



**UNIVERSIDAD MICHUACANA DE SAN
NICOLÁS DE HIDALGO**

**FACULTAD DE BIOLOGÍA
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO**

**RESPUESTAS ANTI-PARASITISMO DE DOS ESPECIES DE
AVES RESIDENTES DEL CENTRO-OCCIDENTE DE
MÉXICO ANTE EL TORDO OJIRROJO (*Molothrus aeneus*)**

T E S I S

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**PRESENTA
BIÓLOGO ELVIS HERRERA RODRÍGUEZ**

**DIRECTOR DE TESIS:
DOCTOR JAVIER SALGADO ORTIZ**



MORELIA, MICHUACÁN AGOSTO DE 2013



UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN NICOLÁS DE HIDALGO
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO
Programa Institucional de Maestría en Ciencias Biológicas

DR. HÉCTOR GUILLÉN ANDRADE
COORDINADOR GENERAL DEL PROGRAMA INSTITUCIONAL DE
MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
P R E S E N T E

Por este conducto nos permitimos comunicarle que después de haber revisado el manuscrito final de la Tesis Titulada: "Respuesta anti-parasitismo de dos especies de aves residentes del Centro-Occidente de México ante el Tordo ojirrojo (*Molothrus aeneus*)" presentado por el BIOL. ELVIS HERRERA RODRÍGUEZ, consideramos que reúne los requisitos suficientes para ser publicado y defendido en Examen de Grado de Maestro en Ciencias.

Sin otro particular por el momento, reiteramos a usted un cordial saludo.

A T E N T A M E N T E

Morelia, Michoacán, a 03 de julio de 2013

MIEMBROS DE LA COMISIÓN REVISORA

Dr. Javier Salgado Ortiz
Director de Tesis

Dr. José Fernando Villaseñor Gómez

Dr. Luis Felipe Mendoza Cuenca

Dr. Pablo Cuevas Reyes

Dr. Leonardo Chapa Vargas

AGRADECIMIENTOS

A mis sinodales, Luis Felipe Mendoza Cuenca, Pablo Cuevas Reyes, Fernando Villaseñor Gómez, Leonardo Chapa Vargas y Javier Salgado Ortiz, por su apoyo y su guía durante todo el proceso de la redacción de la tesis. En especial agradezco a Leonardo, por su apoyo en la parte estadística y su gentileza al recibirme en su casa como a un amigo; y a Javier, por el voto de confianza al aceptar ser mi asesor y animarse a aguantarme otro par de años más.

A mis compañeros y amigos del laboratorio de Ornitología, Mario Almansa, Adrian Ceja Madrigal, Trinidad Torres Torres, Liliana Calderón Torres y Francisco Pineda Huerta por su apoyo en campo.

A Gerardo León Sánchez, Marco Antonio Sánchez Balderas y Octavio Soto Rojas por su apoyo en la captura de ejemplares para taxidermia.

A Laura Eugenia Villaseñor Gómez, por mostrarme las técnicas de taxidermia para la preparación de ejemplares para exhibición.

A mi familia, por todo su apoyo, paciencia y comprensión para conmigo, no solo durante esta etapa de mi formación, sino desde que tengo memoria.

Finalmente agradezco a CONACYT por el apoyo económico otorgado a través de su programa de becas para posgrado.

ÍNDICE

Listado de Cuadros	iii
Listado de Figuras	iv
Resumen	v
Summary	vii
Introducción General	1
Objetivos	6
<i>General:</i>	6
<i>Específicos:</i>	6
Descripción del Área de estudio	7
Capítulo 1: Respuestas Anti-parasitismo Preventivas	10
<i>Introducción</i>	10
<i>Metodología</i>	11
<i>Resultados</i>	13
<i>Discusión</i>	14
<i>Literatura citada</i>	16
Capítulo 2: Respuestas Anti-parasitismo Correctivas	18

<i>Introducción</i>	18
<i>Metodología</i>	19
<i>Resultados</i>	20
<i>Discusión</i>	21
<i>Literatura citada</i>	24
Capitulo 3: Efecto de las estrategias anti parasitismo sobre el éxito de anidación	27
<i>Introducción</i>	27
<i>Metodología</i>	28
<i>Resultados</i>	30
<i>Discusión</i>	33
<i>Literatura citada</i>	35
Discusión General	38
Apéndices	41
1. <i>Otras especies afectadas por el parasitismo de cría en el área</i>	41
2. <i>El tiempo de la puesta de huevos en el tordo ojirrojo</i>	43
3.- <i>Periodo de incubación de seis días en el tordo ojirrojo</i>	44
4.- <i>Aves parasitadas por larvas de moscas (Miasis)</i>	47
Literatura Citada	51

LISTADO DE CUADROS

Cuadro 1. Frecuencias de respuesta de <i>T. curvirostre</i> hacia los señuelos	14
Cuadro 2. Frecuencias de respuesta de <i>M. fusca</i> hacia los señuelos.....	14
Cuadro 3. Frecuencias de aceptación y rechazo de huevos artificiales por <i>M. fusca</i>	21
Cuadro 4. Resultados de la selección de modelos.....	31
Cuadro 5. Tabla de parámetros promediados.....	31

LISTADO DE FIGURAS

Figura 1. Nido de <i>Melozone fusca</i> parasitado	1
Figura 2. El tordo ojirrojo (<i>Molothrus aeneus</i>)	3
Figura 3. Los hospederos estudiados.	5
Figura 4. Imagen satelital del cerro Punhuato.....	7
Figura 5. Imagen satelital del campus de la Universidad Michoacana.	8
Figura 6. Señuelo de una hembra de <i>M. aeneus</i>	11
Figura 7. Molde de doble cara elaborado con caucho de Silicón	19
Figura 8. Tasa de sobrevivencia diaria de <i>T. curvirostre</i>	32
Figura 9. Tasa de sobrevivencia diaria de <i>M. fusca</i>	32
Figura 10. Matraca encinera (<i>Campylorhynchus gularis</i>) criando un tordo parásito (<i>Molothrus aeneus</i>)	41
Figura 11. Hembra de <i>M aeneus</i> parasitando un nido	43
Figura 12. Polluelo de <i>M. fusca</i> con miasis	48

RESUMEN

El parasitismo de cría es el proceso en el cual un ave deposita sus huevos no en su propio nido, sino en el nido de otra ave que puede ser conspecífica o heteroespecífica. Aunque este fenómeno es uno de los más estudiados en ornitología, hay pocos trabajos realizados en México y la información sobre algunas especies parásitas, en particular sobre el tordo ojirrojo (*Molothrus aeneus*) es muy escasa. En este proyecto se investigó la presencia de respuestas anti-parasitismo en dos especies de amplia distribución en México: el cuilacoche (*Toxostoma curvirostre*) y el rascador pardo (*Melospiza fusca*). Para determinar la presencia de respuestas defensivas preventivas (antes de ocurra el parasitismo), por parte de parejas de aves anidantes, se analizó el comportamiento de agresión hacia señuelos (ejemplares disecados) de tordos ojirrojos y de gorriones comunes (*Passer domesticus*). La presencia de respuestas defensivas correctivas (posteriores al evento de parasitismo), se determinó con base a un experimento de parasitismo con huevos artificiales, seguido de un monitoreo de nidos para determinar si el huevo fue aceptado o rechazado. Además, se ajustaron modelos de exposición logística a los datos obtenidos mediante el monitoreo de nidos para determinar el efecto de las estrategias anti-parasitismo sobre la tasa de sobrevivencia diaria (TSD) y el éxito de anidación de ambas especies. Con respecto a las respuestas preventivas, no hubo diferencias entre los niveles de agresión mostrados hacia los señuelos de tordo y gorrión por parte de ambas especies, así como tampoco entre los niveles de agresión y las etapas del ciclo de anidación. En cuanto a las respuestas correctivas *T. curvirostre* rechazó el 100% de los huevos artificiales, mientras que *M. fusca* rechazó el 42.5%, aunque no hubo diferencias en las proporciones de rechazo entre las etapas del ciclo de anidación. El nivel de agresión mostrado hacia los señuelos no tuvo un efecto sobre la TSD para ninguna de las dos especies. Las variables temporales, edad del nido y fecha de iniciación, tuvieron un efecto mínimo sobre la TSD de *T. curvirostre*. Para *M. fusca*, la edad del nido tuvo un efecto negativo sobre la TSD. Los amplios intervalos de confianza al estimar la TSD indican que puede

Resumen

haber otras variables importantes que influyen en el éxito de anidación además de las aquí consideradas. El parasitismo de cría aparentemente no representa un peligro para las poblaciones de *T. curvirostre* y *M. fusca* en los sitios de estudio. Los altos niveles de depredación observados pueden estar opacando los efectos del parasitismo y de las estrategias anti-parasitismo, en ambas especies estudiadas.

SUMMARY

Brood parasitism is the process in which a bird lays her eggs not in her own nest, but in the nest of another bird, which can be of the same or of a different species. Although this phenomenon is one of the most studied in Ornithology, there are few studies in Mexico and information regarding some parasite species, like the Bronzed cowbird, is scarce. In this project I investigated the anti-parasitism responses in two widely distributed species in Mexico: the Curve-billed thrasher and the Canyon towhee. In order to test for preventive responses (before parasitism occur) I observed and registered the reaction of nesting birds to dummies (life like taxidermy mounts) of female Bronzed cowbird and both male and female House sparrow. The presence of corrective responses (after the parasitism event) was determined through an experiment of artificial parasitism, consisting in adding a single plaster egg to active nests, followed by nest monitoring to determine the acceptance or rejection of the plaster egg. Also logistic exposure models were adjusted to the data obtained through the nest monitoring to determine the effects of anti-parasitism strategies on daily survival rates (DSR) and nesting success. Regarding preventive responses, no differences were detected between levels of aggression displayed to cowbird and sparrow dummies for any species, nor in between stages of the nesting cycle. With regard to corrective responses, Curve-billed thrasher rejected 100% of the plaster eggs, meanwhile Canyon towhee rejected 42.5% of plaster eggs, but there were no differences in acceptance and rejection rates between stages of the nesting cycle. Level of aggression displayed towards the dummies did not have an effect on DSR for both species. Temporal variables, nest age and nesting initiation date, have minimum effect on DSR for Curve-billed Thrasher. For Canyon Towhee, nest age had a negative effect on DSR. Broad confidence intervals of the DSR indicate that there might be other important factors influencing nesting success other than the ones measured here. Brood parasitism apparently does not represent a threat to populations of Curve-billed thrashers and Canyon towhees in the study sites. High

Summary

levels of predation observed in the study sites might be overshadowing the effect brood parasitism and anti-parasitism strategies in the studied species.

INTRODUCCIÓN GENERAL

El parasitismo de cría es el fenómeno en el cual un individuo engaña a otro para que críe a su prole. Este fenómeno es conocido en muchos grupos animales, incluyendo insectos (Cervo 2006), peces (Sato 1986) y aves (Rothstein y Robinson 1998b). Si se da entre individuos de la misma especie, el parasitismo es intra-específico, si se da entre individuos de distintas especies, el parasitismo es inter-específico.

En aves, el parasitismo intra-específico es más frecuente en las aves precoces y es generalmente facultativo, es decir, que constituye una estrategia de reproducción alternativa, adicional a la reproducción normal (Yom-Tov 2001). En cambio, el parasitismo inter-específico es más frecuente en aves altriciales y tiende a ser obligatorio, es decir, que el parasitismo de cría se ha convertido en el único modo de reproducción (Robert y Sorci 2001).

Las aves parásitas de cría obligadas (PO) no construyen nidos, sino que depositan sus huevos en los nidos de otras especies (Fig. 1), para que sean incubados por padres sustitutos (Ehrlich *et al.* 1988a). Los huevos depositados por estos parásitos generalmente eclosionan antes que los huevos de la especie



Figura 1. Nido de *Melospiza fusca* parasitado. El huevo blanco es del ave parásita *Molothrus aeneus*.

parasitada (hospedera) y sus polluelos son de mayor tamaño, por lo que monopolizan el cuidado parental de sus padres sustitutos, mientras que los polluelos legítimos mueren de hambre. Además, los pollos de algunas especies de parásitos de cría, también son capaces de expulsar del nido a los huevos y pollos del hospedero, o inclusive de asesinarlos para así evitar la competencia (Rothstein y Robinson 1998b). En Norte América este fenómeno ha sido causante de la disminución de diversas poblaciones de aves, incluyendo especies migratorias, amenazadas y en peligro (Arcese *et al.* 1996, Rothstein y Cook 2000), por lo que el estudio del parasitismo de cría resulta de gran importancia para la conservación de estos grupos.

El estudio de los parásitos de cría es fascinante debido a su biología reproductiva aberrante, que se aleja mucho del modelo tradicional de cuidado parental de la mayoría de las aves. Además, el parasitismo de cría también se considera un sistema modelo para estudios de coevolución en vertebrados (Rothstein 1990, Rothstein y Robinson 1998b). Por ello el parasitismo de cría es ampliamente estudiado y se cuenta con una extensa literatura sobre el tema. Sin embargo, la mayoría de los estudios se enfocan sobre solo unas pocas especies parásitas como el tordo cabecicafé (*Molothrus ater*) y el pájaro cucú (*Cuculus canorus*), mientras que la información disponible sobre otros parásitos como el tordo ojirrojo (*Molothrus aeneus*) y sus interacciones con sus hospederos es escasa (Rothstein y Robinson 1998a).

Se estima que alrededor del 1% de todas las especies de aves son PO (Lowther 2011). En el continente americano existen nueve especies de aves PO; tres especies en la familia Neomorphidae, una en la familia Anatidae, y las cinco especies del género *Molothrus* de la familia Icteridae, entre las que se encuentra el tordo ojirrojo (Fig. 2).

El *Molothrus aeneus* es un ave residente en Michoacán, pero se distribuye desde el suroeste de los Estados Unidos hasta Panamá. Es común en áreas abiertas y fragmentadas en asociación con áreas agropecuarias (Howell y Webb 1995). Se ha descrito como parásito generalista, pues se sabe que llega a parasitar poco más de 100 especies (aves paseriformes en su mayoría), aunque la cantidad real puede ser



Figura 2. El Tordo ojirrojo (*Molothrus aeneus*). Un Macho (derecha) y una hembra (izquierda).

mayor tomando en cuenta que sus especies hermanas *M. ater* y *M. bonariensis* (que han sido mucho más estudiadas) parasitan casi 250 especies cada una .

Hay sólo unos pocos estudios publicados que tratan sobre el *M. aeneus*, la mayoría realizados en E.U., en el extremo norte de su distribución (ver Carter 1986, Chace y Brush 2004, Clotfelter 1995, KostECKE *et al.* 2009, Peer y Sealy 1999, Warren y Nelson 2009), pero sólo dos realizados en la parte sur, los cuales reportan nuevas especies afectadas por este parasito (González-García 2007, Sealy *et al.* 1997).

En México, el parasitismo de cría ha sido muy poco estudiado. Únicamente tres artículos publicados reportan evidencia de este fenómeno en el territorio nacional. Dos de ellos, llevados a cabo en el área de la reserva de la biosfera Chamela-Cuixmala en Jalisco, tratan sobre el tordo cabecicafé (*M. ater*). El primero reporta un caso de parasitismo exitoso sobre una pareja de Perlita Gorrinegra (*Polioptila nigriceps*) (Vega Rivera *et al.* 2004) y el segundo evalúa la respuesta de una comunidad de aves a montajes de taxidermia del tordo cabecicafé (Mendoza-Rodríguez *et al.* 2010). El último, llevado a cabo en Jalapa Veracruz, reporta un nuevo hospedero para el tordo ojirrojo, el chinchinero común (*Chlorospingus ophthalmicus*) (González-García 2007).

Introducción General

Molothrus aeneus, al igual que sus especies hermanas *M. ater* y *M. bonariensis*, es un parásito generalista e indiscriminado; puede parasitar a hospederos no adecuados (incapaces de criar a sus pollos), e inclusive nidos previamente parasitados o ya en avanzada etapa de incubación (Baicich y Harrison 2005, Carter 1986), aunque cuando ocurre en simpatria con el *M. ater*, tiende a parasitar hospederos más grandes para evitar la competencia por nidos con esta especie (Chace 2005). *M. aeneus* es también similar a *M. ater* en que la puesta de huevos se realiza antes del amanecer (Peer y Sealy 1999). En ocasiones *M. bonariensis* también oviposita antes del amanecer, presumiblemente para evitar la defensa del nido por parte de sus hospederos (Neudorf y Sealy 1994, Peer y Sealy 1999, Scott 1991). No se sabe con certeza los tiempos de puesta de las otras dos especies del género (*M. rufoaxillaris* y *M. orizyborus*), por lo que no queda claro si esto pudiera ser una adaptación al parasitismo de cría (Peer y Sealy 1999, Scott 1991).

Los tordos parásitos de cría pueden ser mucho más móviles que otras aves paseriformes debido a que no proveen cuidado parental. En algunas poblaciones de *M. ater* las hembras pueden viajar hasta 7 km. diariamente entre las áreas que utilizan para reproducirse y las áreas de alimentación (Rothstein *et al.* 1984). Se cree que *M. aeneus* puede presentar el mismo patrón de actividad diaria de dispersión en las mañanas hacia las áreas de reproducción y por las tardes hacia las áreas de alimentación (Carter 1986, Clotfelter 1995), aunque no hay estudios realizados con esta especie. Sin embargo, en los sitios de estudio las áreas de reproducción y alimentación están adyacentes e incluso traslapadas, por lo que es posible observar tordos ojirrojo a cualquier hora del día.

El parasitismo de cría es una forma muy particular de parasitismo. Generalmente los parásitos requieren de su hospedero para asegurar su sobrevivencia inmediata y para asegurar su éxito reproductivo futuro. En cambio, el parasito de cría requiere de su hospedero únicamente para asegurar su éxito reproductivo inmediato. En este caso el éxito reproductivo del parasito aumenta cuando causa el máximo daño posible a su hospedero (éxito reproductivo cero). Debido a ello cualquier adaptación por parte de las especies hospederas que

Introducción General

reduzca los efectos del parasitismo tendrá un valor de selección alto (Rothstein 1975a, Rothstein 1975b).

La adaptación más común en las especies hospederas es la expulsión de los huevos del parásito. Otras adaptaciones incluyen el abandono de nidos, la sepultura de huevos (construir un nuevo nido encima del nido parasitado), la vigilancia y defensa del nido (Rothstein 1975a), así como la expulsión del pollo parásito (Sato *et al.* 2010).

En este estudio se investigó la presencia de estrategias anti parasitismo (en particular la expulsión de huevos y la defensa del nido) en las especies *Toxostoma curvirostre* (cuitlacoche común) y *Melospiza fusca* (rascador pardo), dos especies residentes, comunes en ambientes antrópicos y semi rurales en el municipio de Morelia, Michoacán (Fig. 3).



Figura 3. Los hospederos estudiados. El cuitlacoche común (*Toxostoma curvirostre*) a la izquierda y el rascador pardo (*Melospiza fusca*) a la derecha.

OBJETIVOS

General:

Determinar la presencia de estrategias anti parasitismo en las especies *Melozone fusca* y *Toxostoma curvirostre*, en el Parque Estatal “Cerro Punhuato” y en el campus universitario de la Universidad Michoacana, en Morelia Michoacán.

Específicos:

1. Determinar la existencia de estrategias anti parasitismo preventivas (defensa del nido) en las especies *Melozone fusca* y *Toxostoma curvirostre*.
2. Determinar la existencia de estrategias anti parasitismo correctivas (expulsión de huevos o pollos, abandono o sepultura del nido) en ambas especies.
3. Determinar la relación entre la presencia de estrategias anti parasitismo y el éxito de anidación.

DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO

El trabajo de campo se llevó a cabo tanto en el Parque Estatal “Cerro Punhuato”, como en el campus de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Ambas son áreas fuertemente influenciadas por el desarrollo urbano y en el caso del parque también por actividades agrícolas.

El Parque Estatal “Cerro Punhuato” es un área natural protegida que se encuentra a 7 km al este del centro de la ciudad de Morelia y corresponde a la parte occidental y suroccidental de la falda del Cerro del Punhuato (Fig. 4). El área colinda con la mancha urbana de la ciudad de Morelia, con instalaciones del Sistema Michoacano de Radio y Televisión (SMRyTV) y con terrenos aun no urbanizados en la mayor parte de su perímetro. El área cuenta con una superficie de 118 hectáreas y se caracteriza por zonas con diferentes estados de conservación incluyendo encinares en las laderas más protegidas y húmedas y elementos característicos del matorral subtropical en la mayoría de la superficie. Algunas áreas presentan grados variables de degradación del suelo y en algunos sitios los eucaliptos son el elemento arbóreo dominante (SUMA 2012).

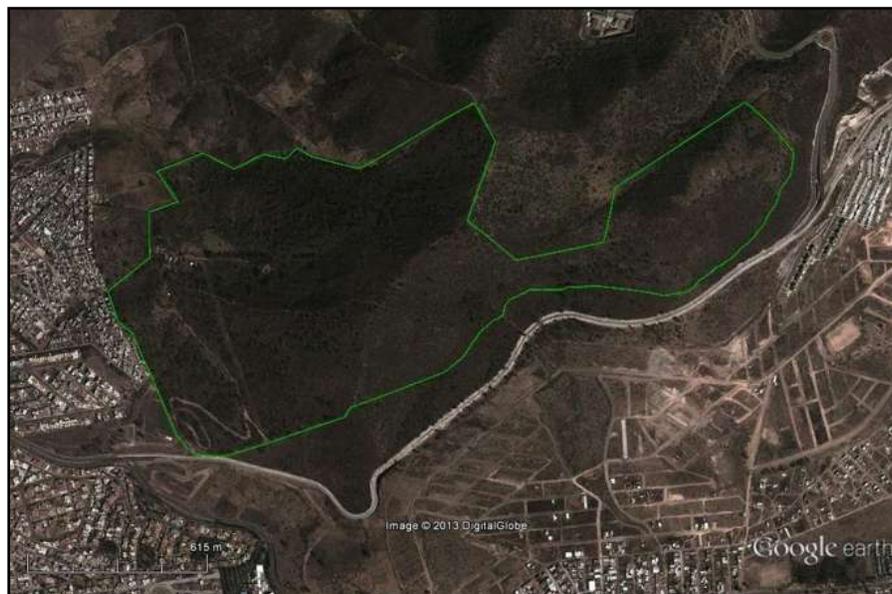


Figura 4. Imagen satelital del cerro Punhuato. Se resalta en verde el perímetro del Parque Estatal Cerro Punhuato. Al este se observa la ciudad de Morelia.

Área de estudio

El campus universitario de la Universidad Michoacana (CU) se ubica en plena zona urbana, a 2 km al suroeste del centro histórico de la ciudad de Morelia (Fig. 5). CU puede considerarse el equivalente de un parque urbano y, aunque no es manejado con ese propósito, constituye una de las áreas verdes de mayor extensión dentro de la ciudad, junto con el “Bosque Cuauhtémoc”, el Centro de Convenciones de Morelia y el Zoológico “Benito Juárez”. CU tiene una extensión aproximada de 66 hectáreas divididas en dos áreas. La primera está conformada por edificios administrativos, de docencia y laboratorios, además de estacionamientos y jardines. La segunda parte la conforman un auditorio/gimnasio, canchas deportivas, jardines y algunas zonas baldías. Al ser un área de intensa actividad humana casi la totalidad de su vegetación es manejada. La vegetación arbórea la conforman principalmente especies introducidas, como los eucaliptos (*Eucalyptus camaldulensis*), casuarinas (*Casuarina equisetifolia*), cipreses (*Cupressus sp.*), ficus (*Ficus sp.*), fresnos (*Fraxinus velutina*) y yucas (*Yucca sp.*), además de algunas especies nativas como sauce (*Salix sp.*) y varias especies de pinos (*Pinus sp.*).

Estas áreas fueron seleccionadas primero por cuestiones logísticas, ya que al ser áreas cercanas y accesibles, se facilita bastante el intensivo y laborioso trabajo del monitoreo de nidos. Pero también porque estudios previos confirman la presencia



Figura 5. Imagen satelital del campus universitario de la Universidad Michoacana en pleno mancha urbana de la ciudad de Morelia. Se resalta en verde el perímetro del campus.

Área de estudio

del parásito *M. aeneus*, así como la ocurrencia del parasitismo de cría (Torres-Torres 2013), además de que los nidos de las dos especies estudiadas son abundantes en estos sitios (Calderón-Torres 2011, Torres-Torres 2013).

CAPÍTULO 1: RESPUESTAS ANTI-PARASITISMO PREVENTIVAS

Introducción

Los primeros estudios experimentales sobre la defensa del nido buscaban describir las reacciones de los hospederos a la presencia de los parásitos empleando montajes de taxidermia (Edwards *et al.* 1949). Estos estudios revelaron que algunas especies reaccionan agresivamente, mientras que otras no. También encontraron que el nivel de agresión se incrementa conforme avanza el ciclo de anidación (Edwards *et al.* 1950). Este aumento de la agresión puede ser debido al aumento de la inversión parental o al aumento de la notoriedad del nido hacia los depredadores conforme avanza el ciclo de anidación, aunque también puede ser artefacto de la metodología empleada en los experimentos (Knight y Temple 1986).

Si bien, la defensa del nido es la única estrategia anti-parasitismo conocida que está orientada a evitar que el parasitismo ocurra, esta no constituye en la mayoría de los casos una verdadera estrategia anti-parasitismo, en el sentido de que no está dirigida particularmente hacia los parásitos de cría. También puede ser una respuesta generalizada hacia cualquier cosa percibida como una amenaza para el nido (Rothstein 1975a). Por ello, los estudios con señuelos generalmente son dirigidos a probar la especificidad de la defensa del nido, para investigar si esta constituye una respuesta generalizada, o si existe un reconocimiento específico del tipo de amenaza (depredador o parásito) por parte de los hospederos (Moksnes *et al.* 1991, Neudorf y Sealy 1992). A la fecha, esta clase de estudios no han sido realizados para probar las reacciones de los hospederos hacia señuelos de *M. aeneus*.

La defensa del nido puede ser la estrategia anti-parasitismo más costosa y menos eficiente de todas, pues requiere de la constante vigilancia del hospedero y de su presencia en el momento en el que ocurre el parasitismo. En la mayoría de las aves paseriformes (entre las que se encuentran los hospederos de los tordos parásitos) la hembra es la única que incuba los huevos, permaneciendo en el nido

entre dos tercios y tres cuartos del día (Ehrlich *et al.* 1988b, Ehrlich *et al.* 1988c). El resto del tiempo lo ocupa forrajeando, lo cual da una ventana de oportunidad a los parásitos de cría para evitar completamente la defensa del nido. No obstante, la defensa del nido puede llegar a ser efectiva en algunos casos (Strausberger 2001). En este capítulo se determinó la presencia de la defensa del nido en la especie *T. curvirostre* y *M. fusca*, así como su especificidad y efectividad en evitar el parasitismo de cría.

Metodología

Se llevó a cabo una búsqueda intensiva de nidos de las especies *T. curvirostre* y *M. fusca*, seguida por un monitoreo de los mismos durante las temporadas de anidación 2011 y 2012, comenzando a finales de marzo y hasta agosto. Los sitios de estudio fueron visitados tres veces por semana durante el primer año y cada tercer día durante el segundo, para buscar nidos activos y llevar un seguimiento de su estado.

En los nidos activos encontrados, se llevó a cabo un experimento de señuelos que puso a prueba la capacidad y especificidad de la defensa del nido de las aves. Este experimento consistió en exponer a parejas anidantes a un montaje de taxidermia (señuelo) de una hembra de *M. aeneus*, para observar sus niveles de agresión y alarma ante este (Fig. 6). Además, las parejas fueron expuestas a un



Figura 6. Señuelo de una hembra de *M. aeneus* empleado en los experimentos.

señuelo de gorrión común (*Passer domesticus*) como medida de control, ya que es un ave bastante común e inofensiva. La metodología empleada para el experimento se diseñó siguiendo las recomendaciones de Sealy *et al.* (1998) y Strausberger (2001). Los señuelos fueron colocados a una distancia máxima de 1 m del nido y a la misma altura que este. Simultáneamente con la presentación del señuelo se reprodujeron grabaciones de cantos y llamados de la especie mostrada, para tener tanto un estímulo visual como uno auditivo y también para llamar la atención de las aves hacia el nido en caso de que estuviesen lejos del mismo al comenzar el experimento. Los señuelos fueron presentados de forma consecutiva y al azar (nunca de forma simultánea), con un periodo mínimo de cinco minutos entre la presentación de uno y otro. Este periodo intermedio entre la presentación de un señuelo y otro, es esencial para evitar que el comportamiento mostrado hacia el primer señuelo presentado, influya sobre el comportamiento mostrado hacia el segundo (Sealy *et al.* 1998). Aunque en todos los casos se trató de colocar los señuelos cuando las aves no estuviesen en el nido, por limitaciones logísticas no siempre fue posible esperar hasta que las aves se alejaran. En los casos en que se acercó al nido mientras el ave aún estaba dentro del nido, la respuesta más común fue el abandono del mismo. Si bien la presencia humana cerca del nido puede inducir un sesgo en los resultados del experimento, se cree que no es un sesgo importante ya que hay un marcado cambio en el comportamiento de las aves cuando estas descubren al señuelo (Sealy *et al.* 1998, Strausberger 2001).

Las reacciones mostradas hacia los señuelos fueron registradas durante cinco minutos, contando a partir de que las aves notaran la presencia del señuelo. Las reacciones se observaron a la distancia con ayuda de binoculares y en la mayoría de los casos se grabaron con una videocámara. Si las aves no fueron observadas cerca del nido a los 20 minutos de la colocación del señuelo, el experimento se dio por finalizado. Esto debido a que, independientemente de la agresividad del ave, si esta permanece lejos del nido por periodos prolongados de tiempo, su defensa del nido será ineficiente (Strausberger 2001). Se registró la etapa del ciclo de anidación en la cual se encontraba el nido al momento de la presentación de los señuelos (puesta de huevos, primera o segunda semana de la incubación y crianza de los polluelos) y

posteriormente, las respuestas hacia los señuelos fueron agrupadas en tres categorías de acuerdo al nivel de agresividad mostrado. En la categoría “A”, se agruparon a los hospederos que ignoraron la presencia del señuelo o que no fueron observados cerca del nido durante el experimento. En la categoría “B”, se agruparon a los hospederos que mostraron alguna clase de reacción hacia el señuelo (Perchar junto al señuelo, volar hacia él o a su alrededor, llamados de alarma) pero sin llegar a atacarlo directamente. Únicamente los hospederos que hicieron contacto físico directo con el señuelo fueron agrupados en la categoría “C”. Estos experimentos de presentación de señuelos fueron llevados a cabo entre las 8:00 y las 14:00 horas.

Se propusieron dos hipótesis para este experimento. La primera es que los hospederos se mostrarían más agresivos hacia el señuelo del tordo ojirrojo que hacia el del gorrión. La segunda es que el nivel de agresión mostrado hacia el señuelo de tordo sería mayor durante la puesta, cuando el nido es más vulnerable al parasitismo y debería disminuir hacia el final de la incubación, cuando los huevos parásitos tienen pocas probabilidades de eclosionar (Neudorf y Sealy 1992, Rothstein 1990). En contraste, la agresividad hacia el gorrión debería ser nula o casi (bajo el supuesto de que no representa una amenaza hacia el nido) y mantenerse constante durante todo el ciclo de anidación (Knight y Temple 1986). Solo si se cumplen estas hipótesis se puede afirmar que la defensa del nido constituye una verdadera estrategia anti-parasitismo y no solo una respuesta generalizada hacia cualquier intruso cerca del nido.

Para determinar si existen diferencias en las respuestas mostradas hacia ambos señuelos y entre las etapas del ciclo de anidación, se elaboraron tablas de contingencia con las frecuencias y niveles de agresividad y se llevaron a cabo pruebas de Fisher. Para ello se empleó el programa estadístico R (R Core Team 2012).

Resultados

Se realizaron un total de 96 experimentos con señuelos, 42 en nidos de *T. curvirostre* y 43 en nidos de *M. fusca*. Los cuadros 1 y 2 resumen los resultados de los experimentos de señuelos para ambas especies.

Capítulo 1: Respuestas anti-parasitismo preventivas

Cuadro 1. Frecuencias de respuesta de *T. curvirostre* hacia los señuelos por nivel de agresión y etapa del ciclo de anidación. A: no hubo respuesta hacia el señuelo. B: Respuesta sin contacto físico. C: Respuesta con contacto físico.

Etapa	Tordo			Gorrión		
	A	B	C	A	B	C
Puesta	6	0	3	7	0	2
Incubación Semana 1	11	1	1	11	1	0
Incubación Semana 2	6	1	1	6	1	1
Crianza	7	1	1	6	1	1

No hubo diferencias entre los niveles de agresión mostrados por *T. curvirostre* hacia los señuelos de tordo y gorrión ($p=0.91$) y tampoco en los niveles de agresión entre las diferentes etapas del ciclo de anidación ($p=0.28$). Los resultados para *M. fusca* fueron similares, no encontrándose diferencias entre los niveles de agresión hacia los señuelos ($p=0.37$) o entre etapas del ciclo de anidación ($p=0.14$). Aun agrupando categorías no se encontraron diferencias significativas en ninguno de los casos.

Discusión

Los resultados de los experimentos de señuelos mostraron que tanto *M. fusca* como

Cuadro 2. Frecuencias de respuesta de *M. fusca* hacia los señuelos por nivel de agresión y etapa del ciclo de anidación. A: no hubo respuesta hacia el señuelo. B: Respuesta sin contacto físico. C: Respuesta con contacto físico.

Etapa	Tordo			Gorrión		
	A	B	C	A	B	C
Puesta	4	0	0	4	0	0
Incubación Semana 1	8	1	1	10	0	0
Incubación Semana 2	6	1	1	7	1	0
Crianza	9	0	5	8	3	3

T. curvirostre demuestran una respuesta agresiva hacia los tordos parásitos. Sin embargo, también respondieron agresivamente hacia los señuelos de gorrión en proporción similar. Este resultado contradice la predicción de la primera hipótesis en la que se esperaba que la defensa del nido fuera más frecuente y/o intensa hacia los tordos. Este resultado implica que la conducta de defensa del nido en ambas especies es una estrategia generalizada, dirigida hacia cualquier intruso cerca del nido. La segunda hipótesis tampoco se cumplió, pues predecía que la frecuencia y/o intensidad de la defensa sería alta al inicio del ciclo de anidación (durante la puesta y la primera semana de la incubación), y posteriormente disminuiría hacia el final del ciclo de anidación (durante la segunda semana de la incubación y durante la crianza). El que la defensa del nido se presente con la misma frecuencia en todas las etapas del ciclo de anidación también indica que el tordo no es reconocido como una amenaza particular ligada al parasitismo. Por tanto, la defensa del nido en las especies *M. fusca* y *T. curvirostre* no constituye una auténtica estrategia anti parasitismo.

Si bien, la defensa del nido en ambas especies no parece ser una verdadera estrategia anti parasitismo, aun puede llegar a ser efectiva para evitar el parasitismo. No se observaron defensas del nido por parte de *M. fusca* o de *T. curvirostre* durante el monitoreo de los nidos, pero en el cerro Punhuato se observaron tres defensas del nido exitosas por parte de especies de tamaño similar. Una pareja de matracas encineras (*Campylorhynchus gularis*), y un macho de bolsero dorso rayado (*Icterus pustulatus*) ahuyentaron a una hembra de *M. aeneus* mientras intentaba acercarse a sus nidos. También se observó a una hembra de rascador ojirrojo (*Pipilo erythrophthalmus*) mantener alejadas a dos hembras de tordo que intentaron en repetidas ocasiones acercarse a su nido. Aunque es posible que estos eventos no hayan sido intentos de parasitismo si no solo visitas de inspección (Peer y Sealy 1999, Scott 1991); en todos los casos las hembras de tordo huyeron de las aves anidantes para evitar la confrontación física, por lo que la defensa del nido puede llegar a ser exitosa siempre y cuando las aves se encuentren cerca o dentro de sus nidos y muestren agresión hacia los tordos que se aproximen. Sin embargo, aun faltan por realizarse más observaciones para determinar si este es el

comportamiento normal para el *M. aeneus*, ya que en eventos de parasitismo por parte del tordo cabecicafé se ha observado que este parásito puede pelear con sus hospederos para acceder al nido e incluso expulsarlos para poder ovopositar (Sealy *et al.* 2000).

Literatura citada

Edwards, G., E. Hosking, y S. Smith. 1949. Reactions of some passerine birds to a stuffed cuckoo. *British Birds*. 42: 13 - 19.

Edwards, G., E. Hosking, y S. Smith. 1950. Reactions of some passerine birds to a stuffed cuckoo II. *British Birds*. 43: 144 - 150.

Ehrlich, P. R., D. S. Dobkin y D. Wheye. 1988a. Incubation time. *The Birder's Handbook*. Simon & Schuster Inc. New York . pp. 481-481.

Ehrlich, P. R., D. S. Dobkin y D. Wheye. 1988b. Who incubates? *The Birder's Handbook*. Simon & Schuster Inc. New York . pp. 27-29.

Knight, R. L. y S. A. Temple. 1986. Why Does Intensity of Avian Nest Defense Increase during the Nesting Cycle? *The Auk*. 103 (2): 318 - 327.

Moksnes, A., E. Roskaft, A. T. Braa, L. Korsnes, H. M. Lampe, y H. C. Pedersen. 1991. Behavioural Responses of Potential Hosts towards Artificial Cuckoo Eggs and Dummies. *Behaviour*. 116 (1-2): 64 - 89.

Neudorf, D. L. y S. G. Sealy. 1992. Reactions of Four Passerine Species to Threats of Predation and Cowbird Parasitism: Enemy Recognition or Generalized Responses? *Behaviour*. 123 (1/2): 84 - 105.

Capítulo 1: Respuestas anti-parasitismo preventivas

- Peer, B. D. y S. G. Sealy. 1999. Laying Time of the Bronzed Cowbird. *The Wilson Bulletin*. 111 (1): 137 - 139.
- R Core Team. 2012. R: A language and environment for statistical computing (ver 2.15.2). <http://www.R-project.org/>
- Rothstein, S. I. 1975. An Experimental and Teleonomic Investigation of Avian Brood Parasitism. *The Condor*. 77 (3): 250 - 271.
- Rothstein, S. I. 1990. A Model System for Coevolution: Avian Brood Parasitism. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 21 (1): 481 - 508.
- Scott, D. M. 1991. The time of day of egg laying by the Brown-headed Cowbird and other icterines. *Canadian Journal of Zoology*. 69 (8): 2093 - 2099.
- Sealy, S. G., D. G. McMaster, S. A. Gill y D. L. Neudorf. 2000. Yellow Warbler Nest Attentiveness before Sunrise: Antiparasite Strategy or Onset of Incubation? En: Smith, J. N. M., T. L. Cook, S. I. Rothstein, S. K. Robinson y S. G. Sealy (Ed.) *Ecology and Management of Cowbirds and Their Hosts*. University of Texas Press. Austin, Texas. pp. 169-177.
- Sealy, S. G., D. L. Neudorf, K. A. Hobson y S. A. Gill. 1998. Nest Defense by Potential Host of the Brown-Headed Cowbird Methodological Approaches, Benefits of Defense, and Coevolution. En: Rothstein, S. I. y S. K. Robinson (Ed.) *Parasitic Birds and Their Hosts Estudios in Coevolution*. Oxford. New York. pp. 194-211.
- Strausberger, B. M. 2001. The Relationship of Habitat and Spatial Distribution of Nests with Brown-Headed Cowbird Parasitism of Red-Winged Blackbirds. *The Wilson Bulletin*. 113 (2): 129 - 133.

CAPÍTULO 2: RESPUESTAS ANTI-PARASITISMO CORRECTIVAS

Introducción

Uno de los primeros estudios serios sobre el parasitismo de cría en el continente americano fue una comprensiva monografía sobre el género *Molothrus* y el parasitismo social (Friedmann 1929). Durante las siguientes tres décadas hubo pocos estudios publicados sobre el parasitismo de cría, la mayoría de los cuales se limitaban a reportar nuevos hospederos. Fue hasta los 1970's que una serie de publicaciones (Rothstein 1975a, Rothstein 1975b, Rothstein 1976) reavivaron el interés por el tema. Dicho interés no ha disminuido hasta la fecha, siendo el parasitismo de cría uno de los temas más estudiados en Ornitología. Estos estudios pioneros de parasitismo experimental realizados con huevos artificiales inspiraron muchos otros similares que adoptaron la misma metodología, además de mejorar el proceso de fabricación de los huevos artificiales (Davies y Brooke 1989, Moksnes y Roskaft 1988). Estos estudios han mostrado que los hospederos del *M. ater*, pueden ser claramente agrupados en "aceptadores" y "rechazadores" de huevos y que hay poca variabilidad en la respuesta de aceptación/rechazo a nivel de especie (Rothstein 1975a, Winfree 1999). También se ha mostrado que algunos hospederos que rechazan los huevos del parásito, tienden a aceptarlos en etapas avanzadas del ciclo de anidación (cuando dichos huevos tienen menores oportunidades de eclosión), si el costo de rechazo es grande (Moksnes y Roskaft 1988, Rothstein 1976). Sin embargo, hay muy pocos estudios que evalúen la respuesta de los hospederos al parasitismo por parte de *M. aeneus* (Sealy *et al.* 1997).

En cuanto a los hospederos estudiados, se ha observado que *T. curvirostre* es capaz de expulsar los huevos del parásito de su nido (Carter 1986), pero debido al pequeño tamaño de muestra (n=4) no queda claro si esta es una especie rechazadora del parasitismo. Actualmente se desconoce si *M. fusca* presenta alguna estrategia anti parasitismo, pero dado que se han observado nidos parasitados y

adultos de esta especie criando pollos de *M. aeneus* en las áreas de estudio, se sospecha que puede ser una especie aceptadora del parasitismo.

Metodología

Para determinar la presencia de respuestas anti-parasitismo correctivas, se llevó a cabo un experimento de parasitismo artificial en los nidos de *M. fusca* y *T. curvirostre* encontrados durante las temporadas de reproducción 2011 y 2012 en los sitios de estudio. Este experimento consistió en colocar huevos artificiales en nidos activos y documentar si eran aceptados o rechazados por las parejas anidantes (Rothstein 1975a).

Los huevos artificiales se elaboraron con yeso, siguiendo el mismo procedimiento que se utiliza en la elaboración de figuras de yeso con molde de doble cara (Fig. 7). Los moldes para los huevos se fabricaron utilizando huevos reales de *M. aeneus*, por lo que los huevos artificiales fueron iguales en tamaño y forma a los huevos reales. Los huevos de yeso se pintaron con pintura acrílica y se barnizaron con esmalte para uñas para imitar la coloración de los huevos naturales.

Se colocó un único huevo artificial por cada nido activo encontrado, anotando en cada caso la etapa del ciclo de anidación (antes de la puesta, puesta, primera y segunda semana de la incubación) en la que se encontraba dicho nido. No se



Figura 7. Molde de doble cara elaborado con caucho de Silicón. Se muestra un huevo de yeso recién desmoldado.

agregaron huevos artificiales a los nidos que fueron encontrados parasitados de forma natural, tomándose en cambio, la puesta del huevo real como inicio del experimento. Ya que las aves responden de forma similar a los huevos reales y artificiales (Rothstein 1975a), los nidos parasitados natural y artificialmente fueron agrupados en los análisis estadísticos. Si tanto los huevos del hospedero como los huevos parásitos (naturales o artificiales) permanecieron intactos dentro del nido después de cinco días (o tres visitas) se consideró que el huevo artificial fue aceptado. Si por el contrario, los huevos del hospedero se encontraron intactos y el huevo artificial ausente, o si el nido fue abandonado, o si se construyó un nido nuevo sobre el nido viejo, se consideró como un evento de rechazo. Los nidos depredados durante el experimento no fueron considerados en los análisis estadísticos.

Es importante señalar que muchos de los nidos en los que se aplicó este experimento, también fueron empleados en los experimentos de señuelos. Ya que la presencia del parásito cerca del nido puede afectar el comportamiento de rechazo de algunos hospederos (Moksnes y Roskaft 1989), el experimento de parasitismo artificial se realizó siempre antes y nunca después o simultáneamente con el experimento de señuelos para evitar interferencia entre ellos.

Se realizaron tablas de contingencia con las frecuencias de aceptación y rechazo de huevos para determinar si hubo diferencias entre ambas especies o entre las etapas del ciclo de anidación.

Resultados

Se realizaron un total de 89 experimentos de parasitismo artificial, 28 en nidos de *T. curvirostre* y 40 en nidos de *M. fusca*. Cinco de los nidos de *T. curvirostre* fueron depredados durante el experimento, por lo que se tiene datos solo para 23 nidos. *T. curvirostre* rechazó el 100% de los huevos artificiales, todos mediante la expulsión directa. No se observó un solo caso de parasitismo natural en esta especie, ni tampoco se observaron parejas alimentando pollos de tordo. De los nidos de *M. fusca*, 14 fueron depredados durante los experimentos, pero debido a que se incluyeron datos de 12 nidos que fueron parasitados naturalmente, se obtuvo información para un total de 38 nidos. Los huevos parásitos fueron rechazados en 16

nidos (42%), en 12 de ellos por abandono del nido y en cuatro mediante la expulsión directa (Cuadro 3). No se encontraron diferencias entre las frecuencias de aceptación y rechazo entre etapas del ciclo de anidación ($p=0.38$), aun agregando categorías.

Discusión

Los resultados de los experimentos de parasitismo artificial confirmaron que tanto *M. fusca* como *T. curvirostre* presentan estrategias anti parasitismo de tipo correctivo. La especie *T. curvirostre* rechazo los huevos artificiales por medio de la expulsión directa del huevo, lo que indica que esta especie presenta una estrategia anti parasitismo bastante desarrollada. Dado que *T. curvirostre* rechazo el 100% de los huevos artificiales queda confirmado que esta es una especie que rechazadora del parasitismo.

Para *M. fusca* los resultados son menos claros, ya que su frecuencia de rechazo fue de 42%, por lo que esta especie no puede ser claramente identificada ni como aceptadora ni como rechazadora del parasitismo. *M. fusca* presento tanto el abandono de nidos como la expulsión de los huevos parásitos. Algo notable fue que la mayoría de los rechazos ocurrieron por medio del abandono del nido mientras que solo hubo cuatro casos de expulsión del huevo artificial. Dado que la expulsión del huevo es la estrategia anti parasitismo más eficaz y menos costosa (Rothstein 1975a), era de esperarse que la mayoría de los rechazos ocurriera por expulsión del huevo, ya que incluso en las especies que generalmente aceptan los huevos parásitos, los pocos rechazos que ocurren son en su mayoría por la expulsión del huevo (Rothstein 1975a). Algunos hospederos de *M. ater* demasiado pequeños para

Cuadro 3. Frecuencias de aceptación y rechazo de los huevos artificiales por *M. fusca* en las diferentes etapas del ciclo de anidación.

Etapas	Aceptados	Abandonados	Expulsados
Antes puesta	3	3	0
Puesta	4	5	2
Incubación semana 1	11	4	2
Incubación semana 2	4	0	0

tomar el huevo parásito con el pico y expulsarlo, frecuentemente responden mediante el abandono de los nidos parasitados (Goguen y Mathews 1996, Kosciuch *et al.* 2006). En *Bombycilla cedrorum* también se ha registrado una alta frecuencia de abandono de nidos relacionada con su incapacidad de tomar el huevo parásito con el pico (Rothstein 1976). En su lugar, esta ave intenta expulsar los huevos parásitos perforándolos con el pico, pero debido que los huevos de tordo poseen un cascarón más grueso que los huevos de otras aves paseriformes (Mermoz y Ornelas 2004) no siempre lo consigue e inclusive puede dañar sus propios huevos en el proceso. Las aves que fracasan en la expulsión del huevo posteriormente abandonan el nido (Rothstein 1976).

Es posible que la situación de *M. fusca* sea similar a la de *B. cedrorum* y que solo consiga expulsar los huevos parásitos con gran dificultad. En las expulsiones de huevos registradas para *M. fusca*, los huevos artificiales fueron encontrados cerca del nido (menos de un metro) y en un caso se encontró al huevo fuera del nido justo al lado del borde. Esto coincide con las expulsiones de huevos registradas para *B. cedrorum* (Rothstein 1976), aunque con una diferencia importante; en las expulsiones de huevo de *M. fusca* ninguno de sus huevos se encontraron dañados después de la expulsión. Es posible que *M. fusca*, para evitar dañar a sus propios huevos, no intente perforar los huevos parásitos para expulsarlos, sino que solamente expulsa los huevos que es capaz de tomar con el pico. La capacidad de un ave de tomar un objeto con el pico depende evidentemente del tamaño de su pico, siendo la longitud tomial (la distancia desde las comisuras del pico hasta la punta de la mandíbula superior) una medida importante para determinar el tamaño máximo del objeto que un ave es capaz de sujetar (Peer y Sealy 2004, Rothstein 1975a), o dicho de otra forma, el tamaño mínimo que debe tener el pico de un ave para tomar un objeto de tamaño conocido, como por ejemplo, un huevo de tordo. La longitud tomial promedio del pico de *M. fusca* es de 16.2mm (medida en ejemplares en la Colección de Aves del Laboratorio de Investigación en Ornitología de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, n=48), lo cual esta apenas por encima de la longitud tomial mínima teórica a la cual un ave es capaz de expulsar un huevo de tordo cabecicafé (15.9mm) (Rasmussen *et al.* 2010). Debido a que los

huevos del tordo ojirrojo son ligeramente más grandes que los del tordo cabecicafé (23*18mm vs 21*16mm) (Baicich y Harrison 2005), es posible que solo los individuos con picos más grandes que el promedio sean capaces de expulsar los huevos parásitos, mientras que los individuos que no logran hacerlo abandonan el nido.

Otra posibilidad es que la frecuencia intermedia de rechazo del parasitismo en *M. fusca*, sea debida a que el abandono de nidos no se produce en respuesta hacia la presencia del huevo parásito dentro del nido. Mucho se ha discutido sobre si el abandono de nidos es una verdadera estrategia anti parasitismo (Hosoi y Rothstein 2000) pues también puede darse en respuesta a otros estímulos, como la presencia de depredadores o humanos cerca del nido, la reducción o aumento de la nidada ocasionada por el propio parásito o por una depredación parcial (por la remoción de huevos del hospedero por parte del parásito y el parasitismo múltiple respectivamente) y también por la presencia del parásito cerca del nido (Rothstein 1975a). Ya que la presencia del parásito cerca del nido no es garantía de que el nido haya sido parasitado (Scott 1991, Scott *et al.* 1992), se espera que el abandono de nidos se dé en respuesta a la presencia del huevo parásito dentro del nido, si es que en verdad se trata de una estrategia anti parasitismo (Rothstein 1975a). Aunque también se ha argumentado que una mayor propensión hacia el abandono de nidos, puede ser una respuesta anti parasitismo aunque no esté directamente ligada a la presencia del huevo parásito en el nido (Hosoi y Rothstein 2000). En el caso de *M. fusca* parece que la conducta del abandono del nido si se da en respuesta al huevo artificial, pues en un estudio previo en las mismas áreas, donde no hubo manipulación experimental, se encontró una baja proporción nidos abandonados (Torres-Torres 2013).

Hacen falta más estudios para determinar con exactitud el método de expulsión de huevos en el rascador pardo; para determinar la longitud tomial mínima necesaria para expulsar los huevos del tordo ojirrojo, pues este valor puede ser distinto para distintas especies con diferentes formas de pico (Rasmussen *et al.* 2010); para determinar si el abandono de nidos en *M. fusca* se da en respuesta al huevo parásito dentro del nido; así como para determinar si la dificultad en expulsar los huevos parásitos en esta especie explica la alta tasa de abandono de nidos, o si

esta tiene otras causas. También sería interesante determinar los costos del parasitismo en esta especie, para saber si aceptación del parasitismo es más, o menos costosa que el abandono de los nidos.

Literatura citada

Baichich, P. J. y C. J. O. Harrison. 2005. Nest, Eggs, and Nestlings of North American Birds. 2a ed. Princeton University Press. Princeton. 347 pp.

Carter, M. D. 1986. The Parasitic Behavior of the Bronzed Cowbird in South Texas. *The Condor*. 88 (1): 11 - 25.

Davies, N. B. y M. D. Brooke. 1989. An Experimental Study of Co-Evolution Between the Cuckoo, *Cuculus canorus*, and its Hosts. I. Host Egg Discrimination. *Journal of Animal Ecology*. 58 (1): 207 - 224.

Friedmann, H. 1929. The cowbirds, a study in the biology of social parasitism. C.C. Thomas. Springfield, Illinois.

Goguen, C. B. y N. E. Mathews. 1996. Nest desertion by blue-gray gnatcatchers in association with brown-headed cowbird parasitism. *Animal Behaviour*. 52: 613 - 619.

Hosoi, A. S. y S. I. Rothstein. 2000. Nest desertion and cowbird parasitism: evidence for evolved responses and evolutionary lag. *Animal Behaviour*. 59: 823 - 840.

Kosciuch, K. L., T. H. Parker, y B. K. Sandercock. 2006. Nest desertion by a cowbird host: an antiparasite behavior or a response to egg loss? *Behavioral Ecology*. 17 (6): 917 - 924.

Capítulo 2: Respuestas anti-parasitismo correctivas

- Mermoz, M. E. y J. F. Ornelas. 2004. Phylogenetic analysis of life-history adaptations in parasitic cowbirds. *Behavioral Ecology*. 15 (1): 109 - 119.
- Moksnes, A. y E. Roskaft. 1988. Responses of Fieldfares *Turdus pilaris* and Bramblings *Fringilla montifringilla* to experimental parasitism by the Cuckoo *Cuculus canorus*. *Ibis*. 130 (6): 535 - 539.
- Moksnes, A. y E. Roskaft. 1989. Adaptations of Meadow Pipits to Parasitism by the Common Cuckoo. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 24 (1): 25 - 30.
- Peer, B. D. y S. G. Sealy. 2004. Correlates of egg rejection in hosts of the brown-headed cowbird. *The Condor*. 106 (3): 580 - 599.
- Rasmussen, J. L., T. J. Underwood, y S. G. Sealy. 2010. Functional morphology as a barrier to the evolution of grasp-ejection in hosts of the Brown-headed Cowbird (*Molothrus ater*). *Canadian Journal of Zoology*. 88 (12): 1210 - 1217.
- Rothstein, S. I. 1975a. An Experimental and Teleonomic Investigation of Avian Brood Parasitism. *The Condor*. 77 (3): 250 - 271.
- Rothstein, S. I. 1975b. Evolutionary rates and host defenses against avian brood parasitism. *The American Naturalist*. 109 (996): 161 - 176.
- Rothstein, S. I. 1976. Experiments on Defenses Cedar Waxwings Use against Cowbird Parasitism. *The Auk*. 93 (4): 675 - 691.
- Scott, D. M. 1991. The time of day of egg laying by the Brown-headed Cowbird and other icterines. *Canadian Journal of Zoology*. 69 (8): 2093 - 2099.
- Scott, D. M., P. J. Weatherhead, y C. D. Ankney. 1992. Egg-Eating by Female Brown-Headed Cowbirds. *The Condor*. 94 (3): 579 - 584.

Capítulo 2: Respuestas anti-parasitismo correctivas

Sealy, S. G., J. E. Sánchez, R. G. Campos, y M. Marin. 1997. Bronced Cowbird Host: New Records, Trends in Host Use, and Cost of Parasitism. *Ornitología Neotropical*. 8 : 175 - 184.

Torres-Torres, T. 2013. Prevalencia del Parasitismo de Nidos por el Tordo Ojirrojo (*Molothrus aeneus*) y Efectos en el Éxito Reproductivo sobre una Población Urbana y otra Suburbana del Rascador Pardo (*Melospiza fusca*) en Morelia, Michoacán, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. 47 pp.

Winfrey, R. 1999. Cuckoos, cowbirds and the persistence of brood parasitism. *Trends in Ecology & Evolution*. 14 (9): 338 - 343.

CAPÍTULO 3: EFECTO DE LAS ESTRATEGIAS ANTI PARASITISMO SOBRE EL ÉXITO DE ANIDACIÓN

Introducción

La productividad o fecundidad, expresada como el número de polluelos producidos por hembra por año, es un factor vital que afecta el crecimiento poblacional de las aves. El éxito de anidación es un componente importante de la fecundidad y es una de las características demográficas más medidas en aves (Thompson III 2007).

Los primeros estudios sobre el éxito de anidación reportaban únicamente la proporción de nidos exitosos con respecto al total de nidos encontrados. Este estimador fue llamado posteriormente “estimador aparente” debido al sesgo en el que incurre. En la mayoría de los estudios sobre el éxito de anidación, la actividad parental de los adultos es la principal señal empleada por los investigadores para encontrar nidos, y por ello, los nidos activos son detectados más fácilmente que los inactivos. Los nidos que fracasan en etapas tempranas del ciclo de anidación están generalmente sub-representados en las muestras y esto ocasiona que el estimador aparente sobreestime el valor real de la sobrevivencia (Mayfield 1961).

Para evitar este sesgo Mayfield (1961) propuso un método sencillo para calcular el éxito de anidación tomando en cuenta no solo cada nido individual, sino también el tiempo desde que el nido es encontrado, hasta que finalmente fracasa o tiene éxito. Esta combinación de nido y tiempo la llamo exposición. Sin embargo este método es limitado en su capacidad de inferencia, pues las co-variables continuas deben convertirse en intervalos para poder ser analizadas y la forma de comparar entre niveles de las co-variables categóricas implica subdividir la muestra original en tantas sub-muestras como niveles tenga la variable. Este proceso reduce drásticamente el tamaño de muestra y la precisión de las estimaciones del éxito de anidación (Shaffer 2004a).

Actualmente nuevas metodologías basadas en la teoría de la información, selección de modelos e inferencia multi-modelo, han permitido una mayor flexibilidad

en el análisis de las diversas co-variables tanto continuas como categóricas que puedan tener un efecto sobre el éxito de anidación (Dinsmore *et al.* 2002, Rotella *et al.* 2004). Por ello, los estudios recientes sobre el éxito de anidación, se han ocupado del análisis de diversas co-variables sobre el éxito de anidación, desde efectos temporales (como la edad del nido y la fecha de inicio de la anidación), efectos del tipo de hábitat, efectos de la fragmentación y efectos del clima (Chapa-Vargas y Robinson 2006, Grant *et al.* 2005). La probabilidad de ocurrencia del parasitismo de cría, así como su efecto en general sobre el éxito reproductivo también ha sido explorado con estas nuevas metodologías (Chapa-Vargas y Robinson 2012), sin embargo, el efecto de las diversas estrategias anti-parasitismo en particular, no ha sido analizado hasta la fecha. En este capítulo se evalúa el efecto de la defensa del nido, sobre el éxito de anidación. El efecto de la expulsión de huevos no pudo ser analizado en *T. curvirostre* ya que esta especie rechazó el 100% de los huevos artificiales. Tampoco se pudo analizar el efecto del abandono de nidos en *M. fusca* debido a que esta estrategia automáticamente supone el fracaso de los mismos, sesgando los resultados en contra de las aves que abandonan.

Metodología

Se utilizó el módulo PROC GENMOD del programa SAS (ver. 9.2 Instituto SAS, Cary, Carolina del Norte) para ajustar diferentes modelos de exposición logística a los datos recabados durante el monitoreo de nidos, para estimar la tasa de sobrevivencia diaria (TSD) y explorar los efectos de la defensa del nido sobre el éxito de anidación de las especies *T. curvirostre* y *M. fusca.*, así como los efectos de dos variables temporales; la edad del nido (días transcurridos desde la puesta del primer huevo) y la fecha de inicio de la anidación (fecha de la puesta del primer huevo). Para ello se elaboró una base de datos para cada especie, incluyendo solo información sobre los nidos donde se llevaron a cabo los experimentos de señuelos, y que además se pudo determinar la fecha de la puesta del primer huevo (inicio de la anidación) y la edad del nido. Para su análisis, la fecha de inicio de la anidación se consideró como el número de días transcurridos desde el inicio del año hasta la fecha de la puesta del primer huevo. En esta escala el día uno corresponde al

primero de enero y el día 365 al 31 de diciembre. En los nidos que no fueron descubiertos desde el inicio de la puesta, se utilizó la duración promedio de la puesta y de la incubación para estimar la fecha de inicio de la anidación. Los promedios se obtuvieron a partir de los nidos que fueron observados desde el comienzo de la anidación. Para los cálculos se utilizó el número de días de exposición (tamaño de muestra efectivo), definido como el número total de días que se sabe sobrevivieron todos los nidos en conjunto, mas el numero de intervalos que terminaron en fracaso (Rotella *et al.* 2004).

Se utilizó el criterio de información de akaike corregido para muestras pequeñas (AICc) y los pesos de akaike (w_i), para evaluar el soporte para varios modelos a priori de éxito de anidación. Ya que se ha encontrado que las variables temporales tienen un efecto importante sobre el éxito de anidación (Grant *et al.* 2005), la selección de modelos se llevó a cabo en dos etapas. Esto tiene la finalidad de reducir el número de parámetros analizados en cada etapa para aumentar la precisión en las estimaciones de los parámetros. En la primera etapa se evaluaron los efectos temporales (fecha de inicio de la anidación y edad del nido). En la segunda etapa se evaluó el efecto del nivel de agresión mostrado hacia los señuelos, así como los efectos temporales mejor soportados en la primera etapa. En la primera etapa se evaluaron los siguientes modelos: 1) sobrevivencia constante, un modelo que solo incluye el intercepto, 2) efectos de la fecha de iniciación del nido, 3) efectos de la edad del nido y 4) un modelo global que incluye efectos tanto de la fecha de inicio como de la edad del nido. En la segunda etapa se evaluaron los siguientes modelos: 1) sobrevivencia constante, 2) el modelo mejor soportado en la etapa anterior, 3) efectos del nivel de agresión y 4) un modelo global que incluye efectos tanto temporales como del nivel de agresión. Ninguno de los modelos incluyo interacción entre las variables, con la finalidad de reducir la complejidad de los modelos analizados y mejorar la precisión de las estimaciones. Los modelos de sobrevivencia constante se incluyen para determinar si un modelo al azar sin variables explicativas genera un mejor modelo que la inclusión del resto de las variables. El ajuste de los modelos globales se verificó con una prueba de bondad de ajuste de Hosmer y Lemeshow (2000).

Se utilizó el criterio de información de akaike corregido para muestras pequeñas (AICc), las diferencias de akaike ($\Delta AICc$) y los pesos de akaike (w_i) para jerarquizar los modelos de mayor a menor soportado por los datos. Después, considerando la incertidumbre en la selección de modelos, se calcularon los parámetros promediados y sus errores estándares asociados utilizando w_i . Luego, los parámetros promediados se emplearon para calcular los “odds ratios” (razón de probabilidades u oportunidad relativa) y sus intervalos de confianza (95%). Solo se interpretan las variables para las cuales los intervalos de los odds ratios no incluyen al uno (Peak *et al.* 2004). Estos cálculos se realizaron empleando código de SAS proporcionado por Shaffer (2004b).

Resultados

Se emplearon datos de 37 nidos de *T. curvirostre* y 22 nidos de *M. fusca* para el análisis del éxito de anidación. El número de días de exposición (tamaño de muestra efectivo) fueron 727 y 323 respectivamente. De acuerdo a la prueba de Hosmer y Lemeshow, los modelos globales tuvieron un buen ajuste con los datos, tanto para *M. fusca* ($p=0.95$) como para *T. curvirostre* ($p=0.99$). Durante la primera etapa de la selección de modelos, se encontró que el modelo mejor soportado para *T. curvirostre* fue el modelo global (fecha de inicio de la anidación + edad del nido), mientras que para *M. fusca* fue el modelo de la edad del nido. En la segunda etapa los modelos de efectos temporales resultaron ser los mejores modelos, mientras que el modelo del nivel de agresión fue el menos soportado para ambas especies. Para *T. curvirostre* el mejor modelo fue el que incluyó la fecha de inicio y la edad del nido (Fecha + Edad), mientras que para *M. fusca* el mejor modelo fue el de la edad del nido (Edad) (Cuadro 4).

Al calcular los parámetros promediados y sus odds ratios se encontró que solo las variables temporales tuvieron efecto sobre la TSD (Cuadro 5). Para *T. curvirostre* la edad del nido y la fecha de inicio de la anidación tuvieron un pequeño efecto sobre la TSD, la cual tiende a disminuir hacia el final del ciclo de anidación y también hacia el final de la temporada reproductiva (Fig. 8). No hubo efecto de la agresión. La probabilidad de que un nido de *T. curvirostre* completara exitosamente el ciclo de

Capítulo 3: Efectos sobre el éxito de anidación

Cuadro 4. Resultados de la segunda etapa de la selección de modelos. Arriba: modelos para *M. fusca*. Abajo: modelos para *T. curvirostre*.

Parámetro	Nivel	Promedio	SE	OR	OR Inf	OR Sup
Intercepto		4.1303	0.94579	62.196	60.342	64.050
Agresión	1	0.0485	0.33525	1.049	0.392	1.706
Agresión	3	0	0	1	1	1
Edad		-0.0852	0.03943	0.918	0.841	0.995
Parámetro	Nivel	Promedio	SE	OR	OR Inf	OR Sup
Intercepto		5.8129	1.82196	334.588	331.016	338.159
Agresión	1	0.2364	0.40437	1.266	0.474	2.059
Agresión	3	0	0	1	1	1
Edad		-0.0399	0.0331	0.960	0.896	1.025
Fecha		-0.0112	0.01078	0.988	0.967	1.009

anidación a mediados de la temporada reproductiva fue de 0.32; tomando en cuenta una duración promedio del ciclo de anidación de 33 días (tres de puesta, 15 de incubación y 15 de crianza).

Para *M. fusca*, solo la edad del nido tuvo un efecto sobre la TSD, la disminuyo hacia el final del ciclo de anidación (Fig. 9). No hubo efecto de la agresión. La

Cuadro 5. Tabla de parámetros promediados para *M. fusca* (arriba) y *T. curvirostre* (abajo). Se resaltan en **negritas** los odds ratios de los parámetros que tuvieron un efecto sobre la TSD. SE: desviación estándar. OR: odds ratios. OR Inf: límite inferior para los odds ratios. OR Sup: límite superior para los odds ratios.

Modelo	k	AIC	AICc	$\Delta AICc$	W_i
Edad	2	139.98	140.017	0	0.68476
Global	3	141.964	142.039	2.02178	0.24918
Nulo	1	145.394	145.406	5.38894	0.04627
Agresión	2	147.068	147.106	7.0883	0.01978
Modelo	k	AIC	AICc	$\Delta AICc$	W_i
Fecha+Edad	3	174.068	174.102	0	0.48631
Global	4	174.856	174.912	0.81032	0.3243
Nulo	1	176.812	176.818	2.71631	0.12505
Agresión	2	178.13	178.147	4.04523	0.06434

probabilidad de que un nido de *M. fusca* complete exitosamente el ciclo de anidación, considerando una duración promedio del ciclo de 33 días (tres de puesta, 15 de incubación y 15 de crianza) fue de 0.08.

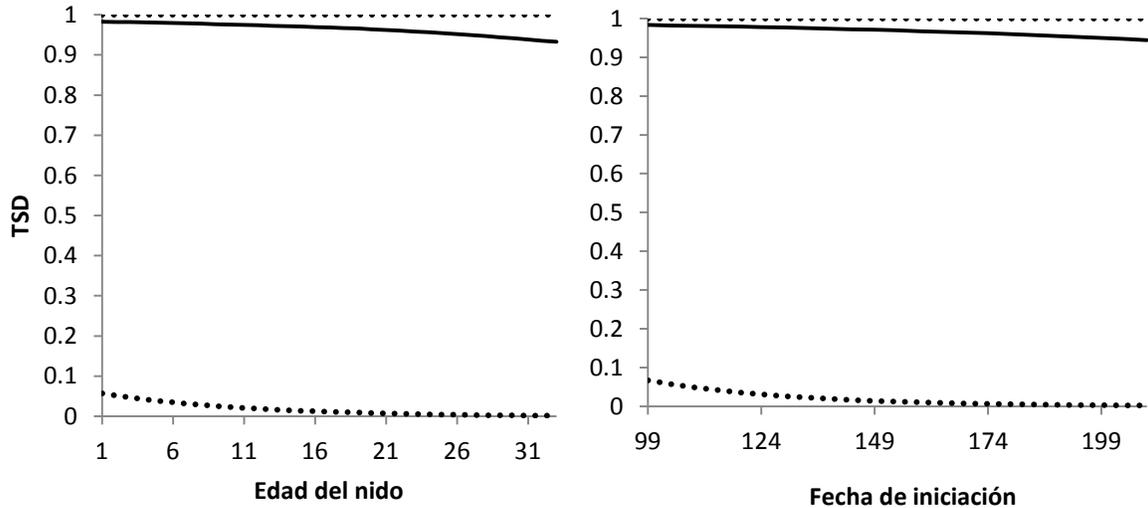


Figura 8. Tasa de sobrevivencia diaria de *T. curvirostre* en función de la edad del nido y de la fecha de iniciación. Las líneas punteadas representan los intervalos de confianza.

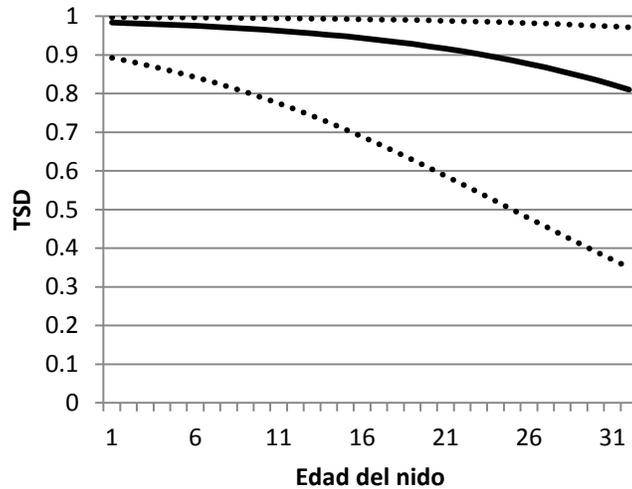


Figura 9. Tasa de sobrevivencia diaria de *M. fusca* en función de la edad del nido. Las líneas punteadas representan los intervalos de confianza.

Discusión

Los resultados de los análisis indican que no hubo efecto del nivel de la agresividad mostrada hacia los señuelos para ninguna de las dos especies. Los modelos con el nivel de agresividad como variable explicativa fueron los menos soportados para ambas especies, por debajo incluso del modelo nulo. Aunque con los resultados de los experimentos de señuelos (capítulo uno) se pudo determinar que la defensa del nido en *T. curvirostre* y *M. fusca* es más bien una respuesta generalizada y no una estrategia anti parasitismo, se esperaba que la defensa del nido tuviera un efecto positivo sobre el éxito de anidación. No obstante, se ha propuesto que algunos depredadores pueden utilizar el comportamiento agresivo de las aves anidantes como una señal para localizar el nido (Martin *et al.* 2000), pero de ser este el caso en las áreas de estudio se esperaría ver un efecto negativo de la agresividad sobre el éxito de anidación.

Diversos factores en diferentes escalas espaciales afectan el éxito de anidación y en algunos casos los factores que actúan en escalas espaciales mayores pueden limitar o anular el efecto de factores en escalas espaciales menores (Thompson III 2007). Es posible que la fragmentación del paisaje, el aislamiento y la fuerte influencia humana en ambas áreas de estudio, limiten o anulen los efectos de factores al nivel del sitio de anidación. Estudios previos en el Parque Estatal Cerro Punhuato no encontraron efectos de la distancia al borde sobre el éxito de anidación (Guzmán-Contreras 2010, Torres-Pérez 2013). La altura del nido tampoco tuvo efecto sobre el éxito de anidación de acuerdo a un estudio realizado con huevos artificiales (Guzmán-Contreras 2010) pero sí de acuerdo a un estudio a nivel comunitario con nidos reales (Torres-Pérez 2013), aunque este resultado puede estar sesgado debido a que se encontraron pocos nidos a baja altura (menos de un metro). Sobre el efecto del ocultamiento de los nidos también hay resultados conflictivos, pues a nivel comunitario sí tuvo efecto sobre el éxito de anidación (Torres-Pérez 2013), pero en un trabajo realizado con *M. fusca* no hubo efecto del ocultamiento (Torres-Torres 2013). Estos resultados pueden ser un indicio de que los factores a nivel del sitio de anidación tienen poco efecto sobre el éxito de anidación de las aves en los sitios de estudio.

En cuanto a las variables temporales, en general se espera que tengan un efecto sobre el éxito de anidación (Grant *et al.* 2005), aunque principalmente debido a que están correlacionadas con muchas otras variables generalmente no medidas, como el cambio en las condiciones del hábitat, el comportamiento de los depredadores, la cantidad de nidos activos o la disponibilidad de presas alternativas (Thompson III 2007). Para el caso de *T. curvirostre*, la edad del nido y la fecha de inicio de la anidación parecen influir sobre el éxito de anidación, pero el que los intervalos de confianza calculados para los odds ratios de estas variables se intercepten ligeramente con el uno, indica que estas variables solo tienen un efecto pequeño, sobre el éxito de anidación.

En *M. fusca* se encontró un efecto de la edad del nido sobre el éxito de anidación. Para esta especie la TSD varió a lo largo del ciclo de anidación, siendo más alta al inicio del ciclo y disminuyendo progresivamente hacia el final. Este resultado concuerda con la hipótesis de Skutch que predice que la actividad parental cerca del nido puede atraer la atención de los depredadores (Skutch 1985). Tanto el comportamiento petitorio de los polluelos como las frecuentes visitas de aprovisionamiento por parte de los adultos durante la etapa de crianza pueden ser usados como señales para localizar y depredar el nido (Martin *et al.* 2000), sin embargo, otros estudios han encontrado el patrón opuesto, mayores tasas de sobrevivencia asociadas al aumento de la actividad parental durante la crianza (Grant *et al.* 2005, Halupka y Greeney 2009). Algo a destacar de este resultado es que la precisión en la estimación de la TSD (representada en las graficas como la amplitud del intervalo de confianza) disminuye hacia el final del ciclo de anidación, cuando en otros estudios ocurre el patrón opuesto (baja precisión al inicio del ciclo y alta al final). Esto es resultado tanto del método de búsqueda de los nidos, como de los altos niveles de fracaso de los nidos en las áreas de estudio. En la mayoría de los estudios sobre el éxito de anidación, la principal forma de localizar los nidos es mediante la actividad de los adultos (Shaffer 2004a), por lo que son pocos los nidos encontrados en etapas tempranas del ciclo de anidación (Mayfield 1961, Shaffer 2004a). Así, una mayor cantidad de nidos encontrados hacia el final del ciclo de anidación contribuyen aumentando la precisión de las estimaciones de la TSD. En

cambio en este estudio la mayoría de los nidos fueron encontrados buscándolos directamente sobre la vegetación, por lo que la mayoría de los nidos fueron encontrados antes y durante la puesta. Conforme avanza el ciclo de anidación fracasan cada vez más nidos, reduciéndose el número de nidos activos hacia el final del ciclo, lo cual a su vez disminuye la precisión de las estimaciones de la TSD.

Literatura citada

Chapa-Vargas, L. y S. K. Robinson. 2006. Nesting success of a songbird in a complex floodplain forest landscape in Illinois, USA: local fragmentation vs. vegetation structure. *Landscape Ecology*. 21: 525 - 537.

Chapa-Vargas, L. y S. K. Robinson. 2012. Large forests enhance songbird nesting success in agricultural dominated landscapes of the Midwestern US. *Ecography*. 35: 1 - 10.

Dinsmore, S. J., G. C. White, y F. L. Knopf. 2002. Advanced Techniques for Modeling Avian Nest Survival. *Ecology*. 83 (12): 3476 - 3488.

Grant, T. A., T. L. Shaffer, E. M. Madden, y P. J. Pietz. 2005. Time-specific variation in passerine nest survival: new insights into old questions. *The Auk*. 122 (2): 661 - 672.

Guzmán-Contreras, V. 2010. Evaluación del efecto de borde sobre el éxito de anidación de aves: un experimento con nidos artificiales. Tesis de Licenciatura. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. 50 pp.

Halupka, K. y H. F. Greeney. 2009. The influence of parental behavior on vulnerability to nest predation in tropical thrushes of an Andean cloud forest. *Journal of Avian Biology*. 40: 658 - 661.

Hosmer, D. W. y S. Lemeshow. 2000. Applied logistic regression. 2a ed. Wiley.com.

Martin, T. E., J. Scott, y C. Menge. 2000. Nest Predation Increases with Parental Activity: Separating Nest Site and Parental Activity Effects. *Proceedings: Biological Sciences*. 267 (1459): 2287 - 2293.

Mayfield, H. 1961. Nesting success calculated from exposure. *Wilson Bulletin*. 73: 255 - 261.

Peak, R. G., F. R. Thompson III, T. L. Shaffer, y P. C. Stouffer. 2004. Factors affecting songbird nest survival in riparian forests in a Midwestern agricultural landscape. *The Auk*. 121 (3): 726 - 737.

Rotella, J. J., S. J. Dinsmore, y T. L. Shaffer. 2004. Modeling nest-survival data: a comparison of recently developed methods that can be implemented in MARK and SAS. *Animal Biodiversity Conservation*. 27: 187 - 205.

Shaffer, T. L. 2004a. A unified approach to analyzing nest success. *The Auk*. 121 (2): 526 - 540.

Shaffer, T. L. 2004b. Logistic-Exposure Analyses of Nest Survival. <http://www.npwrc.usgs.gov/resource/birds/nestsurv/index.htm> (Accesada en febrero de 2013).

Skutch, A. F. 1985. Clutch Size, Nesting Success, and Predation on Nests of Neotropical Birds, Reviewed. *Ornithological Monographs*. 36: 575 - 594.

Thompson III, F. R. 2007. Factors affecting nest predation on forest songbirds in North America. *Ibis*. 149 (2): 98 - 109.

Torres-Pérez, G. 2013. Éxito de anidación de una comunidad de aves residentes en el Área Natural Protegida "Cerro Punhuato", Morelia, Michoacán, México.

Capítulo 3: Efectos sobre el éxito de anidación

Tesis de Licenciatura. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. 52 pp.

Torres-Torres, T. 2013. Prevalencia del Parasitismo de Nidos por el Tordo Ojirrojo (*Molothrus aeneus*) y Efectos en el Éxito Reproductivo sobre una Población Urbana y otra Suburbana del Rascador Pardo (*Melospiza fusca*) en Morelia, Michoacán, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. 47 pp.

DISCUSIÓN GENERAL

Después de considerar las diferentes estrategias anti parasitismo mostradas por *T. curvirostre* y *M. fusca* y el efecto de dichas estrategias sobre su éxito de anidación, aun queda pendiente de responder una pregunta de capital importancia; ¿Las poblaciones de estas especies se encuentran actualmente amenazadas por el parasitismo de cría en las zonas de estudio? Para el caso de *T. curvirostre* que presentó una frecuencia del 100% de rechazo de los huevos artificiales, la respuesta es claramente no. No solo presenta una estrategia anti parasitismo eficiente, sino que además, no se observaron eventos de parasitismo natural ni intentos de parasitismo sobre esta especie. Si bien, es posible que haya habido algunos eventos de parasitismo que no fueron observados debido a que los huevos parásitos hayan sido expulsados del nido antes de ser visitado, lo más probable es que las hembras de *M. aeneus* eviten parasitar esta especie como se ha observado con otras especies rechazadoras del parasitismo (Sealy y Bazin 1995).

En el caso de *M. fusca*, debido a los altos niveles de parasitismo y la alta frecuencia de parasitismo múltiple encontradas en las áreas de estudio, podría suponerse que el parasitismo de cría es un problema grave para esta especie. Sin embargo, pese a que el parasitismo de cría es una causa importante del fracaso de nidos en las aves paseriformes, la principal causa del fracaso es la depredación (Ricklefs 1969, Thompson III 2007). En las áreas de estudio los niveles de depredación encontrados fueron bastante altos no solo para *M. fusca*, sino para todas las especies monitoreadas. Trabajos previos también encontraron altos niveles de depredación en las áreas de estudio (Guzmán-Contreras 2010, Torres-Pérez 2013). Aunque el parasitismo de cría puede ser un factor de mortalidad de nidos más importante que la depredación, si la reducción de la nidada por causa del parasitismo es grande y los nidos parasitados no son abandonados (Grzybowski y Pease 2000), este no es el caso para *M. fusca*. En este estudio, a diferencia de otros realizados en áreas al extremo norte de la distribución de *M. aeneus*, donde se ha observado que este parásito frecuentemente retira un huevo del hospedero después de parasitar el

nido (Carter 1986, Chace 2005), no se observaron reducciones en la nidada después del parasitismo. Un estudio relacionado en el área tampoco detectó diferencias en el tamaño de la nidada entre nidos parasitados y no parasitados (Torres-Torres 2013). Además, en ocasiones *M. fusca* puede criar exitosamente sus pollos a pesar del parasitismo, pues se han observado algunos nidos donde salen tanto un volantón del hospedero como uno del parásito (Torres-Torres 2013). *M. fusca* también abandona con frecuencia los nidos parasitados, por lo que la depredación podría ser el principal problema que afronta esta especie en las áreas de estudio.

Este trabajo destaca la importancia de realizar más estudios sobre *M. aeneus* en esta y en otras áreas de su rango de distribución, puesto que se encontraron algunas diferencias en el comportamiento de este parásito con respecto a lo reportado en estudios realizados en la parte norte de su distribución, como el comportamiento de remoción de huevos de sus hospederos y el tiempo de la puesta de huevos (Apéndice 2). También *M. fusca*, a pesar de ser un ave común en zonas urbanas y sub-urbanas, puede ser una especie modelo para estudios de parasitismo de cría. Su frecuencia intermedia de rechazo del parasitismo es rara entre los hospederos de los tordos parásitos (Rothstein 1990) y si, efectivamente el tamaño de su pico juega un papel importante en el rechazo como se sugiere en el capítulo 2, podría tratarse de un caso de equilibrio evolutivo (Winfrey 1999). Dado que esta especie exhibe una variación importante en el tamaño corporal (observación personal) sería interesante realizar estudios en diversas áreas de su rango de distribución y determinar si las poblaciones con individuos grandes tienen una mayor frecuencia de expulsión de huevos parásitos que las poblaciones con individuos de menor tamaño. Otro resultado de importancia es que, a pesar de que este estudio se realizó en áreas pequeñas y fuertemente afectadas por las actividades humanas, se registraron eventos de parasitismo sobre dos especies endémicas: *Campylorhynchus gularis* y *Melospiza kieneri* (Apéndice 1) no reportadas previamente como hospederas. Esto destaca la importancia de realizar más estudios sobre el parasitismo de cría en México, ya que especies de distribución restringida y con poblaciones pequeñas (como tienden a serlo las especies endémicas) resultan más afectadas por el parasitismo de cría (Rothstein y Cook 2000). México es un país con

Discusión General

un gran número de endemismos en aves (González-García y Gómez de Silva-Garza 2003, Llorente-Bousquets y Ocegueda 2008), pero desafortunadamente la información sobre el parasitismo de cría en el territorio nacional es muy escasa y actualmente se desconoce cuáles son las especies afectadas y si son o no vulnerables ante este fenómeno.

APÉNDICES

1. Otras especies afectadas por el parasitismo de cría en el área

Durante las temporadas reproductivas 2011 y 2012 se encontraron y monitorearon nidos de otras especies además de *T. curvirostre* y *M. fusca*, registrándose eventos de parasitismo sobre algunas de ellas.

Aquí se reporta por primera vez a la matraca encinera (*Campylorhynchus gularis*), una especie endémica de México, como un hospedero para el *M. aeneus*. En 2010 se observó una pareja de matracas alimentando a un volantón de tordo en el área del cerro Punhuato (Fig. 10) durante un estudio sobre la crianza cooperativa en esta especie. El 2011 nuevamente se observó un volantón de tordo siendo alimentado por una pareja de matracas. En 2012 se encontró un nido de matracas en el suelo. El nido ya había sido depredado, pero dentro de él se encontraron fragmentos de huevos de tordo así como de matraca. Además, ese año también se observaron dos volantones de tordo atendidos por parejas de matraca.

Otra especie endémica afectada por los tordos parásitos fue el rascador nuca rufa (*Melospiza kieneri*). De esta especie se encontraron dos nidos parasitados durante el 2012 en el área del cerro Punhuato. En el primer nido eclosionó un huevo de rascador y dos días después eclosionó también el huevo de tordo, pero el nido fue



Figura 10. Matraca encinera (*Campylorhynchus gularis*) criando un tordo parásito (*Molothrus aeneus*).

depredado antes de que los pollos salieran del nido. El tercer nido se encontró ya en la etapa de crianza únicamente con un pollo de tordo. El tordo salió del nido, se observó en las cercanías por aproximadamente una semana y después desapareció.

En 2011 se encontró un nido de zacatonero rojizo (*Aimophila rufescens*) parasitado en el área del cerro Punhuato. El nido contenía tres huevos del hospedero y dos huevos parásitos, sin embargo, el nido fue depredado antes de la eclosión de los huevos. Ese año se encontraron otros dos nidos de la misma especie y en 2012 se encontraron otros cuatro nidos, pero ninguno de ellos fue parasitado.

En 2012 se encontró por primera vez en el cerro Punhuato un nido de rascador ojirrojo (*Pipilo maculatus*). En este nido dos hembras de tordo intentaron varias veces acercarse al nido durante cinco minutos, pero fueron repelidas en todas las ocasiones por la hembra del rascador, hasta que finalmente desistieron. El nido no fue parasitado durante una semana más, tiempo que duro activo antes de ser depredado.

También se observaron dos intentos de parasitismo en nidos de verdugo americano (*Lanius ludovicianus*) en CU. En 2011 se observó una pareja de tordos (macho y hembra) tratando de acercarse al nido, pero fueron rechazados por un verdugo que defendió su nido vigorosamente. A la siguiente visita se observaron dos huevos de tordo en el nido y nada más. Posteriormente el nido fue abandonado. En 2012 se observó otro intento de parasitismo por parte de una pareja de tordos, pero debido a la altura de este nido, no se pudo verificar su contenido para determinar si efectivamente fue parasitado.

2. El tiempo de la puesta de huevos en el tordo ojirrojo

Se cree que las hembras de tordo ojirrojo ponen sus huevos antes de amanecer (Peer y Sealy 1999), al igual que las hembras de tordo cabecicafé y en ocasiones también las hembras de tordo renegrado (Scott 1991). Sin embargo, se llegó a esa conclusión con tan solo tres observaciones directas y dos estimaciones del tiempo de puesta realizadas en una misma área en el extremo norte de la distribución de esta especie (Peer y Sealy 1999).

En este estudio se logró grabar en video un evento de parasitismo que claramente ocurrió después del amanecer. La grabación se llevó a cabo como parte de uno de los experimentos de señuelos (Capítulo 1) en un nido de *M. fusca* en el área de CU. En el video se observa a la hembra de tordo volar directamente hacia el nido, entrar en él y “sentarse” a poner su huevo (Fig. 11). Aunque se desconoce la hora exacta en la que ocurrió este evento de parasitismo, esto resalta la importancia de realizar más estudio sobre *M. aeneus* en otras partes de su rango de distribución, pues el comportamiento de este parásito podría ser más plástico de lo que se creía anteriormente.



Figura 11. Hembra de *M. aeneus* parasitando un nido. Se le observa saliendo de un nido de *M. fusca* justo después de depositar su huevo.

3.- Periodo de incubación de seis días en el tordo ojirrojo

En el trascurso del monitoreo de nidos en CU se registro un huevo de tordo que tuvo un periodo de incubación inusualmente corto. El día 20 de abril se localizó un nido de *M. fusca*, el cual estaba vacío pero en perfecto estado. Como se observó al ave dentro de él, se supuso estaba por comenzar el periodo de puesta de huevos. En la siguiente visita, el día 22, se encontró un solo huevo del parásito *M. aeneus*. Se desconoce si los hospederos pusieron algún huevo el día anterior que pudiese haber sido removido posteriormente por el parásito después de depositar su huevo, aunque no se han registraron otros eventos de remoción de huevos por parte de *M. aeneus* en los sitios de estudio. El día 24 el huevo de *M. aeneus* continuaba como el único huevo en el nido. Fue durante la cuarta visita al nido, en el día 26, cuando se encontró un único pollo de *M. aeneus* en el nido. En la siguiente visita el nido se halló vacío por lo que se presume fue depredado. El ave hospedera fue vista en el nido en todas las visitas excepto en la última.

Dado que solo se observo un único huevo en el nido durante este periodo, el pollo encontrado en el día 26 debe haber eclosionado de ese huevo. El nido fue observado vacío el día 20 por lo que el huevo de *M. aeneus*, visto en el nido por primera vez el día 22, debe haber sido puesto entre estas dos fechas. Aun considerando que el huevo hubiese sido puesto el mismo día que se descubrió el nido (día 20), después de haber sido visitado, el periodo de incubación máximo para ese huevo es de solo seis días.

Previo a este estudio, el periodo de incubación más corto reportado para *M. aeneus* y sus especies hermanas *M. ater* y *M. bonariensis* es de 10 días (Briskie y

Sealy 1990, Carter 1986). Para aves paseriformes el periodo más corto reportado es de ocho días (Lloyd 2004), lo que convierte a este registro en el periodo de incubación más corto reportado para cualquier ave.

Un periodo de incubación más corto permite a los huevos parásitos eclosionar antes que los huevos de los hospederos, lo cual es ventajoso para los parásitos de cría y se cree que puede ser una adaptación al parasitismo (Briskie y Sealy 1990, Kattan 1995). Los huevos de los tordos parásitos pueden eclosionar antes que los huevos de los hospederos al perturbar la incubación de estos (McMaster y Sealy 1998), si bien, esto no reduce el periodo de incubación de los huevos parásitos, sino que prolonga la incubación de los huevos del hospedero. Un mecanismo para reducir el periodo de incubación en los tordos parásitos es la puesta de huevos con un bajo contenido energético relativo a su tamaño (Kattan 1995). Esto fuerza al embrión a eclosionar en un periodo más corto, al agotarse sus reservas alimenticias (Kattan 1995). Sin embargo, también se ha argumentado que el bajo contenido energético de los huevos es una consecuencia, y no la causa del periodo de incubación corto (McMaster y Sealy 1998). También se ha reportado que las hembras de algunos parásitos de cría del viejo mundo, consiguen reducir el periodo de incubación de sus huevos reteniéndolos en el oviducto hasta por un día antes de la puesta (Birkhead *et al.* 2011), sin embargo, este mecanismo no ha sido reportado hasta ahora para los tordos parásitos.

Los mecanismos fisiológicos empleados por los tordos parásitos para acortar el periodo de incubación de sus huevos aun no son bien comprendidos. El reporte de un periodo de incubación de seis días puede ser muy significativo, dado que existen

Apéndices

límites fisiológicos en la tasa de crecimiento y desarrollo del embrión (Ricklefs y Starck 1998), y por tanto, también debe haber un límite al mínimo de tiempo que puede durar el periodo de incubación (Birkhead *et al.* 2011). Sin embargo, aún deben realizarse más estudios en esta, y en otras áreas dentro del rango de distribución de *M. aeneus*, para determinar con mayor precisión la duración del periodo de incubación de sus huevos y también para determinar si el periodo de incubación inusualmente corto aquí reportado constituye un caso aberrante o si ocurre con cierta frecuencia.

4.- Aves parasitadas por larvas de moscas (Miasis)

La miasis es una enfermedad producida por una infestación de larvas de moscas (Diptera) sobre vertebrados vivos. Dichas larvas se alimentan de tejido vivo o necrótico y causan diferentes patologías dependiendo de la especie particular. Las miasis se clasifican de acuerdo al lugar donde se localiza la infección (dérmica, subdérmica, nasofaríngea, intestinal y urogenital) y al tipo de relación entre el parásito y el huésped (obligatoria, facultativa y accidental) (Otranto 2001).

Durante el monitoreo de nidos del año 2012 se observaron algunos casos de esta enfermedad sobre algunas de las aves de la zona. El primer registro fue el 11 de junio, cuando se encontró un volantón de tordo ojirrojo (*Molothrus aeneus*) cerca del gimnasio de usos múltiples de CU, con un bulto sospechoso en una pierna y varias cicatrices circulares en la cabeza. El ave fue sacrificada y llevada al Laboratorio de Investigación en Ornitología de la Facultad de Biología de la UMSNH. En el trayecto varias larvas salieron del cuerpo del ave. Estas fueron colectadas y llevadas al Laboratorio de Entomología de la UMSNH donde fueron identificadas como larvas de mosca. Dos larvas fueron dejadas con vida para permitirles llegar a su estadio adulto y poder identificarlas. Cuando los adultos emergieron de las pupas se les identificó como pertenecientes a la familia *Sarcophagidae* (moscas panteoneras) por el Dr. Javier Ponce, investigador en jefe del Laboratorio de Entomología. El volantón de tordo fue preparado y depositado en la Colección Científica de Aves, de la facultad de Biología.

Después de este caso se encontraron varios más en el área de CU. Se observaron otros dos volantones de tordo ojirrojo parasitados por estas larvas,

Apéndices

además de un volantón de rascador pardo (*Melozone fusca*). Por último también se observaron tres polluelos, dos de rascador pardo y uno de tordo ojirrojo compartiendo el mismo nido, afectados por estos parásitos. En el área del cerro Punhuato se observaron cuatro casos más de miasis. Las especies afectadas incluyen al rascador pardo (*Melozone fusca*), el tordo ojirrojo (*Molothrus aeneus*) y al zacatonero rojizo (*Aimophila rufescens*). Dado que los dos polluelos de tordo observados con estos parásitos se encontraban en nidos de rascador nuca rufa (*Melozone kieneri*), es muy posible que esta especie endémica de México también este siendo afectada.

Todos los casos observados de miasis fueron subcutáneos, las larvas parásitas se encontraban bajo la piel produciendo abultamientos, aparentemente sin causar daños al tejido muscular u órganos internos (Fig. 12). La taxidermia practicada al primer volantón de tordo encontrado con parásitos también confirma estas observaciones. Dado que no se extrajeron larvas de todos los polluelos



Figura 12. Polluelo de *M. fusca* con miasis. Se observan dos abultamientos en el cuello ocasionado por larvas de mosca parásitas.

Apéndices

afectados se desconoce si una sola especie de mosca es la responsable en todos los casos, aunque se sospecha que sí, dada la similitud de las larvas que fueron extraídas y examinadas. Se sabe que diversas especies dentro de la familia *Sarcophagidae* son parásitas facultativas. Estas moscas normalmente se reproducen en cadáveres en descomposición y solo ocasionalmente parasitan vertebrados vivos (Wikipedia 2013), por lo que los casos de miasis reportados aquí son probablemente facultativos.

La miasis puede tener un profundo efecto sobre el desarrollo de los polluelos afectados, pudiendo llegar a ser fatal. Los polluelos parasitados tienen menor peso, y un desarrollo más tardío en comparación con polluelos no afectados (Arendt 1985a) y, para algunas aves, esta enfermedad puede llegar a ser la principal causa de mortalidad de los polluelos (Fessl *et al.* 2006, Uhazy y Arendt 1986). Sin embargo, ninguno de los casos de miasis aquí reportados fue fatal. Dos volantones de tordo infectados, abandonaron el nido exitosamente, mientras que el resto de los polluelos afectados fueron depredados antes de abandonar el nido. La miasis también puede causar malformaciones en los polluelos si la intensidad de la infestación es alta (Fessl *et al.* 2006, Winterstein y Raitt 1983). Además la sobrevivencia de los juveniles que experimentan esta clase de parasitismo durante su estancia en el nido también se ve reducida (Arendt 1985b).

Aunque en América se han realizado extensas investigaciones sobre algunas especies de moscas causantes de miasis en humanos y animales domésticos y de importancia ganadera (Bermúdez *et al.* 2007), todavía hay pocos estudios publicados sobre la miasis en animales silvestres. En el caso de México, solo se encontraron

Apéndices

dos artículo publicados que reporta la incidencia de esta enfermedad en dos especies de aves (*Cyanocorax yucatanicus* y *Cyanocorax Beecheii*) (Raitt y Hardy 1976, Winterstein y Raitt 1983), por lo que este es un tema que requiere de mayor atención en el territorio nacional. Las aves en particular podrían verse más afectadas que otros grupos de vertebrados, dado que este tipo de parasitismo se presenta casi exclusivamente en polluelos (Herrera y Bermúdez 2012), por lo que se requieren de mas estudios para determinar los efectos de la miasis sobre el desarrollo y sobrevivencia de las especies afectadas.

LITERATURA CITADA

- Arcese, P., J. N. M. Smith, y M. I. Hatch. 1996. Nest predation by cowbirds and its consequences for passerine demography. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 93: 4608 - 4611.
- Arendt, W. J. 1985a. Philornis Ectoparasitism of Pearly-Eyed Thrashers. I. Impact on Growth and Development of Nestlings. *The Auk*. 102 (2): 270 - 280.
- Arendt, W. J. 1985b. Philornis Ectoparasitism of Pearly-Eyed Thrashers. II. Effects on Adults and Reproduction. *The Auk*. 102 (2): 281 - 292.
- Baicich, P. J. y C. J. O. Harrison. 2005. *Nest, Eggs, and Nestlings of North American Birds*. 2a ed. Princeton University Press. Princeton. 347 pp.
- Bermúdez, S. E., J. D. Espinosa, A. B. Cielo, F. Clavel, J. Subía, S. Barrios, y E. Medianero. 2007. Incidence of myiasis in Panama during the eradication of *Cochliomyia hominivorax* (Coquerel 1858, Diptera: Calliphoridae) (2002-2005). *Memorias del Instituto Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro*. 102 (6): 675 - 679.
- Birkhead, T. R., N. Hemmings, C. N. Spottiswoode, O. Mikulica, C. Moskát, M. Bán, y K. Schulze-Hagen. 2011. Internal incubation and early hatching in brood parasitic birds. *Proceedings: Biological Sciences*. 278: 1019 - 1024.
- Briskie, J. V. y S. G. Sealy. 1990. Evolution of Short Incubation Periods in the Parasitic Cowbirds, *Molothrus* spp. *The Auk*. 107 (4): 789 - 794.

Literatura citada

- Calderón-Torres, L. 2011. Fenología Reproductiva de la Comunidad de Aves Residentes del Área Natural Protegida "Cerro del Punhuato", Morelia, Michoacán, México. Tesis de Licenciatura . Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. 67 pp.
- Carter, M. D. 1986. The Parasitic Behavior of the Bronzed Cowbird in South Texas. *The Condor*. 88 (1): 11 - 25.
- Cervo, R. 2006. Polistes wasps and their social parasites: an overview. *Annales Zoologici Fennici*. 43: 531 - 549.
- Chace, J. F. 2005. Host Use by Sympatric Cowbirds in Southeastern Arizona. *Wilson Bulletin*. 117 (4): 375 - 381.
- Chace, J. F. y T. Brush. 2004. Habitat Selection by Sympatric Brood Parasites in Southeastern Arizona: The Influence of Landscape, Vegetation, and Species Richness. *The Southwestern Naturalist*. 49 (1): 24 - 32.
- Clotfelter, E. D. 1995. Courtship Displaying and Intrasexual Competition in the Bronzed Cowbird. *The Condor*. 97 (3): 816 - 818.
- Ehrlich, P. R., D. S. Dobkin y D. Wheye. 1988. Brood parasitism. *The Birder's Handbook*. Simon & Schuster Inc. New York . pp. 287-291.
- Fessl, B., B. J. Sinclair, y S. Kleindorfer. 2006. The life-cycle of *Philornis downsi* (Diptera: Muscidae) parasitizing Darwin's finches and its impacts on nestling survival. *Parasitology*. 133: 739 - 747.
- González-García, F. 2007. First Record of Bronzed Cowbird (*Molothrus aeneus*) Parasitism of the Common Bush-tanager (*Chlorospingus ophthalmicus*). *The Wilson Journal of Ornithology*. 119 (2): 312 - 314.

Literatura citada

- González-García, F. y H. Gómez de Silva-Garza. 2003. Especies endémicas: riqueza, patrones de distribución y retos para su conservación. En: Gomez de Silva, H. y A. Oliveras de Ita (Ed.) Conservación de aves Experiencias en México. CONABIO. México D.F. pp. 150-194.
- Grzybowski, J. A. y C. M. Pease. 2000. Comparing the Relative Effects of Brood Parasitism and Nest Predation on Seasonal Fecundity in Passerine Birds. En: Smith, J. N. M., T. L. Cook, S. I. Rothstein, S. K. Robinson y S. G. Sealy (Ed.) Ecology and Management of Cowbirds and Their Hosts. University of Texas Press. Austin, Texas. pp. 145-155.
- Guzmán-Contreras, V. 2010. Evaluación del efecto de borde sobre el éxito de anidación de aves: un experimento con nidos artificiales. Tesis de Licenciatura. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. 50 pp.
- Herrera, J. M. y S. E. Bermúdez. 2012. Myiasis by *Philornis spp.* (Diptera: Muscidae) in *Dendroica castanea* (Aves: Parulidae) in Panama. Revista Mexicana de Biodiversidad. 83: 854 - 855.
- Howell, S. N. G. y S. Webb. 1995. A guide to the birds of Mexico and northern Central America. Oxford University Press. New York. 851 pp.
- Kattan, G. H. 1995. Mechanisms of Short Incubation Period in Brood-Parasitic Cowbirds. The Auk. 112 (2): 335 - 342.
- Kostecke, R. M., K. Ellison, S. G. Summers, y T. Brush. 2009. Continued Range Expansion by Bronzed Cowbirds in the Southwestern United States. The Southwestern Naturalist. 49 (4): 487 - 492.
- Llorente-Bousquets, J. y S. Ocegueda. 2008. Estado del conocimiento de la biota. En: Sarukhán, J. (Ed.) Capital natural de México, vol I: Conocimiento actual de la biodiversidad. CONABIO. México. pp. 283-322.

Literatura citada

- Lloyd, P. 2004. Eight- to ten-day incubation and nestling periods among *Eremopterix* sparrow-larks. *Ibis*. 146 (2): 347 - 350.
- Lowther, P. E. 2011. Lists of victims and hosts of the parasitic cowbirds (*Molothrus*). <http://fm1.fmnh.org/aa/Files/lowther/CBList.pdf> (Accesada en Diciembre de 2011)
- McMaster, D. G. y S. G. Sealy. 1998. Short Incubation Periods of Brown-Headed Cowbirds: How Do Cowbird Eggs Hatch before Yellow Warbler Eggs? *The Condor*. 100 (1): 102 - 111.
- Mendoza-Rodríguez, V. H., J. H. V. Rivera, I. Medina-Montañó, y F. Campos-Cerda. 2010. Response of Birds in Tropical Deciduous Forest to Brown-Headed Cowbirds (*Molothrus ater*). *The Southwestern Naturalist*. 55 (3): 390 - 393.
- Neudorf, D. L. y S. G. Sealy. 1994. Sunrise Nest Attentiveness in Cowbird Hosts. *The Condor*. 96 (1): 162 - 169.
- Otranto, D. 2001. The immunology of myiasis: parasite survival and host defense strategies. *Trends in Parasitology*. 17 (4): 176 - 182.
- Peer, B. D. y S. G. Sealy. 1999. Laying Time of the Bronzed Cowbird. *The Wilson Bulletin*. 111 (1): 137 - 139.
- Raitt, R. J. y J. W. Hardy. 1976. Behavioral ecology of the Yucatan Jay. *Wilson Bulletin*. 88: 529 - 554.
- Ricklefs, R. E. 1969. An analysis of nesting mortality in birds. *Smithsonian Contributions to Zoology*. 9: 1 - 48.

Literatura citada

- Ricklefs, R. E. y J. M. Starck. 1998. Embryonic growth and development. En: Ricklefs, R. E. y J. M. Starck (Ed.) *Avian Growth and Development: Evolution Within the Altricial–Precocial Spectrum*. Oxford University Press. Nueva York. pp. 31-58.
- Robert, M. y G. Sorci. 2001. The evolution of obligate interspecific brood parasitism in birds. *Behavioral Ecology*. 12 (2): 128 - 133.
- Rothstein, S. I. 1975a. An Experimental and Teleonomic Investigation of Avian Brood Parasitism. *The Condor*. 77 (3): 250 - 271.
- Rothstein, S. I. 1975b. Evolutionary rates and host defenses against avian brood parasitism. *The American Naturalist*. 109 (996): 161 - 176.
- Rothstein, S. I. 1990. A Model System for Coevolution: Avian Brood Parasitism. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 21 (1): 481 - 508.
- Rothstein, S. I. y T. L. Cook. 2000. Cowbird Management, Host Population Limitation, and Efforts to Save Endangered Species. En: Smith, J. N., T. L. Cook, S. I. Rothstein, S. K. Robinson y S. G. Sealy (Ed.) *Ecology and Management of Cowbirds and Their Hosts*. University of Texas Press. Austin, Texas. pp. 323-332.
- Rothstein, S. I. y S. K. Robinson. 1998a. Mayor Unanswered Questions in the Study of Avian Brood Parasitism. En: Rothstein, S. I. y S. K. Robinson (Ed.) *Parasitic Birds and Their Hosts Studies in Coevolution*. Oxford University Press. New York . pp. 419-425.
- Rothstein, S. I. y S. K. Robinson. 1998b. The Evolution and Ecology of Avian Brood Parasitism An Overview. En: Rothstein, S. I. y S. K. Robinson (Ed.) *Parasitic Birds and Their Hosts Studies in Coevolution*. Oxford University Press. New York . pp. 3-56.
- Rothstein, S. I., J. Verner, y E. Steven. 1984. Radio-Tracking Confirms a Unique Diurnal Pattern of Spatial Occurrence in the Parasitic Brown-Headed Cowbird. *Ecology*. 65 (1): 77 - 88.

Literatura citada

- Sato, N. J., K. Tokue, R. A. Noske, O. K. Mikami, y K. Ueda. 2010. Evicting cuckoo nestlings from the nest: a new anti-parasitism behaviour. *Biology Letters*. 6: 67 - 69.
- Sato, T. 1986. A brood parasitic catfish of mouthbrooding cichlid fishes in Lake Tanganyika. *Nature*. 323 (6083): 58 - 59.
- Scott, D. M. 1991. The time of day of egg laying by the Brown-headed Cowbird and other icterines. *Canadian Journal of Zoology*. 69 (8): 2093 - 2099.
- Sealy, S. G. y R. C. Bazin. 1995. Low frequency of observed cowbird parasitism on eastern kingbirds: host rejection, effective nest defense, or parasite avoidance? *Behavioral Ecology*. 6 (2): 140 - 145.
- Sealy, S. G., J. E. Sánchez, R. G. Campos, y M. Marin. 1997. Bronced Cowbird Host: New Records, Trends in Host Use, and Cost of Parasitism. *Ornitología Neotropical*. 8 : 175 - 184.
- SUMA. 2012. ANP Parque Estatal Cerro Punhuato. <http://www.cerropunhuato.com/anp.html> (Acessada en Septiembre de 2012)
- Thompson III, F. R. 2007. Factors affecting nest predation on forest songbirds in North America. *Ibis*. 149 (2): 98 - 109.
- Torres-Pérez, G. 2013. Éxito de anidación de una comunidad de aves residentes en el Área Natural Protegida "Cerro Punhuato", Morelia, Michoacán, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. 52 pp.
- Torres-Torres, T. 2013. Prevalencia del Parasitismo de Nidos por el Tordo Ojirrojo (*Molothrus aeneus*) y Efectos en el Éxito Reproductivo sobre una Población Urbana y otra Suburbana del Rascador Pardo (*Melospiza fusca*) en Morelia, Michoacán, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. 47 pp.

Literatura citada

- Uhazy, L. S. y W. J. Arendt. 1986. Pathogenesis Associated With Philornid Myiasis (Diptera: Muscidae) on Nestling Pearly-Eyed Thrashers (Aves: Mimidae) in the Luquillo Rain Forest, Puerto Rico. *Journal of Wildlife Diseases*. 22 (2): 224 - 237.
- Vega Rivera, J. H., F. Alvarado, T. Valdivia, J. Rappole, y T. Brush. 2004. First Report of Cowbird Parasitism on the Black-Capped Gnatcatcher in Western México. *The Southwestern Naturalist*. 49 (2): 277 - 278.
- Warren, P. S. y D. Nelson. 2009. Geographic Variation and Dialects in Songs of the Bronzed Cowbird (*Molothrus aeneus*). *The Auk*. 119 (2): 349 - 361.
- Wikipedia. 2013. Myiasis. <https://en.wikipedia.org/wiki/Myiasis> (Accesada en Junio de 2013).
- Winfrey, R. 1999. Cuckoos, cowbirds and the persistence of brood parasitism. *Trends in Ecology & Evolution*. 14 (9): 338 - 343.
- Winterstein, S. R. y R. J. Raitt. 1983. Nestling Growth and Development and the Breeding Ecology of the Beechey Jay. *The Wilson Bulletin*. 95 (2): 256 - 268.
- Yom-Tov, Y. 2001. An updated list and some comments on the occurrence of intraspecific nest parasitism in birds. *Ibis*. 143: 133 - 143.