



Hornero 18(2):77–88, 2003

IMPACTO DEL PARASITISMO DE CRÍA DEL TORDO RENEGRIDO (*MOLOTHRUS BONARIENSIS*) SOBRE EL ÉXITO REPRODUCTIVO DE SUS HOSPEDADORES

JUAN C. REBOREDA^{1,2}, MYRIAM E. MERMOZ¹, VIVIANA MASSONI¹,
ANDREA A. ASTIÉ¹ Y FABIÁN L. RABUFFETTI¹

¹ Departamento de Ecología, Genética y Evolución, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Piso 4, Pabellón 2, Ciudad Universitaria, C1428EHA Buenos Aires, Argentina.

² reboreda@bg.fcen.uba.ar

RESUMEN.— Se presenta una revisión del impacto que produce el parasitismo de cría del Tordo Renegrado (*Molothrus bonariensis*) sobre el éxito reproductivo de sus hospedadores. Se analizó el efecto del parasitismo sobre la supervivencia de los nidos y sobre la supervivencia de huevos, el éxito de eclosión y la supervivencia de pichones en nidos exitosos. También se analizaron el efecto de la intensidad de parasitismo y del comportamiento de picadura de huevos en nidos no parasitados. El principal impacto del parasitismo sobre el éxito reproductivo de los hospedadores estudiados fue producido por la picadura de huevos. Este comportamiento también redujo el éxito reproductivo del hospedador en nidos no parasitados. El parasitismo redujo el éxito de eclosión y la supervivencia de los pichones solo en hospedadores mucho más pequeños que el parásito. En estos, el parasitismo también aumentó la frecuencia de abandono de nidos, generalmente como consecuencia de la destrucción de la mayoría de los huevos del hospedador. El costo producido por la picadura de huevos aumentó con la intensidad de parasitismo. Considerando que la intensidad y la frecuencia de parasitismo están estrechamente asociadas, esta última sería un buen indicador del impacto que el parasitismo de *Molothrus bonariensis* podría producir sobre el éxito reproductivo de sus hospedadores. Se mencionan algunos aspectos de la biología del parásito y de sus hospedadores que es necesario estudiar con mayor detalle para poder estimar el impacto que produce el parasitismo sobre la viabilidad de las poblaciones de los hospedadores.

PALABRAS CLAVE: éxito reproductivo, *Molothrus bonariensis*, parasitismo de cría, picadura de huevos, Tordo Renegrado.

ABSTRACT. IMPACT OF BROOD PARASITISM BY SHINY COWBIRDS (*MOLOTHRUS BONARIENSIS*) ON THE REPRODUCTIVE SUCCESS OF THEIR HOSTS.— We present a review of the impact of brood parasitism by Shiny Cowbirds (*Molothrus bonariensis*) on the reproductive success of their hosts. We analysed the effect of parasitism on nest survival and on egg survival, hatching success and chick survival in successful nests. We also analysed the effect of the intensity of parasitism and egg pecking behaviour in unparasitized nests. Egg pecking produced the main impact of parasitism on host's reproductive success. This behaviour also reduced host's reproductive success in unparasitized nests. Parasitism decreased hatching success and chick survival only in hosts much smaller than the parasite. In these hosts, parasitism also increased the frequency of nest abandonment, generally as a result of the destruction of the majority of host's eggs. The cost produced by egg pecking increased with intensity of parasitism. Considering that intensity and frequency of parasitism are tightly associated, the latter would be a good predictor of the impact that Shiny Cowbird's parasitism might produce on the reproductive success of their hosts. We mention some aspects of the biology of the parasite and their hosts that we need to study in more detail to estimate the impact that brood parasitism produces on the viability of hosts' populations.

KEY WORDS: brood parasitism, egg pecking, *Molothrus bonariensis*, reproductive success, Shiny Cowbird.

El parasitismo interespecífico de cría es una estrategia reproductiva en la que algunos individuos, los parásitos, depositan sus huevos en nidos de individuos de otras especies, los hospedadores, que proveen la totalidad del cuidado parental. En las aves, esta estrategia ha evolucionado en forma independiente en al menos siete oportunidades y en la actualidad está presente en aproximadamente 90 especies^{1,2}. Uno de los grupos en los cuales el parasitismo ha evolucionado en forma independiente es el de los tordos (familia Icteridae, géneros *Molothrus* y *Scaphidura*). Este grupo incluye a cinco especies que, de acuerdo a estudios filogenéticos hechos con secuencias de ADN mitocondrial, tendrían un ancestro común^{3,4}.

Los parásitos de cría interespecíficos dependen enteramente del hospedador para su reproducción y éste ve disminuido su éxito reproductivo como consecuencia del parasitismo (revisiones recientes del tema se encuentran en Ortega⁵, Rothstein y Robinson⁶ y Davies²). En el caso de los tordos parásitos, éstos suelen disminuir el éxito reproductivo de sus hospedadores de distintas formas. Los tordos suelen picar o remover los huevos del hospedador cuando visitan sus nidos⁷⁻¹⁰, sus huevos o pichones pueden reducir el éxito de eclosión de los huevos del hospedador^{11,12}, y sus pichones pueden reducir la tasa de crecimiento y la supervivencia de los pichones del hospedador¹³⁻¹⁵, la supervivencia de las crías del hospedador luego de que éstas abandonan el nido¹⁵ o el éxito reproductivo futuro de la pareja que los ha criado⁶. Además, el parasitismo suele aumentar la probabilidad de que el hospedador abandone su nido^{16,17} y, en algunos casos, la presencia de pichones del parásito puede aumentar la probabilidad de predación del nido¹⁶.

El parasitismo de cría está estrechamente relacionado con la dinámica poblacional y la conservación de las poblaciones de especies hospedadoras¹⁸⁻²⁰. Un ejemplo de ello es *Molothrus ater*, especie que recientemente expandió su distribución en América del Norte favorecido por la fragmentación de los bosques y el desarrollo de las actividades agropecuarias²¹. Esta expansión le permitió incorporar como hospedadores a especies o poblaciones que no tuvieron una historia de simpatria previa con él y que, por lo tanto, no desarrollaron defensas antiparasitarias efectivas. De esta forma, el parasitismo de *Molothrus*

ater se transformó en una de las principales amenazas para las poblaciones de varias especies de aves canoras migrantes neotropicales²².

Los parásitos de cría generalistas (i.e., aquellos que utilizan varias especies de hospedadores) pueden constituir una seria amenaza para sus hospedadores preferidos, ya que la población del parásito depende principalmente de las especies más abundantes y no es afectada por la reducción de la población del hospedador preferido. Por lo tanto, estos hospedadores pueden experimentar aumentos en la frecuencia de parasitismo aún cuando sus poblaciones estén disminuyendo^{18,20}. Por otra parte, el efecto del parasitismo de cría puede ser en algunos casos más importante que el de la predación de nidos, ya que muchos hospedadores no vuelven a nidificar luego de haber criado exitosamente pichones, aún tratándose de pichones parásitos, mientras que sí lo intentan si su nido fue predado¹.

El Tordo Renegrado (*Molothrus bonariensis*) es un parásito de cría extremadamente generalista en cuanto a la selección de hospedadores²³. Sus huevos han sido encontrados en nidos de 232 especies y se presume que al menos 68 de ellas crían exitosamente a sus pichones^{5,24,25}. Esta especie estuvo históricamente restringida a los pastizales y bosques abiertos de América del Sur, desde el río Colorado en la Patagonia hasta la isla de Trinidad en el Caribe²⁶. Durante los últimos 100 años, *Molothrus bonariensis* expandió su distribución hacia el sur del río Colorado en la Patagonia y hacia las Antillas en América Central²⁷, donde es responsable de la casi extinción de *Agelaius xanthomus*²⁸. En la actualidad, *Molothrus bonariensis* se distribuye desde la provincia de Chubut en Argentina hasta la costa atlántica del sur de Estados Unidos^{5,29,30}.

Si bien existen numerosos trabajos que reportan la presencia de parasitismo de *Molothrus bonariensis* en distintos hospedadores, pocos de estos estudios han analizado los costos que produce el parasitismo sobre los distintos componentes del éxito reproductivo del hospedador. Evaluar el costo del parasitismo sobre el éxito reproductivo del hospedador resulta de particular importancia en algunos casos (e.g., *Xanthopsar flavus* o *Curaeus forbesi*) ya que se trata de especies globalmente amenazadas y se presume que el parasitismo podría ser una de las causas de su declinación^{31,32}.

Tabla 1. Estudios utilizados para el análisis de la relación entre intensidad y frecuencia de parasitismo de *Molothrus bonariensis*. Para cada estudio se indica la frecuencia e intensidad de parasitismo, el número de nidos reportados, la localidad y la fuente bibliográfica utilizada. La subespecie de *Molothrus bonariensis* analizada fue siempre *Molothrus bonariensis bonariensis* excepto donde se indica.

Especie	Familia	Frecuencia		n	Lugar	Fuente
		(%)	Intensidad			
<i>Phacellodomus striaticollis</i>	Furnariidae	13	1	33	Santa Fe	33
<i>Taraba major</i>	Thamnophilidae	32	2	25	Santa Fe	33
<i>Fluvicola albiventer</i>	Tyrannidae	53	1.2	102	Apuré, Venezuela	34 ^a
<i>Fluvicola albiventer</i>	Tyrannidae	22	1	45	Santa Fe	33
<i>Satrapa icterophrys</i>	Tyrannidae	9	1	34	Santa Fe	33
<i>Troglodytes aedon</i>	Troglodytidae	59	2	34	Valle de Cauca, Colombia	35 ^b
<i>Troglodytes aedon</i>	Troglodytidae	94	5.7	105	Valle de Cauca, Colombia	35 ^b
<i>Troglodytes aedon</i>	Troglodytidae	61	1.7	75	Magdalena, Buenos Aires	d
<i>Mimus saturninus</i>	Mimidae	73	2	64	Lobos, Buenos Aires	36
<i>Mimus saturninus</i>	Mimidae	74	2.6	68	Magdalena, Buenos Aires	37
<i>Mimus saturninus</i>	Mimidae	19	1.2	26	Atucha, Buenos Aires	e
<i>Mimus saturninus</i>	Mimidae	83	1.8	81	Magdalena, Buenos Aires	e
<i>Mimus saturninus</i>	Mimidae	65	2	50	Cardales, Buenos Aires	38
<i>Mimus saturninus</i>	Mimidae	88	2.8	92	Villa María, Córdoba	39
<i>Turdus amaurochalinus</i>	Turdidae	59	1.6	95	Mendoza	f
<i>Turdus rufiventris</i>	Turdidae	20	1.4	54	Escobar, Buenos Aires	40
<i>Turdus rufiventris</i>	Turdidae	68	1.7	41	Cardales, Buenos Aires	38
<i>Polioptila dumicola</i>	Poliptilidae	16	1	38	Santa Fe	33
<i>Sicalis flaveola</i>	Emberizidae	3	1	35	Magdalena, Buenos Aires	37
<i>Zonotrichia capensis</i>	Emberizidae	11	1.3	27	Santa Fe	33
<i>Zonotrichia capensis</i>	Emberizidae	73	2	40	Lobos, Buenos Aires	41
<i>Zonotrichia capensis</i>	Emberizidae	66	2.1	50	Horco Molle, Tucumán	13
<i>Zonotrichia capensis</i>	Emberizidae	22	1.5	51	Magdalena, Buenos Aires	37
<i>Zonotrichia capensis</i>	Emberizidae	60	1.8	97	Ilha Grande, Brasil	42
<i>Agelaius icterocephalus</i>	Icteridae	40	1.4	377	Trinidad	58 ^c
<i>Agelaius ruficapillus</i>	Icteridae	59	1.9	80	Gral. Lavalle, Buenos Aires	43
<i>Agelaius thilius</i>	Icteridae	28	1.2	117	Gral. Lavalle, Buenos Aires	16
<i>Pseudoleistes virescens</i>	Icteridae	68	2.2	161	Gral. Lavalle, Buenos Aires	44

a Se estudió a *Molothrus bonariensis venezuelensis*

b Se estudió a *Molothrus bonariensis cabanissi*

c Se estudió a *Molothrus bonariensis minimus*

d Tuero y Reborada (datos no publicados)

e Rabuffetti y Reborada (datos no publicados)

f Astié y Reborada (datos no publicados)

En este trabajo se presenta una revisión de los costos que produce el parasitismo sobre el éxito reproductivo de sus hospedadores. En particular, se analiza la relación entre la frecuencia y la intensidad de parasitismo y el efecto que tiene el parasitismo sobre la supervivencia de los nidos del hospedador y sobre la supervivencia de huevos, éxito de eclosión y supervivencia de pichones del hospedador en nidos exitosos (i.e., nidos que produjeron volantes). También se analiza el efecto de la intensidad de parasitismo sobre el éxito reproductivo y los costos producidos por la picadura de huevos en nidos no parasitados. Por último, se mencionan algunos aspectos de la biología del parásito y de sus hospedadores

que aún es necesario estudiar para poder predecir el impacto que produce el parasitismo sobre la viabilidad de las poblaciones de los hospedadores.

MÉTODOS

Frecuencia e intensidad de parasitismo

Para evaluar la relación entre la frecuencia (proporción de nidos parasitados) y la intensidad de parasitismo (número de huevos parásitos por nido parasitado) se utilizaron datos provenientes de 28 estudios realizados en 15 especies de hospedadores (Tabla 1). Para este análisis sólo se tuvieron en cuenta estudios que tenían datos de al menos 25 nidos y que

fueron realizados en el área de distribución histórica de *Molothrus bonariensis*. Se calculó la frecuencia de nidos no parasitados esperada según la distribución de Poisson para distintos valores del número promedio de huevos por nido (no parasitados y parasitados). A partir de esos datos se calcularon los valores de intensidad y frecuencia esperada de parasitismo.

Efecto del parasitismo sobre distintos componentes del éxito reproductivo del hospedador

Para estimar los costos producidos por el parasitismo se compararon los siguientes componentes del éxito reproductivo del hospedador entre nidos no parasitados y parasitados: (1) supervivencia de nidos (proporción de nidos que produjeron al menos un volantón del hospedador o del parásito) y (2) eficiencia reproductiva en nidos exitosos (proporción de los huevos puestos por el hospedador que produjeron volantones). Además, en los casos en que se dispuso de los datos necesarios, se estimó el costo del parasitismo sobre tres componentes de la eficiencia reproductiva: (1) supervivencia de huevos (proporción de los huevos puestos por el hospedador que estaban presentes en el nido al final del período de incubación), (2) éxito de eclosión (proporción de huevos puestos por el hospedador presentes en el nido al final del período de incubación que eclosionaron) y (3) supervivencia de pichones (proporción de pichones del hospedador nacidos que abandonaron exitosamente el nido).

Para evaluar si el parasitismo afectó la supervivencia de los nidos se compararon las proporciones de nidos no parasitados y parasitados exitosos mediante una Prueba de Independencia⁴⁵. En los casos en que se dispuso de información sobre las tasas de supervivencia diaria estimadas mediante el método de Mayfield⁴⁶, se realizó una comparación entre nidos no parasitados y parasitados con el programa CONTRAST⁴⁷. Por otra parte, para evaluar si el parasitismo afectó la eficiencia reproductiva en nidos exitosos se compararon las proporciones de volantones por huevo puesto en nidos no parasitados y parasitados mediante la Prueba de Independencia o, cuando los datos disponibles lo permitieron, la Prueba de Mann-Whitney⁴⁵. Finalmente, para evaluar si el parasitismo afectó la supervivencia de huevos, el éxito de eclosión y la super-

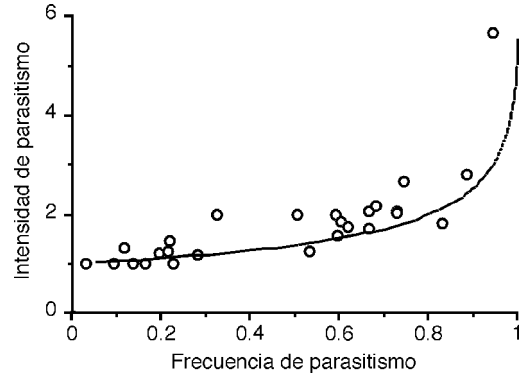


Figura 1. Intensidad de parasitismo de *Molothrus bonariensis* en función de la frecuencia de parasitismo. Los puntos corresponden a 28 estudios realizados en 15 especies de hospedadores (ver Tabla 1). La línea continua indica la relación intensidad-frecuencia esperada según una distribución de Poisson (ver Resultados).

vivencia de pichones en nidos exitosos se compararon estas variables entre nidos no parasitados y parasitados mediante la Prueba de Mann-Whitney.

Efecto de la intensidad del parasitismo sobre la supervivencia de huevos del hospedador

Para evaluar el efecto de la intensidad de parasitismo sobre la supervivencia de huevos durante los estadios de puesta e incubación se realizó un Análisis de Correlación de Spearman entre la proporción de huevos puestos por el hospedador que permanecían en el nido al final de la incubación y el número de huevos parásitos que recibió el nido. Este análisis se realizó en forma independiente para tres hospedadores: *Pseudoleistes virescens*, *Mimus saturninus* y *Turdus amaurochalinus*.

Costos producidos por la picadura de huevos en nidos no parasitados

Para evaluar los costos asociados al comportamiento de picadura de huevos del hospedador por parte de *Molothrus bonariensis* se comparó la supervivencia de huevos en cuatro grupos de nidos: (1) nidos no parasitados y sin indicios de picadura de huevos, (2) nidos no parasitados en los que hubo picadura de huevos, (3) nidos parasitados sin picadura de huevos, y (4) nidos parasitados con picadura de huevos. Este análisis se realizó en

Tabla 2. Impacto del parasitismo de *Molothrus bonariensis* sobre la supervivencia de los nidos del hospedador y su éxito reproductivo total. Para cada hospedador se indica la frecuencia e intensidad de parasitismo, el número de nidos reportados, si existen diferencias significativas (S), o no (NS) entre nidos no parasitados y parasitados en la supervivencia durante el período de puesta e incubación ($P < 0.05$, a dos colas), y si existen diferencias significativas entre nidos no parasitados y parasitados en la eficiencia reproductiva ($P < 0.05$, a dos colas). Los asteriscos indican estudios en los que se calculó la supervivencia diaria utilizando el método de Mayfield⁴⁶; en los restantes casos se compararon las proporciones de nidos exitosos y no exitosos (ver *Métodos*). Para cada estudio se indica la fuente bibliográfica utilizada. En todos los estudios la subespecie de *Molothrus bonariensis* analizada fue *Molothrus bonariensis bonariensis* excepto donde se indica. Los hospedadores están ordenados por tamaño corporal creciente.

Hospedador	Frecuencia (%)	Intensidad	n	Supervivencia de nidos	Eficiencia reproductiva	Fuente
<i>Troglodytes aedon</i>	94	5.7	105	S	S	35 ^a
<i>Troglodytes aedon</i>	61	1.7	75	S	S	c
<i>Fluvicola albiventer</i>	53	1.2	102	S	S	34 ^b
<i>Zonotrichia capensis</i>	73	2	40	S	S	41
<i>Agelaius thilius</i>	28	1.2	117	NS	S	16
<i>Turdus amaurochalinus</i>	60	1.6	94	NS *	S	d
<i>Mimus saturninus</i>	73	2	64	NS	S	36
<i>Mimus saturninus</i>	65	2	50	NS *	S	38
<i>Mimus saturninus</i>	83	1.8	81	NS	S	e
<i>Turdus rufiventris</i>	20	1.4	54	NS	S	40
<i>Turdus rufiventris</i>	68	1.7	41	NS *	S	38
<i>Pseudoleistes virescens</i>	68	2.2	161	NS *	S	44,50

a Se estudió a *Molothrus bonariensis cabanissi*

b Se estudió a *Molothrus bonariensis venezuelensis*

c Tuero y Reboreda (datos no publicados)

d Astié y Reboreda (datos no publicados)

e Rabuffetti y Reboreda (datos no publicados)

forma independiente para dos especies de hospedadores: *Agelaius thilius* y *Turdus amaurochalinus*. Las comparaciones entre grupos se realizaron mediante la Prueba de Kruskal-Wallis y comparaciones múltiples⁴⁵.

Uno de los problemas para analizar el efecto de la picadura de huevos en nidos no parasitados es poder determinar si efectivamente no existió parasitismo en esos nidos. En una parte de su distribución (este de Argentina, Uruguay y sudeste de Brasil), *Molothrus bonariensis* presenta un polimorfismo en la coloración de sus huevos, que pueden ser blanco-inmaculados o manchados. Algunos hospedadores, como *Agelaius thilius*, aceptan huevos de ambos morfos⁵⁷, mientras que otros, como *Mimus saturninus*, *Turdus rufiventris* o *Pseudoleistes virescens*, aceptan los huevos manchados pero rechazan los del morfo blanco^{36,38,48,49}. Para estos últimos hospedadores no es posible distinguir entre nidos no parasitados y nidos parasitados con huevos del morfo blanco que fueron rechazados por el hospedador antes de que el investigador visitara el nido. La elección de *Agelaius*

thilius y *Turdus amaurochalinus* para estimar los costos asociados a picaduras en nidos parasitados y no parasitados se debió a que el primer hospedador no rechaza huevos parásitos del morfo manchado o blanco¹⁶, mientras que el segundo fue estudiado en una zona donde no hay huevos de dicho morfo (Astié y Reboreda, datos no publicados).

RESULTADOS

Frecuencia e intensidad de parasitismo

La información recopilada en los 28 estudios analizados (Tabla 1) muestra que, si bien el rango de frecuencias de parasitismo es muy amplio (3–94%), en la mayoría de los casos éstas son mayores de 50%. Estos estudios muestran una asociación positiva entre la frecuencia y la intensidad de parasitismo (Correlación de Rangos de Spearman, $r_s = 0.86$, $Z = 4.4$, $P < 0.001$; Fig. 1). Esta asociación continúa siendo altamente significativa aún cuando se excluyan del análisis los estudios que presentan frecuencias extremas de parasitismo (i.e., *Sicalis flaveola*³⁷ y *Troglodytes aedon*³⁵; $r_s = 0.82$,

Tabla 3. Impacto del parasitismo de *Molothrus bonariensis* sobre la supervivencia de huevos, el éxito de eclosión y la supervivencia de pichones del hospedador. Para cada hospedador se indica su peso corporal y la frecuencia e intensidad de parasitismo. Los datos se expresan como promedio \pm EE, con el número de nidos utilizados entre paréntesis. Los valores de *P* corresponden al resultado de la comparación del promedio entre nidos no parasitados (NP) y parasitados (PA) mediante la Prueba de Mann-Whitney. Para cada estudio se indica la fuente bibliográfica utilizada. En todos los estudios la subespecie de *Molothrus bonariensis* analizada fue *Molothrus bonariensis bonariensis* (peso: 45–50 g).

Hospedador	Peso (g)	Frecuencia (%)	Intensidad	Supervivencia de huevos			Éxito de eclosión			Supervivencia de pichones			Fuente
				NP	PA	<i>P</i>	NP	PA	<i>P</i>	NP	PA	<i>P</i>	
<i>Troglodytes aedon</i>	15	61	1.7	0.90 \pm 0.03 (22)	0.78 \pm 0.03 (31)	< 0.01	0.91 \pm 0.04 (22)	0.36 \pm 0.06 (30)	< 0.001	0.95 \pm 0.05 (16)	0.54 \pm 0.14 (12)	0.01	a
<i>Agelaius thilius</i>	32	28	1.2	0.87 \pm 0.03 (50)	0.71 \pm 0.06 (21)	< 0.01	0.84 \pm 0.03 (50)	0.66 \pm 0.09 (21)	0.12	0.93 \pm 0.03 (25)	0.80 \pm 0.20 (6)	0.70	16
<i>Turdus amaurochalinus</i>	56	60	1.6	0.81 \pm 0.03 (48)	0.58 \pm 0.04 (78)	< 0.001	0.85 \pm 0.03 (48)	0.66 \pm 0.05 (70)	< 0.01	0.87 \pm 0.05 (28)	0.88 \pm 0.07 (18)	0.82	b
<i>Mimus saturninus</i>	75	65	2	0.90 \pm 0.05 (25)	0.71 \pm 0.07 (24)	< 0.01	0.92 \pm 0.05 (16)	0.72 \pm 0.12 (12)	0.22	0.96 \pm 0.04 (16)	0.94 \pm 0.06 (9)	0.72	38
<i>Mimus saturninus</i>	75	83	1.8	0.97 \pm 0.02 (17)	0.77 \pm 0.05 (43)	< 0.01	0.89 \pm 0.04 (19)	0.75 \pm 0.04 (50)	0.07	0.76 \pm 0.08 (10)	0.75 \pm 0.08 (17)	0.92	c
<i>Turdus rufiventris</i>	80	68	1.7	0.74 \pm 0.09 (13)	0.69 \pm 0.08 (24)	0.76	0.94 \pm 0.06 (6)	0.74 \pm 0.15 (9)	0.40	1.00 \pm 0.00 (4)	0.93 \pm 0.07 (5)	0.37	38
<i>Pseudoleistes virescens</i>	80	68	2.2	0.92 \pm 0.04 (16)	0.73 \pm 0.04 (42)	< 0.01	0.72 \pm 0.04 (28)	0.58 \pm 0.04 (87)	0.17	0.84 \pm 0.05 (19)	0.74 \pm 0.05 (42)	0.46	44

a Tuero y Reborada (datos no publicados)

b Astié y Reborada (datos no publicados)

c Rabuffetti y Reborada (datos no publicados)

$Z = 4.1, P < 0.001$). La relación entre intensidad y frecuencia de parasitismo observada se ajusta a la relación esperada en el caso en que la puesta de huevos de *Molothrus bonariensis* en los nidos del hospedador fuese al azar y, por lo tanto, siga una distribución de Poisson (Fig. 1).

Efecto del parasitismo sobre distintos componentes del éxito reproductivo del hospedador

En la tabla 2 se presenta un análisis cualitativo de los resultados de 12 estudios realizados en 8 hospedadores, a partir de los cuales se pudo estimar el efecto del parasitismo sobre la supervivencia de los nidos del hospedador y sobre la eficiencia reproductiva en nidos exitosos. Estos estudios incluyen hospedadores con un rango de tamaños que va desde los 15 g (*Troglodytes aedon*) hasta los 80 g (*Pseudoleistes virescens*). El parasitismo de cría disminuyó la supervivencia de los nidos del hospedador sólo en las especies de menor tamaño corporal (*Troglodytes aedon*, *Fluvicola albiventer* y *Zonotrichia capensis*). En estos casos, el abandono de los nidos se produjo como consecuencia de la destrucción de la mayoría de los huevos del hospedador. En relación con la eficiencia reproductiva del hospedador, ésta se redujo en todos los casos analizados.

Con el propósito de evaluar qué componentes de la eficiencia reproductiva del hospedador fueron mayormente afectados por el parasitismo se comparó la supervivencia de huevos, el éxito de eclosión y la supervivencia de pichones entre nidos no parasitados y parasitados. En la tabla 3 se presentan los resultados de siete estudios realizados en seis hospedadores en los que se recopiló dicha información. En casi todos los casos (seis de siete estudios), el parasitismo redujo la supervivencia de los huevos del hospedador en forma significativa (rango: 12–25%). El éxito de eclosión y la supervivencia de pichones solo se redujeron en dos de siete y en uno de siete casos, respectivamente. Si se tiene en cuenta el efecto del parasitismo sobre las tres variables en forma combinada, la reducción de la eficiencia reproductiva del hospedador fue de 30–55% para los hospedadores de tamaño similar o mayor a *Molothrus bonariensis* y de un 81% para el hospedador más pequeño (*Troglodytes aedon*).

Efecto de la intensidad del parasitismo sobre la supervivencia de huevos del hospedador

Como se mostró previamente (Fig. 1, Tablas 2 y 3), la mayoría de los hospedadores de *Molothrus bonariensis* tiene intensidades promedio de parasitismo de 1.5–2 huevos por nido. En estos hospedadores los nidos parasitados reciben entre 1 y 4–6 huevos de *Molothrus bonariensis*. Teniendo en cuenta que el principal efecto del parasitismo es la destrucción de huevos del hospedador como resultado de las picaduras de *Molothrus bonariensis* cuando visita sus nidos, se espera que este costo aumente con la intensidad de parasitismo. Para poner a prueba esta predicción se analizó el efecto de la intensidad de parasitismo sobre la supervivencia de huevos en tres hospedadores (*Pseudoleistes virescens*, *Mimus saturninus* y *Turdus amaurochalinus*). En estas especies la frecuencia de parasitismo es de 60–83%, mientras que su intensidad varía entre 1.6–2.2 huevos por nido (Tabla 3).

Los resultados de este análisis se presentan en forma gráfica en la figura 2. En los tres hospedadores se observó una asociación negativa significativa entre la intensidad de parasitismo y la supervivencia de sus huevos. La proporción de huevos perdidos durante los estadios de puesta e incubación en nidos que recibieron cuatro huevos parásitos varió entre 42% (*Pseudoleistes virescens*) y 83% (*Turdus amaurochalinus*).

Costos producidos por Molothrus bonariensis en nidos no parasitados

En la sección anterior se mostró que existe una asociación entre la intensidad de parasitismo y la destrucción de huevos del hospedador. La figura 2 también indica que se produjeron pérdidas de huevos del hospedador en nidos no parasitados. Si bien este resultado (i.e., la destrucción de huevos del hospedador por picaduras producidas por los tordos en nidos no parasitados) ha sido mencionado en otros trabajos, su impacto sobre el éxito reproductivo del hospedador ha sido poco estudiado. Una de las dificultades para cuantificar dicho costo es que varios de los hospedadores que han sido estudiados rechazan los huevos parásitos del morfo blanco por lo que no resulta posible discriminar entre nidos no parasitados y nidos parasitados con huevos de este morfo. En esta sección se ana-

lizan los costos producidos por *Molothrus bonariensis* en nidos no parasitados en dos hospedadores, *Agelaius thilius* y *Turdus amaurochalinus*, en los que es posible discriminar sin ambigüedad entre nidos no parasitados y parasitados (ver Métodos).

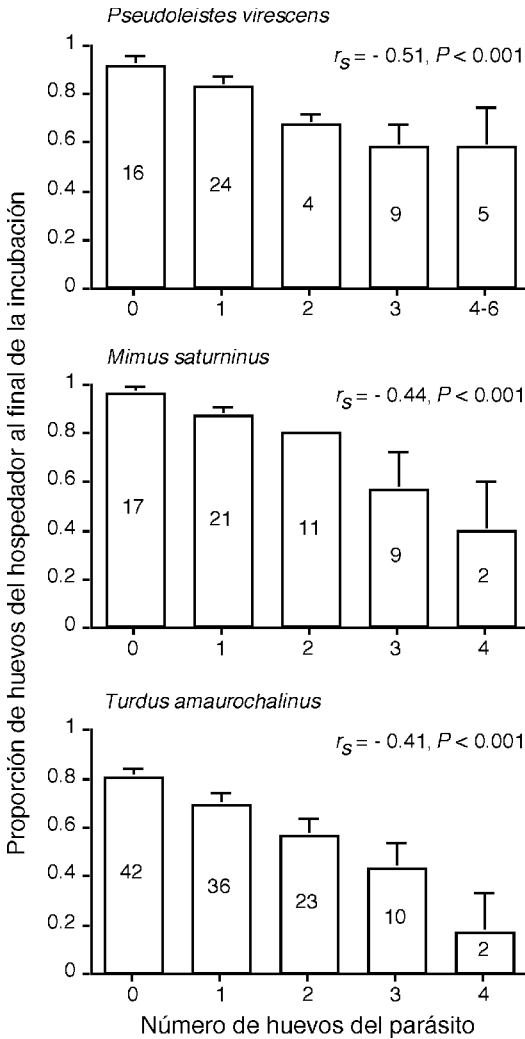


Figura 2. Promedio (+ EE) de la proporción de huevos del hospedador presentes en el nido al final del período de incubación en función del número de huevos parásitos puestos en el nido por *Molothrus bonariensis*. Los números indican el número de nidos. Se muestra el valor del Análisis de Correlación de Rangos de Spearman entre la proporción de huevos puestos que llegan al final de la incubación y la intensidad de parasitismo. Los datos de *Pseudoleistes virescens* fueron obtenidos de Mermoz⁴⁴, mientras que los de *Mimus saturninus* y *Turdus amaurochalinus* son de Rabuffetti y Reborada (datos no publicados) y de Astié y Reborada (datos no publicados), respectivamente.

En la figura 3 puede observarse que, si bien la frecuencia de nidos con picaduras es mayor en el grupo "parasitados" que en el "no parasitados" (80% vs. 38% en *Agelaius thilius* y 64% vs. 52% en *Turdus amaurochalinus*), la proporción de nidos no parasitados con picaduras es importante. Tanto en el grupo "no parasitados" como en el "parasitados" la pérdida de huevos fue mayor en los nidos en que se registraron picaduras que en los que éstas no ocurrieron (Prueba de Kruskal-Wallis; *Agelaius thilius*: $H = 53.8, P < 0.001$, comparaciones múltiples $P < 0.01$; *Turdus amaurochalinus*: $H = 28.5, P < 0.001$, comparaciones múltiples $P < 0.01$). Por otra parte, aunque el efecto de las picaduras fue mayor en el grupo de nidos

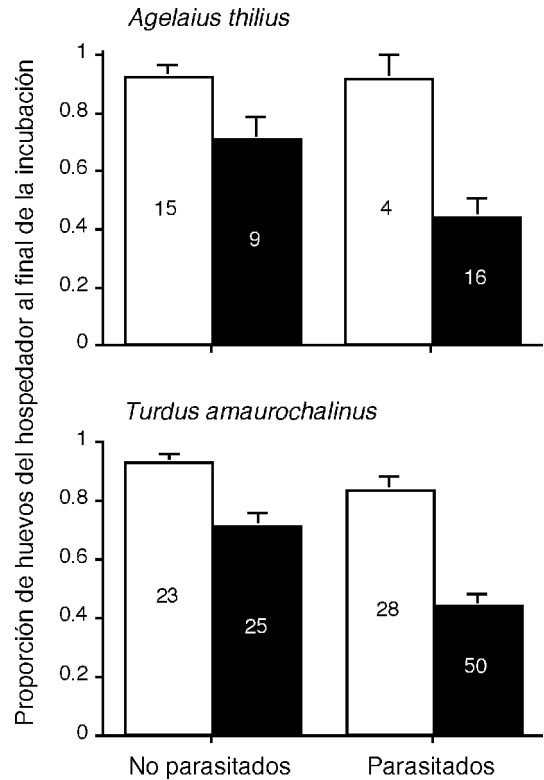


Figura 3. Promedio (+ EE) de la proporción de huevos puestos por el hospedador presentes en el nido al final del período de incubación en nidos no parasitados y parasitados por *Molothrus bonariensis* en los que no se detectaron pérdidas de huevos por picaduras (barras blancas) o en los que sí se detectaron pérdidas por picaduras (barras negras). Los números indican el número de nidos. Los datos de *Agelaius thilius* fueron obtenidos de Massoni⁵¹, mientras que los de *Turdus amaurochalinus* son de Astié y Reborada (datos no publicados).

parasitados que en el de no parasitados (*Agelaius thilius*: $P < 0.05$; *Turdus amaurochalinus*: $P < 0.01$), en este último grupo las picaduras produjeron la pérdida del 22% y del 24% de los huevos de *Agelaius thilius* y *Turdus amaurochalinus*, respectivamente.

DISCUSIÓN

Los resultados presentados muestran que el principal impacto del parasitismo sobre el éxito reproductivo de la mayoría de los hospedadores estudiados es la destrucción de sus huevos como resultado de las picaduras producidas por *Molothrus bonariensis*. El comportamiento de picadura de huevos también reduce el éxito reproductivo del hospedador en nidos en los que el parásito no pone huevos. El efecto negativo del parasitismo sobre el éxito de eclosión y la supervivencia de los pichones del hospedador es menos frecuente y se manifiesta principalmente en los hospedadores que tienen un tamaño corporal mucho menor al del parásito. En estos hospedadores, el parasitismo también aumenta la probabilidad de abandono del nido, generalmente como resultado de la destrucción de la mayoría de sus huevos. Nuestros resultados también muestran que el costo producido por la picadura de huevos aumenta con la intensidad de parasitismo. Si se tiene en cuenta que la intensidad y la frecuencia de parasitismo están estrechamente asociadas, esta última sería un buen indicador del impacto que el parasitismo de *Molothrus bonariensis* puede estar produciendo sobre el éxito reproductivo de los hospedadores.

Como ya fuera mencionado, muchas especies de paseriformes vuelven a nidificar si su nido es predado pero no lo hacen si éste fue exitoso. Los resultados presentados en este trabajo indican que la mayoría de los hospedadores de *Molothrus bonariensis* no abandonan los nidos parasitados, pero como resultado de la alta intensidad de parasitismo producen muy pocos volantones. En el caso en que estos hospedadores no vuelvan a nidificar luego de un intento reproductivo exitoso, el impacto del parasitismo sobre sus poblaciones podría ser de una importancia comparable al de predación de nidos, aún siendo menor su frecuencia¹.

Nuestros resultados muestran que el parasitismo de *Molothrus bonariensis* reduce en for-

ma importante el éxito reproductivo de los hospedadores. Sin embargo, esta información resulta insuficiente para predecir el impacto del parasitismo sobre la viabilidad de las poblaciones de los hospedadores. En tal sentido, resulta importante estudiar algunos aspectos poco conocidos de la biología del parásito y de sus hospedadores y desarrollar modelos de su dinámica poblacional que incorporen esta información, así como otras variables que no han sido consideradas hasta el presente. A continuación se presentan brevemente algunos de estos aspectos.

Para la mayoría de los hospedadores de *Molothrus bonariensis* se desconoce (1) el número de intentos reproductivos que realiza cada pareja durante una temporada y si éste es modificado por el parasitismo, (2) las tasas de supervivencia anual de los juveniles y de los adultos y si éstas son reducidas por el parasitismo, y (3) el éxito reproductivo que tiene *Molothrus bonariensis* en sus nidos y el efecto de la competencia intraespecífica sobre esta variable⁵². Esta información es fundamental para poder estimar el número de hospedadores que van a reproducirse en el futuro y la frecuencia e intensidad de parasitismo que van a experimentar. Esto, a su vez, permitirá predecir si los tamaños de las poblaciones del hospedador y del parásito van a mantenerse estables, aumentarán o disminuirán¹⁸.

Si bien se sabe que *Molothrus bonariensis* es un parásito generalista, se desconoce si el generalismo se manifiesta a escala poblacional (i.e., una hembra utiliza solo un hospedador, pero distintas hembras parasitan distintos hospedadores) o si éste ocurre a escala individual (i.e., una hembra utiliza diferentes hospedadores), y, en este último caso, si existen preferencias por algún hospedador en particular. En el caso en que las hembras de *Molothrus bonariensis* utilicen durante su vida un solo hospedador (i.e., si las hembras forman razas hospedador-específicas), el tamaño poblacional de cada raza parásita va a estar asociado en forma denso-dependiente al del hospedador que utiliza, por lo que se espera que los tamaños poblacionales lleguen a valores de equilibrio. Por el contrario, si una misma hembra utiliza diferentes hospedadores, el parasitismo puede resultar una seria amenaza para hospedadores poco abundantes o preferidos, ya que la población del parásito va

a depender mayormente de los hospedadores más abundantes y no se verá afectada en forma importante por una reducción del tamaño poblacional de los hospedadores poco abundantes o preferidos. Por lo tanto, estos hospedadores pueden experimentar aumentos en la frecuencia de parasitismo aun cuando sus poblaciones estén disminuyendo^{18,20}.

Los estudios realizados en *Molothrus ater* indican que una hembra puede utilizar más de un hospedador en una misma temporada reproductiva^{53,54}. Sin embargo, estos últimos autores también encontraron que aproximadamente el 50% de las hembras de esta especie utilizaron un único hospedador. A partir de estos resultados, ellos sugieren que la población de *Molothrus ater* podría estar integrada por una combinación de hembras hospedador-especialistas y hospedador-generalistas⁵⁴. Como se mencionó anteriormente, conocer cuál de estas estrategias presentan las hembras de *Molothrus bonariensis* tiene particular interés en aquellos casos en que el parasitismo reduce en forma significativa el éxito reproductivo de los hospedadores, ya que la viabilidad de sus poblaciones puede diferir según la estrategia utilizada.

Si bien algunos estudios han analizado el posible valor adaptativo de la picadura y destrucción de huevos en nidos no parasitados^{55,56}, su impacto sobre el éxito reproductivo del hospedador casi no ha sido tenido en cuenta. La mayoría de los trabajos han estimado el impacto de *Molothrus bonariensis* comparando el éxito reproductivo de los hospedadores en nidos no parasitados y parasitados. Como se mostró anteriormente, el costo producido por la picadura de huevos en nidos no parasitados es importante y en algunos hospedadores (e.g., *Agelaius thilius*, *Turdus amaurochalinus*) puede producir el abandono del nido (Massoni y Reborada¹⁶ y Astié y Reborada, datos no publicados).

Por último, los modelos que describen la dinámica poblacional de los sistemas parásito de cría-hospedador (e.g., May y Robinson¹⁸) no tienen en cuenta algunas características relevantes de la biología de los parásitos (como el comportamiento de picadura de huevos del hospedador) y de sus hospedadores (como el abandono de nidos con destrucción masiva de huevos o con alta intensidad de parasitismo,

o la probabilidad de volver a nidificar). La incorporación de estas variable en nuevos modelos permitirá predecir en forma más precisa las consecuencias del parasitismo sobre la viabilidad de las poblaciones de los hospedadores.

AGRADECIMIENTOS

Vanina D. Fiorini realizó valiosas sugerencias a una versión previa de este trabajo. Durante la realización de este estudio Andrea A. Astié y Viviana Massoni fueron becarias de postgrado y postdoctoral, respectivamente, del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). Fabian L. Rabuffetti fue becario doctoral del FOMEC. Myriam E. Mermoz y Juan C. Reborada son miembros de la Carrera del Investigador Científico del CONICET. Este trabajo fue financiado con subsidios del CONICET (PID 0798/98), de la Universidad de Buenos Aires (TW88) y de la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (01-09237).

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- ¹ ROTHSTEIN SI (1990) A model system for coevolution: avian brood parasitism. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21:481-508
- ² DAVIES NB (2000) *Cuckoos, cowbirds and other cheats*. Oxford University Press, Oxford
- ³ LANYON SM (1992) Interspecific brood parasitism in blackbirds (Icterinae): a phylogenetic perspective. *Science* 255:77-79
- ⁴ JOHNSON KP Y LANYON SM (1999) Molecular systematics of the grackles and allies, and the effect of additional sequence (Cyt b and ND2). *Auk* 116:759-768
- ⁵ ORTEGA C (1998) *Cowbirds and other brood parasites*. University of Arizona Press, Tucson
- ⁶ ROTHSTEIN SI Y ROBINSON SK (1998) The evolution and ecology of avian brood parasitism. Pp. 3-56 en: ROTHSTEIN SI Y ROBINSON SK (eds) *Parasitic birds and their hosts: studies in coevolution*. Oxford University Press, New York
- ⁷ HUDSON WH (1874) Notes on the procreant instincts of the three species of *Molothrus* found in Buenos Aires. *Proceedings of the Zoological Society* 11:153-174
- ⁸ HOY G Y OTTOW J (1964) Biological and oological studies of the molothrine cowbirds (Icteridae) of Argentina. *Auk* 81:186-203
- ⁹ SEALY SG (1992) Removal of Yellow Warbler eggs in association with cowbird parasitism. *Condor* 94:40-54
- ¹⁰ MASSONI V Y REBOREDA JC (2002) A neglected cost of brood parasitism: egg punctures by Shiny Cowbirds during inspection of potential host nests. *Condor* 104:407-411

- ¹¹ CARTER MD (1986) The parasitic behavior of the Bronzed Cowbird (*Molothrus aeneus*) in south Texas, USA. *Condor* 88:11–25
- ¹² PETTIT LJ (1991) Adaptive tolerance of cowbird parasitism by Prothonotary Warblers. A consequence of nest-site limitation. *Animal Behaviour* 41:425–432
- ¹³ KING JR (1973) Reproductive relationships of the Rufous-collared Sparrow and the Shiny Cowbird. *Auk* 90:19–34
- ¹⁴ MARVIL RE Y CRUZ A (1989) Impact of Brown-headed Cowbird parasitism on the reproductive success of the Solitary Vireo. *Auk* 106:476–480
- ¹⁵ PAYNE RB Y PAYNE LL (1998) Brood parasitism by cowbirds: risks and effects on reproductive success and survival in Indigo Buntings. *Behavioral Ecology* 9:64–73
- ¹⁶ MASSONI V Y REBORDA JC (1998) Costs of brood parasitism and the lack of defenses on the Yellow-winged Blackbird-Shiny Cowbird system. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 42:273–280
- ¹⁷ CLOTFELTER ED Y YASUKAWA K (1999) The effect of aggregated nesting on Red-winged Blackbird nest success and brood parasitism by Brown-headed Cowbirds. *Condor* 101:729–736
- ¹⁸ MAY RM Y ROBINSON SK (1985) Population dynamics of avian brood parasitism. *American Naturalist* 130:161–167
- ¹⁹ PEASE CM Y GRZYBOWSKI JA (1995) Assessing the consequences of brood parasitism and nest predation on seasonal fecundity in passerine birds. *Auk* 112:343–363
- ²⁰ TRINE CHL, ROBINSON WD Y ROBINSON SK (1998) Consequences of Brown-headed Cowbird parasitism for host population dynamics. Pp. 273–295 en: ROTHSTEIN SI Y ROBINSON SK (eds) *Parasitic birds and their hosts: studies in coevolution*. Oxford University Press, New York
- ²¹ ROBINSON SK, ROTHSTEIN SI, BRITTINGHAM MC, PETTIT LJ Y GRZYBOWSKI JA (1995) Ecology and behaviour of cowbirds and their impact on host populations. Pp. 428–460 en: MARTIN TE Y FINCH DM (eds) *Ecology and management of Neotropical migratory birds*. Oxford University Press, New York
- ²² ROBINSON SK, THOMPSON III FR, DONOVAN TM, WHITEHEAD DR Y FAABORG J (1995) Regional forest fragmentation and the nesting success of migratory birds. *Science* 267:1987–1990
- ²³ FRIEDMANN H Y KIFF LF (1985) The parasitic cowbirds and their hosts. *Proceedings of the Western Foundation of Vertebrate Zoology* 2:226–304
- ²⁴ LOWTHER P Y POST W (1999) Shiny Cowbird (*Molothrus bonariensis*). Pp. 1–24 en: POOLE A Y GILL F (eds) *The birds of North America*. Academy of Natural Sciences y American Ornithologist's Union, Philadelphia y Washington DC
- ²⁵ FRAGA RM (2002) Notes on new or rarely reported Shiny Cowbird hosts from Argentina. *Journal of Field Ornithology* 73:213–219
- ²⁶ FRIEDMANN H (1929) *The cowbirds: a study in the biology of social parasitism*. C. C. Thomas, Springfield
- ²⁷ CRUZ A, MANOLIS T Y WILEY JW (1985) The Shiny Cowbird: a brood parasite expanding its range in the caribbean region. *Ornithological Monographs* 36:607–620
- ²⁸ WILEY JW, POST W Y CRUZ A (1991) Conservation of the Yellow-shouldered Blackbird *Agelaius xanthomus*, an endangered West Indian Species. *Biological Conservation* 55:119–138
- ²⁹ POST W, CRUZ A Y MCNAIR DB (1993) The North-American invasion pattern of the Shiny Cowbird. *Journal of Field Ornithology* 64:32–41
- ³⁰ CRUZ A, POST W, WILEY JW, ORTEGA CP, NAKAMURA TK Y PRATHER JW (1998) Potential impacts of cowbird range expansion in Florida. Pp. 313–336 en: ROTHSTEIN SI Y ROBINSON SK (eds) *Parasitic birds and their hosts: studies in coevolution*. Oxford University Press, New York
- ³¹ FRAGA RM, CASAÑAS H Y PUGNALI G (1998) Natural history and conservation of the endangered Saffron-cowled Blackbird *Xanthopsar flavus* in Argentina. *Bird Conservation International* 8:255–267
- ³² BIRDLIFE INTERNATIONAL (2000) *Threatened birds of the world*. Lynx Edicions y BirdLife International, Barcelona y Cambridge
- ³³ DE LA PEÑA MR (1995) *Ciclo reproductivo de las aves argentinas. Primera parte*. Universidad Nacional del Litoral, Santa Fe
- ³⁴ CRUZ A Y ANDREWS RW (1997) The breeding biology of the Pied Water-Tyrant and its interactions with the Shiny Cowbird in Venezuela. *Journal of Field Ornithology* 68:91–97
- ³⁵ KATTAN GH (1998) Impact of brood parasitism. Why do House Wrens accept Shiny Cowbird eggs? Pp. 212–220 en: ROTHSTEIN SI Y ROBINSON SK (eds) *Parasitic birds and their hosts: studies in coevolution*. Oxford University Press, New York
- ³⁶ FRAGA RM (1985) Host-parasite interactions between Chalk-browed Mockingbirds and Shiny Cowbirds. *Ornithological Monographs* 36:829–844
- ³⁷ MASON P (1986) Brood parasitism in a host generalist, the Shiny Cowbird (*Molothrus bonariensis*): II. Host selection. *Auk* 103:61–69
- ³⁸ SACKMANN P Y REBORDA JC (2003) A comparative study of Shiny Cowbird parasitism in two large hosts: Chalk-browed Mockingbird and Rufous-bellied Thrush. *Condor* 105:728–736
- ³⁹ SALVADOR SA (1984) Estudio de parasitismo de cría del Renegrido (*Molothrus bonariensis*) en Calandria (*Mimus saturninus*) en Villa María, Córdoba. *Horneo* 12:141–149
- ⁴⁰ LLAMBÍAS P (1999) *Biología reproductiva del Zorzal Colorado, Turdus rufiventris: costos del parasitismo de cría del Tordo Renegrido, Molothrus bonariensis*. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires

- ⁴¹ FRAGA RM (1978) The Rufous-collared Sparrow as a host of the Shiny Cowbird. *Wilson Bulletin* 90:271–284
- ⁴² SICK H (1958) Notas biológicas sobre o gaudeiro, *Molothrus bonariensis* (Gmelin) (Icteridae, Aves). *Revista Brasileira de Biologia* 18:417–431
- ⁴³ LYON BE (1997) Spatial patterns of Shiny Cowbird brood parasitism on Chestnut-capped Blackbirds. *Animal Behaviour* 54:927–939
- ⁴⁴ MERMOZ ME (1996) *Interacciones entre el Tordo Renegrido *Molothrus bonariensis* y el Pecho Amarillo *Pseudoleistes virescens*: estrategias del parásito de cría y mecanismos de defensa del hospedador*. Tesis doctoral, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires
- ⁴⁵ SIEGEL S Y CASTELLAN NJ (1988) *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. Segunda edición. McGraw-Hill, New York
- ⁴⁶ MAYFIELD H (1975) Suggestions for calculating nest success. *Wilson Bulletin* 87:456–466
- ⁴⁷ HINES JE Y SAUER R (1989) *Program CONTRAST — A general program for the analysis of several survival or recovery rate estimates*. US Fish and Wildlife Service Technical Report 24, Washington DC
- ⁴⁸ MERMOZ ME Y REBOREDA JC (1994) Brood parasitism of the Shiny Cowbird, *Molothrus bonariensis* on the Brown-and-yellow Marshbird, *Pseudoleistes virescens*. *Condor* 96:716–721
- ⁴⁹ MERMOZ ME Y REBOREDA JC (1999) Egg laying behavior by Shiny Cowbirds parasitizing Brown-and-yellow Marshbirds. *Animal Behaviour* 58:873–882
- ⁵⁰ MERMOZ ME Y REBOREDA JC (1998) Nesting success in Brown-and-yellow Marshbirds: effects of time of the breeding season, nest site and brood parasitism. *Auk* 115:871–878
- ⁵¹ MASSONI V (2002) *Parasitismo de cría del Tordo Renegrido sobre el Varillero Ala Amarilla*. Tesis doctoral, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires
- ⁵² MERMOZ ME Y REBOREDA JC (2003) Reproductive success of Shiny Cowbird (*Molothrus bonariensis*) parasitizing the larger Brown-and-yellow Marshbird (*Pseudoleistes virescens*). *Auk* 120:1128–1139
- ⁵³ FLEISCHER RC (1985) A new technique to identify and assess the dispersion of eggs of individual brood parasites. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 17:91–99
- ⁵⁴ ALDERSON GW, GIBBS HL Y SEALY SG (1999) Determining the reproductive behaviour of individual brown-headed cowbirds using microsatellite DNA markers. *Animal Behaviour* 58:895–905
- ⁵⁵ ARCESE P, SMITH JNM Y HATCH MI (1996) Nest predation by cowbirds and its consequences for passerine demography. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 93:4608–4611
- ⁵⁶ MASSONI V Y REBOREDA JC (1999) Egg puncture allows shiny cowbirds to assess host egg development, and suitability for parasitism. *Proceedings of the Royal Society of London B* 266:1871–1874
- ⁵⁷ MASON P (1986) Brood parasitism in a host generalist, the Shiny Cowbird (*Molothrus bonariensis*): I. The quality of different species as hosts. *Auk* 103:52–67
- ⁵⁸ CRUZ A, MANOLIS TD Y ANDREWS RW (1990) Reproductive interactions of the Shiny Cowbird *Molothrus bonariensis* and the Yellow-hooded Blackbird *Agelaius icterocephalus* in Trinidad, West Indies. *Ibis* 132:436–444