



Hornero 29(1):1–12, 2014

## ADAPTACIONES Y CONTRAADAPTACIONES ENTRE EL TORDO PICO CORTO (*MOLOTHRUS RUFOAXILLARIS*) Y EL TORDO MÚSICO (*AGELAIOIDES BADIUS*)

MARÍA CECILIA DE MÁRSICO<sup>1,2,3</sup> Y JUAN CARLOS REBOREDA<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup> Departamento de Ecología, Genética y Evolución, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Pabellón 2, Ciudad Universitaria, C1428EHA Buenos Aires, Argentina.

<sup>2</sup> IEGEBA (UBA–CONICET). Pabellón 2, Ciudad Universitaria, C1428EHA Buenos Aires, Argentina.

<sup>3</sup> [de\\_marsico@ege.fcen.uba.ar](mailto:de_marsico@ege.fcen.uba.ar)

**RESUMEN.**— Las aves parásitas de cría obligadas explotan el cuidado parental de individuos de otras especies (hospedadores) que crían a la progenie parásita a expensas de su propio éxito reproductivo. Los costos del parasitismo de cría seleccionan defensas antiparasitarias en la población hospedadora (i.e., adaptaciones que reducen el impacto del parasitismo). Esto, a su vez, puede favorecer contraadaptaciones en la población parásita, conduciendo a un proceso coevolutivo de tipo “carrera armamentista” entre parásito y hospedador. En este trabajo se revisan las adaptaciones recíprocas entre un parásito especialista, el Tordo Pico Corto (*Molothrus rufoaxillaris*), y su principal hospedador, el Tordo Músico (*Agelaioides badius*). Las defensas del Tordo Músico incluyen el rechazo de las hembras parásitas, un comportamiento poco predecible de inicio de la puesta, el rechazo de la puesta completa en nidos “superparasitados” y la discriminación de juveniles que difieren en apariencia de los propios. Estas defensas son parcialmente contrarrestadas por el Tordo Pico Corto a través de un comportamiento elusivo y de una puesta rápida de huevos, un estrecho monitoreo de los nidos y la evolución de mimetismo visual y vocal del hospedador en las crías parásitas. Estos resultados sugieren una “escalada armamentista” entre el Tordo Pico Corto y el Tordo Músico que abarca todo el ciclo de nidificación. Futuros estudios de las interacciones entre estas especies antes, durante y después del parasitismo podrán mejorar la comprensión de los procesos coevolutivos parásito–hospedador y la evolución de la especialización en el uso de hospedadores en las aves parásitas de cría.

**PALABRAS CLAVE:** *Agelaioides badius*, *coevolución*, *mimetismo*, *Molothrus*, *parasitismo de cría*.

**ABSTRACT.** ADAPTATIONS AND COUNTERADAPTATIONS BETWEEN THE SCREAMING COWBIRD (*MOLOTHRUS RUFOAXILLARIS*) AND THE BAYWING (*AGELAIOIDES BADIUS*).— Avian obligate brood parasites exploit the parental care of individuals of other species (hosts) that rear the parasitic offspring at the expense of their own reproductive success. The costs of parasitism select for antiparasitic defences in host populations (i.e., adaptations that reduce the impact of parasitism). This, in turn, may favour counteradaptations in the parasite population, leading to a coevolutionary arms race between parasite and host. We review the reciprocal adaptations between a specialist brood parasite, the Screaming Cowbird (*Molothrus rufoaxillaris*), and its primary host, the Baywing (*Agelaioides badius*). The defences of the Baywing include the rejection of parasitic females, a little predictable egg-laying behaviour, the rejection of whole “superparasitized” clutches, and discrimination against juveniles that do not resemble their own. These defences are partially countered by the Screaming Cowbird through an elusive behaviour and rapid egg-laying, a close monitoring of host nesting activities and the evolution of visual and vocal mimicry of host young in the parasite juveniles. These results suggest an escalated arms race between the Screaming Cowbird and the Baywing through the entire nesting cycle. Future studies of the interactions between these species before, during and after parasitism might improve the understanding of host-parasite coevolutionary processes and the evolution of specialization in host use in brood parasitic birds.

**KEY WORDS:** *Agelaioides badius*, *brood parasitism*, *coevolution*, *mimicry*, *Molothrus*.

Las aves parásitas de cría obligadas ponen sus huevos en nidos de individuos de otras especies (hospedadores) que son los que realizan todo el cuidado parental de las crías parásitas. El parasitismo de cría implica una reducción en el éxito reproductivo de los hospedadores debido a que las hembras parásitas suelen remover o dañar los huevos del hospedador cuando visitan sus nidos (Davies y Brooke 1988, Sealy 1992, Peer 2006, Spottiswoode y Colebrook-Robjent 2007, Gloag et al. 2012) y a que los pichones parásitos pueden incrementar directa o indirectamente la mortalidad de las crías del hospedador (Dearborn et al. 1998, Davies 2000, Spottiswoode y Koorevaar 2012). Los costos del parasitismo favorecen la evolución por selección natural de comportamientos que reducen su impacto en la población hospedadora (i.e., defensas antiparasitarias) que, a su vez, pueden seleccionar contraadaptaciones en la población parásita que permitan contrarrestarlas (Rothstein 1990). Si esta "escalada armamentista" continúa, el resultado es un proceso coevolutivo a través del cual evolucionan adaptaciones recíprocas en el parásito y su hospedador (Dawkins y Krebs 1979, Rothstein 1990, Rothstein y Robinson 1998).

La defensa antiparasitaria mejor conocida es el reconocimiento y rechazo de los huevos parásitos por parte de los hospedadores. Esta defensa ha conducido en algunos casos a la evolución del mimetismo de los huevos parásitos con los del hospedador y a la formación de linajes hospedador-específicos en la población parásita (Brooke y Davies 1988, Marchetti et al. 1998, Gibbs et al. 2000, Spottiswoode et al. 2011). El rechazo de huevos parásitos es una defensa eficaz en la medida en que protege al hospedador de la mayor parte de los costos del parasitismo. Sin embargo, no está libre de costos dado que el hospedador podría cometer errores al tratar de identificar y rechazar el huevo extraño, rechazando sus propios huevos (Lotem et al. 1995, Davies et al. 1996), y no evita los costos de remoción o destrucción de huevos provocados por las hembras parásitas cuando visitan los nidos.

Una defensa que permitiría a los hospedadores evitar todos los costos del parasitismo es impedir que las hembras parásitas accedan a los nidos. En ese sentido, una primera línea de defensa común a muchas especies hospedadoras es la agresión diferencial hacia los

parásitos adultos (Robertson y Norman 1977, Davies y Brooke 1988, Briskie y Sealy 1989, Langmore et al. 2012), aunque atacar a las hembras parásitas que se acercan al nido no necesariamente impide el parasitismo (Robertson y Norman 1977, Gloag et al. 2013). Los hospedadores también pueden disminuir el riesgo de parasitismo al seleccionar sitios de nidificación que resulten menos detectables o accesibles para los parásitos (Burhans 1997, Clotfelter 1998, Moskát y Honza 2000). Sin embargo, no hay suficientes evidencias por el momento de que los patrones espaciales de nidificación de los hospedadores constituyan adaptaciones antiparasitarias (ver revisión en Feeney et al. 2012).

Por su parte, los parásitos pueden presentar adaptaciones morfológicas y comportamentales que les permiten evadir o contrarrestar las primeras líneas de defensa del hospedador. Algunos estudios recientes sugieren que el plumaje ventral barrado que presentan las hembras del Cuculillo Común (*Cuculus canorus*), similar al de especies rapaces simpátricas, puede inhibir la agresión por parte del hospedador, facilitando el acceso a los nidos (Welbergen y Davies 2011, Thorogood y Davies 2013; pero ver Trnka y Prokop 2012). En los tordos (*Molothrus* spp.), el monitoreo de la actividad de los hospedadores desde perchas o puntos de observación cercanos, el comportamiento subrepticio de las hembras al aproximarse a los nidos y la puesta rápida de huevos antes del amanecer podrían ser adaptaciones de las hembras parásitas en respuesta a, o favorecidas por, las defensas de los hospedadores (Davies y Brooke 1988, Gloag et al. 2013).

Si la defensa frente a las hembras parásitas y sus huevos fallan, los hospedadores pueden todavía presentar defensas frente a los pichones y juveniles parásitos. Esta última línea de defensa es la menos efectiva para reducir los costos del parasitismo, pero aun así puede verse favorecida si incrementa el éxito reproductivo futuro del hospedador (Davies 2000). La discriminación y rechazo de pichones parásitos han sido mucho menos estudiados que las defensas en el estadio de huevos (ver revisión en Grim 2006), y existen argumentos teóricos para pensar que en algunos casos no sería adaptativo para los hospedadores rechazar a los pichones parásitos (Lotem 1993). Sin embargo, estos argumentos han sido desafia-

dos recientemente en estudios con cuclillos bronceados (*Chrysococcyx* spp.) y sus hospedadores, que muestran que los padres son capaces de rechazar a los pichones parásitos mediante el abandono de los nidos parasitados poco después de la eclosión (Langmore et al. 2003) o a través de la remoción activa del pichón parásito (Sato et al. 2009, Tokue y Ueda 2010). La evolución del rechazo de pichones puede favorecer como contraadaptación el mimetismo de los pichones parásitos con los del hospedador, dando lugar a una “carrera armamentista” entre parásitos y hospedadores en las etapas tardías del ciclo de nidificación (Langmore et al. 2003, 2011, De Mársico et al. 2012).

El estudio de las adaptaciones recíprocas entre parásitos y hospedadores es de fundamental importancia para comprender los factores que moldean su comportamiento y biología reproductiva. En este trabajo se revisa el estado del conocimiento acerca de las adaptaciones del Tordo Músico (*Agelaioides badius*) frente al parasitismo del Tordo Pico Corto (*Molothrus rufoaxillaris*) y las posibles contraadaptaciones del parásito. El Tordo Pico Corto es un parásito de cría especialista que tiene como hospedador casi exclusivo al Tordo Músico, aunque se sabe que utiliza secundariamente otros dos hospedadores en algunas partes de su distribución (Fraga 1996, Mermoz y Reboreda 1996, Mermoz y Fernández 2003, De Mársico et al. 2010, Di Giacomo y Reboreda en prensa). Las tasas de parasitismo de Tordo Pico Corto en el Tordo Músico pueden llegar al 90–100% de los nidos y la mayoría de los nidos parasitados reciben varios huevos parásitos (Mason 1980, Fraga 1998, De Mársico et al. 2010). Bajo estas condiciones, es de esperar que el Tordo Músico se encuentre bajo una fuerte presión de selección para mantener defensas antiparasitarias. De hecho, la notable similitud que presentan los juveniles de Tordo Pico Corto respecto de los de Tordo Músico en la coloración del plumaje y las vocalizaciones, que no puede ser explicada por ancestralidad común (Lanyon 1992), sugiere una larga historia coevolutiva entre parásito y hospedador a través de la cual la “carrera armamentista” entre las partes ha escalado hasta las etapas más tardías del ciclo de nidificación. A continuación se presenta una revisión de las sucesivas líneas de defensa del Tordo Músico y sus posibles contraadaptaciones en el Tordo

Pico Corto con el fin de aportar a una mayor comprensión de las interacciones coevolutivas en este sistema parásito–hospedador.

#### ADAPTACIONES Y CONTRAADAPTACIONES ANTES DEL INICIO DE LA PUESTA

La defensa más temprana que pueden presentar los hospedadores frente al parasitismo es evitar que sus nidos sean detectados por las hembras parásitas. En el caso del Tordo Músico, las altas tasas de parasitismo sugieren la ausencia de adaptaciones para reducir la detectabilidad del nido por parte de las hembras del Tordo Pico Corto. El Tordo Músico utiliza para nidificar nidos cerrados y voluminosos de otras especies como el Leñatero (*Anumbius annumbi*), el Hornero (*Furnarius rufus*), pijuís (*Synallaxis* spp.) y el Benteveo Común (*Pitangus sulphuratus*) (Fraga 1998, De Mársico et al. 2010), que resultan conspicuos y accesibles para los parásitos, además de que la propia actividad de los hospedadores puede facilitar la localización de los nidos. La observación de adultos de Tordo Pico Corto visitando potenciales sitios de nidificación (e.g., nidos inactivos de Leñatero) a lo largo de toda la temporada reproductiva sugiere que el parásito utiliza tanto las características de los nidos típicos del Tordo Músico como el comportamiento del hospedador como señales para detectar las oportunidades de parasitismo (De Mársico, obs. pers.).

Una vez que el nido fue detectado, la siguiente barrera que puede presentar el hospedador es impedir el acceso de las hembras parásitas. El Tordo Músico ha sido descrito como un feroz defensor de sus nidos y se han reportado observaciones ocasionales de parejas reproductivas expulsando a hembras de Tordo Pico Corto que se aproximaban al nido (Hudson 1874, Fraga 1998). Sin embargo, para que este comportamiento sea considerado una defensa antiparasitaria es necesario demostrar que se trata de una respuesta específica del hospedador frente a los parásitos adultos y no una respuesta generalizada a la presencia de intrusos cerca del nido. La manera más utilizada para distinguir entre estas alternativas es medir la respuesta del hospedador frente a la presentación de modelos (e.g., especímenes montados en posición de vida) de la especie parásita y de una o más especies control (Robertson y Norman 1977, Briskie y Sealy 1989). Esta téc-

nica ha sido utilizada para evaluar si el Tordo Músico es capaz de reconocer a las hembras adultas de Tordo Pico Corto como una amenaza particular (De Mársico y Reboresda 2008a). El experimento consistió en la presentación secuencial de tres modelos correspondientes a hembras de Tordo Pico Corto, Tordo Renegrido (*Molothrus bonariensis*) y Pecho Colorado (*Sturnella superciliaris*) a parejas reproductivas de Tordo Músico con nidos en etapa de puesta de huevos (ver detalles en De Mársico y Reboresda 2008a). Los modelos se asemejaban en forma y tamaño pero representaban diferentes niveles de amenaza para el hospedador. El Tordo Renegrido es un parásito de cría generalista que utiliza como hospedador al Tordo Músico, pero con una frecuencia mucho menor que el Tordo Pico Corto (aproximadamente el 13–26% de los nidos; Fraga 1998, De Mársico et al. 2010), mientras que el Pecho Colorado es una especie completamente inofensiva para el Tordo Músico. Las variables que se midieron fueron el número de ataques dirigidos a cada modelo, la proporción de tiempo que pasó al menos uno de los miembros de la pareja reproductiva a menos de 50 cm del modelo y la proporción de tiempo que pasó el hospedador dentro del nido mientras era presentado cada modelo (De Mársico y Reboresda 2008a). Los resultados de este experimento indican que las parejas de Tordo Músico son capaces de reconocer a las hembras de Tordo Pico Corto como una amenaza particular. El hospedador respondió agresivamente frente al modelo de Tordo Pico Corto en 14 de los 21 ensayos realizados, mientras que frente a los modelos de Tordo Renegrido y Pecho Colorado respondió con similar agresividad en solo 7 y 5 ensayos, respectivamente. La respuesta agresiva consistió generalmente en sucesiones de picotazos sobre la cabeza y el cuerpo de los modelos y una especie de “marca individual” en la que uno o ambos miembros de la pareja rodeaban al modelo realizando despliegues de amenaza. La frecuencia de ataques y la proporción de tiempo cerca del modelo fueron mayores frente al Tordo Pico Corto que al Pecho Colorado, mientras que la respuesta frente al Tordo Renegrido fue intermedia (Figs. 1a y 1b). No se detectaron diferencias entre los tratamientos en la proporción de tiempo que pasó el hospedador dentro del nido, probablemente porque este comportamiento fue poco fre-

cuenta durante los ensayos (Fig. 1c; De Mársico y Reboresda 2008a). Estos resultados

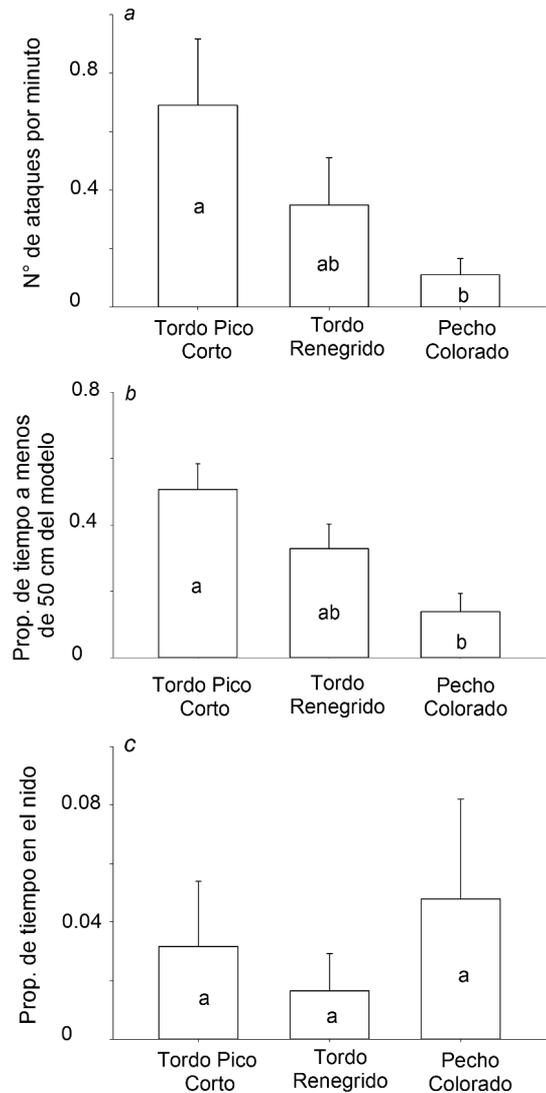


Figura 1. Respuesta de parejas reproductivas de Tordo Músico (*Agelaioides badius*) frente a modelos de hembras de Tordo Pico Corto (*Molothrus rufoaxillaris*), Tordo Renegrido (*Molothrus bonariensis*) y Pecho Colorado (*Sturnella superciliaris*) presentados en forma secuencial a 1 m de distancia del nido durante el estadio de puesta de huevos: (a) frecuencia de ataques dirigidos hacia el modelo, (b) proporción de tiempo en que al menos un adulto estuvo a menos de 50 cm del modelo, y (c) proporción de tiempo en que al menos un adulto estuvo en la entrada o en el interior del nido. Las barras representan promedios + EE ( $n = 21$ ). Letras distintas dentro de las barras indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) entre los tratamientos (comparaciones *a posteriori* de la prueba de Friedman).

apoyan la idea de que la respuesta agresiva del Tordo Músico frente a los adultos de Tordo Pico Corto constituye una adaptación anti-parasitaria. Si bien su efectividad para impedir el parasitismo parece ser bastante limitada, podría cumplir una función al dificultar el monitoreo del estado del nido por parte de las hembras parásitas mientras realizan visitas de "prospección" de nidos de Tordo Músico en busca de oportunidades de parasitismo.

Para las hembras parásitas, sincronizar su puesta con la del hospedador es fundamental para que sus crías sean viables (e.g., que sus huevos tengan suficiente tiempo de incubación y sus pichones nazcan simultáneamente con los del hospedador). Por lo tanto, la evolución de comportamientos que dificulten o

impidan la sincronización del parasitismo con la puesta del hospedador podría mejorar el éxito reproductivo del hospedador al reducir la intensidad efectiva de parasitismo (e.g., el número de huevos parásitos que pueden eclosionar). En este sentido, el Tordo Músico presenta un comportamiento singular antes de la puesta de sus huevos que ha sido propuesto como una adaptación para evitar la sincronización del parasitismo (Mason 1980). En la mayoría de los hospedadores el primer huevo aparece generalmente entre uno y tres días después de que el revestimiento interno del nido se encuentra listo, razón por la cual el grado de terminación del nido es, para las hembras parásitas, una clave confiable del inicio de la puesta del hospedador. Esto no ocurre en el caso del Tordo Músico, ya que el inicio de la puesta se puede demorar hasta tres semanas a partir de que el nido está listo, mientras continúa defendiendo activamente el nido (Höy y Ottow 1964, Mason 1980, Fraga 1991, De Mársico y Reboreda 2008b). Durante este periodo de "prepuesta" es frecuente el parasitismo de Tordo Pico Corto, pero esos huevos parásitos son reconocidos como extraños y removidos del nido por el Tordo Músico, lo que representa una importante pérdida de esfuerzo reproductivo para las hembras parásitas (Höy y Ottow 1964, Mason 1980, Fraga 1998, De Mársico y Reboreda 2008b). Se ha estimado que, como mínimo, entre un 14–30% de los huevos de Tordo Pico Corto puestos en nidos de Tordo Músico se pierden como consecuencia de estas fallas en la sincronización que resultan en el rechazo de los huevos por parte del hospedador (Fraga 1998, De Mársico y Reboreda 2008b). El análisis del efecto de la duración del estadio de prepuesta sobre la sincronización del parasitismo indica que el inicio de la puesta del Tordo Músico no es completamente impredecible porque la distribución de frecuencias de la duración de la prepuesta no se ajusta a lo esperable por azar; sin embargo, la duración del estadio es lo suficientemente variable como para engañar a las hembras parásitas e inducir el parasitismo prematuro de los nidos (Fig. 2a; De Mársico y Reboreda 2008b). La falta de asociación entre la duración de la prepuesta y la latencia hasta el primer evento de parasitismo desde que el nido está listo (Fig. 2b) apoya la idea de que a las hembras de Tordo Pico Corto les resultaría difícil predecir cuándo ocurrirá el inicio de la

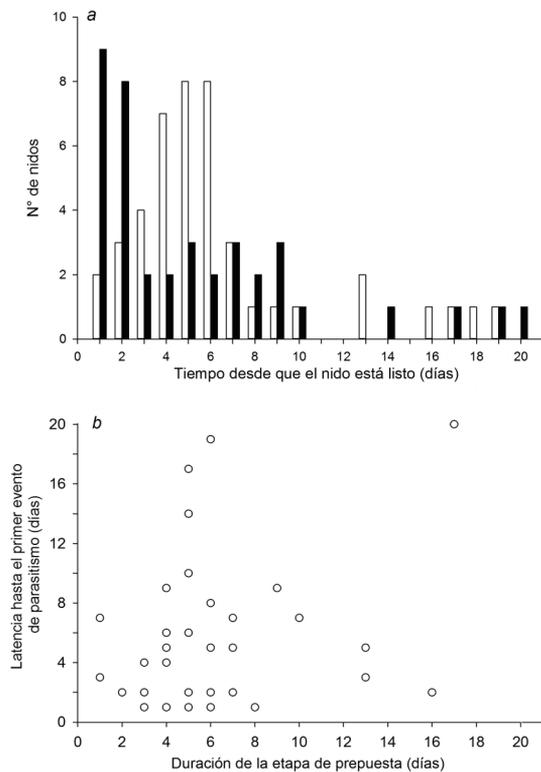


Figura 2. (a) Distribución de frecuencias de la duración del estadio de prepuesta del Tordo Músico (*Agelaioides badius*) (barras blancas,  $n = 44$  nidos) y de la latencia hasta el primer evento de parasitismo de Tordo Pico Corto (*Molothrus rufoaxillaris*) (barras negras,  $n = 40$  nidos). (b) Relación entre la latencia hasta el primer evento de parasitismo de Tordo Pico Corto y la duración del estadio de prepuesta del Tordo Músico (correlación de Spearman:  $r = 0.22$ ,  $P = 0.17$ ,  $n = 40$  nidos).

puesta del hospedador a partir del momento en que el nido está listo (De Mársico y Reboresda 2008b). Esta falta de sincronización no se observa en las otras especies hospedadoras del Tordo Pico Corto, el Chopí (*Gnorimopsar chopi*) y el Pecho Amarillo Común (*Pseudoleistes virescens*), en las cuales el inicio de la puesta ocurre de manera predecible poco tiempo después de que el nido está listo y casi la totalidad de los eventos de parasitismo ocurren luego de iniciada la puesta del hospedador (ver Tabla 2 en De Mársico y Reboresda 2008b). Otra evidencia a favor de un efecto del comportamiento del Tordo Músico sobre la sincronización del parasitismo es que las hembras de Tordo Renegrido también tienen problemas para sincronizar el parasitismo con la puesta de este hospedador. En sus principales hospedadores las hembras de Tordo Renegrido sincronizan con precisión el parasitismo con la puesta del hospedador mientras que alrededor de un 50% de los huevos de Tordo Renegrido que aparecen en los nidos de Tordo Músico son puestos durante el estadio de prepuesta (De Mársico y Reboresda 2008b). En conjunto, estos resultados sugieren que la duración poco predecible del periodo de prepuesta del Tordo Músico constituye una

respuesta adaptativa frente a la presión de selección impuesta por la alta frecuencia de parasitismo del Tordo Pico Corto.

Frente a la agresividad del Tordo Músico es posible que se haya favorecido en el Tordo Pico Corto un comportamiento elusivo y subrepticio al momento del parasitismo. Recientemente, la filmación de nidos de Tordo Músico usando microcámaras provistas de leds infrarrojos y conectadas a un grabador digital de video con temporizador ha aportado evidencias directas de que el parasitismo de Tordo Pico Corto ocurre antes del amanecer, cuando la oscuridad es prácticamente total, y que las hembras parásitas son capaces de poner su huevo en cuestión de segundos una vez que ingresan al nido, aún si encuentran resistencia por parte del hospedador (ver material electrónico suplementario en De Mársico et al. 2013). También se ha sugerido que los machos de Tordo Pico Corto, al acompañar a las hembras en las visitas a los nidos, podrían distraer a los hospedadores, facilitando el acceso de las hembras a los nidos (Mason 1987). Sin embargo, por el momento no hay datos suficientes que corroboren esta hipótesis, más allá de las observaciones de individuos marcados que sugieren la formación de parejas estables a lo largo de la temporada reproductiva y las visitas conjuntas de machos y hembras a los nidos (Mason 1987, De Mársico y Reboresda 2008b, Scardamaglia y Reboresda 2014).

El comportamiento poco predecible del hospedador, que dificulta la sincronización del parasitismo, pudo haber favorecido como contraadaptación en las hembras parásitas un monitoreo frecuente de los nidos y de la actividad del hospedador. Varias líneas de evidencia apoyan esta idea. En primer lugar, la observación sistemática u ocasional de nidos de Tordo Músico indica que las visitas de Tordo Pico Corto son habituales, ocurren durante todo el día (con mayor frecuencia por la mañana) y generalmente involucran entre una y cuatro parejas que pueden arribar al nido simultáneamente (Mason 1987, Fraga 1998, De Mársico y Reboresda 2008b). En segundo lugar, un análisis más detallado indica que la frecuencia de visitas de Tordo Pico Corto es igualmente alta antes y durante la puesta del hospedador, pero disminuye significativamente durante la incubación, cuando ya ha pasado la ventana temporal para el parasitismo (Fig. 3; De Mársico

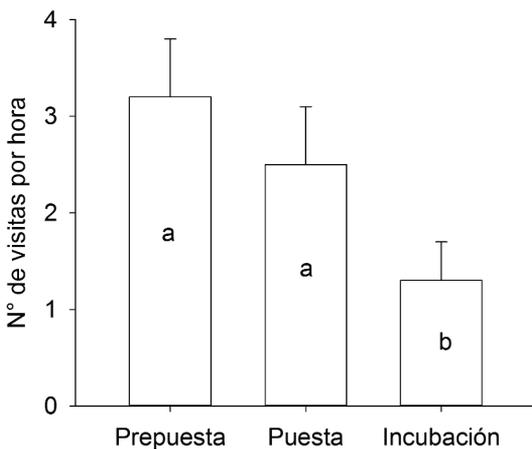


Figura 3. Frecuencia promedio (+ EE) de visitas de parejas de Tordo Pico Corto (*Molothrus rufoaxillaris*) a nidos de Tordo Músico (*Agelaioides badius*) durante los estadios de prepuesta ( $n = 13$ ), puesta ( $n = 13$ ) e incubación ( $n = 12$ ). Letras distintas dentro de las barras indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) entre estadios (prepuesta vs. puesta: prueba de Wilcoxon, puesta vs. incubación: prueba de Mann-Whitney).

y Reboreda 2008b). Esto no se debe a cambios significativos en el nivel de vigilancia del nido del hospedador, que se mantiene constante desde la prepuesta hasta la incubación (De Mársico y Reboreda 2008b). Por último, estudios más recientes de la actividad diaria de hembras de Tordo Pico Corto y Tordo Renegrido a las que se les colocaron radiotransmisores sugieren que la frecuencia de visitas de las hembras de Tordo Pico Corto a los nidos de Tordo Músico es mayor que la de las hembras de Tordo Renegrido a los nidos de Calandria Grande (*Mimus saturninus*), su hospedador principal en el área estudiada (Scardamaglia et al., datos no publicados). Estos resultados apoyan la idea de que las dificultades que impone el Tordo Músico para la sincronización del parasitismo han favorecido una mayor frecuencia de visitas a sus nidos por parte de las hembras de Tordo Pico Corto en comparación con otra especie parásita que no enfrenta la misma dificultad. Sería interesante evaluar esta hipótesis estudiando el comportamiento de monitoreo de nidos de las hembras de Tordo Pico Corto en sus otros dos hospedadores alternativos, que tienen un comportamiento de inicio de la puesta más predecible que el Tordo Músico. Si la alta tasa de visita de nidos de Tordo Músico es una contraadaptación del Tordo Pico Corto frente a las defensas de este hospedador, entonces es de esperar que la tasa de visitas a nidos de sus otros hospedadores sea menor y comparable a la observada en las hembras de Tordo Renegrido en sus principales hospedadores.

#### ADAPTACIONES Y CONTRAADAPTACIONES EN EL ESTADIO DE HUEVOS

Una vez que se ha producido el parasitismo, la siguiente defensa que puede presentar el hospedador es el reconocimiento y rechazo de los huevos parásitos. La forma usual de evaluar experimentalmente esta defensa es colocar en el nido un huevo parásito natural o artificial y registrar si es aceptado o removido del nido por el hospedador al cabo de un cierto tiempo (Rothstein 1975, Davies y Brooke 1988). Experimentos de este tipo realizados en nidos de Tordo Músico usando huevos naturales de Tordo Pico Corto y de Tordo Renegrido indican que el hospedador acepta e incuba los huevos parásitos puestos durante o después del estadio de puesta, aun si difieren en apa-

riencia de los huevos propios (Mason 1980, Fraga 1998, De Mársico y Reboreda 2008a). Sin embargo, se ha visto que el Tordo Músico puede rechazar la puesta completa, incluyendo sus propios huevos, cuando la intensidad del parasitismo durante la puesta del hospedador excede un cierto umbral (Höy y Ottow 1964, Mason 1980, Fraga 1998), estimado recientemente en alrededor de tres huevos parásitos (De Mársico et al. 2013). A través de filmaciones del interior de los nidos se ha podido determinar la técnica que utiliza el Tordo Músico para remover los huevos del nido: se inclina hacia adelante apoyado sobre su pecho y comienza a mover rápidamente sus patas, como si estuviera corriendo en el lugar, hasta que hace contacto con el huevo y lo impulsa por encima del borde de la cámara del nido (De Mársico et al. 2013). La mayoría de esos huevos quedan entre el exterior de la cámara y las paredes del nido, por lo que pueden ser recuperados intactos en visitas de inspección posteriores (Höy y Ottow 1964, Fraga 1998, De Mársico et al. 2013). El rechazo de la puesta ocurre generalmente dentro de las 24–48 h siguientes a la puesta del último huevo del hospedador y, en la mayoría de los casos, el nido es reutilizado para producir una puesta de reemplazo al cabo de un periodo de prepuesta variable (Fraga 1998, De Mársico et al. 2013). Si bien las puestas de reemplazo tienen la misma probabilidad de ser parasitadas que las originales, el número de huevos parásitos que reciben durante el estadio de puesta del hospedador es significativamente menor y equivalente al que reciben los nidos en los cuales el hospedador no rechazó la puesta (Fig. 4; De Mársico et al. 2013). Estos resultados sugieren que, si bien el rechazo de la puesta completa no previene totalmente el parasitismo, constituye una efectiva defensa antiparasitaria al reducir significativamente el número de crías parásitas que debe cuidar el hospedador.

El rechazo de la puesta completa por parte del Tordo Músico indudablemente reduce el éxito reproductivo de las hembras parásitas. Sin embargo, resulta difícil pensar qué adaptación recíproca podría haber evolucionado en el parásito para contrarrestar este comportamiento del hospedador. Una posible adaptación sería que las hembras parásitas removieran un huevo del nido antes de cada evento de parasitismo, de modo tal de man-

tener un tamaño de puesta constante. Sin embargo, las hembras de Tordo Pico Corto no remueven huevos enteros sino que los perforan con su pico, y esos huevos dañados son posteriormente removidos del nido por el hospedador (Höy y Ottow 1964, Mason 1980, Fraga 1998, De Mársico et al. 2013). Si bien la perforación de los huevos también resulta en la reducción del tamaño de puesta, puede tener como efecto colateral incrementar el riesgo de que el hospedador abandone el nido, disminuyendo los beneficios de este comportamiento para las hembras parásitas (De Mársico y Reboreda 2010). Por otra parte, el Tordo Músico también parece presentar una defensa específica para evitar el daño de sus huevos, que consiste en “sentarse” firmemente sobre los huevos mientras la hembra de Tordo Pico Corto intenta parasitar el nido (ver material electrónico suplementario en De Mársico et al. 2013). Aunque este comportamiento no evita el parasitismo (la hembra de Tordo Pico Corto puede poner su huevo incluso sobre el dorso de la hembra de Tordo Músico mientras está sentada en el nido), parece funcionar como una barrera protectora para los huevos (De Mársico y Reboreda, datos no

publicados). Sin embargo, se necesitan más estudios para confirmar la función de este comportamiento del hospedador. Otra posible estrategia del parásito para contrarrestar la pérdida de huevos debida al rechazo de las puestas completas podría ser redistribuir su esfuerzo reproductivo poniendo un mayor número de huevos de menor contenido energético, pero por el momento no hay datos suficientes para poner a prueba esta predicción. Aunque no se han encontrado evidencias de que haya evolucionado en el Tordo Pico Corto la puesta de huevos más pequeños que lo esperado según su tamaño corporal (Mermoz y Ornelas 2004), se desconoce si las hembras de Tordo Pico Corto presentan mayores tasas de fecundidad o huevos de menor contenido nutricional que otras especies del género *Molothrus*.

Una característica común a todas las especies de tordos es que poseen huevos con cáscaras más gruesas en comparación a especies no parásitas, lo que les confiere una mayor resistencia frente al daño por punciones (Spaw y Rohwer 1987, Picman 1989, Mermoz y Ornelas 2004). Algunos autores han propuesto que el mayor grosor de la cáscara podría ser una contraadaptación frente al comportamiento de rechazo de ciertos hospedadores que perforan con el pico los huevos parásitos antes de removerlos del nido (Spaw y Rohwer 1987, Picman 1989). Sin embargo, esa explicación no se aplicaría al Tordo Pico Corto dado que el Tordo Músico no perfora los huevos antes de removerlos del nido (De Mársico et al. 2013) y sus otros dos hospedadores, el Pecho Amarillo Común y el Chopí, generalmente aceptan sus huevos (Mermoz y Fernández 2003, Di Giacomo y Reboreda en prensa). Es posible que el mayor grosor de la cáscara de los huevos del Tordo Pico Corto esté favorecido por la presión que imponen la competencia intraespecífica y el comportamiento de picadura de huevos de las hembras parásitas (Hudson 1874, Brooker y Brooker 1991). El hecho de que el Tordo Músico también presente un mayor grosor de la cáscara que lo esperado según su tamaño corporal indirectamente sugiere que sería el comportamiento de las hembras parásitas, y no el del hospedador, lo que ha favorecido la evolución de huevos más resistentes tanto en el parásito como en el hospedador (Mermoz y Ornelas 2004).

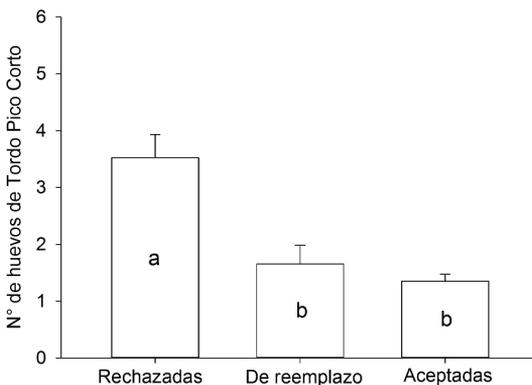


Figura 4. Número promedio (+ EE) de huevos de Tordo Pico Corto (*Molothrus rufoaxillaris*) en nidos de Tordo Músico (*Agelaioides badius*) durante el periodo de puesta, en puestas que fueron rechazadas ( $n = 23$ ), en puestas de reemplazo luego del rechazo ( $n = 23$ ) y en puestas que no fueron rechazadas ( $n = 60$ ). Letras distintas dentro de las barras indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) entre puestas (rechazadas vs. de reemplazo: prueba de Wilcoxon, de reemplazo vs. aceptadas: prueba de Mann-Whitney).

## ADAPTACIONES Y CONTRAADAPTACIONES EN EL ESTADIO DE PICHONES

La última línea de defensa que puede presentar el hospedador frente al parasitismo es el reconocimiento y rechazo de los pichones o juveniles parásitos (Langmore et al. 2003, Sato et al. 2009, Tokue y Ueda 2010). En el Tordo Músico no hay evidencias de que haya evolucionado una discriminación activa contra las crías parásitas cuando están en el nido. Mediante experimentos de parasitismo artificial se ha visto que el Tordo Músico acepta y cría normalmente pichones de Tordo Renegrido, disímiles en apariencia y vocalizaciones de sus pichones (De Mársico y Reboreda 2008a, De Mársico et al. 2010). Esos resultados sugieren que el hospedador no discrimina ni rechaza a los pichones parásitos, al menos cuando comparten el nido con pichones propios (De Mársico y Reboreda 2008a, De Mársico et al. 2010). Sin embargo, existen evidencias de que, una vez que los pichones dejan el nido, los adultos de Tordo Músico dejan de proveer cuidado parental a los juveniles de Tordo Renegrido mientras continúan cuidando de los juveniles de Tordo Pico Corto a la par de los propios (Fraga 1998, De Mársico et al. 2012). Por el momento, este es el único caso bien documentado de discriminación de juveniles parásitos por parte del hospedador (Davies 2000). Ahora bien, por qué ha evolucionado en el Tordo Músico la capacidad de discriminación hacia juveniles extraños y cuáles son los beneficios de este comportamiento para el hospedador resulta enigmático. A esa altura del ciclo de nidificación es de esperar que el riesgo de cometer errores de reconocimiento al tratar de rechazar a los juveniles extraños exceda los potenciales beneficios del rechazo, dado que el hospedador ya pagó la mayor parte de los costos del parasitismo. Más aún, en el Tordo Músico, que es un hospedador con cría cooperativa, los costos del parasitismo durante el estadio de pichones y juveniles estarían atenuados por la presencia de otros adultos además de los padres (i.e., "ayudantes en el nido") que participan del cuidado de las crías (Fraga 1991, Ursino et al. 2011). Sin embargo, es posible que la discriminación de juveniles en el Tordo Músico haya evolucionado como una adaptación específica frente al parasitismo si el hospedador incrementa sus posibilidades de supervivencia o

reproducción futuras a partir de reducir la inversión parental en los juveniles parásitos. Otra posibilidad es que el rechazo de juveniles extraños sea la expresión de preferencias preexistentes del hospedador por determinadas claves visuales o acústicas propias de su especie y relacionadas con el comportamiento de cría cooperativa, más que una adaptación en respuesta a los costos del parasitismo en la etapa juvenil.

El comportamiento de discriminación del Tordo Músico hacia los juveniles extraños es probablemente la fuerza selectiva que ha conducido a la evolución del mimetismo de los juveniles del hospedador en el Tordo Pico Corto (Fraga 1998). Un estudio detallado de la coloración del plumaje de juveniles de Tordo Músico, Tordo Pico Corto y Tordo Renegrido usando espectrofotometría de reflectancia y modelos de discriminación visual en aves para cuantificar el grado de similitud indica que los juveniles de Tordo Pico Corto, pero no los de Tordo Renegrido, serían indistinguibles de los de Tordo Músico no solo para el ojo humano sino también desde la perspectiva del hospedador (De Mársico et al. 2012). De la misma manera, el análisis de las vocalizaciones de pedido de alimento de los juveniles de esas tres especies ha aportado nuevas evidencias de que la similitud entre los juveniles de Tordo Pico Corto y Tordo Músico se extiende también a nivel vocal (De Mársico et al. 2012), tal como había sido sugerido previamente por Hudson (1874) y Fraga (1998). Más recientemente, distintos experimentos de reproducción de vocalizaciones de pedido de alimento de juveniles de Tordo Pico Corto, Tordo Renegrido y conespecíficos en las cercanías de nidos activos de Tordo Músico en etapa avanzada de pichones (9–11 días de edad) han revelado que las claves acústicas juegan un papel importante en la discriminación entre juveniles propios y extraños (Lama y De Mársico, datos no publicados). En estos experimentos el Tordo Músico responde más rápidamente y con mayor intensidad frente a vocalizaciones de juveniles de Tordo Pico Corto y de su propia especie que frente a las vocalizaciones "no miméticas" de Tordo Renegrido (Lama y De Mársico, datos no publicados). Los resultados sugieren fuertemente que la similitud vocal con el hospedador en los juveniles de Tordo Pico Corto es adaptativa y cumple una función importante atrayendo la

Tabla 1. Resumen de las potenciales adaptaciones del Tordo Músico (*Agelaioides badius*) frente al parasitismo y las contraadaptaciones del Tordo Pico Corto (*Molothrus rufoaxillaris*) a lo largo del ciclo de nidificación.

Estadio	Adaptaciones del hospedador	Contraadaptaciones del parásito
Antes de la puesta	Defensa del nido y rechazo de hembras parásitas Inicio de puesta poco predecible Rechazo de huevos "prematuros"	Comportamiento elusivo y puesta rápida de huevos Alta tasa de visitas a los nidos
Después de la puesta	Rechazo de puestas completas	
Etapas juveniles	Rechazo de juveniles no miméticos	Mimetismo visual y vocal del hospedador

atención del hospedador una vez fuera del nido. Queda por resolver si la similitud visual y vocal de los juveniles de Tordo Pico Corto es la resultante de una "carrera armamentista" entre parásito y hospedador (i.e., una contraadaptación) o de la explotación sensorial del hospedador.

#### SÍNTESIS Y PERSPECTIVAS FUTURAS

En este trabajo se ha presentado una revisión del estado actual del conocimiento acerca de las adaptaciones y contraadaptaciones entre el Tordo Pico Corto y su principal hospedador, el Tordo Músico. La información disponible hasta el momento sugiere la evolución de adaptaciones recíprocas entre estas especies que reflejan una "escalada armamentista" entre parásito y hospedador (Tabla 1). De las adaptaciones del hospedador, el comportamiento poco predecible de inicio de la puesta sumado al rechazo de huevos parásitos puestos "prematuros" en el nido, y el rechazo de las puestas completas cuando el número de huevos parásitos supera a los huevos propios, parecen ser las defensas más efectivas frente al parasitismo, y las más difíciles de contrarrestar por el parásito. Las contraadaptaciones del Tordo Pico Corto en respuesta a estas defensas del hospedador parecen ser el monitoreo más frecuente de los nidos y un comportamiento elusivo al momento del parasitismo. En la etapa juvenil, la discriminación del Tordo Músico hacia juveniles que difieren en apariencia de los propios parece ser la fuerza selectiva que condujo al mimetismo recíproco de los juveniles del hospedador en el Tordo Pico Corto. Estas adaptaciones

sugieren un largo proceso coevolutivo entre el parásito y el hospedador que ha progresado hasta la última etapa del ciclo de nidificación. Sin embargo, no queda muy claro si la discriminación de juveniles constituye una verdadera defensa antiparasitaria del Tordo Músico o la expresión de preferencias preexistentes por determinadas características de sus crías. Independientemente de cuál de estas alternativas sea la correcta, las adaptaciones en los juveniles parásitos sugieren que el Tordo Pico Corto ha logrado quebrar definitivamente la última línea de defensa del hospedador. En el futuro, nuevos estudios que exploren los patrones de búsqueda de nidos y el parasitismo a nivel individual de las hembras de Tordo Pico Corto en los nidos del Tordo Músico y de sus otros hospedadores, el rol de los machos de Tordo Pico Corto para facilitar el acceso a los nidos de Tordo Músico y la importancia del comportamiento del hospedador para evitar que las hembras parásitas dañen sus huevos, podrán ayudar a comprender mejor cómo las interacciones coevolutivas parásito-hospedador han modelado el comportamiento de cada una de las partes antes y durante la puesta de huevos. De la misma manera, la investigación más detallada de las interacciones parásito-hospedador en los estadios de pichones y juveniles, incluyendo las relaciones entre cría cooperativa y parasitismo de cría, puede mejorar nuestro conocimiento acerca de la evolución de adaptaciones recíprocas en etapas tan tardías del ciclo de nidificación. A 140 años de la publicación del trabajo pionero de Hudson (1874) sobre la historia natural del Tordo Músico y el Tordo Pico Corto, este asombroso sistema sigue ofreciendo un

excelente modelo de estudio para avanzar en la comprensión de los procesos coevolutivos parásito–hospedador y sus consecuencias para la evolución de la especialización en el uso de hospedadores en las aves parásitas de cría.

#### AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a la Fundación Elsa Shaw de Pearson por permitirnos realizar los estudios que se mencionan en esta revisión en la Reserva El Destino. MCDM y JCR son investigadores del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). Este trabajo fue financiado con fondos de la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (PICT-Raíces 2011-0045) y de la Universidad de Buenos Aires (UBACyT W808).

#### BIBLIOGRAFÍA CITADA

- BRISKIE JV Y SEALY SG (1989) Changes in nest defense against a brood parasite over the breeding cycle. *Ethology* 82:61–67
- BROOKE ML Y DAVIES NB (1988) Egg mimicry by cuckoos *Cuculus canorus* in relation to discrimination by hosts. *Nature* 335:630–632
- BROOKER MG Y BROOKER LC (1991) Eggshell strength in cuckoos and cowbirds. *Ibis* 133:406–413
- BURHANS DE (1997) Habitat and microhabitat features associated with cowbird parasitism in two forest edge cowbird hosts. *Condor* 99:866–872
- CLOTFELTER ED (1998) What cues do brown-headed cowbirds use to locate red-winged blackbird host nests? *Animal Behaviour* 55:1181–1189
- DAVIES NB (2000) *Cuckoos, cowbirds and other cheats*. A&T Poyser, Londres
- DAVIES NB Y BROOKE ML (1988) Cuckoos versus reed warblers: adaptations and counteradaptations. *Animal Behaviour* 36:262–284
- DAVIES NB, BROOKE ML Y KACELNIK A (1996) Recognition errors and probability of parasitism determine whether reed warblers should accept or reject mimetic cuckoo eggs. *Proceedings of the Royal Society B* 263:925–931
- DAWKINS R Y KREBS JR (1979) Arms races between and within species. *Proceedings of the Royal Society B* 205:489–511
- DEARBORN DC, ANDERS A, THOMPSON FR III Y FAABORG J (1998) Effects of cowbird parasitism on parental provisioning and nestling food acquisition and growth. *Condor* 100:326–334
- DE MÁRSICO MC, GANTCHOFF MG Y REBOREDA JC (2012) Host-parasite coevolution beyond the nestling stage? Mimicry of host fledglings by the specialist screaming cowbird. *Proceedings of the Royal Society B* 279:3401–3408
- DE MÁRSICO MC, GLOAG R, URSINO CA Y REBOREDA JC (2013) A novel method of rejection of brood parasitic eggs reduces parasitism intensity in a cowbird host. *Biology Letters* 9:20130076
- DE MÁRSICO MC, MAHLER B Y REBOREDA JC (2010) Reproductive success and nestling growth of the Baywing parasitized by Screaming and Shiny Cowbirds. *Wilson Journal of Ornithology* 122:417–431
- DE MÁRSICO MC Y REBOREDA JC (2008a) Differential reproductive success favours strong host preference in a highly specialized brood parasite. *Proceedings of the Royal Society B* 275:2499–2506
- DE MÁRSICO MC Y REBOREDA JC (2008b) Egg-laying behavior in screaming cowbirds: why does a specialist brood parasite waste so many eggs? *Condor* 110:143–153
- DE MÁRSICO MC Y REBOREDA JC (2010) Brood parasitism increases mortality of Bay-winged cowbird nests. *Condor* 112:407–417
- DI GIACOMO AG Y REBOREDA JC (en prensa) Reproductive success of the specialist brood parasite Screaming Cowbird in an alternative host, the Chopi Blackbird. *Auk*
- FEENEY WE, WELBERGEN JA Y LANGMORE NE (2012) The frontline of avian brood parasite–host coevolution. *Animal Behaviour* 84:3–12
- FRAGA RM (1991) The social system of a communal breeder, the Bay-winged Cowbird *Molothrus badius*. *Ethology* 89:195–210
- FRAGA RM (1996) Further evidence of parasitism of Chopi Blackbirds (*Gnorimopsar chopi*) by the specialized Screaming Cowbird (*Molothrus rufoaxillaris*). *Condor* 98:866–867
- FRAGA RM (1998) Interactions of the parasitic Screaming and Shiny Cowbirds (*Molothrus rufoaxillaris* and *M. bonariensis*) with a shared host, the Bay-winged Cowbird (*M. badius*). Pp. 173–193 en: ROBINSON SK Y ROTHSTEIN SI (eds) *Brood parasites and their hosts. Studies in coevolution*. Oxford University Press, Nueva York
- GIBBS HL, SORENSON MD, MARCHETTI K, BROOKE ML, DAVIES NB Y NAKAMURA H (2000) Genetic evidence for female host-specific races of the common cuckoo. *Nature* 407:183–186
- GLOAG R, FIORINI V, REBOREDA JC Y KACELNIK A (2012) Brood parasite eggs enhance egg survivorship in a multiply parasitized host. *Proceedings of the Royal Society B* 279:1831–1839
- GLOAG R, FIORINI V, REBOREDA JC Y KACELNIK A (2013) The wages of violence: mobbing by mockingbirds as a frontline defence against brood-parasitic cowbirds. *Animal Behaviour* 86:1023–1029
- GRIM T (2006) The evolution of nestling discrimination by hosts of parasitic birds: why is rejection so rare? *Evolutionary Ecology Research* 8:785–802
- HÖY G Y OTTOW J (1964) Biological and oological studies of the Molothrine cowbirds (Icteridae) of Argentina. *Auk* 81:186–203

- HUDSON WH (1874) Notes on the procreant instincts of the three species of *Molothrus* found in Buenos Ayres. *Proceedings of the Zoological Society of London* 42:153–174
- LANGMORE NE, FEENEY WE, CROWE-RIDDELL J, LUAN H, LOUWRENS KM Y COCKBURN A (2012) Learned recognition of brood parasitic cuckoos in the superb fairy-wren *Malurus cyaneus*. *Behavioral Ecology* 23:798–805
- LANGMORE NE, HUNT S Y KILNER RM (2003) Escalation of a coevolutionary arms race through host rejection of brood parasitic young. *Nature* 422:157–160
- LANGMORE NE, STEVENS M, MAURER G, HEINSOHN R, HALL ML, PETERS A Y KILNER RM (2011) Visual mimicry of host nestlings by cuckoos. *Proceedings of the Royal Society B* 278:2455–2463
- LANYON SM (1992) Interspecific brood parasitism in blackbirds (Icterinae): a phylogenetic perspective. *Science* 225:77–79
- LOTEM A (1993) Learning to recognize nestlings is maladaptive for cuckoo *Cuculus canorus* hosts. *Nature* 362:743–745
- LOTEM A, NAKAMURA H Y ZAHAVI A (1995) Constraints on egg discrimination and cuckoo–host coevolution. *Animal Behaviour* 49:1185–1209
- MARCHETTI K, NAKAMURA H Y GIBBS HL (1998) Host race formation in the common cuckoo. *Science* 282:471–782
- MASON P (1980) *Ecological and evolutionary aspects of host selection in cowbirds*. Tesis doctoral, University of Texas, Austin
- MASON P (1987) Pair formation in cowbirds: evidence found for Screaming but not Shiny cowbirds. *Condor* 89:349–356
- MERMOZ ME Y FERNÁNDEZ GJ (2003) Breeding success of a specialist brood parasite, the screaming cowbird, parasitizing an alternative host. *Condor* 105:63–72
- MERMOZ ME Y ORNELAS JF (2004) Phylogenetic analysis of life-history adaptations in parasitic cowbirds. *Behavioral Ecology* 15:109–119
- MERMOZ ME Y REBORDA JC (1996) New host for a specialized brood parasite, the screaming cowbird. *Condor* 98:630–632
- MOSKÁT C Y HONZA M (2000) Effect of nest and nest site characteristics on the risk of cuckoo *Cuculus canorus* parasitism in the great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus*. *Ecography* 23:335–341
- PEER BD (2006) Egg destruction and egg removal by avian brood parasites: adaptiveness and consequences. *Auk* 123:16–22
- PICMAN J (1989) Mechanisms of increased puncture resistance of eggs of Brown-headed Cowbirds. *Auk* 106:577–583
- ROBERTSON RJ Y NORMAN RF (1977) The function and evolution of aggressive host behavior towards the Brown-headed Cowbird (*Molothrus ater*). *Canadian Journal of Zoology* 55:508–518
- ROTHSTEIN SI (1975) Evolutionary rates and host defenses against avian brood parasitism. *American Naturalist* 109:161–176
- ROTHSTEIN SI (1990) A model system for coevolution: avian brood parasitism. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21:481–508
- ROTHSTEIN SI Y ROBINSON SK (1998) The evolution and ecology of avian brood parasitism. An overview. Pp. 3–56 en: ROBINSON SK Y ROTHSTEIN SI (eds) *Brood parasites and their hosts. Studies in coevolution*. Oxford University Press, Nueva York
- SATO NJ, TOKUE K, NOSKE RA, MIKAMI OK Y UEDA K (2009) Evicting cuckoo nestlings from the nest: a new anti-parasitism behaviour. *Biology Letters* 6:67–69
- SCARDAMAGLIA RC Y REBORDA JC (2014) Ranging behavior of female and male Shiny Cowbirds and Screaming Cowbirds while searching for host nests. *Auk* 131:610–618
- SEALY SG (1992) Removal of Yellow Warbler eggs in association with cowbird parasitism. *Condor* 94:40–54
- SPAW CD Y ROHWER S (1987) A comparative study of eggshell thickness in cowbirds and other passerines. *Condor* 89:307–318
- SPOTTISWOODE CN Y COLEBROOK-ROBJENT JFR (2007) Egg puncturing by the brood parasitic Greater Honeyguide and potential host counteradaptations. *Behavioral Ecology* 18:792–799
- SPOTTISWOODE CN Y KOOREVAAR J (2012) A stab in the dark: chick killing by brood parasitic honeyguides. *Biology Letters* 8:241–244
- SPOTTISWOODE CN, STRYJEWSKI KF, QUADER S, COLEBROOK-ROBJENT JF Y SORENSON MD (2011) Ancient host specificity within a single species of brood parasitic bird. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108:17738–17742
- THOROGOOD R Y DAVIES NB (2013) Hawk mimicry and the evolution of polymorphic cuckoos. *Chinese Birds* 4:39–50
- TOKUE K Y UEDA K (2010) Mangrove Gerygones *Gerygone laevigaster* eject Little Bronze-cuckoo *Chalcites minutillus* hatchlings from parasitized nests. *Ibis* 152:835–839
- TRNKA A Y PROKOP P (2012) The effectiveness of hawk mimicry in protecting cuckoos from aggressive hosts. *Animal Behaviour* 83:263–268
- URSINO CA, DE MÁRSICO MC, SUED M, FARALL A Y REBORDA JC (2011) Brood parasitism disproportionately increases nest provisioning and helper recruitment in a cooperatively breeding bird. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65:2279–2286
- WELBERGEN JA Y DAVIES NB (2011) A parasite in wolf's clothing: hawk mimicry reduces mobbing of cuckoos by hosts. *Behavioral Ecology* 22:574–579