

ORNITOLOGIA NEOTROPICAL 18: 481–492, 2007
© The Neotropical Ornithological Society

ÉXITO REPRODUCTIVO Y PRODUCTIVIDAD DEL CHINGOLO (*ZONOTRICHIA CAPENSIS*) EN UN ÁREA DE MONTE DE LA PROVINCIA DE BUENOS AIRES (ARGENTINA)

Gustavo J. Fernández & Natalia M. Duré Ruiz

Departamento de Ecología, Genética y Evolución, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales,
Universidad de Buenos Aires, Pabellón II, Ciudad Universitaria, C1428EHA Buenos Aires,
Argentina. E-mail: gjf@ege.fcen.uba.ar, natymdr@ege.fcen.uba.ar

Abstract. – Nesting success and productivity of the Rufous-collared Sparrow (*Zonotrichia capensis*) in a woodland of Buenos Aires province (Argentina). – The Rufous-collared Sparrow (*Zonotrichia capensis*) is one of the most widely distributed Neotropical passerine. In this paper we analyzed the nesting success of a Rufous-collared Sparrow population nesting at a woodland area in the central-eastern Argentina (Buenos Aires province). We also assessed the effect of brood parasitism by Shiny Cowbirds (*Molothrus bonariensis*) and nest depredation on its nest productivity. During the 2005–2006 breeding seasons (September–January), we found 41 Rufous-collared Sparrow nests. About 53 % of nests were parasitized by cowbirds, and 19.35 % produced fledglings. Nest survival probability was similar for egg-laying-incubation and nestling rearing stages. The main cost of cowbird parasitism was the loss of Rufous-collared Sparrow eggs during the laying-incubation stage, while we were unable to detect any effect of the presence of cowbird nestlings at the nestling rearing stage. Productivity analysis revealed that the main factor related to the breeding success of the Rufous-collared Sparrow was the nest depredation, while brood parasitism remained a secondary factor. Only in conditions of higher nest survival of Rufous-collared Sparrows would brood parasitism have a major effect over the host breeding success.

Resumen. – El Chingolo (*Zonotrichia capensis*) es uno de los Passeriformes Neotropicales con mayor distribución. En este trabajo analizamos el éxito de nidificación de una población de Chingolos de un área de monte del este de la provincia de Buenos Aires, Argentina, y evaluamos el impacto del parasitismo de cría por el Tordo Renegrido (*Molothrus bonariensis*) y la depredación de nidos sobre su productividad. Durante las temporadas reproductivas de los años 2005 y 2006 (Septiembre–Enero), encontramos 41 nidos de Chingolo. Alrededor del 53 % de los nidos estuvieron parasitados por tordos y sólo el 19,35 % produjeron pichones volantes. La supervivencia de los nidos fue similar durante la puesta-incubación y la cría de pichones. Por otro lado, el principal efecto del parasitismo por tordos fue la pérdida de huevos de Chingolo durante la incubación, mientras que no se detectó efecto alguno de la presencia del pichón parásito durante la cría de pichones. El análisis de la productividad revela que el principal factor que afecta el éxito reproductivo del Chingolo es la depredación de nidos, siendo el parasitismo de cría un

factor secundario. Este último tendría una mayor importancia sobre el éxito reproductivo del Chingolo en aquellos casos donde la probabilidad de supervivencia de los nidos fuese mayor. *Aceptado el 17 de Junio de 2007.*

Key words: Nesting success, depredation, brood parasitism, productivity, *Zonotrichia capensis*.

INTRODUCCIÓN

El Chingolo (*Zonotrichia capensis*) es uno de los Passeriformes más comunes de Latinoamérica, extendiéndose su distribución desde Chiapas en el sur de México hasta Tierra del Fuego, en Argentina, cubriendo más de 73 grados de latitud. Es una especie común a lo largo de su distribución, llegando incluso a ser una de las especies más comunes de Passeriformes allí donde ocurre (Davis 1971).

La amplia distribución latitudinal y su ubicuidad (puede ocupar áreas de monte como de pastizal) dieron lugar a numerosos estudios particularmente referidos a comunicación vocal (e.g., Nottebohm 1969, 1975; King 1972, Handford 1988, Loughheed & Handford 1992, Tubaro *et al.* 1997), defensa territorial (Busch *et al.* 2004, Moore *et al.* 2004), y variaciones en el ciclo reproductivo (Davis 1971, Handford 1980, Moore *et al.* 2005). Sin embargo, prácticamente no existen trabajos que analicen su performance reproductiva, siendo los trabajos de Sick & Ottow (1958), Miller & Miller (1968), King (1973) y Fraga (1978) los únicos que aportan datos sobre su biología reproductiva, aunque los tres últimos se han focalizado sobre el efecto que tiene el parasitismo por tordos en el éxito de nidificación del Chingolo.

El Chingolo es una especie territorial socialmente monógama (Miller & Miller 1968) que nidifica sobre el suelo, aunque existen algunos registros de nidos construidos en arbustos bajos (King 1973, Fraga 1978). Es una especie típicamente residente, aunque la defensa territorial sólo la realiza durante la

temporada reproductiva (Moore *et al.* 2004). La defensa del territorio es realizada tanto por el macho como por la hembra, los cuales se muestran agresivos tanto frente a machos como a hembras intrusos (Busch *et al.* 2004). La actividad reproductiva empieza en Agosto en Argentina, aunque los registros más tempranos de nidificación corresponden a mediados-fines de Septiembre (King 1973, Fraga 1978). La temporada reproductiva se extiende hasta Febrero en la provincia de Buenos Aires (Fraga 1978), aunque existe una marcada variación latitudinal, prolongándose hasta Marzo al norte de Argentina (King 1973), e incluso hasta Abril-Mayo en poblaciones tropicales (Moore *et al.* 2005). El Chingolo ha sido reportado como un hospedador efectivo del parásito de cría, el Tordo Renegrido (*Molothrus bonariensis*) (Friedmann 1929, King 1973, Fraga 1978). La frecuencia de parasitismo en nidos de Chingolo varía desde el 60% (Sick & Ottow 1958, *vide* King 1973) hasta cerca del 90% (Friedmann 1929). El parasitismo por tordos produce una reducción en el número de huevos de Chingolo debido a la actividad de picadura de los tordos al poner sus huevos (Fraga 1978), y una reducción en la supervivencia de los pichones producida por la competencia de los pichones de tordo con los del hospedador que implica la muerte por inanición de éstos últimos (King 1973).

En este trabajo presentamos los datos correspondientes a un estudio sobre éxito de nidificación del Chingolo en un área de monte de la provincia de Buenos Aires (Argentina). Específicamente analizamos el éxito de nidificación y tratamos de identificar

los principales factores que afectan la productividad de esta población. La depredación de nidos ha sido identificada como la principal causa de pérdida de nidos en las aves y por lo tanto, de la reducción de su eficacia biológica (Ricklefs 1969, Martín 1995). Asimismo, el parasitismo de cría constituye otro factor importante en la determinación de la productividad, particularmente de especies como el Chingolo que son intensamente parasitadas. Entonces, nuestro objetivo es evaluar la importancia relativa de estos dos factores en la productividad de esta población de Chingolos, y compararla con la observada en otros estudios realizados en esta especie. La comprensión de la importancia relativa de estos factores permitirá entender el papel que éstos tienen como agentes selectivos en el comportamiento reproductivo del Chingolo.

MÉTODOS

El estudio fue llevado a cabo en la estancia La Esperanza, partido de General Lavalle, provincia de Buenos Aires (36°26'S, 56°25'O), durante las temporadas reproductivas de 2005–2006. El área de estudio comprende un monte de tala (*Celtis tala*) y coronillo (*Scutia buxifolia*), de aproximadamente 8 ha. El clima de la región es subhúmedo con temperaturas medias mensuales de 23°C en Enero (verano) y 13°C en Julio (invierno). Las precipitaciones totales anuales alcanzan los 1500 mm (Soriano 1991).

La búsqueda de nidos se efectuó de manera sistemática desde fines de Septiembre hasta principios de Enero en ambos años. Dado que la temporada reproductiva del Chingolo duraría hasta Febrero (Fraga 1978), los datos obtenidos en este estudio constituyen una muestra de la temporada reproductiva de esta especie. Sin embargo, el período relevado constituye la época con mayor frecuencia de actividad de nidificación de los

Chingolos (ver Fraga 1978) por lo que lo consideramos representativo de la performance reproductiva de esta especie.

Una vez ubicados los nidos, se registró su ubicación usando un sistema de posicionamiento geográfico (GPS, Garmin eTrex Legend, Garmin Ltd.), el sustrato vegetal en el cual había sido construido, el estadio de nidificación en el cual se encontraba (puesta de huevos, incubación, o cría de pichones), y la fecha de encuentro.

Los nidos fueron revisados a intervalos de entre 1 y 2 días cuando fue posible hasta que el nido fuera abandonado/depredado o produjera pichones volantones. En cada visita se registró la desaparición de huevos o pichones y la presencia de adultos cerca de los nidos. Los huevos fueron revisados en cada visita para detectar roturas o picaduras. Asimismo, en cada visita se registró la presencia de huevos y/o pichones de tordo. Se consideraron como nidos parasitados aquellos en los que se detectó la presencia de al menos un huevo o pichón de tordo.

Para cada nido, se estimó el éxito de eclosión, calculado como el cociente entre el número total de pichones eclosionados y el número total de huevos presentes al final de la incubación (Koenig 1982). El éxito de volantoneo fue estimado como el cociente entre el número de pichones que abandonaron el nido como volantones y el número total de pichones nacidos. Para evitar sesgos en la estimación de esta última variable, se excluyeron del análisis aquellos nidos encontrados en el estadio de cría de pichones. Tanto el éxito de eclosión como el de volantoneo fueron comparados entre nidos parasitados y no parasitados.

Éxito de nidificación. Los intentos de nidificación fueron considerados exitosos cuando al menos se produjo un pichón volántón, mientras que fueron considerados abandonos si, entre dos revisiones consecutivas, los huevos

o pichones permanecían desatendidos sin aparente daño. En la mayor parte de los casos los abandonos fueron la consecuencia de la remoción o daño de huevos. Aquellos nidos en que todos los huevos o pichones desaparecieron entre dos visitas consecutivas fueron considerados depredados. Algunos potenciales depredadores presentes en nuestra área de estudio fueron: Chimango (*Mihago chimango*), comadreja (*Didelphys albiventris*), zorro gris (*Pseudalopex gymnocercus*), zorrino (*Canepatus chinga*), hurón (*Galictis cuja*), Lechuza de Campanario (*Tyto alba*), y roedores varios (e.g., *Akodon*, *Orizomys*, *Rattus*, etc.). El Tordo Renegrido también puede generar pérdida de huevos y deserciones en nidos de sus hospedadores. En esta área, el parasitismo de cría por tordos es común en otras especies a las cuales causa pérdidas de huevos por picaduras al momento de parasitar (ver Mermoz & Reboresda 1994, 1999; Massoni & Reboresda 1998).

La probabilidad de supervivencia de los nidos en los diferentes estadios fue estimada utilizando el método de Mayfield (Mayfield 1975). Este método basa la estimación de la probabilidad de supervivencia en el cálculo de la probabilidad de falla de un intento de nidificación en un determinado período. Esta probabilidad de falla o tasa de mortalidad diaria (TMD) es estimada como el cociente entre el número de nidos que son depredados/abandonados en un determinado período y el número total de días que esos nidos permanecieron bajo observación (Mayfield 1975, Johnson 1979). La probabilidad de supervivencia o éxito diario \hat{S} será entonces simplemente igual a 1-TMD. En los casos donde el intervalo entre visitas fue de hasta 3 días y el nido fuera depredado en ese período, para calcular el número de días que el nido permaneció activo se asumió que la pérdida o desaparición ocurrió en la mitad del intervalo (Mayfield 1975). En aquellos casos donde el intervalo entre visitas superó los 3 días, el

tiempo que sobrevivió el nido se estimó considerando el 40% de la longitud del período (Johnson 1979). La varianza de \hat{S} se estimó siguiendo a Johnson (1979), utilizando la ecuación $V = [(DN - P).P] / DN^3$, donde V es la varianza, DN es la cantidad de días-nido de exposición y P el número de nidos que fallaron.

La tasa de supervivencia diaria fue calculada para los estadios de puesta de huevos e incubación (considerado desde la puesta del primer huevo hasta la eclosión del primer pichón), y el de cría de pichones (considerado desde la eclosión del primer pichón hasta el volantoneo del primer pichón). Las tasas de supervivencia diarias fueron comparadas entre estadios utilizando el programa CONTRAST (Hines & Sauer 1989).

Este mismo método fue utilizado para evaluar la probabilidad de supervivencia diaria de huevos y pichones de acuerdo a Mayfield (1975), considerando en este caso el número de días que permaneció un huevo o pichón en el nido, y la desaparición de alguno de ellos como registro de mortalidad. Las tasas diarias de supervivencia de huevos y pichones se compararon entre nidos parasitados y no parasitados por tordos usando el programa CONTRAST.

Productividad por nido. La productividad por nido fue estimada de acuerdo a la siguiente ecuación:

$$P_n = S_i \cdot S_p \cdot V_t$$

siendo P_n la productividad por nido, V_t el número de pichones volantes producidos por nido, y S_i y S_p la probabilidad de supervivencia del nido durante la puesta-incubación y cría de pichones, respectivamente. El número esperado de pichones volantes producidos puede a su vez ser afectado por el parasitismo por tordos, por lo que va a depender de la fre-

cuencia de parasitismo. De esta forma, V_t fue estimado como:

$$V_t = V_{np} + V_p$$

siendo V_{np} y V_p el número de volantones producidos en nidos no parasitados y parasitados, respectivamente. Éstos van a depender del número de pichones que eclosionaron (N_p), y de la probabilidad de supervivencia diaria que éstos tuvieron hasta abandonar el nido (s_{2p} y s_{2np} para pichones en nidos parasitados y no parasitados, respectivamente). La duración del período de cría en días está representada en las ecuaciones mediante tn , mientras que la probabilidad que tiene un nido de ser parasitado por tordos (que al menos exista un pichón de tordo) es p_{2c} .

$$V_{np} = (1 - p_{2c}) \cdot N_p \cdot (s_{2np})^{tn}$$

$$V_p = p_{2c} \cdot N_p \cdot (s_{2p})^{tn}$$

El número de pichones que eclosionan también puede verse afectado por la presencia de huevos de tordos o la actividad de picadura que éstos efectúan al parasitar (Massoni & Reboreda 1999). En este caso el número esperado de pichones eclosionados (N_p) fue estimado como:

$$N_p = E \left[\left[(1 - p_{1c}) \cdot (s_{1np})^{te} \cdot HS_{np} \right] + \left[p_{1c} \cdot (s_{1p})^{te} \cdot HS_p \right] \right]$$

siendo E el número de huevos puestos, p_{1c} la probabilidad que tiene el nido de ser parasitado (poseer al menos un huevo de tordo), s_{1p} y s_{1np} la supervivencia diaria de los huevos en nidos parasitados y no parasitados por tordos, respectivamente, HS_p y HS_{np} el éxito de eclo-

sión en nidos parasitados y no parasitados, respectivamente, y te la duración en días del período de incubación, que se asumió similar para nidos parasitados y no parasitados.

El efecto del parasitismo por tordos y de la depredación se simuló modificando los parámetros S_1 y S_p (supervivencia de los nidos) y el relacionado con la probabilidad de parasitismo (p_{1c})

Los valores se presentan como media \pm ES.

RESULTADOS

En total fueron encontrados 41 nidos de Chingolo (20 durante el año 2005 y 21 durante el año 2006). Treinta y ocho de estos nidos fueron encontrados durante la puesta de huevos o incubación, mientras que los restantes tres nidos fueron encontrados durante la cría de los pichones. Los nidos fueron construidos sobre el suelo, bajo matas de pasto o ramas, e incluso debajo de un tronco caído. Sólo un nido fue construido en un substrato alto, dentro de un hueco abierto en un tronco, a una altura aproximada de 1,5 m.

Veintidós de los nidos fueron parasitados por el Tordo Renegrido (53,66 %). Existieron diferencias en la intensidad de parasitismo entre las temporadas reproductivas (prueba Exacta de Fisher, $P = 0,03$) presentando la temporada 2005 una frecuencia de parasitismo significativamente menor que la temporada 2006 (35% vs 71,43%, respectivamente).

El tamaño de puesta del Chingolo fue de 3-4 huevos ($3,35 \pm 0,11$; moda = 3; $n = 20$ nidos). No existieron diferencias entre el tamaño de puesta en nidos parasitados por tordos y aquellos que no lo fueron (prueba de Mann-Whitney, $U = 58$, $n_{\text{parasitados}} = 11$, $n_{\text{no parasitados}} = 9$, $P = 0,52$). Los huevos de Chingolo tuvieron una mayor supervivencia diaria en los nidos que no fueron parasitados que en aquellos que fueron parasitados por tordos

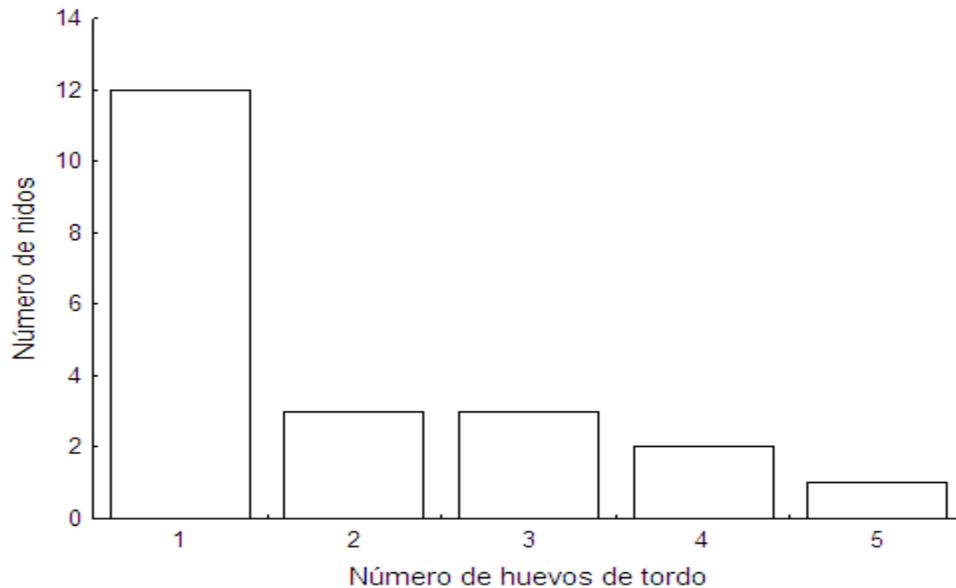


FIG. 1. Número de huevos de tordos recibidos por nido en nidos parasitados de Chingolo ($n = 21$).

(0,99 vs 0,95; prueba de Chi cuadrado, $\chi^2_1 = 5,60$, $P = 0,02$). El número promedio de pichones de Chingolo eclosionados fue de $2,09 \pm 0,27$ (moda = 2; $n = 11$). Sólo existieron diferencias marginales en el número de pichones eclosionados entre nidos parasitados por tordos y aquellos no parasitados (prueba de Mann-Whitney, $U = 24$, $n_{\text{parasitados}} = 6$, $n_{\text{no parasitados}} = 5$, $P = 0,08$). En los nidos parasitados por tordos eclosionaron $1,5 (\pm 0,50)$ pichones de Chingolo (rango 0–3 pichones), mientras que en aquellos no parasitados lo hicieron $2,8 (\pm 0,37)$ pichones (rango 2–4 pichones). La supervivencia de los pichones de Chingolo nacidos en nidos parasitados y en nidos no parasitados fue similar (0,97 vs 0,99; prueba de Chi cuadrado, $\chi^2_1 = 1,16$, $P = 0,28$). El número promedio de volantones de Chingolo producidos en nidos que lograron completar el ciclo de nidificación fue $2,17 \pm 0,17$ (moda = 2; $n = 6$). Tres de estos nidos fueron parasitados por tordos, mientras que los restantes no lo fueron. Existieron leves

diferencias en el número de pichones volantones producidos entre nidos parasitados por tordos y no parasitados, aunque el bajo tamaño de muestra nos impidió evaluarlas estadísticamente. Los nidos no parasitados produjeron $2,33 \pm 0,13$ volantones de Chingolo (rango 2–3), mientras que los parasitados por tordos produjeron $2,00 \pm 0,22$ volantones (rango 1–3).

Éxito de nidificación. Sólo el 19,35% de los nidos encontrados lograron producir pichones volantones (6/31; se desconoce el destino de 10 nidos). Cuatro nidos fueron abandonados, uno durante la cría de pichones (día seis luego de la eclosión). Los nidos abandonados durante la puesta-incubación habían sufrido la pérdida de la mayoría de los huevos o la totalidad ($n = 1$) debido a la actividad de picadura de los tordos. El nido abandonado durante la cría de pichones sólo tenía un pichón parásito y se desconoce la causa de abandono.

TABLA 1. Valores de los parámetros utilizados para estimar la productividad por nido en el Chingolo.

Parámetros		Valores
Probabilidad de supervivencia del nido durante el estadio de huevo	S_1	0,39
Probabilidad de supervivencia del nido durante el estadio de cría de pichones	S_p	0,42
Probabilidad de que un nido se encuentre parasitado por tordos	p_{1c}	0,54
Probabilidad de que un nido durante la cría de pichones se encuentre parasitado	p_{2c}	0,46
Probabilidad de supervivencia de los huevos de Chingolo en nidos no parasitados	s_{1np}	0,99
Probabilidad de supervivencia de los huevos de Chingolo en nidos parasitados por tordos	s_{1p}	0,95
Probabilidad de supervivencia de los pichones de Chingolo en nidos no parasitados	s^{2np}	0,99
Probabilidad de supervivencia de los pichones de Chingolo en nidos parasitados por tordos	s_{2p}	0,97
Duración en días del período de puesta e incubación de huevos	te (días)	14
Duración en días del período de cría de pichones	tn (días)	11
Tamaño de puesta	E	3
Éxito de eclosión de los huevos de Chingolo en nidos no parasitados	HS_{np}	0,83
Éxito de eclosión de los huevos de Chingolo en nidos parasitados por tordos	HS_p	0,51

La tasa de mortalidad diaria de los nidos fue de 0,064 durante el estadio de huevo (puesta de huevos + incubación) mientras que la misma para el estadio de pichones fue 0,076. No existieron diferencias significativas entre la probabilidad de supervivencia diaria durante el estadio de puesta e incubación y aquel correspondiente a la cría de pichones (prueba de Chi cuadrado, $\chi^2_1 = 0,14$, $P = 0,70$; $\hat{S}_{huevo} = 0,93$ y $\hat{S}_{pichones} = 0,92$). Asumiendo que el período de huevo (puesta + incubación) se extiende durante 14 días (Fraga 1978), y el de cría de pichones durante 11 días más (King 1973), la probabilidad de que un nido sobreviviese el ciclo de nidificación completo sería 0,16, es decir que sólo 16 nidos de cada 100 podrían alcanzar a producir volantones.

Éxito del Tordo Renegrido en nidos de Chingolo. El número promedio de huevos de tordos en nidos parasitados de Chingolo fue $1,9 \pm 0,28$ ($n = 21$). Doce de estos nidos recibieron sólo un huevo de tordo, mientras que los restantes recibieron entre dos y cinco huevos del parásito (Fig. 1). Un nido fue encontrado en esta-

dío de pichones y por lo tanto no pudo conocerse el número de huevos de tordo presentes. Sólo dos de los huevos parásitos registrados correspondieron al morfo de coloración blanco [inmaculado; ver Fraga (1978) y Mermoz (1996) para la definición de los morfos de coloración de los huevos de tordo]; el resto estaba ligeramente o fuertemente manchado.

En todos excepto uno de los nidos parasitados que produjeron pichones, al menos un pichón de tordo eclosionó ($n = 6$). El número promedio de pichones de tordo eclosionados fue $1,14 \pm 0,20$ (moda = 1; rango: 0–3), siendo entonces su éxito de eclosión del 83.33%. De estos nidos sólo tres produjeron volantones; en uno de estos casos el pichón de tordo murió durante la cría, mientras que en los otros dos casos los nidos produjeron un pichón de tordo cada uno.

Productividad del Chingolo. Los valores que tomaron los parámetros del modelo se muestran en la Tabla 1. La productividad por nido fue de 0,18 volantones. La depredación de

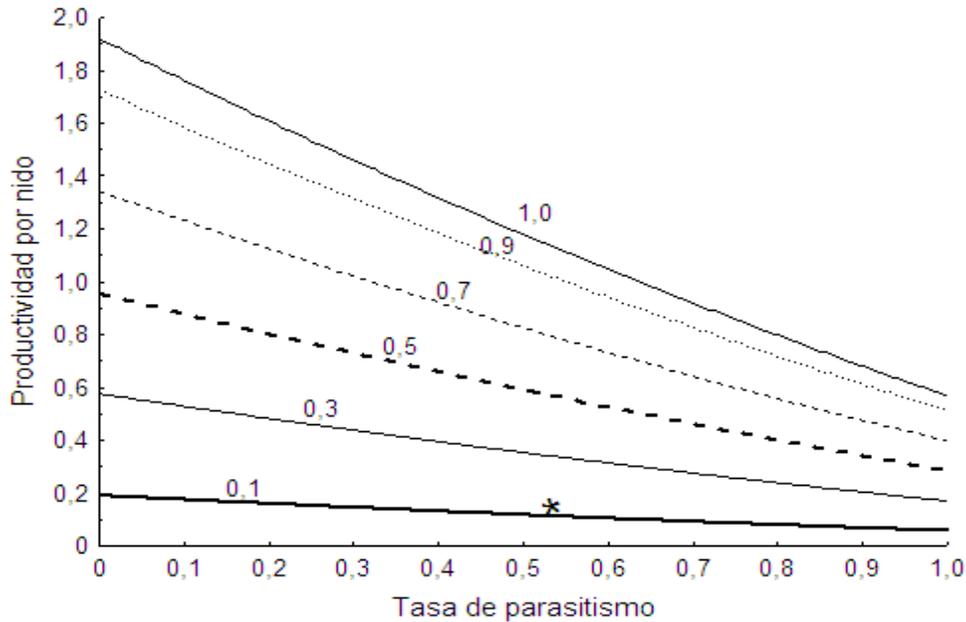


FIG. 2. Variación de la productividad por nido en función de la tasa de parasitismo por tordos. Las curvas representan las situaciones bajo diferentes probabilidades de supervivencia del nido (desde 0,1 a 1; los valores de supervivencia son representados sobre las respectivas curvas). El asterisco indica el valor estimado de productividad para la población de Chingolos estudiada.

nidos fue la principal causa de esta baja productividad. Las simulaciones realizadas manipulando los parámetros de supervivencia de nido (S_i y S_p) y la tasa de parasitismo (p_{1c}) muestran que el efecto del parasitismo sobre la productividad del Chingolo es bajo cuando la depredación de nidos es alta. En cambio, cuando la supervivencia de los nidos es mayor, el parasitismo de cría por tordos tiene un mayor impacto en la productividad (Fig. 2).

DISCUSIÓN

El éxito de nidificación y productividad del Chingolo mostró ser bajo, en forma similar a lo encontrado en otros estudios previos (King 1973, Fraga 1978). Los valores reportados de éxito de nidificación varían entre el 12 y el

34% de los nidos, considerando el cociente entre el número de nidos que produjeron al menos un volantón y el número de nidos iniciados (King 1973, Fraga 1978). En nuestro estudio, la probabilidad de supervivencia fue de alrededor del 16%, aunque la proporción de nidos que produjeron volantones fue 19,35% (6/31 nidos de los que conoció el destino final), un valor ligeramente superior al encontrado por Fraga (1978) en otro monte de la provincia de Buenos Aires, Argentina (12,50%; 5/40), pero sensiblemente menor al encontrado por King (1973) en Tucumán, el norte del país (34%; 10/29) y Handford (1980) en la misma área pero en ambientes de altura (45,4–50%; 5/11 y 8/16 nidos).

La depredación fue sin duda el principal factor que redujo el éxito reproductivo en el

Chingolo, dado que afectó al 67,7% de los nidos. Estas tasas de depredación son comunes a otras especies que nidifican en el suelo o que utilizan nidos abiertos en forma de copa (Martin 1993). Asimismo, el valor estimado de éxito de nidificación para el Chingolo es similar al éxito estimado a otras especies de aves que nidifican en este área de estudio [22% en el Pecho Amarillo (*Pseudoleistes virescens*) (Fernández & Mermoz 2000); 17,4% en el Varillero de Ala Amarilla (*Chrysomus thilius*) (Massoni 2002); 12% en la Ratona Común (*Troglodytes aedon*) (P. Llambías no publ.)].

El parasitismo de cría por tordos fue otro factor que afectó el éxito reproductivo del Chingolo. La tasa de parasitismo varió con la temporada, siendo mayor durante la temporada reproductiva 2006 (75% de los nidos contuvieron uno o más huevos de tordos) comparada a la del 2005 (35%). Los valores de incidencia de parasitismo son similares a los reportados en la literatura (83%, Friedmann 1929; 61%, Sick & Ottow 1958 *vide* King 1973; 66%, King 1973; Fraga 1978). El único trabajo que no reporta casos de parasitismo por tordos es el de Handford (1980), el cual se desarrolló en un área de altura (2800–2900 MSNM), la cual presumiblemente no está habitada por el tordo. El número de huevos de Tordo Renegrado en nidos parasitados de Chingolos fue remarcablemente similar entre los distintos estudios (1,84 huevos/nido, Sick & Ottow 1958 *vide* King 1973; 2,06 huevos/nido, King 1973; 2,03 huevos/nido, Fraga 1978; 1,9 huevos/nido, este estudio). A diferencia de lo encontrado por Fraga (1978), sólo el 5% de los huevos encontrados en nidos de Chingolo en nuestro estudio correspondieron al morfo blanco, siendo el más común el morfo manchado.

Contrariamente a la depredación, el mayor efecto del parasitismo del tordo se da a través de una reducción de la nidada y no debido a la pérdida total del nido. El efecto del parasitismo puede darse en distintos estadios del

ciclo de nidificación, e implica una reducción en el éxito a partir de una reducción en el número de huevos presentes en el nido, en los pichones del hospedador, o causando el abandono del nido (e.g., Rothstein 1975, Scott *et al.* 1992, Sealy 1994, Burhans *et al.* 2000). En el caso del Chingolo, el principal efecto del parasitismo se detectó en la supervivencia de los huevos, y en el número de pichones eclosionados. El número de pichones eclosionados de Chingolo en nidos parasitados fue menor que en aquellos no parasitados, consecuencia de la menor supervivencia y/o éxito de eclosión de los huevos. La pérdida de huevos se debe principalmente a la actividad de picadura de huevos del hospedador que realiza el tordo previo al evento del parasitismo (Massoni & Reboreda 1999), mientras que la reducción en el número de pichones eclosionados conlleva el efecto de arrastre de esta reducción del número de huevos. Este resultado es similar al encontrado por King (1973) en su estudio de una población de Chingolos de Tucumán (Argentina). King encontró que la mortalidad de huevos durante la incubación también era mayor en nidos parasitados por tordos (ver Tabla 2 en King 1973). Sin embargo, este autor también encontró que la supervivencia de los pichones de Chingolo se veía reducida por la presencia de tordos. Aproximadamente, el número de volantones de Chingolo producidos en nidos parasitados por tordos se reducía en un 40% en ese estudio (King 1973; ver también Tabla 2 en ese mismo trabajo). En nuestro estudio no pudimos ver este efecto, principalmente debido al bajo número de nidos que produjeron pichones volantones.

La productividad por nido reflejó principalmente los efectos antes mencionados. Fraga (1978) había sugerido que, en el Chingolo, las altas tasas de parasitismo implicarían un daño que sobrepasaría a aquel generado por la depredación. Las simulaciones realizadas en nuestro estudio nos permitirían sugerir

que este no sería el caso, al menos para el Chingolo en la región estudiada. La alta tasa de depredación de nidos detectada en este trabajo impondría los mayores costos, siendo el principal factor afectando la productividad por nido del Chingolo, y por ende su eficacia biológica. Los datos aportados por Fraga (1978) en su estudio, reflejando un patrón de depredación y parasitismo por tordos similar al encontrado por nosotros (alta mortalidad de los nidos y alta tasa de parasitismo), nos hace pensar que lo mismo podría ser cierto para la población por él estudiada. En este caso, el parasitismo de cría tendría un rol menor en la productividad del Chingolo, rol que se incrementaría en importancia en la medida que el éxito de nidificación se incrementa. Cabe destacar que en este trabajo no pudimos detectar diferencias en los costos del parasitismo relacionados a la cantidad de huevos de tordo presentes en los nidos. En estudios de parasitismo en otras especies se ha visto que la puesta de más de un huevo parásito puede incrementar los costos en el hospedador, ya sea reduciendo la supervivencia de huevos y/o pichones, o reduciendo el éxito de eclosión (Mermoz 1996, Astié & Reborada 2006). Esto puede implicar que en caso de existir una alta frecuencia de parasitismo por tordos, el efecto asumido en el modelo desarrollado en este trabajo podría estar subestimado, pudiéndose entonces incrementar el impacto relativo del parasitismo.

En síntesis, nuestro trabajo remarca la importancia de la depredación de nidos como fuerza selectiva en el Chingolo y, presumiblemente, en otras especies que nidifican en el suelo o sustratos bajos. Sin embargo, el parasitismo de cría por tordos puede aún constituir otro factor importante en el moldeado del comportamiento reproductivo, dado que sus costos tendrían un efecto mayor sobre la productividad de las especies hospedadoras, particularmente cuando el éxito de nidificación sea relativamente alto.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Luis García y a los propietarios de la Estancia La Esperanza (Gral Lavalle) por permitirnos desarrollar este estudio en su establecimiento. También agradecemos a M. Beade por el apoyo logístico provisto, a M. G. Corral, C. Haupt, P. Llambías y C. Serra por su colaboración en las tareas de campo, y a un revisor anónimo cuyos comentarios ayudaron a mejorar el manuscrito. Este estudio fue financiado por subsidios a GJF de la Universidad de Buenos Aires (programación 2004–2007, UBACYT-X007) y a Myriam E. Mermoz por el Consejo de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET-PIP5223).

REFERENCIAS

- Astié, A. A., & J. C. Reborada. 2006. Costs of egg punctures and parasitism by Shiny Cowbirds (*Molothrus bonariensis*) at Creamy-bellied Thrush (*Turdus amaurochalinus*) nests. *Auk* 123: 23–32.
- Burhans, D. E., F. R. Thompson, & J. Faaborg. 2000. Costs of parasitism incurred by two songbird species and their quality as cowbird hosts. *Condor* 102: 364–373.
- Busch, D. S., J. C. Winfield, & I. T. Moore. 2004. Territorial aggression of a tropical passerine, *Zonotrichia capensis*, in response to a variety of conspecific intruders. *Behaviour* 141: 1173–1188.
- Davis, J. 1971. Breeding and molt schedules of the Rufous-collared Sparrow in coastal Perú. *Condor* 73: 127–146.
- Fernández, G. J., & M. E. Mermoz. 2000. Effect of predation and cowbird parasitism on the nesting success of two sympatric Neotropical marshbirds. *Wilson Bull.* 112: 355–365.
- Fraga, R. M. 1978. The Rufous-collared Sparrow as a host of Shiny Cowbird. *Wilson Bull.* 90: 271–284.
- Friedmann, H. 1929. The cowbirds. C.C. Thomas, Springfield, Illinois.
- Handford, P. 1980. Aspects of the annual cycle of the Rufous-collared Sparrow, *Zonotrichia capensis*.

- Auk 97: 400–403.
- Handford, P. 1988. Trill rate dialects in the Rufous-collared Sparrow, *Zonotrichia capensis*, in northwestern Argentina. *Can. J. Zool.* 66: 2658–2670.
- Hines, J. E., & J. R. Sauer. 1989. Program CON-TRAST—a general program for the analysis of several survival or recovery rate estimates. *Fish. Wild. Tech. Rep.* 24: 1–7.
- Johnson, D. H. 1979. Estimating nest success: the Mayfield method and an alternative. *Auk* 96: 651–661.
- King, J. R. 1972. Variation in the song of the Rufous-collared Sparrow, *Zonotrichia capensis*, in northwestern Argentina. *Z. Tierpsychol.* 30: 344–373.
- King, J. R. 1973. Reproductive relationships of the Rufous-collared Sparrow and the Shiny Cowbird. *Auk* 90: 19–34.
- Koenig, W. D. 1982. Ecological and social factors affecting hatchability of eggs. *Auk* 99: 526–536.
- Lougheed, S., & Handford P. 1992. Vocal dialects and the structure of geographic variation in morphological and allozymic characters in the Rufous-collared Sparrow, *Zonotrichia capensis*. *Evolution* 46: 1443–1456.
- Martin, T. E. 1993. Nest predation among vegetation layers and habitats types: revising the dogmas. *Am. Nat.* 141: 897–913.
- Martin, T. E. 1995. Avian life history evolution in relation to nest site, nest predation and food. *Ecol. Monog.* 65: 101–127.
- Massoni, V. 2002. Parasitismo de cría del Tordo Renegrido sobre el Varillero de Ala Amarilla. Tesis Doc., Univ. de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina.
- Massoni, V., & J. C. Reboreda. 1998. Costs of brood parasitism and the lack of defenses on the Yellow-winged Blackbird-Shiny Cowbird system. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 42: 273–280.
- Massoni, V., & J. C. Reboreda. 1999. Egg puncture allows Shiny Cowbirds to assess host egg development and suitability for parasitism. *Proc. R. Soc. Lond.* 266: 1871–1874.
- Mayfield, H. 1975. Suggestions for calculating nest success. *Wilson Bull.* 87: 456–466.
- Mermoz, M. E. 1996. Interacciones entre el Tordo Renegrido *Molothrus bonariensis* y el Pecho Amarillo *Pseudoleistes virescens*: estrategias del parásito de cría y mecanismos de defensa del hospedador. Tesis Doc., Univ. de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina.
- Mermoz, M. E., & J. C. Reboreda. 1994. Brood parasitism of the Shiny Cowbird on the Brown-and-yellow Marshbird. *Condor* 96: 716–721.
- Mermoz, M. E., & J. C. Reboreda. 1999. Egg-laying behaviour by Shiny Cowbirds parasitizing Brown-and-yellow Marshbirds. *Anim. Behav.* 58: 873–882.
- Miller, A. H., & V. D. Miller. 1968. The behavioral ecology and breeding biology of the Andean Sparrow, *Zonotrichia capensis*. *Caldasia* 10: 83–154.
- Moore, I. T., H. Wada, N. Perfito, D. S. Busch, & J. C. Wingfield. 2004. Territoriality and testosterone in an equatorial population of Rufous-collared Sparrows, *Zonotrichia capensis*. *Anim. Behav.* 67: 411–420.
- Moore, I. T., F. Bonier, & J. C. Wingfield. 2005. Reproductive asynchrony and population divergence between two tropical bird populations. *Behav. Ecol.* 16: 755–762.
- Nottebohm, F. 1969. The song of the Chingolo, *Zonotrichia capensis*, in Argentina: description and evaluation of a system of dialects. *Condor* 71: 299–315.
- Nottebohm, F. 1975. Continental patterns of song variability in *Zonotrichia capensis*: some possible ecological correlates. *Am. Nat.* 109: 605–624.
- Ricklefs, R. E. 1969. An analysis of nesting mortality in birds. *Smithson. Contr. Zool.* 9: 1–48.
- Rothstein, S. I. 1975. Evolutionary rates and host defenses against avian brood parasitism. *Am. Nat.* 109: 161–176.
- Scott, D. M., P. J. Weatherhead, & C. D. Ankney. 1992. Egg-eating by female Brown-headed Cowbirds. *Condor* 94: 579–584.
- Sealy, S. G. 1994. Observed acts of egg destruction, egg removal, and predation on nests of passerine birds at Delta Marsh, Manitoba. *Can. Field Nat.* 108: 41–51.
- Sick, I., & J. Ottow. 1958. Vom brasilianischen Kuhvogel, *Molothrus bonariensis*, und seinen Wirten, besonders dem Ammerfinken, *Zonotrichia capensis*. *Bonn. Zool. Beitr.* Heft 1/9: 40–62.
- Soriano, A. 1991. Río de la Plata grasslands. Pp.

367–407 in Coupland R. T. (ed.). Natural grasslands: introduction and Western Hemisphere. Ecosystem of the World. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.

Tubaro, P. L., P. Handford, & E. T. Segura. 1997. Song learning in the Rufous-collared Sparrow (*Zonotrichia capensis*). *Hornero* 14: 204–210.