los chamones hembras.
  - c. Claves utilizadas por los chamones para encontrar y seleccionar nidos; sincronización de la postura del chamón con la de su hospedero.
  - d. Desarrollo prenatal y postnatal de las crías de chamón.
2. Impacto del parasitismo sobre un hospedero, Troglodytes aedon.
  - a. Mecanismos de aceptación de huevos parásitos.
  - b. Impacto del parasitismo a nivel de población.
  - c. Impacto del parasitismo sobre los cucaracheros adultos.

## RESULTADOS

### 1. ESTRATEGIA REPRODUCTIVA DE M. BONARIENSIS.

#### a. Estacionalidad reproductiva.

Se estudió una población del Chamón Negro en una finca ganadera en el área de Jamundí, en el Valle del Cauca. Su principal hospedero en el área es el Cucarachero Común, Troglodytes aedon. Para el estudio se utilizaron tanto nidos naturales como cajas nidaderas. Al igual que lo reportado por Alvarez et al. (1984), se encontró que los cucaracheros se reproducen todo el año, con picos de actividad en las épocas de máxima precipitación (Abril y Octubre). La población de chamonos igualmente mostró actividad reproductiva todo el año (Fig. 1).

#### b. Esquema de postura de huevos de los chamonos hembras.

Se hizo una pequeña colección mensual de hembras en un área aledaña, durante el período diciembre 1990 - junio 1991, con el fin de determinar que proporción de la población se encuentra en estado reproductivo, y para obtener un estimado del número de huevos que pone cada hembra. La proporción de hembras reproductivas se muestra en la Fig. 2. Se encontró que hay separación entre dos actividades importantes, muda y reproducción. Las hembras detienen su actividad reproductiva y regresionan los ovarios durante el período de muda. Durante el resto del tiempo, las hembras están en actividad reproductiva continua. Se hizo un análisis de ovarios, midiendo los folículos vitelogénicos y los folículos postovulatorios, el cual arrojó el siguiente resultado. Las hembras ovulan un huevo diario, en series de 4-5 huevos, con descansos de 1-3 días entre series.



c. Claves utilizadas por los chamones para encontrar y seleccionar nidos; sincronización de la postura.

El principal método de búsqueda que utilizan los chamones para localizar los nidos consiste en observar las actividades de los cucaracheros. Durante todo el ciclo de nidación, pero principalmente durante la etapa de cortejo y construcción del nido, los cucaracheros machos cantan continuamente desde sitios elevados y visibles, y acompañan a la hembra en sus visitas de inspección a las posibles cavidades de nidación. Una vez se inicia la construcción del nido, el macho canta desde el área donde este se encuentra localizado, e incluso desde el nido mismo cuando trae material (Alvarez et al. 1984; observación personal). Estas actividades son aprovechadas por los chamones para localizar el área del nido.

En 38 sesiones de una hora de observación de nidos en etapas tempranas de construcción, registré 22 casos en los que una o más chamones hembras seguían a los cucaracheros hasta dar con el nido. Por lo general el cucarachero macho canta desde varias perchas en los alrededores, hasta que finalmente vuela a la vecindad inmediata del nido. Los chamones lo siguen a distancias de 3 a 5 m en sus vuelos de percha en percha. Cuando los chamones se acercan al nido, los cucaracheros se excitan, dan vocalizaciones de alarma y vuelan hacia los chamones, intentando expulsarlos del área. Esta reacción le indica a los chamones que se encuentran en las inmediaciones del nido, pues inmediatamente comienzan una inspección visual minuciosa, hasta que lo localizan. Generalmente el hostigamiento de los cucaracheros obliga a los chamones a retirarse una cierta distancia, pero en cuanto los cucaracheros se alejan, regresan y reanudan la búsqueda.

Un segundo método que utilizan los chamones para localizar nidos de cucarachero involucra un proceso similar al de "imagen de búsqueda". En el área de estudio en Jamundí, y en general en el Valle del Cauca, es muy común el uso de la guadua (Guadua angustifolia) como material de construcción y como postes para cercos. Estas guaduas proveen innumerables cavidades,

muy adecuadas para que los cucaracheros construyan en ellas sus nidos. El 90% de los nidos naturales de cucarachero encontrados en el área de estudio estaban en guaduas. Los chamones parecen poseer una imagen de búsqueda de nidos en guaduas, pues en once ocasiones observé hembras recorriendo estas estructuras y mirando cuidadosamente, especialmente en los puntos de empalme entre dos guaduas, sitio donde generalmente están las cavidades usadas por los cucaracheros. Todas estas observaciones ocurrieron en ausencia de cucaracheros, es decir, los chamones no se estaban guiando por las actividades de los hospederos, sino que estaban buscando directamente en los sitios apropiados (hay que añadir que esta es precisamente la táctica que he utilizado para buscar sistemáticamente nidos naturales).

Esta formación de imágenes de búsqueda ha sido confirmada por el uso de cajas nidaderas. Estos nidos artificiales son muy conspicuos, y desde que comencé a utilizarlos en el área de estudio los chamones han aprendido a reconocerlos como potenciales nidos de cucaracheros. Los chamones frecuentemente inspeccionan las cajas, aún cuando estén vacías o tengan nidos inactivos. Los altos niveles de parasitismo múltiple en cajas (ver más adelante), sugieren que estas son muy fáciles de localizar por los chamones.

Se realizó un experimento con nidos artificiales que consistió en poner huevos de cucarachero en nidos naturales inactivos, para determinar si la ausencia de actividad permitía a los chamones localizar los nidos. El experimento demuestra indirectamente que la actividad de los hospederos es necesaria para que los chamones encuentren y seleccionen los nidos. Ninguno de los 10 nidos experimentales fué parasitado, mientras que la incidencia del parasitismo en nidos naturales activos fue del 56%. En un total de 20 horas de observación de los nidos experimentales, registré dos visitas de inspección por parte de chamones (0.1 visitas/h), mientras que en nidos activos el promedio de visitas/h varía entre 1.04 y 3.5 (ver más adelante). Sin embargo, ocasionalmente los chamones ponen huevos en nidos inactivos. En cuatro ocasiones he encontrado un huevo fresco de chamón en nidos viejos, que llevaban varias semanas abandonados (tres en cajas y uno en un nido natural).

Los chamones descubren los nidos de cucarachero tan pronto estos comienzan la construcción de la base. En la Fig. 3 se muestra la frecuencia de visitas de chamón durante las diferentes etapas del nido. Una vez descubren el nido, los chamones realizan visitas de inspección, presumiblemente para observar el avance del nido, hasta que finalmente ponen sus huevos. En las visitas de inspección los chamones llegan directa y rápidamente a revisar el nido, e inmediatamente abandonan el área. Esta aproximación directa y rápida indica que los chamones ya conocían la localización del nido (Wiley & Wiley 1980). Las visitas generalmente son hechas por hembras solitarias, o por grupos de dos o tres hembras, raramente acompañadas de uno o dos machos, los cuales generalmente no se acercan al nido (Tabla 1).

Las observaciones de visitas por hembras marcadas permiten hacer las siguientes generalizaciones:

- 1) Cada hembra hace varias visitas a un nido en un período de varios días durante las etapas de construcción.
- 2) Varias hembras están siguiendo el progreso de cada nido. Esto lo confirma el parasitismo múltiple. Asumiendo que cada individuo tiende a poner siempre huevos de apariencia similar (Dufty 1983), la variabilidad de los huevos permite estimar que por lo menos 6 hembras diferentes han puesto en un mismo nido. Además, hasta 6 huevos han sido puestos en un día en un mismo nido.
- 3) Cada hembra sigue el progreso de varios nidos. Sus áreas de actividad son mucho mayores que el área de estudio (15 territorios de cucarachero).

La intensidad del parasitismo (número de huevos parásitos por nido) fué muy alta en esta población de cucaracheros (Tabla 2). El parasitismo múltiple fué más común en cajas que en nidos naturales, al igual que el número promedio de huevos por nido fué más alto (Tabla 2). Para determinar si la distribución de huevos de chamón en nidos de cucarachero es aleatoria, la comparé con una distribución de Poisson (Sokal & Rohlf 1969). La desviación de la distribución de Poisson indicaría que los huevos están

distribuidos bien sea de manera agregada, o bien de manera regular, es decir, que los chamones seleccionan nidos ya parasitados, o que por el contrario los evitan (Orians et al. 1989).

En los nidos naturales, la distribución de huevos de chamón se desvía significativamente de la Poisson (Tabla 2). La distribución tiene forma de U, con más nidos con cero huevos y más nidos con más de 4 huevos que los esperados, y menos nidos que lo esperado con pocos huevos (1-4). Esto sugiere que entre los nidos que son parasitados, hay algunos que son más fáciles de encontrar, pues son parasitados por varias hembras. La distribución de huevos en cajas nidaderas, en cambio, no se desvía significativamente de la Poisson, lo cual indica que los chamones encuentran estos nidos de manera aleatoria, y no evitan los nidos ya parasitados.

La postura de los chamones no estuvo sincronizada con la de los cucaracheros (Fig. 4). Solamente el 35.5% de los huevos de chamón fueron puestos durante el período de postura de los cucaracheros. El 51.6% de los huevos fueron puestos entre 1 y 6 días antes de que los cucaracheros comenzaran su propia postura. Con frecuencia los chamones ponían sus huevos muy temprano en nidos que aún estaban en construcción, y estos huevos quedaban enterrados a medida que los cucaracheros continuaban añadiendo material de nidación. El número de huevos puestos después de que los cucaracheros han terminado su postura y comenzado la incubación es bajo (12.9%), posiblemente debido a que la hembra pasa la mayor parte del tiempo en el nido y lo defiende de los chamones.

Los cucaracheros no fueron discriminativos respecto a los huevos parásitos, pues aceptaron e incubaron los huevos de chamón, a pesar de la alta variabilidad en forma y tamaño que estos presentan. Los cucaracheros tampoco fueron discriminativos en cuanto a sincronización, pues aceptaron huevos aunque fueran prematuros o tardíos. Sin embargo, las posturas múltiples (más de dos huevos de chamón) causaron abandono del nido casi en



el 100% de los casos, aún cuando los cucaracheros hubieran realizado su propia postura.

d. Desarrollo prenatal y postnatal de las crías de chamón.

En las aves el tamaño del huevo es proporcional al tamaño de la hembra adulta, y el período de incubación es proporcional al tamaño del huevo (Rahn & Ar 1974; Rahn et al. 1975). Los parásitos de cría generalmente tienen períodos de incubación más cortos que los de sus hospederos, lo cual da una ventaja a los polluelos sobre sus compañeros de nido (Payne 1977). Los cucos tienden a poner huevos que son pequeños para su tamaño corporal (O'Connor 1984). Los chamones, en cambio, ponen huevos de tamaño normal para su tamaño corporal (Rahn et al. 1975), pero tienen períodos de incubación más cortos que lo que se esperaría (Rahn & Ar 1974; Payne 1977).

Con el fin de determinar los mecanismos por los cuales los chamones reducen el período de incubación, incubé huevos en el laboratorio a temperatura constante y medí el metabolismo de los embriones. Además medí el contenido energético de los huevos frescos y determiné la masa seca del polluelo recién nacido. En una revisión reciente de la energética del metabolismo de los embriones de aves, Vleck & Vleck (1987) encontraron que el período de incubación depende del contenido energético del huevo. Por tanto hay dos posibles mecanismos de reducir el período de incubación: 1) reducir el contenido energético (pero esto produciría un polluelo más pequeño), y 2) aumentar la velocidad de crecimiento, i. e., el metabolismo. En la Tabla 3 y Fig. 5 se muestran los valores observados, en comparación con los valores esperados de acuerdo a las regresiones dadas por Vleck & Vleck (1987). Aparentemente los chamones acortan el tiempo de incubación utilizando ambos mecanismos. El contenido energético del huevo es bajo y el metabolismo del embrión es alto. El bajo contenido energético produce un polluelo ligeramente más pequeño, pero esto no es problema dado el rápido crecimiento que estos exhiben y su agresividad para solicitar alimento (ver más adelante).

Los polluelos de chamón crecen rápido y en muy corto tiempo están listos para abandonar el nido (Fig. 6). A diferencia de lo normal para los passeriformes, los polluelos abandonan el nido con un peso muy inferior al de los adultos, y el dimorfismo sexual no se manifiesta en los polluelos.

## DISCUSION

Los parásitos de cría generalmente encuentran los nidos de sus hospederos observándolos en sus actividades. Algunos autores han reportado que la reacción defensiva puede ser utilizada para localizar el nido (e. g., Seppä 1969). Esta puede ser una reacción defensiva general hacia un intruso cerca del nido, pero resulta contraproducente si el parásito la utiliza para encontrar el nido (Rothstein 1990). Los experimentos con nidos artificiales igualmente han demostrado que la actividad de los hospederos es necesaria para que los parásitos encuentren el nido (e. g., Wiley 1988).

Algunos hospederos del Chamón Negro son muy discriminativos y rechazan huevos no sincronizados, o que tengan ciertas características morfológicas (e. g., Fraga 1985; Mason & Rothstein 1986; Wiley 1985). Otros hospederos, por el contrario, son aceptores indiscriminativos. Los cucaracheros aceptan huevos de cualquier forma y color, sean sincronizados o no. La importancia de la sincronización depende no solo de que el hospedero rechace los huevos no sincronizados, sino también de las probabilidades de éxito del parásito. Con algunos hospederos grandes el éxito de M. bonariensis puede ser bajo (e. g., Fraga 1985). Con hospederos pequeños, sin embargo, los chamones generalmente tienen ventaja y su éxito es mayor. Su corto período de incubación les permite eclosionar primero y los polluelos son grandes, agresivos y crecen rápido.

El Chamón Negro tiene un rango geográfico tan extenso, y parasita tantas especies, que es difícil hacer generalizaciones y probablemente exhibe diferentes estrategias en diferentes circunstancias. Hay evidencias de que con algunos hospederos la sincronización es muy importante. En el caso de I. aedon en el Valle del Cauca, la sincronización no es crítica. En este caso, los



chamones disponen de una población hospedera donde permanentemente hay nidos en construcción. Los chamones son aves de una fecundidad extraordinaria y ovulan continuamente durante la época reproductiva (Scott & Ankney 1983; este estudio). La estrategia del Chamón Negro aparentemente es la de ser un generalista extremo que basa su éxito más en la alta fecundidad, que en la sincronización precisa de cada huevo. Es posible que otras especies que siguen otras estrategias, como los cucos, tengan mecanismos más finos para garantizar el éxito de sus huevos.

## 2. IMPACTO DEL PARASITISMO SOBRE I. AEDON.

### a. Mecanismos de aceptación de huevos parásitos

Para determinar si los cucaracheros aceptan huevos parásitos, se realizaron experimentos en los que se colocaron huevos naturales y artificiales en nidos de cucarachero. Los modelos utilizados en los experimentos se muestran en la Tabla 4. Los resultados de los experimentos se muestran en la Tabla 5. Los cucaracheros aceptan e incuban los huevos naturales y artificiales, con excepción de los huevos artificiales muy pequeños y los vacíos, posiblemente porque los perciben como cáscaras vacías.

Los cucaracheros igualmente aceptaron el parasitismo natural. No hubo ninguna evidencia de que rechazaran huevos de chamón, a pesar de que estos eran bastante variables en tamaño y color y forma de las manchas. Los cucaracheros únicamente rechazaron por abandono cuando eran parasitados con más de dos huevos de chamón.

### b. Impacto del parasitismo a nivel de población.

La presión del parasitismo fue muy fuerte en esta población de cucaracheros. Dado que los cucaracheros son más pequeños que los chamones, y anidan en cavidades, el tamaño de la entrada a la cavidad es lo que limita el parasitismo. En las cajas que tenían agujero de entrada grande (>35 mm dia.) el parasitismo fue del 100%. En los nidos naturales el tamaño

del agujero determina el parasitismo (tamaño de la entrada, nidos parasitados,  $X \pm SD = 57 \pm 9.7$  mm (12), nidos no parasitados,  $23 \pm 5.8$  mm (15),  $t = 8.96$ ,  $P < 0.001$ ). La tasa de parasitismo en nidos naturales fue de 55.9% (19 de 34 nidos).

El parasitismo tuvo un efecto negativo fuerte sobre el éxito de eclosión de los cucaracheros. Muchos huevos de cucarachero desaparecieron durante la incubación, probablemente porque se quebraban y eran removidos por los cucaracheros. Los huevos de chamón son pesados y de cáscara dura, y con frecuencia encontré huevos de cucarachero abollados en nidos parasitados. Estos huevos desaparecían o no eclosionaban. Solo en el 55% de los nidos hubo por lo menos un huevo de cucarachero eclosionado (Tabla 6). Comparada con el tamaño de la postura al comienzo de la incubación, la postura al final de la incubación se ve sustancialmente reducida en nidos parasitados (Tabla 6).

El parasitismo también afectó el éxito en el nido de los cucaracheros (Tabla 6). La mayoría de los polluelos de cucarachero mueren de inanición en los nidos parasitados. Los únicos polluelos que alcanzaron a volar estaban en nidos que fueron parasitados tarde, y por tanto los cucaracheros alcanzaron a nacer 3-4 días antes que el chamón. Sus curvas de crecimiento aparentemente fueron normales (Fig. 7). El éxito de nido en nidos parasitados fue de 17%, comparado con 82% en nidos no parasitados (Tabla 6). La mayoría de las muertes en nidos no parasitados fueron causadas por nuches (larvas de mosca). Estas muestras no incluyen nidos depredados, pues mi intención es mostrar el efecto de los parásitos sobre el éxito de los cucaracheros.

### c. Impacto del parasitismo sobre los adultos.

Para medir el impacto sobre los adultos, medí el número de viajes con alimento a nidos con un polluelo de chamón, o con una nidada normal de tres polluelos de cucarachero. Las medidas se hicieron dos veces, cuando tenían 5 días y 10 días de edad. También se midió el tiempo que le toma a una hembra reanidar después de ser parasitada, en comparación con hembras no

parasitadas. La hipótesis era que criar un chamón es más costoso y que a las hembras parasitadas les tomaría más tiempo reiniciar un nido.

Se encontró que un polluelo de chamón era equivalente a una nidada de tres polluelos de cucarachero. Criar un chamón requiere el mismo esfuerzo que criar tres cucaracheros, por lo menos en cuanto a número de viajes con alimento (Tabla 7). La participación de la hembra en el esfuerzo de alimentación es similar en ambos casos. La cría de un chamón tampoco resultó en una mayor demora para reanidar (nidos parasitados,  $48.3 \pm 18.5$  días (N=6), nidos no parasitados  $50.6 \pm 21.9$  días (N=8),  $t=0.136$ ,  $P>.4$ ).

## DISCUSION

Los hospederos de los parásitos de cría pueden dividirse en dos clases discretas: Aceptores y Rechazadores. Es muy enigmático por que algunas especies no rechazan los huevos parásitos. Rothstein (1990) ha propuesto que no lo hacen porque no tienen la capacidad genética de reconocer el huevo como extraño. Otra hipótesis que se ha propuesto es que algunas aves no retiran el huevo parásito porque están limitadas por el tamaño de su pico, es decir, no pueden sostener el huevo entre sus mandíbulas. En este caso la única manera de retirar el huevo sería perforándolo de un picotazo, con lo que se corre el riesgo de quebrar sus propios huevos (Rohwer & Spaw 1988). Otra posibilidad de rechazar un huevo parásito es abandonar el nido. Sin embargo, esta posibilidad está limitada por la capacidad de reanidar, y la probabilidad de que el nuevo nido sea parasitado (Røskoft et al. 1990). Por lo tanto, para determinar cual es la mejor estrategia para un hospedero, es necesario contrastar los costos del parasitismo, con los beneficios y posibles costos de rechazar.

Los experimentos con huevos artificiales demuestran que los cucaracheros tienen capacidad para sujetar objetos tan grandes y pesados como un huevo de chamón, y sin embargo no lo hacen. Los costos del parasitismo son bastante altos para los cucaracheros y son pagados principalmente durante la etapa de incubación. Por lo tanto, no se está

evitando ningún costo al no rechazar los huevos parásitos. Otra posibilidad que está abierta a los cucaracheros es la de abandonar el nido parasitado, pues tienen probabilidades de reanidar todo el año y la probabilidad de ser reparasitado es baja (28.6%).

Dadas estas evidencias, es enigmático por que los cucaracheros aceptan el parasitismo. La mejor explicación parece ser la del "retraso evolutivo", es decir, que no han surgido las variantes genéticas que codifican el rechazo.

#### AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Sr. Alfonso Madriñán por su autorización para trabajar en su propiedad, y al Dr. Humberto Alvarez por su asesoría durante la realización de este proyecto. Agradezco a Natalia Gómez por su eficiente ayuda en el campo. Deseo dar un reconocimiento especial al INCIVA, y especialmente a Belly Narváez, por su apoyo logístico. El estudio fue financiado por COLCIENCIAS.

#### LITERATURA CITADA

- Alvarez, H., M. D. Heredia & M. C. Hernández. 1984. Reproducción del Cucarachero Común en el Valle del Cauca. *Caldasia* 14:86-123.
- Cruz, A., T. Manolis & J. W. Wiley. 1985. The Shiny Cowbird: A brood parasite expanding its range in the Caribbean region. pp. 607-620 In: P. A. Buckley et al. (eds), *Neotropical Ornithology*. Ornith. Monogr. No. 36, AOU, Washington, D. C.
- Duffy, A. M. 1983. Variation in the egg markings of the Brown-headed Cowbird. *Condor* 85:109-111.
- Fraga, R. M. 1985. Host-parasite interactions between Chalk-browed Mockingbirds and Shiny Cowbirds. pp. 829-844. In P. A. Buckley et al. (eds), *Neotropical Ornithology*, Ornith. Monogr. No. 36, AOU, Washington, D. C.
- Friedmann, H. & L. F. Kiff. 1985. The parasitic cowbirds and their hosts. *Proc. Western Found. Vert. Zool.* 2:226-302.



- Mason, P. & S. I. Rothstein. 1986. Coevolution and avian brood parasitism: Cowbird eggs show evolutionary response to host discrimination. *Evolution* 40:1207-1214.
- O'Connor, R. J. 1984. The growth and development of birds. J. Wiley and Sons.
- Orians, G. H., E. Røskaft & L. D. Beletsky. 1989. Do Brown-headed Cowbirds lay their eggs at random in the nests of Red-winged Blackbirds? *Wilson Bull.* 101:599-605.
- Payne, R. B. 1977. The ecology of brood parasitism in birds. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 8:1-28.
- Rahn, H. & A. Ar. 1974. The avian egg: Incubation time and water loss. *Condor* 76:147-152.
- Rahn, H., C. V. Paganelli & A. Ar. 1975. Relation of avian egg weight to body weight. *Auk* 92:750-765.
- Rohwer, S. & C. D. Spaw. 1988. Evolutionary lag versus bill-size constraints: a comparative study of the acceptance of cowbird eggs by old hosts. *Evol. Ecol.* 2:27-36.
- Røskaft, E., G. H. Orians & L. D. Beletsky. 1990. Why do Red-winged Blackbirds accept eggs of Brown-headed Cowbirds? *Evol. Ecol.* 4:35-42.
- Rothstein, S. I. 1990. A model system for coevolution: avian brood parasitism. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 21:481-508.
- Scott, D. M. & C. D. Ankney. 1983. The laying cycle of Brown-headed Cowbirds: Passerine chickens? *Auk* 100:583-592.
- Seppä, J. 1969. The cuckoo's ability to find a nest where it can lay an egg. *Ornis Fennica* 46:78-79.
- Sokal, R. R. & F. J. Rohlf. 1969. *Biometry*. W. H. Freeman and Co., San Francisco.
- Vleck, C. M. & D. Vleck. 1987. Metabolism and energetics of avian embryos. *J. Exp. Zool. Supplement* 1:111-125.
- Wiley, J. W. 1985. Shiny Cowbird parasitism in two avian communities in Puerto Rico. *Condor* 87:165-176.
- Wiley, J. W. 1988. Host selection by the Shiny Cowbird. *Condor* 90:289-303.
- Wiley, R. H. & M. S. Wiley. 1980. Spacing and timing in the nesting ecology of a tropical blackbird: Comparisons of populations in different environments. *Ecological Monographs* 50:153-178.

Tabla 1. Tamaño del grupo de chamones hembras que hacen visitas de inspección a los nidos de cucarachero.

| Tamaño del grupo<br>(hembras) | No. observaciones | Acompañadas por machos |                              |
|-------------------------------|-------------------|------------------------|------------------------------|
|                               |                   | Proporción<br>visitas  | No. promedio<br>machos/grupo |
| 1                             | 39                | 0.18                   | 1.3                          |
| 2                             | 6                 | 0.17                   | 1                            |
| 3                             | 3                 | 0.66                   | 1.5                          |
| 4                             | 3                 | 0.66                   | 2                            |

Tabla 2. Distribución de huevos de chamón en nidos de cucarachero. Las frecuencias esperadas fueron calculadas de acuerdo a una distribución de Poisson.

| No. huevos/nido | Número de nidos |          |           |          |
|-----------------|-----------------|----------|-----------|----------|
|                 | Naturales(1)    |          | Cajas(2)  |          |
|                 | Observado       | Esperado | Observado | Esperado |
| 0               | 14              | 4.2      | 0         | 0.7      |
| 1               | 5               | 8.8      | 4         | 3.3      |
| 2               | 4               | 9.2      | 7         | 7.6      |
| 3               | 3               | 6.4      | 12        | 11.4     |
| 4               | 2               | 3.3      | 10        | 13.0     |
| 5               | 6               | 2.1      | 7         | 11.8     |
| 6               |                 |          | 9         | 8.9      |
| 7               |                 |          | 8         | 5.8      |
| 8-12            |                 |          | 12        | 6.2      |
| $\bar{X}(3)$    | 2.09            |          | 4.55      |          |

(1) Distribución significativamente diferente de Poisson ( $\chi^2=37.1$ ,  $gl=5$ ,  $P<.001$ ).

(2) Diferencia no significativa ( $\chi^2=9.8$ ,  $gl=8$ ,  $P>.25$ )

(3) Diferencia significativa, Mann-Whitney U,  $P<.001$

Tabla 3. Energética de embriones de *M. bonariensis*. Comparación de valores observados con los valores predichos por las regresiones de Vleck & Vleck (1987).

| Parámetro                                                 | Valor observado | Intervalo Predicción 95% |
|-----------------------------------------------------------|-----------------|--------------------------|
| 1. Parámetro de predicción: Masa del huevo=4.2 g          |                 |                          |
| Contenido energético                                      | 14.54 KJ        | 16.3-22.2                |
| Período Incubación                                        | 11.7 días       | 11.8-16.9                |
| Peso seco polluelo                                        | 0.309 g         | 0.310-0.461              |
| 2. Parámetro de predicción: Contenido energético=14.54 KJ |                 |                          |
| Período de incubación                                     | 11.7 días       | 11.5-16.9                |
| Peso seco polluelo                                        | 0.309 g         | 0.237-0.335              |
| PIP*                                                      | 71.28 ml/día    | 37.9-64.4                |

\* Metabolismo inmediatamente antes de perforar la celda interna de aire.



Tabla 4. Modelos de huevos puestos en los nidos de cucarachero.

| Model                    | Dimensions (mm)          | Mass (g)  | Color                                                    |
|--------------------------|--------------------------|-----------|----------------------------------------------------------|
| <u>Real cowbird eggs</u> | 24.1±1.36 x<br>18.2±0.83 | 4.24±0.43 | White to creamy white with<br>variable brownish markings |
| <u>Artificial eggs</u>   |                          |           |                                                          |
| Large                    | 23.5 x 18.4              |           | White with purple or brown markings                      |
| Heavy                    |                          | 4.2       |                                                          |
| Light                    |                          | 1.0       |                                                          |
| Medium                   | 20.0 x 15.7              |           | White with orange-brown markings                         |
| Heavy                    |                          | 2.6       |                                                          |
| Light                    |                          | 0.6       |                                                          |
| Small                    | 15.4 x 12.1              | 0.3       | White with brown markings                                |
| <u>Glass beads</u>       | 16 x 16                  | 5.2       | Varied                                                   |

Note: Average wren egg: 18.5 x 13.8 mm; 1.9 g.

Tabla 5. Respuestas de los cucaracheros a los modelos de huevos puestos en sus nidos durante las etapas de prepostura y postura.

|                          | Pre-laying |        | Laying |        |
|--------------------------|------------|--------|--------|--------|
|                          | Accept     | Reject | Accept | Reject |
| <u>Real cowbird eggs</u> | 2          | 0      | 8      | 0      |
| <u>Artificial eggs</u>   |            |        |        |        |
| Large                    |            |        |        |        |
| Heavy                    | 7          | 0      | 5      | 0      |
| Light                    | 1          | 9      | 3      | 2      |
| Medium                   |            |        |        |        |
| Heavy                    | 4          | 0      | -      | -      |
| Light                    | 0          | 4      | -      | -      |
| Small                    | 1          | 6      | 0      | 3      |
| <u>Glass beads</u>       | 0          | 4      | -      | -      |

Tabla 6. Productividad de cucaracheros parasitados por chamonos en el Valle del Cauca.

| Parameter                       | Parasitized    | Unparasitized  | P        |
|---------------------------------|----------------|----------------|----------|
| Hatching success <sup>(1)</sup> | 0.55 (11/20)   | 0.92 (12/13)   | <.01(3)  |
| Eggs hatched/laid               | 0.31 (19/62)   | 0.76 (29/38)   | <.001(3) |
| Nest success <sup>(2)</sup>     | 0.17 (4/23)    | 0.82 (9/11)    | <.001(3) |
| Fledglings/nestling             | 0.30 (6/20)    | 0.83 (25/30)   | <.001(3) |
| Clutch size (laid)              | 2.97±0.5 (23)  | 3.12±0.47 (16) | .2(4)    |
| Clutch size (hatched)           | 0.99±1.04 (23) | 2.83±0.92 (16) | <.001(4) |

(1) Proportion of nests in which at least one wren hatched

(2) Proportion of nests in which at least one wren fledged

(3) Chi-square

(4) t-test

Tabla 7. Frecuencias de alimentación de polluelos de chamón y cucarachero. Los valores son medias  $\pm$  DS. Los valores para cucaracheros son para nidadas de tres polluelos.

| Age<br>(days) | Cowbird           |                         | Wrens             |                         |                  |
|---------------|-------------------|-------------------------|-------------------|-------------------------|------------------|
|               | Mass (g)          | Feeding freq. (trips/h) | Mass(g)           | Feeding freq. (trips/h) |                  |
|               | Total             | Female                  | Total             | Female                  |                  |
| 5             | 21.5±1.87<br>(9)  | 9.7±2.95<br>(9)         | 23.62±6.08<br>(6) | 9.75±2.48<br>(6)        | 4.08±2.31<br>(6) |
| 10            | 39.45±3.62<br>(9) | 15.37±1.7<br>(9)        | 46.1±8.8<br>(6)   | 13.0±4.85<br>(6)        | 8.5±2.32<br>(6)  |

Note: Differences not significant (t-tests) between cowbird and wrens, for mass and feeding frequencies, for both ages.

## LEYENDAS FIGURAS

Fig. 1. Estacionalidad de la reproducción en una población de I. aedon (número de nidos iniciados por mes) y M. bonariensis (número de huevos puestos por mes).

Fig. 2. Proporción de hembras reproductivas en muestras mensuales de M. bonariensis. Las hembras que no se encuentran reproductivas se encuentran mudando.

Fig. 3. Frecuencia de visitas de chamones hembras durante las diferentes etapas del nido: a) Construcción de la base; b) Construcción de la copa y revestimiento; c) Período de postura. Las barras de error indican una desviación standard. Los números sobre las barras indican el número total de horas de observación y el número de nidos observados.

Fig. 4. Número total de huevos de chamón puestos en las diferentes etapas del nido. a) 1-6 días antes de la postura de los cucaracheros; b) Período de postura de los cucaracheros; c) 0-4 días después de iniciada la incubación.

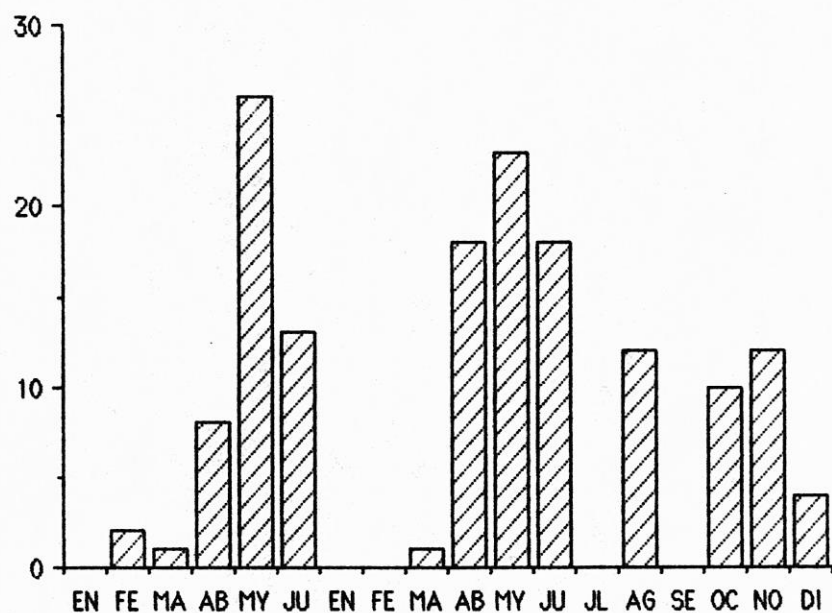
Fig. 5. Metabolismo de los embriones de M. bonariensis. El período de incubación dura 11.7 días.

Fig. 6. Curva de crecimiento de los polluelos de chamón (N=12). Las líneas horizontales indican la masa de macho y hembra adultos.

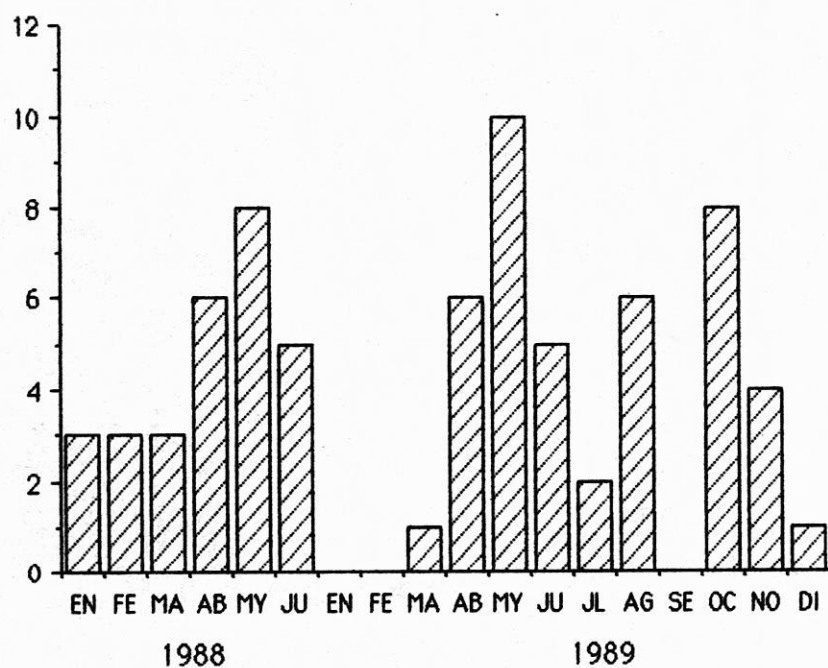
Fig. 7. Curva de crecimiento de los polluelos de cucarachero. Los círculos blancos indican el crecimiento de polluelos en nidos parasitados.

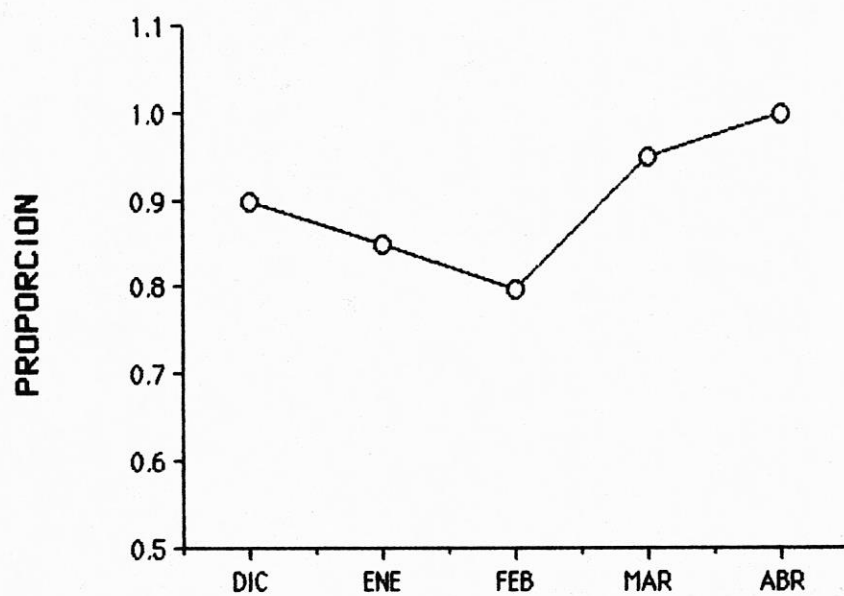


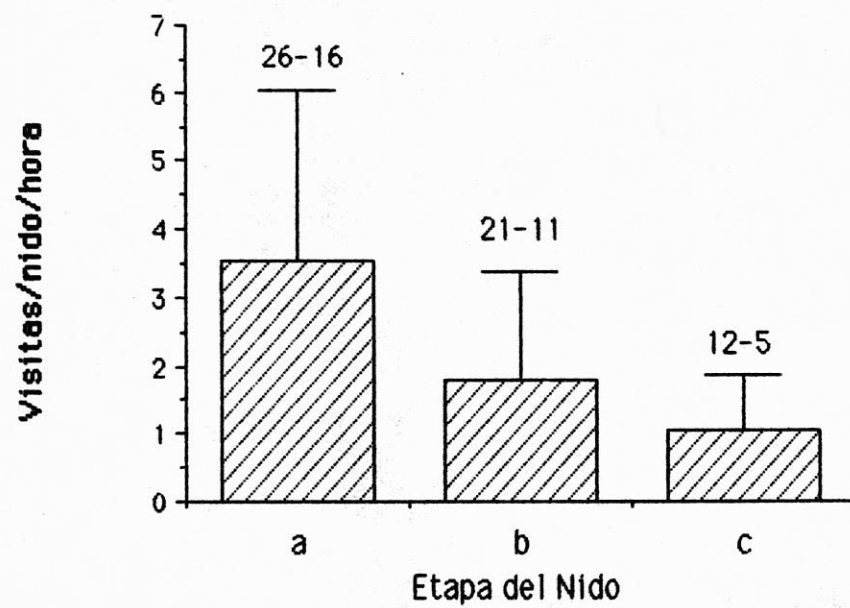
Número de Huevos

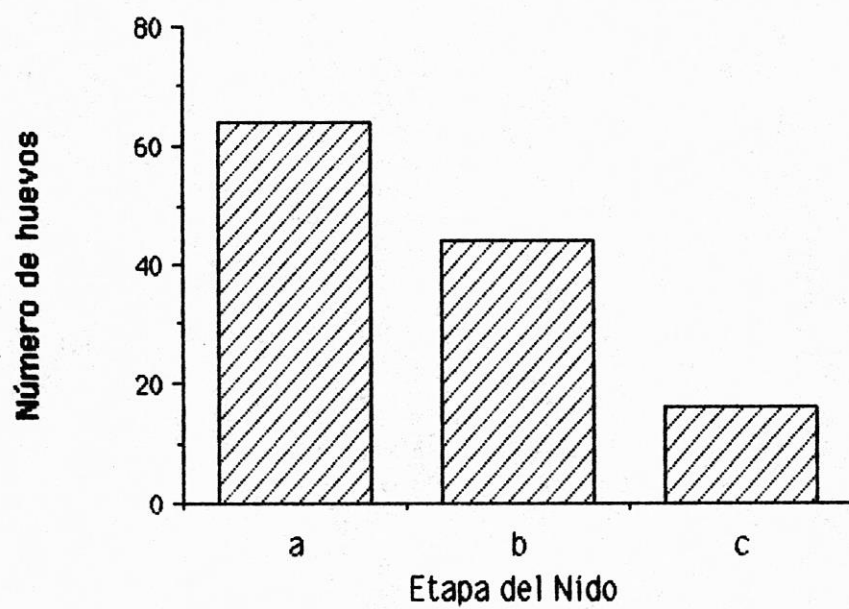


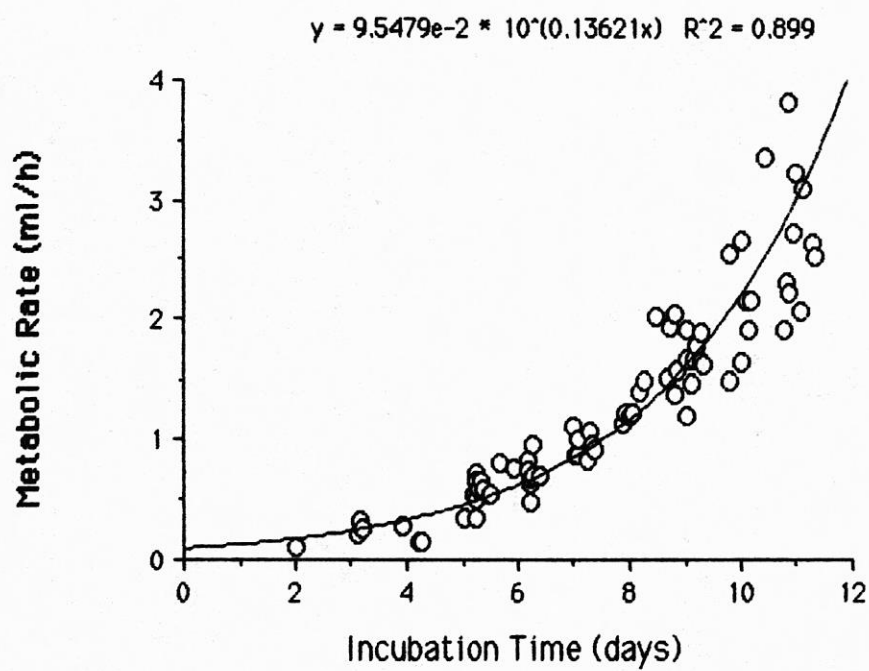
Número de Nidos



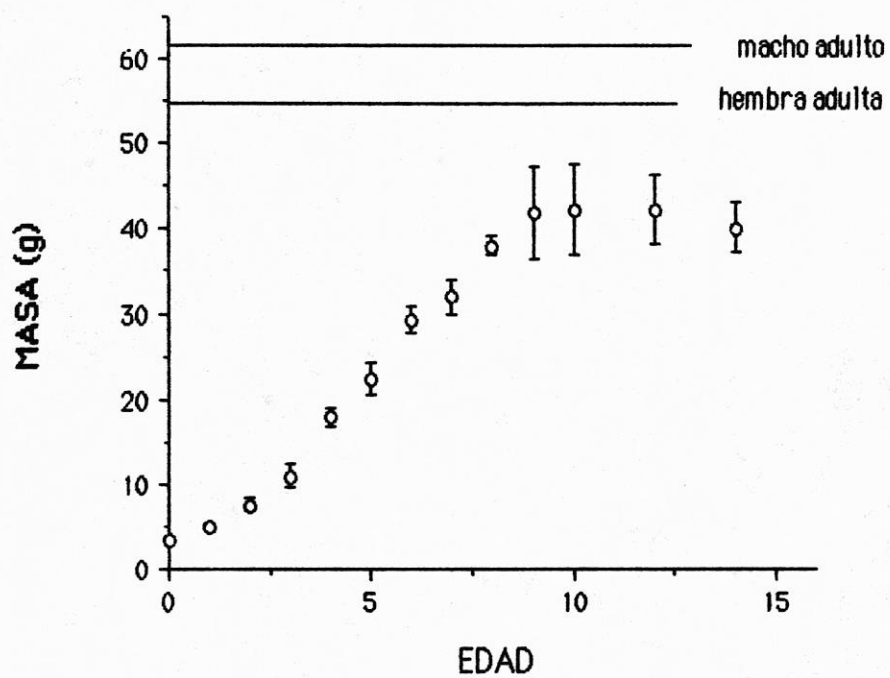


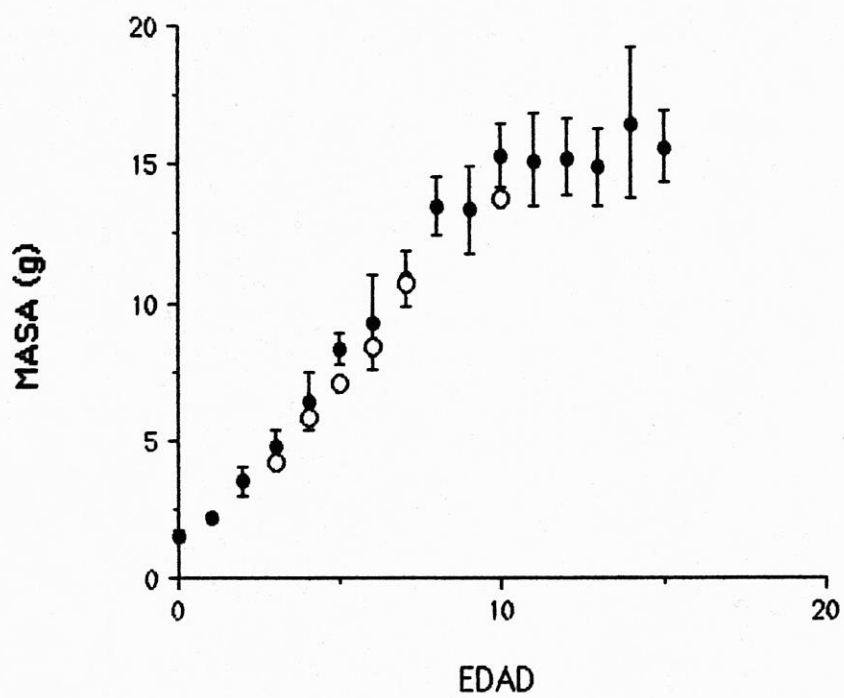














INTERACCIONES ENTRE UN PARASITO DE CRIA Y UNO DE SUS HOSPEDEROS:

BUSQUEDA Y SELECCION DE NIDOS

Gustavo H. Kattan

Instituto Vallecaucano de Investigaciones Científicas  
Cali, Colombia

y

Department of Zoology, University of Florida  
Gainesville, FL 32611 USA

Título corto: Interacciones parásito de cría-hospedero

ABSTRACT.- Host-brood parasite relations: Nest discovery and selection by Shiny Cowbirds. A central aspect of the relationship between brood parasites and their hosts is how parasites find nests and determine the appropriate time for laying, i. e., how they synchronize egg laying with their hosts' laying period. I studied these aspects of the relationship between Shiny Cowbirds and House Wrens, in the Cauca Valley of south western Colombia. Both natural nests and nest boxes were used for the study. Female cowbirds found nests by following singing male wrens and eliciting a defensive reaction when near the nest site. Wrens gave alarm calls and chased cowbirds, and this signaled cowbirds that they were in the vicinity of the nest. The nest was then found by a careful visual inspection of cavities. Cowbirds also had a searching image of nests in cavities. Cowbirds discover nests soon after the wrens begin building, and monitor them through time. Observations of banded cowbirds indicated that, 1) each female made several visits to a nest during the course of several days; 2) several females monitored each nest; and 3) each female monitored several nests; they had home ranges larger than the study area, which encompassed about 15 wren territories.

An experiment with artificial nests showed that wren activity is necessary for nest selection by cowbirds. Analysis of the distribution of cowbird eggs in wren nests indicated the following: 1) in natural nests, there were more nests than expected with more than 4 eggs, which suggests that some nests may be easier to find, and 2) in nest boxes, which were conspicuous and easy to find, the distribution was not different from random.

Egg laying by cowbirds was not synchronized with the wrens' laying period. Only 35% of eggs were laid during the laying period of the wrens. Fifty percent of eggs were laid 1 to 6 days before the wrens started laying. Frequently cowbirds laid too early during nest construction, and these eggs were buried as wrens continued adding nesting material. Wrens accepted cowbird eggs, regardless of synchronization.

RESUMEN.- Un aspecto central de la relación entre los parásitos de cría y sus hospederos es la forma en que el parásito encuentra los nidos y determina cual es el momento apropiado para poner sus huevos, es decir, como sincroniza el parásito su postura con la del hospedero. Se estudiaron estos aspectos de la relación entre el Chamón Negro (Molothrus bonariensis) y el Cucarachero Común (Troglodytes aedon) en el Valle del Cauca. Para realizar el estudio se utilizaron nidos naturales y cajas nidaderas. Los chamoses localizan los nidos siguiendo al cucarachero macho mientras este canta desde perchas expuestas dentro de su territorio. Al acercarse al nido, los cucaracheros dan vocalizaciones de alarma y expulsan a los chamoses, y esta es la clave que ellos utilizan para saber que están cerca del nido, pues inmediatamente inician una inspección visual minuciosa hasta encontrarlo. Los chamoses también tienen una imagen de búsqueda de nidos en cavidades. Los chamoses descubren los nidos temprano en su construcción y siguen su progreso. Observaciones de hembras marcadas indican lo siguiente: 1) Cada hembra hace visitas a un nido a lo largo de varios días; 2) Varias hembras siguen el progreso de cada nido; y 3) Cada hembra sigue el progreso de varios nidos.

Un experimento con nidos artificiales indicó que la actividad de los cucaracheros es necesaria para que los chamoses seleccionen los nidos. El análisis de la distribución de huevos de chamón en nidos de cucarachero dió los siguientes resultados: 1) En nidos naturales, hay más nidos que lo esperado con más de 4 huevos, lo cual sugiere que algunos nidos son más fáciles de encontrar que otros; y 2) En cajas nidaderas, las cuales son conspicuas y fáciles de encontrar, la distribución de huevos es aleatoria.

La postura de los chamoses no estuvo sincronizada con la de los cucaracheros. Solo el 35% de los huevos de chamón fueron puestos durante el período de postura de los cucaracheros. El 50% de los huevos fueron puestos antes de que los cucaracheros comenzaran su postura. Los cucaracheros aceptaron los huevos de chamón aunque no estuvieran sincronizados.



## INTRODUCCION

Los parásitos de cría, o parásitos sociales, son aves que ponen sus huevos en los nidos de otras especies de aves; el ave hospedera incuba los huevos y cría los polluelos. El parasitismo de cría es practicado aproximadamente por el 1% de las especies de aves del mundo (unas 85 especies), incluyendo los panaleros (Indicatoridae), la mitad de las 135 especies de cucos (Cuculidae), los pinzones viduinos (Ploceidae), y cinco especies de chamones del Nuevo Mundo (Icteridae).

El Chamón Negro (Molothrus bonariensis) es un parásito generalista con una amplia distribución en América del Sur y las Antillas (Cruz et al. 1985; Friedmann & Kiff 1985). El número de especies hospederas del Chamón Negro sobrepasa las 200, aunque el número de hospederos que habitualmente crían chamones con éxito es mucho menor (Friedmann & Kiff 1985). En una localidad específica los chamones pueden parasitar hasta 12 especies de passeriformes, pero generalmente se concentran en una o unas pocas especies. Las comunidades de especies hospederas del Chamón Negro han sido estudiadas en algunas localidades (Ramo & Busto 1981; Salvador 1983; Wiley 1985; Mason 1986; Cavalcanti & Pimentel 1988), y para algunos hospederos se han realizado estudios detallados de las interacciones entre las dos especies (e. g., Post & Wiley 1977; Fraga 1983, 1985).

Un aspecto central de la interacción entre parásito y hospedero es la forma en que el parásito encuentra y selecciona los nidos del hospedero. Las aves parásitas están probablemente limitadas por la disponibilidad de nidos en los cuales puedan poner sus huevos, y deben además poner sus huevos en el momento adecuado, de modo que sean aceptados por el hospedero y se desarrollen con éxito (Payne 1977). Algunos hospederos son muy selectivos y reconocen y rechazan cualquier huevo extraño que sea puesto en su nido. Esto se convierte en una presión de selección que resulta en la producción de huevos miméticos por parte del parásito, es decir, huevos que se parecen a los del hospedero y por tanto tienen mejores posibilidades de ser aceptados (Rothstein 1990). Otros hospederos no son muy selectivos en cuanto a la

aparición del huevo parásito, pero reconocen como extraño y rechazan cualquier huevo que sea puesto antes de que ellos inicien su propia postura, es decir, la postura del parásito debe ser sincronizada con la del hospedero (Hoy & Ottow 1964; McGeen 1971; Payne 1977; Wiley 1985).

La sincronización de la postura parece ser muy importante para la aceptación y desarrollo exitoso del huevo parásito. McGeen (1971) encontró que el 86% de los huevos no sincronizados del Chamón Cabecicastaño (*M. ater*), fueron rechazados por la reinita *Dendroica petechia*, uno de sus principales hospederos en Norte América. Wiley (1985) estudió siete especies parasitadas por el Chamón Negro en Puerto Rico, y encontró que el 91% de los huevos prematuros (puestos antes de que el hospedero inicie su propia postura) fueron rechazados. Por otra parte, si la postura es tardía (después de que el hospedero ha terminado la suya e iniciado la incubación), el polluelo parásito podría nacer muy tarde y verse en desventaja frente a sus hermanos putativos (e. g., Fraga 1985).

Estas observaciones sugieren la posibilidad de que exista algún mecanismo de sincronización de la postura de los parásitos de cría con la de sus hospederos. Hay evidencias de que los cucos y los chamones observan a sus hospederos potenciales en sus actividades de cortejo y construcción del nido (Seppä 1969; Payne 1977; Wiley & Wiley 1980; Wiley 1988), y estas podrían ser las claves que los parásitos de cría utilizan para encontrar y seleccionar los nidos. Experimentos en los que se han colocado en el campo nidos artificiales con huevos, indican que la simple presencia de un nido no es suficiente estímulo para el parásito (o que el nido no es encontrado), y que las actividades de los hospederos son necesarias para que el nido sea parasitado.

En este artículo se presentan resultados parciales de un estudio detallado de las interacciones entre el Chamón Negro y uno de sus hospederos, el Cucarachero Común (*Troglodytes aedon*). Se presentan datos sobre la forma en que los chamones encuentran y seleccionan los nidos de cucarachero, y del grado de sincronización de su postura. Otros aspectos de

esta interacción (estacionalidad, impacto del parasitismo, crecimiento de polluelos) se presentarán en otras publicaciones.

#### AREA DE ESTUDIO Y METODOS

El estudio se llevó a cabo en una finca ganadera situada en el Municipio de Jamundí, 16 km al sur de Cali, en el Valle del Cauca. La finca es totalmente plana y consiste de potreros de pastoreo con árboles dispersos y construcciones como establos, bodegas y casas de habitación. La mayoría de los árboles son cámbulos (Erythrina fusca), guásimos (Guazuma ulmifolia), chiminangos (Pithecellobium dulce) y tachuelos (Fagara rhoifolia), además de algunas ceibas (Ceiba pentandra) y samanes (Samanea saman). El clima de la región se caracteriza por dos estaciones de lluvias, con picos de precipitación en Abril y Octubre, y dos temporadas secas (Diciembre-Enero y Julio-Agosto). El estudio se realizó durante Enero-Junio 1988 y desde Enero 1989 hasta Marzo 1991.

Los cucaracheros son muy abundantes y son los principales hospederos de los chamonos en esta región. Los machos defienden territorios de propósito múltiple, principalmente por medio del canto (para una descripción completa de la historia natural del Cucarachero Común, véase Alvarez et al. 1984). El área de estudio comprendía unos 15 territorios de cucaracheros. Durante el estudio marqué con anillos de colores 39 cucaracheros y 37 chamonos hembras. Aprovechando que los cucaracheros anidan en cavidades, y con el fin de obtener nidos fácilmente observables, puse en el campo cajas de madera (10 x 10 x 12 cm) con un agujero de entrada y una tapa que facilitara su inspección. Una vez los cucaracheros comenzaron a anidar, se hicieron sesiones de observación en distintas etapas de la construcción del nido. Las observaciones se hicieron, 1) en etapas tempranas (cuando los cucaracheros están adicionando ramitas y otros materiales gruesos que conforman la base del nido), 2) en etapas tardías (cuando están terminando de construir la copa de material fino y añadiendo un revestimiento térmico), y 3) durante la postura. También se hicieron sesiones de observación de cajas con nidos



inactivos para determinar si los chamones las encontraban en ausencia de actividad de cucaracheros.

Para corroborar si la actividad de los cucaracheros es necesaria para que los chamones localicen los nidos, hice una réplica del experimento descrito por Thompon & Gottfried (1976), con algunas modificaciones. Brevemente, el experimento consiste en colocar en el campo nidos artificiales con huevos de codorniz, y observar si son parasitados, al tiempo que se observa la incidencia de parasitismo en nidos naturales. En lugar de nidos artificiales, utilicé nidos naturales de cucarachero que estuvieran inactivos (no utilicé nidos en cajas, pues estas eran conspicuas y fácilmente encontradas por los chamones; ver resultados), y en lugar de huevos de codorniz utilicé huevos frescos de cucarachero colectados en el área. El experimento consistió en colocar un huevo de cucarachero en cada uno de diez nidos, y en hacer dos sesiones de observación de una hora en días consecutivos, para determinar si estos nidos eran detectados por los chamones. Los nidos se revisaron a diario durante cinco días para determinar si eran parasitados.

Para determinar la sincronización de la postura de los chamones con los cucaracheros, revisé los nidos a diario, anotando la presencia de huevos. Cuando aparecieron huevos de chamón los marqué con tinta indeleble para identificarlos y determinar si eran aceptados o rechazados.

## RESULTADOS

El principal método de búsqueda que utilizan los chamones para localizar los nidos consiste en observar las actividades de los cucaracheros. Durante todo el ciclo de nidación, pero principalmente durante la etapa de cortejo y construcción del nido, los cucaracheros machos cantan continuamente desde sitios elevados y visibles, y acompañan a la hembra en sus visitas de inspección a las posibles cavidades de nidación. Una vez se inicia la construcción del nido, el macho canta desde el área donde este se encuentra localizado, e incluso desde el nido mismo cuando trae material (Alvarez et

al. 1984; observación personal). Estas actividades son aprovechadas por los chamones para localizar el área del nido.

En 38 sesiones de una hora de observación de nidos en etapas tempranas de construcción, registré 22 casos en los que una o más chamones hembras seguían a los cucaracheros hasta dar con el nido. Por lo general el cucarachero macho canta desde varias perchas en los alrededores, hasta que finalmente vuela a la vecindad inmediata del nido. Los chamones lo siguen a distancias de 3 a 5 m en sus vuelos de percha en percha. Cuando los chamones se acercan al nido, los cucaracheros se excitan, dan vocalizaciones de alarma y vuelan hacia los chamones, intentando expulsarlos del área. Esta reacción le indica a los chamones que se encuentran en las inmediaciones del nido, pues inmediatamente comienzan una inspección visual minuciosa, hasta que lo localizan. Generalmente el hostigamiento de los cucaracheros obliga a los chamones a retirarse una cierta distancia, pero en cuanto los cucaracheros se alejan, regresan y reanudan la búsqueda.

Un segundo método que utilizan los chamones para localizar nidos de cucarachero involucra un proceso similar al de "imagen de búsqueda". En el área de estudio en Jamundí, y en general en el Valle del Cauca, es muy común el uso de la guadua (Guadua angustifolia) como material de construcción y como postes para cercos. Estas guaduas proveen innumerables cavidades, muy adecuadas para que los cucaracheros construyan en ellas sus nidos. El 90% de los nidos naturales de cucarachero encontrados en el área de estudio estaban en guaduas. Los chamones parecen poseer una imagen de búsqueda de nidos en guaduas, pues en once ocasiones observé hembras recorriendo estas estructuras y mirando cuidadosamente, especialmente en los puntos de empalme entre dos guaduas, sitio donde generalmente están las cavidades usadas por los cucaracheros. Todas estas observaciones ocurrieron en ausencia de cucaracheros, es decir, los chamones no se estaban guiando por las actividades de los hospederos, sino que estaban buscando directamente en los sitios apropiados (hay que añadir que esta es precisamente la táctica que he utilizado para buscar sistemáticamente nidos naturales).

Esta formación de imágenes de búsqueda ha sido confirmada por el uso de cajas nidaderas. Estos nidos artificiales son muy conspicuos, y desde que comencé a utilizarlos en el área de estudio los chamones han aprendido a reconocerlos como potenciales nidos de cucaracheros. Los chamones frecuentemente inspeccionan las cajas, aún cuando estén vacías o tengan nidos inactivos. Los altos niveles de parasitismo múltiple en cajas (ver más adelante), sugieren que estas son muy fáciles de localizar por los chamones.

El experimento con los huevos artificiales demuestra indirectamente que la actividad de los hospederos es necesaria para que los chamones encuentren y seleccionen los nidos. Ninguno de los 10 nidos experimentales fué parasitado, mientras que la incidencia del parasitismo en nidos naturales activos fue del 56%. En un total de 20 horas de observación de los nidos experimentales, registré dos visitas de inspección por parte de chamones (0.1 visitas/h), mientras que en nidos activos el promedio de visitas/h varía entre 1.04 y 3.5 (ver más adelante). Sin embargo, ocasionalmente los chamones ponen huevos en nidos inactivos. En cuatro ocasiones he encontrado un huevo fresco de chamón en nidos viejos, que llevaban varias semanas abandonados (tres en cajas y uno en un nido natural).

Los chamones descubren los nidos de cucarachero tan pronto estos comienzan la construcción de la base. En la Fig. 1 se muestra la frecuencia de visitas de chamón durante las diferentes etapas del nido. Una vez descubren el nido, los chamones realizan visitas de inspección, presumiblemente para observar el avance del nido, hasta que finalmente ponen sus huevos. En las visitas de inspección los chamones llegan directa y rápidamente a revisar el nido, e inmediatamente abandonan el área. Esta aproximación directa y rápida indica que los chamones ya conocían la localización del nido (Wiley & Wiley 1980). Las visitas generalmente son hechas por hembras solitarias, o por grupos de dos o tres hembras, raramente acompañadas de uno o dos machos, los cuales generalmente no se acercan al nido (Tabla 1).



Las observaciones de visitas por hembras marcadas permiten hacer las siguientes generalizaciones:

- 1) Cada hembra hace varias visitas a un nido en un período de varios días durante las etapas de construcción.
- 2) Varias hembras están siguiendo el progreso de cada nido. Esto lo confirma el parasitismo múltiple. Asumiendo que cada individuo tiende a poner siempre huevos de apariencia similar (Dufty 1983), la variabilidad de los huevos permite estimar que por lo menos 6 hembras diferentes han puesto en un mismo nido. Además, hasta 6 huevos han sido puestos en un día en un mismo nido.
- 3) Cada hembra sigue el progreso de varios nidos. Sus áreas de actividad son mucho mayores que el área de estudio (15 territorios de cucarachero).

La intensidad del parasitismo (número de huevos parásitos por nido) fué muy alta en esta población de cucaracheros (Tabla 2). El parasitismo múltiple fué más común en cajas que en nidos naturales, al igual que el número promedio de huevos por nido fué más alto (Tabla 2). Para determinar si la distribución de huevos de chamón en nidos de cucarachero es aleatoria, la comparé con una distribución de Poisson (Sokal & Rohlf 1969). La desviación de la distribución de Poisson indicaría que los huevos están distribuidos bien sea de manera agregada, o bien de manera regular, es decir, que los chamoses seleccionan nidos ya parasitados, o que por el contrario los evitan (Orians et al. 1989).

En los nidos naturales, la distribución de huevos de chamón se desvía significativamente de la Poisson (Tabla 2). La distribución tiene forma de U, con más nidos con cero huevos y más nidos con más de 4 huevos que los esperados, y menos nidos que lo esperado con pocos huevos (1-4). Esto sugiere que entre los nidos que son parasitados, hay algunos que son más fáciles de encontrar, pues son parasitados por varias hembras. La distribución de huevos en cajas nidaderas, en cambio, no se desvía significativamente de la Poisson, lo cual indica que los chamoses

encuentran estos nidos de manera aleatoria, y no evitan los nidos ya parasitados.

La postura de los chamones no estuvo sincronizada con la de los cucaracheros (Fig. 2). Solamente el 35.5% de los huevos de chamón fueron puestos durante el período de postura de los cucaracheros. El 51.6% de los huevos fueron puestos entre 1 y 6 días antes de que los cucaracheros comenzaran su propia postura. Con frecuencia los chamones ponían sus huevos muy temprano en nidos que aún estaban en construcción, y estos huevos quedaban enterrados a medida que los cucaracheros continuaban añadiendo material de nidación. El número de huevos puestos después de que los cucaracheros han terminado su postura y comenzado la incubación es bajo (12.9%), posiblemente debido a que la hembra pasa la mayor parte del tiempo en el nido y lo defiende de los chamones.

Los cucaracheros no fueron discriminativos respecto a los huevos parásitos, pues aceptaron e incubaron los huevos de chamón, a pesar de la alta variabilidad en forma y tamaño que estos presentan. Los cucaracheros tampoco fueron discriminativos en cuanto a sincronización, pues aceptaron huevos aunque fueran prematuros o tardíos. Sin embargo, las posturas múltiples (más de dos huevos de chamón) causaron abandono del nido casi en el 100% de los casos, aún cuando los cucaracheros hubieran realizado su propia postura.

## DISCUSION

Los resultados indican que los chamones se guían por las actividades de los cucaracheros, principalmente por el canto del macho, para localizar los nidos. Varios autores han informado que los chamones observan el comportamiento y siguen en sus movimientos a sus hospederos potenciales (Norman & Robertson 1975; Fraga 1978; Gochfeld 1979; Wiley 1988). Con base en observaciones y experimentos de campo usando especímenes disecados y grabaciones, Gochfeld (1979) demostró que los chamones se guían por el canto de los machos para localizar los nidos de Sturnella loyca

en Argentina. Al igual que en el presente estudio, varios autores han observado que la reacción defensiva de los hospederos le permitía a los parásitos encontrar los nidos (Seppä 1969; Robertson & Norman 1977; Carter 1986). La agresión de los hospederos hacia los parásitos puede reflejar una respuesta defensiva general hacia un intruso cerca del nido, pero puede resultar contraproducente si los parásitos la usan como clave para encontrar los nidos (Rothstein 1990).

Una vez encontrado el nido, los chamones lo visitan con frecuencia y observan su desarrollo. Presumiblemente, el seguimiento del progreso del nido le permitiría al parásito determinar el momento más adecuado para depositar su huevo, de manera que tenga las máximas probabilidades de ser aceptado. En sus estudios de la biología reproductiva de Agelaius icterocephalus, ave que anida colonialmente en pantanos, Wiley & Wiley (1980) observaron que los chamones se pasaban el día en la colonia buscando nidos. Una vez encontrados, los inspeccionaban continuamente; la rapidez y forma directa en que llegaban al nido sugiere que conocían su localización con anterioridad. Igualmente, Wiley (1988) observó que los chamones hacían visitas de inspección a los nidos de tres especies de hospederos en Puerto Rico, durante los períodos de pre-postura y postura. En contraste con lo encontrado en el presente estudio, Wiley (op. cit.) encontró que la frecuencia de visitas alcanzaba el máximo alrededor del día de la postura del primer huevo del hospedero. Esto sugiere que la actividad de los hospederos provee alguna clave que pueden utilizar los chamones para sincronizar la postura.

Los experimentos con nidos artificiales igualmente sugieren que la actividad del hospedero es necesaria para que los chamones encuentren y seleccionen los nidos. Ninguno de los nidos artificiales puestos por Thompson & Gottfried (1976) fue parasitado, aunque el parasitismo era muy frecuente en los nidos naturales en el área. Estos autores, sin embargo, utilizaron huevos de codorniz en sus experimentos, y reconocieron que esto podría ser un problema pues estos huevos son muy grandes y por este motivo estos nidos podrían haber sido evitados por los parásitos. Wiley (1988) realizó un experimento similar en Puerto Rico, pero utilizó huevos de

hospederos naturales, puestos uno por día por tres días para simular una secuencia natural de postura. Unos pocos nidos artificiales fueron parasitados en este caso, aunque en proporción significativamente menor que los nidos naturales. Este método de poner los huevos experimentales en días consecutivos ha sido criticado, pues podría estar dando a los parásitos una clave indirecta de que el nido está activo (Thompson & Gottfried 1981). Por estos motivos, el método utilizado en el presente estudio de poner un solo huevo de hospedero, podría ser el más indicado. En todo caso, estos estudios experimentales indican que la actividad del hospedero es importante para el descubrimiento y selección del nido.

Ocasionalmente los chamones ponen huevos en nidos inactivos (Hoy & Ottow 1964; Wiley 1988; este estudio). Esto puede deberse a que los nidos han estado activos en el pasado (Wiley 1988), o a que los chamones los localizan por imagen de búsqueda. Friedmann et al. (1977) sugirieron que los chamones podrían formar imágenes de búsqueda de sus hospederos más comunes. En el presente estudio fue evidente que los chamones poseían una imagen de búsqueda de nidos en cavidades en las guaduas. Muy pronto después de que comencé a usar cajas nidaderas, los chamones aprendieron a reconocerlas como nidos. La alta intensidad del parasitismo y la distribución aleatoria de huevos en las cajas indica que estas eran conspicuas y fáciles de encontrar, y que probablemente eran localizadas por los chamones aún en ausencia de actividad de cucaracheros.

El parasitismo múltiple sugiere que existe competencia entre los chamones por los nidos disponibles, y es enigmático que en esta población las hembras no exhiban mecanismos de competencia que mejoren las probabilidades de éxito de sus huevos. En otras poblaciones de M. bonariensis se ha encontrado una alta incidencia de huevos perforados (Sick 1958; Hoy & Ottow 1964; King 1973; Post & Wiley 1977; Fraga 1985); cuando una hembra va a poner su huevo en un nido, perfora de un picotazo cualquier huevo de chamón que se encuentre en el. Los embriones en los huevos perforados mueren (Carey 1986) y son retirados del nido por el hospedero. En el presente estudio registré una baja incidencia de huevos perforados (9 de



150 huevos). El análisis de la distribución de huevos en nidos igualmente indica que las hembras no evitan poner en nidos que ya han sido parasitados. En los pocos casos en los que los cucaracheros han incubado más de dos huevos de chamón, solo un huevo eclosiona y uno o dos embriones más se desarrollan parcialmente. Probablemente en estos casos la última hembra en poner es la que tiene éxito, pues su huevo queda encima.

Algunos hospederos del Chamón Negro son muy discriminativos y rechazan huevos no sincronizados, o que tengan ciertas características morfológicas (e. g., Fraga 1985; Mason & Rothstein 1986; Wiley 1985). Otros hospederos, por el contrario, son aceptores indiscriminativos. Los cucaracheros aceptan huevos de cualquier forma y color, sean sincronizados o no. El Copetón (Zonotrichia capensis), cuya relación con M. bonariensis se ha estudiado en varias localidades en Argentina y Brasil, acepta todo tipo de huevos, así su postura sea prematura (Sick 1958; King 1973; Fraga 1978, 1983). Al igual que los cucaracheros, solo rechaza por abandono cuando hay parasitismo múltiple (Fraga 1978; observación personal).

La importancia de la sincronización depende no solo de que el hospedero rechace los huevos no sincronizados, sino también de las probabilidades de éxito del parásito. Con algunos hospederos grandes el éxito reproductivo de M. bonariensis puede ser bajo. Fraga (1985), por ejemplo, encontró que el 37% de los polluelos de chamón que se crían en nidadas mixtas con Mimus saturninus mueren de inanición. Con hospederos pequeños, sin embargo, los chamones generalmente tienen ventaja y su éxito reproductivo es mayor. Su corto período de incubación les permite eclosionar primero, y los polluelos son grandes, agresivos y crecen rápido (Kattan, datos no publicados). Con frecuencia los huevos y polluelos del hospedero sufren una mortalidad alta y el polluelo parásito se cría solo (Fraga 1983; Kattan, datos no publicados).

El Chamón Negro tiene un rango geográfico tan extenso, y parasita tantas especies, que es difícil hacer generalizaciones y probablemente exhibe diferentes estrategias en diferentes circunstancias. Hay evidencias de que con algunos hospederos la sincronización es muy importante. En el caso de



Troglodytes aedon en el Valle del Cauca, la sincronización no es crítica. En este caso, los chamones disponen de una población hospedera donde permanentemente hay nidos en construcción. Los chamones son aves de una fecundidad extraordinaria y ovulan continuamente durante la época reproductiva (Scott & Ankney 1983; Kattan, datos no publicados). La estrategia del Chamón Negro aparentemente es la de ser un generalista extremo que basa su éxito más en la alta fecundidad, que en la sincronización precisa de cada huevo. Es posible que otras especies que siguen otras estrategias, como los cucos, tengan mecanismos fisiológicos más finos para lograr la sincronización de la postura.

#### AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Sr. Alfonso Madriñán por permitirme trabajar en su propiedad, al Dr. Humberto Alvarez por muchas horas de estimulante discusión sobre chamones y cucaracheros, y a Natalia Gómez por su efectiva asistencia en el campo. Agradezco especialmente a Carolina Murcia por darme consejos y apoyo incondicional durante todas las fases del proyecto. El apoyo logístico del INCIVA, especialmente de Belly Narváez, facilitó enormemente la realización del proyecto. El estudio fue financiado en su primera etapa por la Fundación para la Promoción de la Investigación y la Tecnología del Banco de la República (Bogotá), y en su segunda etapa por el Fondo de Investigaciones "Francisco José de Caldas" (COLCIENCIAS).

#### LITERATURA CITADA

- Alvarez, H., M. D. Heredia & M. C. Hernández. 1984. Reproducción del Cucarachero Común (Troglodytes aedon) en el Valle del Cauca. *Caldasia* 14:86-123.
- Carey, C. 1986. Possible manipulation of eggshell conductance of host eggs by Brown-headed Cowbirds. *Condor* 88:388-390.
- Carter, M. D. 1986. The parasitic behavior of the Bronzed Cowbird in south Texas. *Condor* 88:11-25.

- Cavalcanti, R. B. & T. M. Pimentel. 1988. Shiny Cowbird parasitism in central Brazil. *Condor* 90:40-43.
- Cruz, A., T. Manolis & J. W. Wiley. 1985. The Shiny Cowbird: A brood parasite expanding its range in the Caribbean region. pp. 607-620 EN: P. A. Buckley et al. (eds), *Neotropical Ornithology. Ornith. Monogr. No. 36*, American Ornithologists' Union, Washington, D. C.
- Dufty, A. M. 1983. Variation in the egg markings of the Brown-headed Cowbird. *Condor* 85:109-111.
- Fraga, R. M. 1978. The Rufous-collared Sparrow as a host of the Shiny Cowbird. *Wilson Bull.* 90:271-284.
- Fraga, R. M. 1983. Parasitismo de cría del Renegrido Molothrus bonariensis sobre el Chingolo Zonotrichia capensis: Nuevas observaciones y conclusiones. *Hornero* 12 (No. extraordinario):245-255.
- Fraga, R. M. 1985. Host-parasite interactions between Chalk-browed Mockingbirds and Shiny Cowbirds. pp. 829-844 EN: P. A. Buckley et al. (eds), *Neotropical Ornithology. Ornith. Monogr. 36*, American Ornithologists' Union, Washington, D. C.
- Friedmann, H. & L. F. Kiff. 1985. The parasitic cowbirds and their hosts. *Proc. Western Found. Vert. Zool.* 2:226-302.
- Friedmann, H., L. F. Kiff & S. I. Rothstein. 1977. A further contribution to knowledge of host relations of the parasitic cowbirds. *Smithsonian Contr. Zool.* 235.
- Gochfeld, M. 1979. Brood parasite and host coevolution: Interactions between Shiny Cowbirds and two species of meadowlarks. *American Naturalist* 113:855-870.
- Hoy, G. & J. Ottow. 1964. Biological and oological studies of the molothrine cowbirds of Argentina. *Auk* 82:186-203.
- King, J. R. 1973. Reproductive relationships of the Rufous-collared Sparrow and the Shiny Cowbird. *Auk* 90:19-34.
- Mason, P. 1986. Brood parasitism in a host generalist, the Shiny Cowbird: II. Host selection. *Auk* 103:61-69.
- Mason, P. & S. I. Rothstein. 1986. Coevolution and avian brood parasitism: Cowbird eggs show evolutionary response to host discrimination. *Evolution* 40:1207-1214.

- McGeen, D. S. 1971. Factors affecting cowbird success. *Jack-Pine Warbler* 49:53-57.
- Norman, R. F. & R. J. Robertson. 1975. Nest-searching behavior in the Brown-headed Cowbird. *Auk* 92:610-611.
- Orians, G. H., E. Røskft & L. D. Beletzky. 1989. Do Brown-headed Cowbirds lay their eggs at random in the nests of Red-winged Blackbirds? *Wilson Bull.* 101:599-605.
- Payne, R. B. 1977. The ecology of brood parasitism in birds. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 8:1-28.
- Post, W. & J. W. Wiley. 1977. Reproductive interactions of the Shiny Cowbird and the Yellow-shouldered Blackbird. *Condor* 79:176-184.
- Ramo, C. & B. Busto. 1981. La reproducción de una ave parásita: el tordo mirlo (*Molothrus bonariensis*) en los llanos de Apure (Venezuela). *Doñana Acta Vertebrata* 8:215-224.
- Robertson, R. J. & R. F. Norman. 1977. The function and evolution of aggressive host behavior towards the Brown-headed Cowbird. *Can. J. Zool.* 55:508-518.
- Rothstein, S. I. 1990. A model system for coevolution: Avian brood parasitism. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 21:481-508.
- Salvador, S. A. 1983. Parasitismo de cría del Renegrado (*Molothrus bonariensis*) en Villa María, Córdoba, Argentina. *Historia Natural* 3:149-158.
- Scott, D. M. & C. D. Ankney. 1983. The laying cycle of Brown-headed Cowbirds: Passerine chickens? *Auk* 100:583-592.
- Seppä, J. 1969. The cuckoo's ability to find a nest where it can lay an egg. *Ornis Fennica* 46:78-79.
- Sick, H. 1958. Notas biológicas sobre o Gaudério *Molothrus bonariensis* (Gmelin) (Icteridae, Aves). *Rev. Brasil. Biol.* 18:417-431.
- Sokal, R. R. & F. J. Rohlf. 1969. *Biometry*. W. H. Freeman and Company, San Francisco.
- Thompson, C. F. & B. M. Gottfried. 1976. How do cowbirds find and select nests to parasitize? *Wilson Bull.* 88:673-674.
- Thompson, C. F. & B. M. Gottfried. 1981. Nest discovery and selection by Brown-headed Cowbirds. *Condor* 83:268-269.

- Wiley, J. W. 1985. Shiny Cowbird parasitism in two avian communities in Puerto Rico. *Condor* 87:165-176.
- Wiley, J. W. 1988. Host selection by the Shiny Cowbird. *Condor* 90:289-303.
- Wiley, R. H. & M. S. Wiley. 1980. Spacing and timing in the nesting ecology of a tropical blackbird: Comparisons of populations in different environments. *Ecological Monographs* 50:153-178.

Tabla 1. Tamaño del grupo de chamones hembras que hacen visitas de inspección a los nidos de cucarachero.

| Tamaño del grupo<br>(hembras) | No. observaciones | Acompañadas por machos |                              |
|-------------------------------|-------------------|------------------------|------------------------------|
|                               |                   | Proporción<br>visitas  | No. promedio<br>machos/grupo |
| 1                             | 39                | 0.18                   | 1.3                          |
| 2                             | 6                 | 0.17                   | 1                            |
| 3                             | 3                 | 0.66                   | 1.5                          |
| 4                             | 3                 | 0.66                   | 2                            |



Tabla 2. Distribución de huevos de chamón en nidos de cucarachero. Las frecuencias esperadas fueron calculadas de acuerdo a una distribución de Poisson.

| No. huevos/nido | Número de nidos          |          |                      |          |
|-----------------|--------------------------|----------|----------------------|----------|
|                 | Naturales <sup>(1)</sup> |          | Cajas <sup>(2)</sup> |          |
|                 | Observado                | Esperado | Observado            | Esperado |
| 0               | 14                       | 4.2      | 0                    | 0.7      |
| 1               | 5                        | 8.8      | 4                    | 3.3      |
| 2               | 4                        | 9.2      | 7                    | 7.6      |
| 3               | 3                        | 6.4      | 12                   | 11.4     |
| 4               | 2                        | 3.3      | 10                   | 13.0     |
| 5               | } 6                      | 2.1      | 7                    | 11.8     |
| 6               |                          |          | 9                    | 8.9      |
| 7               |                          |          | 8                    | 5.8      |
| 8-12            |                          |          | 12                   | 6.2      |
| $\bar{x}$ (3)   | 2.09                     |          | 4.55                 |          |

(1) Distribución significativamente diferente de Poisson ( $\chi^2=37.1$ ,  $gl=5$ ,  $P<.001$ ).

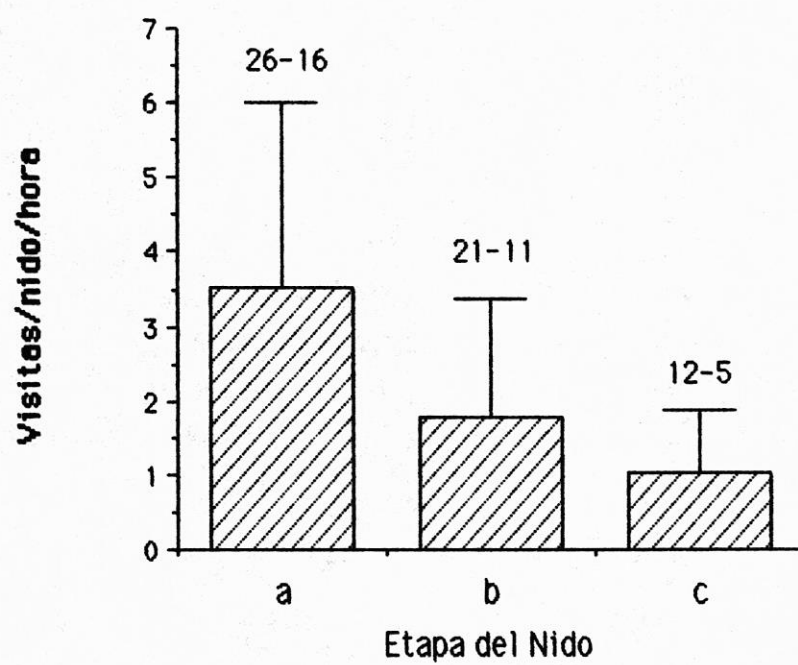
(2) Diferencia no significativa ( $\chi^2=9.8$ ,  $gl=8$ ,  $P>.25$ )

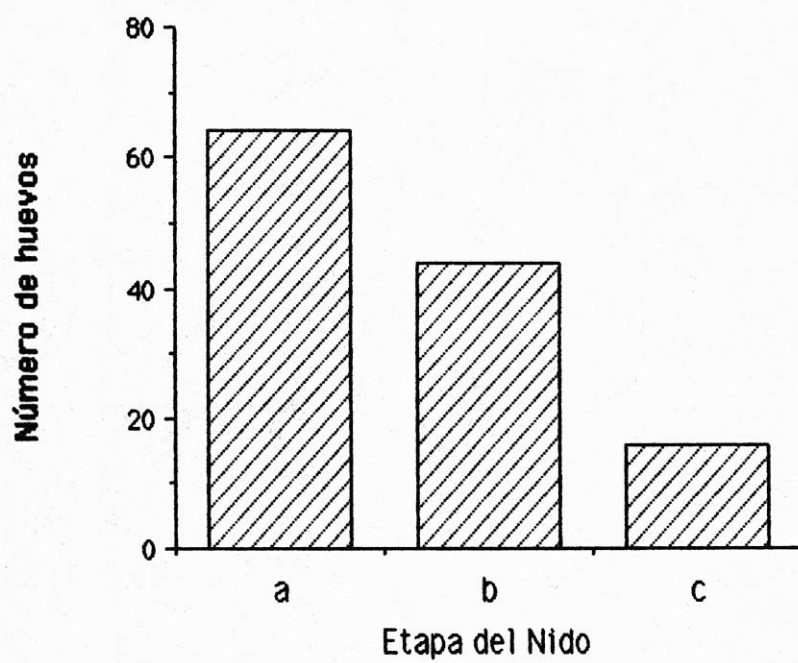
(3) Diferencia significativa, Mann-Whitney U,  $P<.001$

## LEYENDAS FIGURAS

FIGURA 1. Frecuencia de visitas de chamones hembras durante las diferentes etapas del nido: a) Construcción de la base; b) Construcción de la copa y revestimiento; c) Período de postura. Las barras de error indican una desviación standard. Los números sobre las barras indican el número total de horas de observación y el número de nidos observados.

FIGURA 2. Número total de huevos de chamón puestos en las diferentes etapas del ciclo de nidación: a) 1-6 días antes de la postura de los cucaracheros; b) Período de postura de los cucaracheros; c) 0-4 días después de iniciada la incubación.









*En prensa: Ecological and evolutionary  
Aspects of brood parasitism.  
Ed. by S.I. Rothstein*

IMPACT OF SHINY COWBIRD PARASITISM:  
WHY DO HOUSE WRENS ACCEPT PARASITIC EGGS?

Gustavo H. Kattan

INCIVA, Museo de Ciencias Naturales  
Cali, Colombia

and

Department of Zoology, University of Florida,  
Gainesville, FL 32611, USA

## INTRODUCTION

Brood parasitism usually depresses reproductive success of the host, and hosts are expected to evolve defenses against parasitism (Payne 1977; Rothstein 1990). One such host defense is to reject parasitic eggs, and hosts can be classified into two discrete groups, "accepters" and "rejecters", according to their response to experimental parasitism (Rothstein 1975a). Parasitic eggs may be rejected by ejecting the egg, deserting the nest, or constructing a new nest floor over the parasitized clutch.

Rothstein (1975a, 1975b, 1990) has suggested that lack of a rejection response in some hosts is best explained by absence of genetic variation to recognize and eject a foreign egg (evolutionary lag hypothesis). An alternative hypothesis suggests that some cowbird hosts are unable to eject the egg because of the unusually thick shell of cowbird eggs. Hosts with small bills would be unable to grasp the egg between the mandibles, and the only way to eject it would be to puncture the egg and then hold it by the perforation. Puncture ejection would be costly because the host's own eggs could be damaged in the process (Rohwer and Spaw 1988; Rohwer et al. 1989; Røskoft et al. 1990). Rohwer and Spaw (1988) found that most of the species that accept eggs of the Brown-headed Cowbird (Molothrus ater) have small bills.

A second way to reject a parasitic egg is to abandon the nest. This involves a time cost, however, which may be significant if duration of the breeding season is restricted. Besides, the replacement nest may also be

parasitized (Røskoft et al. 1990). Therefore, to determine which would be the best strategy for a host to follow, we must contrast the costs of parasitism with the costs and benefits of rejection.

In this paper I report on the impact of Shiny Cowbird (Molothrus bonariensis) parasitism on a tropical population of House Wrens (Troglodytes aedon). Although the cost of parasitism was high, wrens did not reject parasitic eggs. My observations indicate that wrens may reject parasitism by either grasp ejecting the egg, or by deserting the parasitized nest, and I conclude that they do not have the ability to recognize foreign eggs.

#### STUDY AREA AND METHODS

The study was made during January-June 1988 and January 1989-April 1991. The study area was a dairy farm with well shaded pastures, 16 km south of Cali, in the Cauca Valley (1000 m elevation), Colombia. The rain regime in the area consists of two wet seasons with peak rainfall in April and October, and two dry seasons, a mild one in January and a strong one in July-August. At this tropical locality the House Wren and Shiny Cowbird populations bred year-round, with peaks of activity in the rainy seasons and an interruption in the mid-year dry season (Kattan, in prep.). Wrens are cavity nesters, and in this area they nested mostly in the hollow internodes of fence posts made of Guadua angustifolia (a thick bamboo), and in farm buildings. They also used wood nest boxes that I placed at random in wren territories. This study is based on 34 natural nests and more than 100 nests in nest boxes.

The core study area encompassed about 15 wren territories. During the study I color banded 39 wrens and 37 female cowbirds. I followed the nesting histories of all pairs of wrens in the area (to be published elsewhere), and obtained data on incidence and intensity of parasitism, and nesting success. I evaluated the cost of raising a cowbird vs. a wren brood by measuring feeding trips to the nest, when nestlings were 5 and 10 days old (for wren broods I used age of the oldest nestling; spread of hatching was usually less than 24 hours). I also measured the time it took wrens to renest after raising a cowbird vs. a wren brood, i. e., time interval between fledging of a brood and initiation of a new clutch (I used fledging time because independence was more difficult to assess precisely). I hypothesized that raising a cowbird would be more physically demanding, and wrens would take longer to renest after raising a cowbird.

To determine the acceptor/rejecter status of House Wrens, I made experiments with real and artificial cowbird eggs placed in nests during the pre-laying and egg-laying stages. Eggs were scored as accepted when they were incubated, and rejected when they disappeared from a nest that was not abandoned. As artificial eggs I used commercially obtained plastic eggs of three sizes (Table 1). These eggs are hollow and very light, and to make them heavy I filled them with water and sealed them to avoid evaporation. Large plastic eggs had the same dimensions as real cowbird eggs, and when filled with water they weighed the same as an average cowbird egg (Table 1). Light and heavy eggs (large and medium sizes) were placed in pairs in nests, to determine if wrens would accept/reject one or both. I also tested the rejecting ability of wrens by placing glass beads in their nests

## RESULTS

Pressure of parasitism was extremely heavy year-round in this population of House Wrens. Because wrens are much smaller than cowbirds, size of the entrance to the cavity limited parasitism. Parasitism rate was 100% in nest boxes with holes large enough to permit access to the cowbird (hole dia.  $> 35$  mm). Whether a natural nest was parasitized or not, was determined by the size of the entrance (diameter of entrance, parasitized nests,  $X \pm SD$  (N) =  $57 \pm 9.7$  mm (12); unparasitized nests,  $23 \pm 5.8$  mm (15);  $t=8.96$ ,  $P<.001$ ). It remains to be tested whether wrens, if having the choice, would select cavities with small entrances. In the natural situation they may have no choice, as there is evidence that this population may be limited by the availability of cavities (Gómez & Kattan, in prep.).

Overall rate of parasitism in natural cavities was 55.9% (19 of 34 nests). Many nests, however, were deserted because of multiple parasitism, and local conditions allowed repeated renesting (except during the dry months of July-August; Kattan, in prep.). Average time interval between desertion of a nest and initiation of a new clutch was  $31.1 \pm 14.8$  days. Considering only nesting attempts that were continued through incubation (i. e., excluding nesting attempts that failed because of multiple parasitism), rate of parasitism of natural nests was 26.5%.

Nest boxes were conspicuous and were more intensely parasitized than natural nests. Multiple parasitism was more common in nest boxes, and mean number of cowbird eggs per nest was higher (Table 2). The probability



of parasitism of a replacement nest (i. e., a nesting attempt made after desertion of a multiply parasitized nest) in a nest box was 100%, compared to 28.6% in natural nests.

I found no evidence that wrens eject cowbird eggs. Wrens almost always abandoned nests that were parasitized with more than two eggs. If only one or two eggs were laid in a nest, however, acceptance rate was 100%. Egg laying by cowbirds was not synchronized with the host's laying period (Kattan, in press). Wrens accepted eggs laid at any stage of the nesting cycle (pre-laying, laying or incubation). Sometimes cowbirds laid too early during nest construction, and these eggs were buried as the wrens continued adding nesting material (Kattan, in press).

Cowbird eggs were widely variable in size, shape, and color and distribution of markings, and wrens accepted all kinds of eggs. Acceptance of parasitic eggs was confirmed by experiments with real and artificial eggs (Table 3). Wrens accepted heavy artificial eggs but ejected light eggs. Rejected eggs were usually found on the ground near the nest. They rejected glass beads, which weighed 24% more than a real cowbird egg.

Parasitism had a strong negative effect on hatching success of wrens. Many wren eggs disappeared during incubation, probably because they broke and were ejected by the wrens. Cowbird eggs are heavy and thick shelled, and frequently I found dented wren eggs in parasitized nests. These eggs disappeared or failed to hatch. Only in 55% of parasitized nests did any wren eggs hatch (Table 4). Compared to clutch size at laying, clutch size at

hatching was substantially reduced in parasitized nests (Table 4; see also Alvarez et al. 1984 for success of unparasitized wrens at a nearby locality).

Parasitism also strongly affected fledging success of wrens (Table 4). Most wren nestlings died of starvation within 3-4 days in parasitized nests. Those wren nestlings that fledged were in nests that were parasitized late, and thus wrens hatched 3-4 days before the cowbird. Nest success in parasitized nests was 17%, compared to 82% in unparasitized nests (Table 4). Most deaths in unparasitized nests were caused by botflies. Samples for hatching and nesting success do not include nests preyed upon, as my intent is to show the effect of a cowbird egg and nestling on success of wrens (although one effect that cowbirds had was to increase predation rate, but this is considered elsewhere; Kattan, in prep.).

One cowbird nestling was equivalent to a brood of three wrens, the modal brood size. Raising a cowbird required the same effort as raising a brood of three wrens, as shown by feeding frequencies (Table 5). Female participation in the feeding effort was also similar for both cases. Raising a cowbird did not result in a longer time to renest (parasitized nests,  $48.3 \pm 18.5$  days (N=6); unparasitized nests,  $50.6 \pm 21.9$  days (N=8);  $t=0.136$ ,  $P>.4$ ).

Usually only one cowbird was raised by the wrens. In nests parasitized with two cowbird eggs, usually one failed to hatch. Only in two nests did two cowbirds hatch. In one nest, the second cowbird hatched two days late and died in three days. In the other nest, both cowbirds hatched the same

day, and 10 days later both were growing normally, but this nest was preyed upon, so I do not know if they would have fledged.

## DISCUSSION

Shiny Cowbird parasitism substantially depressed the nesting success of this tropical population of House Wrens. Only 4 out of 23 parasitized nests produced any wren fledglings. Most of the cost of parasitism was paid during incubation, probably because the thick shelled cowbird eggs caused wren eggs to break. Wrens that hatched died soon, overwhelmed by the larger size and voracious superiority of cowbird nestlings. Contrary to what I expected, however, raising a cowbird did not demand more effort than raising a modal brood of three wrens, at least in the two parameters I measured.

The frequency of cowbird parasitism reported in this study is very high for a cavity nester. Petit (1991), for example, reports an incidence of parasitism of 21% for the Prothonotary Warbler (Protonotaria citrea) in Tennessee, USA, in both nest boxes and natural cavities. Shiny Cowbirds are very abundant in the Cauca valley, a region with extensive rice and sorghum agriculture. In contrast to natural nests, the nest boxes I used in this study were conspicuous and revealed the high potential of cowbird parasitism. Woodward and Woodward (1979) also have reported high levels of parasitism on a population of Sialia sialis in Virginia (USA), and they attribute it to the conspicuousness of nest boxes, large size of openings, and high density of cowbirds.

With the only exception reported by Smith (1968), cowbird parasitism is detrimental to the reproductive success of the host (Payne 1977). Detailed studies of both the Brown-headed Cowbird and the Shiny Cowbird show that parasitized birds produce less young than unparasitized birds (e. g., Klaas 1975; Fraga 1985; Wiley 1985; Weatherhead 1989). The magnitude of the impact is variable and losses may occur at the incubation stage or at the nestling stage. Brown-headed Cowbirds are reported to habitually remove a host egg when they lay (Payne 1977; Weatherhead 1989), a habit that has also been reported for some populations of Shiny Cowbirds (e. g., Fraga 1985). At my study site I never found any evidence of cowbirds removing wren eggs, and very rarely did they puncture wren or other cowbird eggs. Losses during incubation may also occur because host's eggs break (Sick 1958; Blankespoor et al. 1982; this study), or fail to hatch, probably because of improper incubation (e. g., Klaas 1975; Petit 1991).

Parasitism also reduces fledging success of the host because nestlings are unable to compete with cowbirds and die. This occurs primarily with small hosts (Fraga 1978, 1983; this study); large hosts are better able to compete, and thus impact at this stage is less severe for them (e. g., Fraga 1985; Weatherhead 1989).

Given that cowbird parasitism represents a negative impact, hosts are expected to exhibit defenses. It is, therefore, enigmatic that House Wrens and other hosts do not reject parasitic eggs. Apparently the only defense that wrens have against parasitism is to nest in small cavities. Except for desertion of multiply parasitized nests, they did not exhibit any rejection

behavior, even though they may have two modes of rejection available: ejection of the parasitic eggs, and abandonment of the parasitized nest.

Both of these two alternative modes of rejection have costs and benefits, which must be balanced against the costs of accepting a parasitic egg. The only benefit of accepting a parasitic egg would be to avoid the costs of rejection, provided that losses due to parasitism are not total, i.e., that reproductive success of individuals that accept is higher than the success of individuals that reject. This may occur only for certain hosts for which nest success is not severely depressed by parasitism. For hosts that suffer very high losses, such as House Wrens (see also Fraga 1978, 1983 on Zonotrichia capensis), almost any option would be better than accepting parasitism. Besides, wrens should be able to reject parasitic eggs. Experiments with artificial eggs showed that wrens have the ability to grasp and eject parasitic eggs, but instead they accepted them, despite their different sizes and extravagant colors. The empty plastic eggs were ejected, probably because they were perceived as empty shells, and this shows that wrens have the ability to grasp with the bill an egg as large as a cowbird's. Ejection of glass beads indicates that weight of the egg is not a constraint, either. Ortega and Cruz (1988) also showed experimentally that the Red-winged Blackbird (Agelaius phoeniceus), an accepter species, had the ability to reject objects as large as a cowbird egg. In this case, however, both the frequency and cost of parasitism are relatively low, and they conclude that blackbirds accept parasitism to avoid the potential cost of accidentally breaking the egg and spilling the contents in the nest.

Nest abandonment is another option open to wrens. As cavity nesters, wrens may be limited by the availability of nest sites. Acceptance of cowbird eggs by Prothonotary Warblers has been shown to be dependent on the opportunity to renest (Petit 1991). In this case, nest site limitation and a short breeding season make it more adaptive for females to accept the relatively low cost of parasitism (Petit 1991). At my study site, however, wrens may make up to eight nesting attempts in a year, and may produce up to four successful broods (Alvarez et al. 1984; Kattan, in prep.). Wrens that abandoned nests had the option of starting a new nest, and probability of parasitism of a replacement nest was relatively low (29%). Furthermore, the cost of parasitism was very high for wrens. Thus, their best choice should be to abandon a parasitized nest.

Given this evidence, it is enigmatic why House Wrens do not exhibit any rejection behavior. The selective advantage of rejection depends on the frequency and cost of parasitism (Rothstein 1975b). If either one or both factors are low, individuals exhibiting the rejection response would have little or no advantage. However, if both factors are high, as is the case for House Wrens, the rejection response would be expected to become common in the population. Evolutionary lag, i. e., the absence of genetic variants coding for rejection of foreign eggs, seems to be the best explanation for acceptance of parasitic eggs in House Wrens (Rothstein 1990).

#### ACKNOWLEDGMENTS

I thank Sr. Alfonso Madriñán for permission to work on his property, and Dr. Humberto Alvarez for many hours of enlightening discussion, and for sharing



with me his experience with Shiny Cowbirds and House Wrens. Natalia Gómez provided capable assistance in the field. Special thanks go to Carolina Murcia for support and encouragement. This work is part of a Ph. D. diss. submitted to the University of Florida. I thank Dr. L. J. Guillette for support and advice. Financial support was provided by the Fundación para la Promoción de la Investigación y la Tecnología (Banco de la República, Bogotá) and the Fondo de Investigaciones Científicas "Francisco José de Caldas" (COLCIENCIAS, Bogotá).

#### LITERATURE CITED

- Alvarez, H., M. D. Heredia & M. C. Hernández. 1984. Reproducción del Cucarachero Común (Troglodytes aedon) en el Valle del Cauca. *Caldasia* 14:86-123.
- Blankespoor, G. W., J. Oolman & C. Uthe. 1982. Eggshell strength and cowbird parasitism on Red-winged Blackbirds. *Auk* 99:363-365.
- Fraga, R. M. 1978. The Rufous-collared Sparrow as a host of the Shiny Cowbird. *Wilson Bull.* 90:271-284.
- Fraga, R. M. 1983. Parasitismo de cría del Renegrado, Molothrus bonariensis, sobre el Chingolo, Zonotrichia capensis: nuevas observaciones y conclusiones. *Hornero* (Buenos Aires), Número extraordinario 1983:245-255.
- Fraga, R. M. 1985. Host-parasite interactions between Chalk-browed Mockingbirds and Shiny Cowbirds. pp. 829-844 In P. A. Buckley et al. (eds.), *Neotropical Ornithology. Ornithological Monographs* 36. Am. Ornith. Union, Washington, D. C.

- Kattan, G. H. In press. Interacciones entre un parásito de cría y uno de sus hospederos: búsqueda y selección de nidos. *Cespedesia* (Museo de Ciencias Naturales, Cali).
- Klaas, E. E. 1975. Cowbird parasitism and nesting success in the Eastern Phoebe. *Occas. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* 41:1-18.
- Ortega, C. P. & A. Cruz. 1988. Mechanisms of egg acceptance by marsh-dwelling blackbirds. *Condor* 90:349-358.
- Payne, R. B. 1977. The ecology of brood parasitism in birds. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 8:1-28.
- Petit, L. J. 1991. Adaptive tolerance of cowbird parasitism by Prothonotary Warblers: a consequence of nest site limitation? *Anim. Behav.* 41:425-432.
- Rohwer, S. & C. D. Spaw. 1988. Evolutionary lag versus bill-size constraints: a comparative study of the acceptance of cowbird eggs by old hosts. *Evol. Ecol.* 2:27-36.
- Rohwer, S., C. D. Spaw & E. Røskaft. 1989. Costs to Northern Orioles of puncture-ejecting parasitic cowbird eggs from their nests. *Auk* 106:734-738.
- Røskaft, E., G. H. Orians & L. D. Beletsky. 1990. Why do Red-winged Blackbirds accept eggs of Brown-headed Cowbirds? *Evol. Ecol.* 4:35-42.
- Rothstein, S. I. 1975a. An experimental and teleonomic investigation of avian brood parasitism. *Condor* 77:250-271.
- Rothstein, S. I. 1975b. Evolutionary rates and host defenses against avian brood parasitism. *Am. Nat.* 109:161-176.
- Rothstein, S. I. 1990. A model system for coevolution: avian brood parasitism. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 21:481-508.

- Sick, H. 1958. Notas biológicas sobre o Gaudério Molothrus bonariensis (Gmelin) (Icteridae, Aves). Rev. Brasil. Biol. 18:417-431.
- Smith, N. G. 1968. The advantage of being parasitized. Nature 219:690-694.
- Weatherhead, P. J. 1989. Sex-ratios, host-specific reproductive success and impact of Brown-headed Cowbirds. Auk 106:358-366.
- Wiley, J. W. 1985. Shiny Cowbird parasitism in two avian communities in Puerto Rico. Condor 87:167-176.
- Woodward, P. W. & J. C. Woodward. 1979. Brown-headed Cowbird parasitism on Eastern Bluebirds. Wilson Bull. 91:321-322.

Table 1. Egg models added to House Wren nests in the Cauca Valley.

| Model                    | Dimensions (mm)          | Mass (g)  | Color                                                    |
|--------------------------|--------------------------|-----------|----------------------------------------------------------|
| <u>Real cowbird eggs</u> |                          |           |                                                          |
|                          | 24.1±1.36 x<br>18.2±0.83 | 4.24±0.43 | White to creamy white with<br>variable brownish markings |
| <u>Artificial eggs</u>   |                          |           |                                                          |
| Large                    | 23.5 x 18.4              |           | White with purple or brown markings                      |
| Heavy                    |                          | 4.2       |                                                          |
| Light                    |                          | 1.0       |                                                          |
| Medium                   | 20.0 x 15.7              |           | White with orange-brown markings                         |
| Heavy                    |                          | 2.6       |                                                          |
| Light                    |                          | 0.6       |                                                          |
| Small                    | 15.4 x 12.1              | 0.3       | White with brown markings                                |
| <u>Glass beads</u>       | 16 x 16                  | 5.2       | Varied                                                   |

Note: Average wren egg: 18.5 x 13.8 mm; 1.9 g.

Tabla 2. Distribución de huevos de chamón en nidos de cucarachero. Las frecuencias esperadas fueron calculadas de acuerdo a una distribución de Poisson.

| No. huevos/nido | Número de nidos |          |           |          |
|-----------------|-----------------|----------|-----------|----------|
|                 | Naturales(1)    |          | Cajas(2)  |          |
|                 | Observado       | Esperado | Observado | Esperado |
| 0               | 14              | 4.2      | 0         | 0.7      |
| 1               | 5               | 8.8      | 4         | 3.3      |
| 2               | 4               | 9.2      | 7         | 7.6      |
| 3               | 3               | 6.4      | 12        | 11.4     |
| 4               | 2               | 3.3      | 10        | 13.0     |
| 5               | 6               | 2.1      | 7         | 11.8     |
| 6               |                 |          | 9         | 8.9      |
| 7               |                 |          | 8         | 5.8      |
| 8-12            |                 |          | 12        | 6.2      |
| $\bar{X}(3)$    | 2.09            |          | 4.55      |          |

(1) Distribución significativamente diferente de Poisson ( $\chi^2=37.1$ ,  $gl=5$ ,  $P<.001$ ).

(2) Diferencia no significativa ( $\chi^2=9.8$ ,  $gl=8$ ,  $P>.25$ )

(3) Diferencia significativa, Mann-Whitney U,  $P<.001$

Table 3. Responses of House Wrens to artificial eggs placed in their nests, during the pre-laying and laying phases of the nesting cycle.

|                          | Pre-laying |        | Laying |        |
|--------------------------|------------|--------|--------|--------|
|                          | Accept     | Reject | Accept | Reject |
| <u>Real cowbird eggs</u> | 2          | 0      | 8      | 0      |
| <u>Artificial eggs</u>   |            |        |        |        |
| Large                    |            |        |        |        |
| Heavy                    | 7          | 0      | 5      | 0      |
| Light                    | 1          | 9      | 3      | 2      |
| Medium                   |            |        |        |        |
| Heavy                    | 4          | 0      | -      | -      |
| Light                    | 0          | 4      | -      | -      |
| Small                    | 1          | 6      | 0      | 3      |
| <u>Glass beads</u>       | 0          | 4      | -      | -      |



Table 4. Productivity of House Wrens parasitized by Shiny Cowbirds in the Cauca Valley.

| Parameter                       | Parasitized    | Unparasitized  | P        |
|---------------------------------|----------------|----------------|----------|
| Hatching success <sup>(1)</sup> | 0.55 (11/20)   | 0.92 (12/13)   | <.01(3)  |
| Eggs hatched/laid               | 0.31 (19/62)   | 0.76 (29/38)   | <.001(3) |
| Nest success <sup>(2)</sup>     | 0.17 (4/23)    | 0.82 (9/11)    | <.001(3) |
| Fledglings/nestling             | 0.30 (6/20)    | 0.83 (25/30)   | <.001(3) |
| Clutch size (laid)              | 2.97±0.5 (23)  | 3.12±0.47 (16) | .2(4)    |
| Clutch size (hatched)           | 0.99±1.04 (23) | 2.83±0.92 (16) | <.001(4) |

(1) Proportion of nests in which at least one wren hatched

(2) Proportion of nests in which at least one wren fledged

(3) Chi-square

(4) t-test

Table 5. Feeding frequencies of cowbird and wren nestlings. Values are mean $\pm$ SD. Values for wrens are for broods of three nestlings.

| Age<br>(days) | Cowbird                 |                         | Wrens                   |                         |
|---------------|-------------------------|-------------------------|-------------------------|-------------------------|
|               | Mass (g)                | Feeding freq. (trips/h) | Mass(g)                 | Feeding freq. (trips/h) |
|               |                         |                         |                         |                         |
|               |                         | Total                   |                         | Total                   |
|               |                         | Female                  |                         | Female                  |
| 5             | 21.5 $\pm$ 1.87<br>(9)  | 9.7 $\pm$ 2.95<br>(9)   | 23.62 $\pm$ 6.08<br>(6) | 9.75 $\pm$ 2.48<br>(6)  |
|               |                         |                         |                         | 4.08 $\pm$ 2.31<br>(6)  |
| 10            | 39.45 $\pm$ 3.62<br>(9) | 15.37 $\pm$ 1.7<br>(9)  | 46.1 $\pm$ 8.8<br>(6)   | 13.0 $\pm$ 4.85<br>(6)  |
|               |                         |                         |                         | 8.5 $\pm$ 2.32<br>(6)   |

Note: Differences not significant (t-tests) between cowbird and wrens, for mass and feeding frequencies, for both ages.

