

EFFECTO DE LA ASOCIACIÓN Y ACTIVIDAD DE UN CLEPTOPARÁSITO SOBRE EL COMPORTAMIENTO TRÓFICO DE SU HOSPEDADOR

Germán O. García, Marco Favero, & Aldo I. Vassallo

Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras (IIMyC), CONICET - Universidad Nacional
de Mar del Plata, Funes 3250 (B7602AYJ) Mar del Plata, Argentina.

E-mail: garciagerman@argentina.com

Abstract. – Effect of the association and activity of a kleptoparasite on the foraging behavior of its host. – Between April and September 2006 and 2007 we studied the effect of kleptoparasitism on the foraging behavior of its host. The study was conducted at Mar Chiquita Lagoon (Argentina, 37°46'S, 57°27'W). Our study system consisted of the Brown-hooded Gull (*Chroicocephalus maculipennis*) and the Grey-hooded Gull (*Chroicocephalus cirrocephalus*) as kleptoparasitic species, and the American Oystercatcher (*Haematopus palliatus*) as a host species. Focal observations were performed on oystercatchers feeding under two different feeding scenarios, that is in presence or absence of kleptoparasites. No differences were found in the comparison of hosts' foraging effort in presence or absence of kleptoparasites. However, prey capture rate and the duration of each capture event were significantly affected by the presence of the kleptoparasites, with kleptoparasitized hosts showing higher prey capture rates and lower duration of capture events. These changes in the foraging behavior can be regarded as two avoidance strategies performed by hosts in presence of kleptoparasites. In addition, the larger capture rates and shorter duration of captures in kleptoparasitized hosts might also be linked to the association of gulls to more efficient or experienced oystercatchers. The exploration of these new questions would require studies with banded individuals to allow the observation of same birds under contrasting scenarios (i.e., with and without kleptoparasites).

Resumen. – Entre abril y septiembre de 2006 y 2007 se analizó el efecto del cleptoparasitismo sobre el comportamiento trófico de un hospedador en la Laguna Mar Chiquita (Argentina, 37°46'S, 57°27'O). El sistema de estudio tuvo como cleptoparásitos a la Gaviota capucho café (*Chroicocephalus maculipennis*) y la Gaviota capucho gris (*Chroicocephalus cirrocephalus*), y como hospedador al Ostrero común (*Haematopus palliatus*). Se realizaron observaciones focales sobre ostreros en diferentes situaciones de alimentación, esto es en presencia o ausencia de cleptoparásitos. El esfuerzo de alimentación estimado para ostreros no difirió en presencia o ausencia de cleptoparásitos. Sin embargo, la tasa de captura de presas y la duración de los eventos de captura mostró diferencias significativas: en presencia de cleptoparásitos los ostreros tuvieron una mayor tasa de captura de presas y una menor duración de cada evento de captura. Estos cambios en el comportamiento de alimentación del hospedador en presencia de los cleptoparásitos podrían ser estrategias de evasión. Alternativamente, las mayores tasas de captura de presas y la menor duración de los eventos de captura en ostreros cleptoparasitados podrían deberse a una asociación preferencial de las gaviotas a ostreros más eficientes o experimentados en la captura de presas. La exploración de estos nuevos interrogantes podría abordarse mediante el marcado de las aves, lo que permitiría la observación del mismo individuo en condiciones contrastantes (i.e., con y sin cleptoparásitos asociados). Aceptado el 31 de agosto de 2011.

Key words: Brown-hooded Gull, *Chroicocephalus maculipennis*, Grey-hooded Gull, *Chroicocephalus cirrocephalus*, American Oystercatcher, *Haematopus palliatus*, foraging strategy, kleptoparasitism.

INTRODUCCIÓN

Las aves realizan diariamente una amplia variedad de actividades dentro de las cuales la búsqueda de alimento tiene una importancia evidente. Uno de los temas centrales de la ecología trófica es analizar de qué manera los animales desarrollan sus estrategias de alimentación, en función de maximizar la tasa neta de energía obtenida (e.g., Schoener 1971, Charnov 1976, Krebs & Davies 1993). Estas estrategias implican la toma de decisiones, las cuales pueden ser analizadas en términos de costos y beneficios.

La eficiencia de un individuo al alimentarse puede verse afectada por factores tanto intrínsecos (e.g., edad, experiencia) como extrínsecos (e.g., clima, disponibilidad de presas, interacciones intra e interespecíficas). Dentro de estos últimos se destaca el cleptoparasitismo (i.e., robo deliberado por un animal de la comida capturada previamente por otro individuo, Rothschild & Clay 1952), el cual puede afectar la tasa de ingesta de los hospedadores, tanto de forma directa por la pérdida de las presas, como indirecta por cambios inducidos en sus comportamientos (Barnard 1984). A su vez, los hospedadores pueden evadir los intentos de robo de presas o compensarlos, por ejemplo a través del incremento en el esfuerzo de alimentación (Amat 1990, Barnard 1984). La estrategia de evasión utilizada por algunos hospedadores puede incluir la disminución en los tiempos de manipuleo de presas, variaciones en el tipo y tamaño de presas capturadas, el ocultamiento de las mismas durante su manipuleo y el aumento de la distancia al cleptoparásito (Amat 1990, García *et al.* 2008). Con respecto a los cleptoparásitos, en ciertos casos la asociación a hospedadores les permite obtener presas que generalmente no son accesibles por impedimentos de tipo morfológicos o comportamentales (Furness 1987). Este es el caso de algunas especies de gaviotas las cuales

al carecer de adaptaciones morfológicas para la captura de presas infaunales, obtienen las mismas mediante la asociación a diferentes especies de ostreros (Martínez & Bachmann 1997, Khatchikian *et al.* 2002, Taylor & Taylor 2005).

Los ostreros (Familia Haematopodidae) son aves veadoras que habitan costas marinas y estuarios de todo el mundo (Hayman *et al.* 1986). La especie más común en Argentina, el Ostrero común (*Haematopus palliatus*) es primariamente costera, alimentándose de invertebrados marinos que captura en playas de arena, limo o roca (Bachmann & Martínez 1999, García *et al.* 2010). En la Laguna Mar Chiquita (Buenos Aires, Argentina), habita un número aproximadamente estable de individuos de esta especie los cuales se alimentan a lo largo de la línea de costa de la laguna, principalmente del bivalvo conocido vulgarmente como navaja *Tagelus plebeius* y, entre los meses de septiembre y abril de vísceras y huevos de cangrejos varúnicos (i.e., *Neohelice granulata*, *Cyrtograpsus angulatus*) (Bachmann & Martínez 1999). El principal cleptoparásito del Ostrero común en la Laguna Mar Chiquita es la Gaviota capucho café (*Chroicocephalus maculipennis*), siendo esporádicos los eventos de cleptoparasitismo por parte de otros láridos como la Gaviota capucho gris (*Chroicocephalus cirrocephalus*, Khatchikian *et al.* 2002) o el chimango (*Mihago chimango*, García 2010, García & Biondi 2011). Estudios previos sobre la asociación entre este ostrero y diferentes cleptoparásitos en la Laguna Mar Chiquita han investigado diferentes aspectos del cleptoparasitismo, focalizándose en el comportamiento del cleptoparásito. Sin embargo, persisten interrogantes sin explorar acerca del efecto que éstos podrían causar sobre el comportamiento trófico de los hospedadores.

Sobre la base de lo expuesto, en este estudio se analiza de qué manera la presencia y el comportamiento de un cleptoparásito afecta el comportamiento trófico de su hospedador.

El sistema de estudio tiene como cleptoparásitos a la Gaviota capucho café, y la Gaviota capucho gris, y como hospedador al Ostrero común. Se plantea la hipótesis que el comportamiento trófico del hospedador es afectado por la presencia y actividad de los cleptoparásitos. Las predicciones planteadas son: (1) ante la presencia de cleptoparásitos, los hospedadores incrementan el consumo de presas de menor tamaño; (2) los tiempos de manipuleo de presas de los hospedadores disminuyen en presencia de cleptoparásitos; y (3) el esfuerzo de alimentación y la tasa de captura de presas del hospedador se incrementa en presencia de cleptoparásitos. Esta última predicción se fundamentó en el concepto de tolerancia/compensación que plantea que los hospedadores compensan las pérdidas causadas por los cleptoparásitos incrementando su esfuerzo de alimentación y consecuentemente la tasa de captura de presas (ver Barnard 1984).

MÉTODOS

Área de estudio. Este trabajo fue llevado a cabo en la Laguna Mar Chiquita (Argentina, 37°46'S, 57°27'O). La zona intermareal se caracteriza por planicies de marea de composición sedimentaria variable, las cuales se encuentran rodeadas por marismas dominadas por la gramínea halófila *Spartina densiflora* (Spivak *et al.* 1994, Iribarne *et al.* 1997). Tanto las marismas como las planicies de marea son el hábitat del cangrejo cavador *Neohelice granulata*. Otros organismos epibentónicos de importancia en las planicies de marea son los cangrejos *Cyrtograpsus angulatus* y *Uca uruguayensis* (Spivak *et al.* 1994). Las planicies de marea además se caracterizan por una baja diversidad de especies macroinfaunales, de las cuales la almeja navaja *Tagelus plebeius*, y los poliquetos *Laeonereis acuta*, *Heteromastus similis*, *Neanthes succinea* y *Nephtys fluviatillisi* son las especies dominantes (Botto *et al.* 1998, Gutiérrez & Palomo 2000).

Observaciones de comportamiento. El comportamiento de alimentación fue estudiado por medio de observaciones focales ("focal sampling", ver Martín & Bateson 1993) sobre individuos de Ostrero común. Con el objeto de analizar el efecto del cleptoparasitismo sobre el comportamiento trófico del ostrero, las observaciones incluyeron situaciones de alimentación del hospedador tanto en presencia como en ausencia de cleptoparásitos. Los muestreos, con una frecuencia semanal, se realizaron entre los meses de abril y septiembre de los años 2006 y 2007. Se registró un total de 98 observaciones focales equivalentes a 17 horas de observación con una duración promedio de $10,3 \pm 4,4$ min por observación. Del total de observaciones, 48 fueron realizadas sobre ostreros en ausencia de cleptoparásitos (8 h), y 50 sobre ostreros con cleptoparásitos asociados (9 h). Se utilizaron binoculares (8X) y un telescopio monocular (20–60X). Las observaciones fueron grabadas en cinta y posteriormente transcritas en el laboratorio. La elección de los ejemplares durante el muestreo se realizó al azar; las observaciones finalizaron al perder de vista al ejemplar o cuando éste finalizó la actividad de alimentación. Se procuró mantener individualizados visualmente a los ejemplares observados en un mismo parche de alimentación durante el mismo día de muestreo para evitar al máximo la pseudo-replicación.

Parámetros comportamentales. Las observaciones focales sobre ostreros consistieron en el registro de todos los eventos y estados ocurridos durante la alimentación (Martín & Bateson 1993). En cada observación se registró (1) el número de intentos de captura (pruebas) de presa, (2) la duración de cada intento, (3) la cantidad, tipo y tamaño relativo de las presas capturadas, (4) el tiempo de manipuleo (i.e., duración del tiempo transcurrido entre la captura de la presa y la ingesta total de la misma),

(5) la presencia de cleptoparásitos asociados, (6) la ocurrencia y resultado de eventos de cleptoparasitismo (un evento de cleptoparasitismo se consideró exitoso cuando el hospedador perdió la presa por acción del cleptoparásito), (7) la táctica de ataque del cleptoparásito, y (8) la táctica de defensa del hospedador.

Para cada observación focal se calcularon los siguientes parámetros comportamentales: (1) *esfuerzo de alimentación* (medido como el número de pruebas por minuto), (2) *tasa de captura de presas* (número de presas capturadas por minuto), (3) *tasa de ingesta de presas* (número de presas ingeridas por minuto), y (4) *eficiencia de alimentación* (energía ingerida por minuto, KJ min^{-1}).

Caracterización de las presas. La totalidad de las presas registradas durante las observaciones focales fueron identificadas al menor nivel taxonómico posible. Para minimizar errores en la determinación y caracterización de las presas, todas las observaciones fueron realizadas por el mismo observador. Dos tipos de presas capturadas por los ostreros fueron identificadas: *Tagelus plebeius* y un grupo de invertebrados vermiformes agrupados como “gusanos” (constituida por poliquetos abundantes en el área de estudio, *Laonereis acuta*, *Heteromastus similis*, *Neanthes succinea* y *Nephtys fluviatilis*), los cuales no pudieron ser identificados a nivel específico por limitaciones de la metodología utilizada vinculadas al tamaño de las presas y la distancia al observador. Cuando los ostreros capturaron navajas, las tallas de las mismas (largo total, LT) se estimaron respecto al largo del pico del ostrero (promedio de 75 mm; base de datos del Laboratorio de Vertebrados, UNMDP). El tamaño de las navajas se categorizó en: clase 1: $LT \leq 15$ mm, clase 2: $15 \text{ mm} < LT \leq 30$ mm, clase 3: $30 \text{ mm} < LT \leq 45$ mm, clase 4: $45 \text{ mm} < LT \leq 60$ mm, y clase 5: $60 \text{ mm} < LT \leq 75$ mm.

La biomasa para las navajas fue estimada utilizando regresiones lineales ya existentes (M.S. Addino, datos no publicados). Estas regresiones fueron construidas a partir de navajas colectadas, durante el periodo de observaciones focales, en los mismos parches de alimentación utilizados por los ostreros. Esta regresión relaciona el largo de la valva (LT) con el peso seco digerible (gDW):

$$\text{Tagelus plebeius:} \\ \text{gDW} = 0,0224 * e^{0,0636*LT} \quad (R^2 = 0,84; N = 65)$$

El contenido energético promedio de las navajas fue obtenido de nuestra base de datos ($24,0 \text{ KJ gDW}^{-1}$, Laboratorio de Vertebrados, UNMDP). Se calculó el contenido energético de las presas (KJ presa^{-1}) para cada clase de talla en particular multiplicando el peso seco promedio (gDW) de los individuos de una talla determinada por el contenido energético para cada tipo de presa (Tabla 1).

Análisis estadístico. La distribución de las diferentes respuestas (i.e., tácticas de defensa) desarrolladas por los ostreros ante la presencia de cleptoparásitos, y las diferencias en eficiencia con que estos últimos llevaron adelante sus eventos de robo, fueron analizadas mediante test de χ^2 (Siegel 1985).

Para analizar el comportamiento trófico del hospedador en presencia y ausencia de cleptoparásitos las muestras fueron separadas en dos grupos. El primero agrupó aquellas observaciones donde los ostreros se alimentaron en ausencia de cleptoparásitos; el segundo estuvo constituido por observaciones donde se registró la presencia de cleptoparásitos asociados y existió al menos un intento de robo por parte de los mismos.

Para comparar las proporciones de las diferentes tallas de presas representadas en la dieta de los hospedadores en presencia y ausencia de cleptoparásitos se utilizaron test Z para diferencias de proporciones (Siegel

1985). Las variaciones en el manipuleo de presas según la talla de la misma fueron analizadas utilizando un test H de Kruskal-Wallis (Zar 1999). La comparación de los tiempos de manipuleo para cada clase de navaja en particular en función de la presencia de cleptoparásitos fue analizada utilizando Modelos Lineales Generalizados (MLG) con estructura de error Gamma y función de enlace “*power - 1*” (Crawley 2007). Para analizar los parámetros comportamentales (i.e., esfuerzo de alimentación, tasa de captura de presas, tasa de ingesta de presas, eficiencia de alimentación) en función de la presencia de cleptoparásitos se utilizaron test U de Mann-Whitney (Zar 1999).

RESULTADOS

Características generales del sistema en estudio. Se registró un total de 101 eventos de cleptoparasitismo sobre el Ostrero Común. El 82% de los mismos ($N = 83$) fueron realizados por gaviotas capucho café, y el 18% restante ($N = 18$) por gaviotas capucho gris. La eficiencia de cleptoparasitismo difirió según la especie parásita ($\chi^2_1 = 41,83$; $P < 0,001$); aproximadamente el 47% de los eventos realizados por las gaviotas capucho café ($N = 39$) resultaron exitosos, mientras que el 72% de los eventos ($N = 13$) fueron exitosos cuando el parásito fue la Gaviota capucho gris (Tabla 1).

En términos generales, los cleptoparásitos utilizaron dos tácticas de robo categorizadas en (1) táctica aérea y (2) táctica terrestre. La primera táctica consistió en un rápido descenso del cleptoparásito desde el aire, buscando perturbar al hospedador a través de vocalizaciones y desplazamientos, para finalmente obtener la presa. La segunda táctica implicó carreras cortas desde un punto cercano (generalmente entre uno y dos metros de distancia al hospedador), con vocalizaciones e incluso ataques directos (picotazos) al ostrero, desplazándolo para luego tomar la presa y ale-

jarse del hospedador. Ambas especies cleptoparásitas utilizaron las dos tácticas previamente descritas con una amplia dominancia de la táctica aérea (Tabla 2).

Ante el ataque del cleptoparásito, los ostreros respondieron abandonando la presa o bien adoptando un comportamiento de evasión como defensa, ya sea volando con la presa en el pico o enfrentando a los cleptoparásitos con vocalizaciones y picotazos (Tabla 2). La frecuencia con que los ostreros huyeron con la presa o atacaron al cleptoparásito, no se vio afectada por la especie cleptoparásita ($\chi^2_1 = 1,80$; $P > 0,05$).

Tipo, tamaño y tiempos de manipuleo de presas. De las 377 presas capturadas se pudo identificar la especie o grupo en el 95% de los casos. La dieta de los ostreros, durante el periodo de estudio, estuvo constituida por el bivalvo navaja *Tagelus plebeius* (97%) y diferentes especies de poliquetos agrupados como “gusanos” (3%). La mayor proporción de navajas capturadas por los ostreros, tanto en presencia como en ausencia de los cleptoparásitos, correspondió a las clases de tamaño 3 (aprox. 40%) y 4 (aprox. 50%) ($Z_{clase\ 3} = 1,19$, $P = 0,27$; $Z_{clase\ 4} = 0,73$, $P = 0,39$). El 10% restante estuvo representado por las navajas pertenecientes a las clases 2 y 5 ($Z_{clase\ 2} = 1,45$, $P = 0,15$; $Z_{clase\ 5} = 1,61$, $P = 0,11$) (ver Tabla 1).

La comparación de los tiempos de manipuleo para navajas de diferente talla (muestra agrupada, es decir incluyendo a los ostreros con y sin cleptoparásitos asociados) evidenció un incremento de los mismos con el aumento del tamaño de las presas (Kruskal-Wallis ANOVA, $H = 27,02$; $P < 0,001$; $N = 265$) (Test de Dunn, $Q_{clase2-clase3} = 2,17$, $P > 0,05$; $Q_{clase2-clase4} = 3,09$, $P < 0,05$; $Q_{clase2-clase5} = 4,41$, $P < 0,01$; $Q_{clase3-clase4} = 2,52$, $P > 0,05$; $Q_{clase3-clase5} = 4,03$, $P < 0,01$; $Q_{clase4-clase5} = 2,96$, $P < 0,05$). Este incremento fue similar en aquellos ostreros que se alimentaron en presencia de cleptoparásitos; sin embargo, en este caso, se observó

TABLA 1. Valores centrales de tamaño (i.e., mediana), biomasa (gDW, considerándose sólo tejidos digeribles, i.e., músculos y viseras) y contenido energético (KJ presa⁻¹) estimados para navajas (*Tagelus plebeius*) de distinta talla, junto la frecuencia de presas capturadas por los ostreros (en presencia o ausencia de cleptoparásitos) e intentadas cleptoparasitar por diferentes parásitos (con sus respectivos éxitos). Las categorías de tamaño de presa para navajas son: "clase 1" (LT ≤ 15 mm), "2" (15 mm < LT ≤ 30 mm), "3" (30 mm < LT ≤ 45 mm), "4" (45 mm < LT ≤ 60 mm), y "5" (60 mm < LT ≤ 75 mm).

	Talla de navaja				
	1	2	3	4	5
LT mediana (mm)	7,50	22,50	35,50	52,50	67,50
Biomasa (gDW)	0,04	0,09	0,24	0,63	1,64
Contenido energético (KJ navaja ⁻¹)	0,90	2,35	6,07	15,77	40,96
Frecuencia de presas capturadas (%)					
Sin cleptoparásitos	0,00	4,90	36,90	50,80	7,40
Con cleptoparásitos	0,00	1,40	41,30	54,60	2,80
Frecuencia de ataques (%)					
Gaviota capucho café	0,00	0,00	44,80	50,00	5,20
Gaviota capucho gris	0,00	0,00	21,40	78,60	0,00
Éxito de cleptoparasitismo (%)					
Gaviota capucho café	-	-	46,20	55,20	33,30
Gaviota capucho gris	-	-	66,70	72,70	-

un descenso significativo en los tiempos de manipuleo para la talla de navaja 5 (Tabla 3, Fig. 1).

Parámetros comportamentales. El esfuerzo de alimentación de los ostreros no difirió significativamente en presencia y ausencia de cleptoparásitos asociados ($1,92 \pm 1,40$ pruebas min^{-1} , $N = 50$; $1,93 \pm 1,28$ pruebas min^{-1} , $N = 48$, respectivamente) (Mann-Whitney U -test, $U = 1173$; $P > 0,05$) (Fig. 2A). Sin embargo, la duración de los intentos de captura de presas fue significativamente menor en presencia ($2,68 \pm 2,12$ s; $N = 928$) que en ausencia ($3,27 \pm 3,91$ s; $N = 847$) de cleptoparásitos ($U = 370,386$; $P < 0,05$). La tasa de captura de presas fue mayor en aquellos ostreros que presentaron cleptoparásitos asociados ($0,40 \pm 0,21$ presas min^{-1}) en comparación con los que se alimentaron en ausencia de los mismos ($0,28 \pm 0,22$ presas min^{-1}) ($U = 838$; $P < 0,01$) (Fig. 2B). Ni la tasa de ingesta de presas en hospedadores ($0,30 \pm$

$0,19$ y $0,28 \pm 0,22$ presas min^{-1} , respectivamente; $U = 1116$; $P > 0,05$; Fig. 2C), ni la eficiencia de alimentación ($3,66 \pm 2,66$ KJ min^{-1} y $3,38 \pm 3,11$ KJ min^{-1} , respectivamente; $U = 1075$; $P > 0,05$; Fig. 2D) difirieron significativamente en presencia y ausencia de cleptoparásitos.

DISCUSIÓN

La presencia de la Gaviota capucho café como principal cleptoparásito del Ostrero común durante el presente estudio (82% del total de eventos registrados) estuvo en línea con trabajos previos para la misma área de estudio (Bachmann 1995, Martínez & Bachmann 1997, Khatchikian *et al.* 2002). A diferencia de lo observado por Khatchikian y colaboradores (2002) la eficiencia de cleptoparasitismo ejercido por la Gaviota capucho gris fue más elevada que la eficiencia de la Gaviota capucho café. Sin embargo, estas diferencias deberían ser consideradas con

TABLA 2. Frecuencia de ocurrencia de las diferentes tácticas de evasión utilizadas por los ostreros al momento de recibir un ataque de cleptoparasitismo (huida = vuelo alejándose del parásito con la presa en el pico, VP = vocalizaciones con picotazos), y utilizadas por los cleptoparásitos para realizar cada evento de robo (aéreo = táctica aérea, terrestre = táctica terrestre). GCC = Gaviota capucho café; GCG = Gaviota capucho gris. Entre paréntesis se indica el tamaño de muestra.

Cleptoparásito	Táctica de ataque		Táctica de defensa	
	áereo	terrestre	huida	VP
GCC	92,80 (77)	7,20 (6)	63,00 (29)	37,00 (17)
GCG	94,40 (17)	5,60 (1)	40,00 (4)	60,00 (6)

TABLA 3. Coeficientes (\pm ES, error estándar) del Modelo Lineal Generalizado (MLG) describiendo el efecto de la presencia del cleptoparásito sobre el tiempo de manipuleo para cada clase de talla de *Tagelus plebeius*. Este efecto fue modelado con cleptoparásito (presente = sí, ausente = no)/talla de presa como variables explicativas. La presencia del cleptoparásito fue usada como categoría de referencia en todos los casos.

Variable explicativa	Categorías	Coeficientes \pm ES	P
intercepto		2,19 \pm 0,52	< 0,01
cleptoparásito/talla de presa	Si/talla 2		
	No/talla 2	0,69 \pm 0,59	0,25
	Si/talla 3		
	No/talla 3	-0,02 \pm 0,14	0,89
	Si/talla 4		
	No/talla 4	0,02 \pm 0,12	0,85
	Si/talla 5		
	No/talla 5	0,86 \pm 0,44	< 0,05

cautela debido al bajo número de eventos de robo registrados para la primera especie durante el presente estudio.

Existe un importante número de antecedentes que han descrito y analizado el comportamiento de los hospedadores para evitar o reducir el robo del alimento por parte de los cleptoparásitos. Este tipo de comportamiento puede incluir el ocultamiento de la presa, la huida con la presa, la agresión al cleptoparásito (Amat & Aguilera 1989), el incremento de la actividad de vigilancia (Goss-Custard *et al.* 1999) e incluso la reducción del tiempo de manipuleo de las presas (Hopkins & Wiley 1972, Hockey & Steele 1990, Lekuona 1999, García *et al.* 2008). En

este trabajo, se observó que el cleptoparasitismo afectó el comportamiento trófico de los ostreros; en aproximadamente un tercio del total de eventos de robo registrados, los ostreros huyeron volando con la presa en el pico, evitando de esta manera la pérdida de la presa. Otro comportamiento de evitación registrado fue la agresión con vocalizaciones y picotazos, observado en aproximadamente la cuarta parte de los eventos registrados.

En el 97% de los casos, el ítem consumido por los ostreros consistió en navajas pertenecientes a las clases 3 y 4, reportadas como las tallas de mayor abundancia en el área de estudio (Gutiérrez 2003). En presencia de cleptoparásitos, y en contraposición a lo planteado

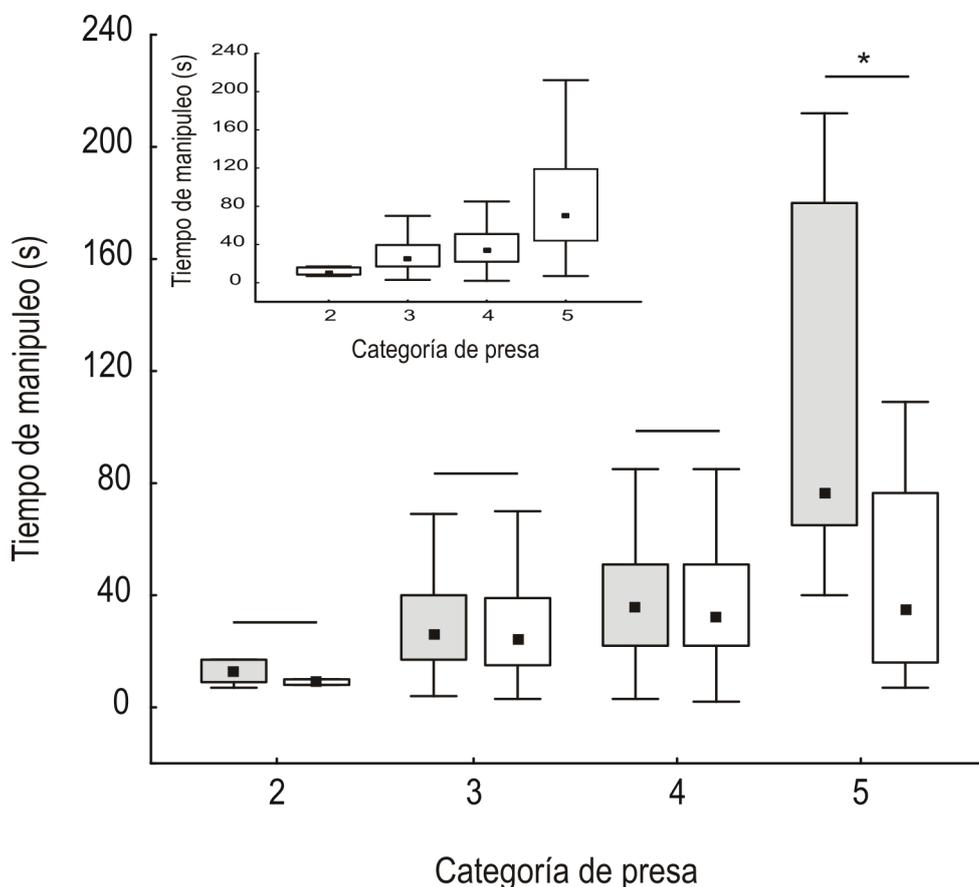


FIG. 1. Comparación de los tiempos de manipuleo de *H. palliatus* en ausencia (cajas grises) o presencia (cajas blancas) de cleptoparásitos, con navajas de diferentes talla. Las categorías de presas para navajas son: “clase 2” (15 mm < LT ≤ 30 mm), “3” (30 mm < LT ≤ 45 mm), “4” (45 mm < LT ≤ 60 mm), y “5” (60 mm < LT ≤ 75 mm). Los puntos indican la mediana, las cajas el percentil 0,25 y 0,75; y las líneas exteriores el percentil 0,01 y 0,99. Los asteriscos asociados a las líneas horizontales sobre las columnas indican diferencias significativas ($P < 0,05$). Recuadro: comparación de los tiempos de manipuleo agrupando muestras con y sin cleptoparásitos asociados.

en la primera predicción, los ostreros no aumentaron la proporción de presas de menor tamaño en sus capturas. Sin embargo, se observó una disminución de la captura de navajas de las clases de tamaño 2 y 5 (ver Tabla 1), acompañado de una disminución en la duración del tiempo de manipuleo para la última de las clases de navaja. Lo observado para las navajas pertenecientes a la clase 5 está

en línea con la segunda predicción y podría ser considerada una táctica de evasión del cleptoparasitismo, consistente en evitar la captura de aquellas presas que insumen un mayor tiempo de manipuleo y, consecuentemente, una mayor exposición a los cleptoparásitos. Con respecto a lo encontrado para la clase 2 podría deberse a que los cleptoparásitos se están asociando a individuos con una

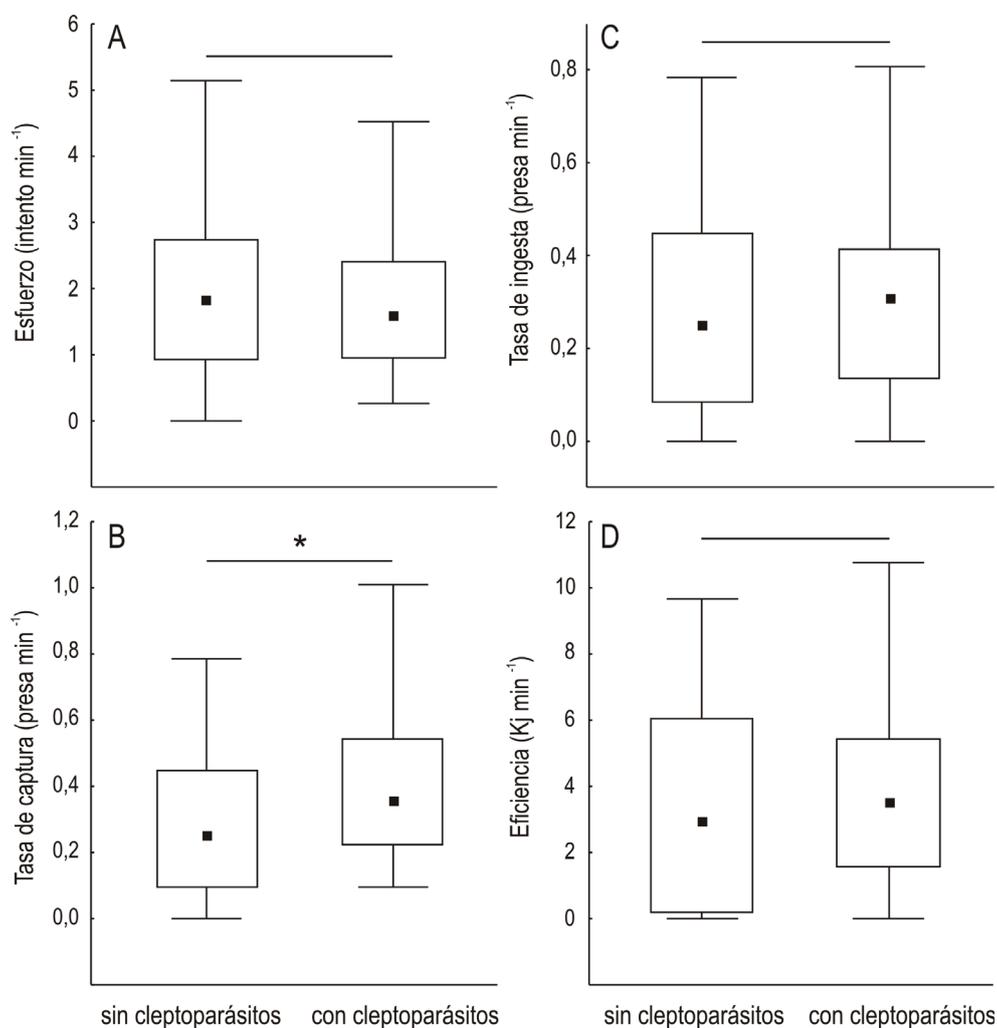


FIG. 2. Comparación del esfuerzo (A), tasa de captura (B), tasa de ingesta (C), y eficiencia de alimentación (D) de *H. palliatus* con y sin cleptoparásitos asociados. Los puntos indican la mediana, las cajas el percentil 0,25 y 0,75; y las líneas exteriores el percentil 0,01 y 0,99. Los asteriscos asociados a las líneas horizontales sobre las columnas indican diferencias significativas ($P < 0,05$).

mayor experiencia y eficiencia de alimentación, los cuales evitarían presas poco redituables como podrían ser las presas pertenecientes a esta categoría.

Estudios previos han mostrado cómo el cleptoparasitismo es capaz de afectar la eficiencia trófica de los hospedadores (Thompson 1986, Kirby 1997, Blackburn *et al.* 2009).

Por ejemplo, algunos hospedadores, en presencia de cleptoparásitos, aumentan el esfuerzo de alimentación manteniendo así constante la tasa de ingesta de presas (Amat & Aguilera 1989). Durante el presente estudio, los valores de esfuerzo estimados para los ostreros no difirieron en presencia o ausencia de cleptoparásitos. Sin embargo, se encontra-

ron diferencias significativas en la comparación de las tasas de captura de presas y la duración de los eventos de captura. En presencia de cleptoparásitos los hospedadores manifestaron una mayor tasa de captura de presas (lo cual estuvo en línea con la tercera predicción planteada) mientras que la duración de cada evento de captura fue menor. El hecho de no haber encontrado diferencias en el esfuerzo de alimentación entre grupos pero sí diferencias en la tasa de captura de presas podría deberse a que: (1) la medida utilizada en este estudio para cuantificar el esfuerzo de alimentación (i.e., intentos de captura por minuto) no haya sido la más adecuada, y no esté reflejando entonces el esfuerzo en su totalidad, (2) los cleptoparásitos podrían no estar causando un efecto en el éxito de captura de las presas, sino simplemente asociándose con mayor frecuencia a individuos que por diferentes causas (i.e., experiencia, condición individual, dominancia) tienen una mayor eficiencia de alimentación, o (3) una combinación de las anteriores. Un hospedador con mayor éxito de captura presentaría una mayor disponibilidad de presas para un cleptoparásito, esperándose una mayor tasa de asociación a estos individuos, ocasionando así un desvío en las observaciones realizadas. Este hecho también podría ocasionar un desvío en la duración de los eventos de captura de presas observada en hospedadores con cleptoparásitos asociados. Resulta interesante resaltar que las diferencias en la tasa de captura observadas entre ambos grupos de ostreros (con y sin parásitos asociados) no se vieron reflejadas ni en la tasa de ingesta ni en la eficiencia de alimentación. Estos resultados pueden atribuirse al parasitismo cuando éste resulta en un robo exitoso de las presas, debido a que una proporción de las mismas son robadas antes de ser ingeridas. De esta manera, las gaviotas al cleptoparasitar a los ostreros estarían impactando en la economía trófica de éstos, ocasionando la pérdida de

aproximadamente la cuarta parte de las presas capturadas.

Los resultados obtenidos en el presente estudio han originado nuevos interrogantes que podrán ser abordados en estudios a futuro en presencia de ejemplares anillados. La posibilidad de identificar individuos permitiría contrastar en el mismo animal tanto el esfuerzo y eficiencia de alimentación como la tasa de captura e ingesta de presas en presencia y ausencia de cleptoparásitos.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a Pablo Yorio, Juan Carlos Reboreda, Roxana Zenutto, Luis Oscar Bala y Agustina Gómez Laich por sus comentarios durante los diferentes estados del manuscrito. A "Birders' Exchange" (American Birding Association), "Optics for the Tropics" e "Idea Wild" por el material de campo y laboratorio suministrado para la toma y procesamiento de datos. A la Universidad Nacional de Mar del Plata (UNMDP) y al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) por el apoyo institucional y financiero.

REFERENCIAS

- Amat, J. A., & E. Aguilera. 1989. Some behavioural responses of Little Egret and Black-tailed Godwit to reduce prey losses from kleptoparasites. *Ornis Scand.* 20: 234–236.
- Amat, J. A. 1990. Food usurpation by waterfowl and waders. *Wildfowl* 41: 107–116.
- Bachmann, S. 1995. Ecología alimentaria del Ostrero Parto, *Haematopus palliatus*, en la albufera de Mar Chiquita. Tesis de lic., Univ. Nacional de Mar del Plata, Mar del Plata, Argentina.
- Bachmann, S., & M. M. Martínez. 1999. Feeding tactics of the American Oystercatcher (*Haematopus palliatus*) on Mar Chiquita coastal lagoon, Argentina. *Ornitol. Neotrop.* 10: 81–84.
- Barnard, C. J. 1984. The evolution of food-scrounging strategies within and between spe-

- cies. Pp. 95–126 *en* Barnard, C. J. (ed.). Producers and scroungers: strategies of exploitation and parasitism. Christopher Helm, London, UK.
- Blackburn, G. S., J. M. Hipfner, & C. R. Ydenberg. 2009. Evidence that Tufted Puffins *Fratercula cirrhata* use colony overflights to reduce kleptoparasitism risk. *J. Avian Biol.* 40:4, 412–418.
- Botto, F., O. Iribarne, M. M. Martínez, K. Dehley, & M. Carrete. 1998. The effect of migratory shorebirds on the benthic species of three southwestern Atlantic Argentinean estuaries. *Estuaries* 21: 700–709.
- Charnov, E. L. 1976. Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theor. Popul. Biol.* 9: 129–136.
- Crawley, M. J. 2007. *The R book*. John Wiley and Sons, Ltd., West Sussex, UK.
- Furness, R. W. 1987. Kleptoparasitism in seabirds. Pp 77–99 *en* Croxal, J. P. (ed.). *Seabirds, feeding biology and role in marine ecosystem*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK.
- García, G. O. 2010. Kleptoparasitismo en aves como una estrategia trófica oportunista: costos y beneficios para parásitos y hospedadores. Tesis Doc., Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Univ. Nacional de Mar del Plata, Mar del Plata, Argentina.
- García, G. O., & L. M. Biondi. 2011. Kleptoparasitism by the Caracas Chimango (*Milvago chimango*) on the American Oystercatcher (*Haematopus palliatus*) at Mar Chiquita Lagoon, Argentina. *Ornitol. Neotrop.* 22: 453–457.
- García, G. O., M. Favero, & R. Mariano-Jelicich. 2008. Red-gartered Coot *Fulica armillata* feeding on the grapsid crab *Cyrtograpsus angulatus*: advantages and disadvantages of an unusual food resource. *Ibis* 150: 110–114.
- García, G. O., J. P. Issach, A. Gómez Laich, M. Albano, M. Favero, D. A. Cardoni, T. A. Luppi, & O. Iribarne. 2010. Foraging behaviour and diet of American Oystercatchers in a Patagonian intertidal area affected by nutrients loading. *Emu* 110: 146–154.
- Goss-Custard, J. D., J. T. Cayford, & S. G. Lea. 1999. Vigilance during food handling by Oystercatchers *Haematopus ostralegus* reduces the chances of losing prey to kleptoparasites. *Ibis* 141: 368–376.
- Gutiérrez, J., & G. Palomo. 2000. Patterns of abundance and seasonality of polychaetes in a SW Atlantic estuarine epibenthic shell assemblage. *Bull. Mar. Sci.* 67: 165–174.
- Gutiérrez, J. L. 2003. La coexistencia entre cangrejo cavador *Chasmagnathus granulata* y la almeja navaja *Tagelus plebeius*: su relación con el ambiente sedimentario estuarial. Tesis Doc., Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Univ. Nacional de Mar del Plata, Mar del Plata, Argentina.
- Hayman, P., J. Marchant, & T. Prater. 1986. *Shorebirds. An identification guide to the waders of the world*. Christopher Helm, London, UK.
- Hockey, P. A. R., & W. K. Steele. 1990. Intraspecific kleptoparasitism and foraging efficiency as constraints on food selection by Kelp Gulls *Larus dominicanus*. Pp. 679–706 *en* Hughes, R. N. (ed.). *Behavioural mechanisms of food selection*. Springer-Verlag London, London, UK.
- Hopkins, C. D., & R. H. Wiley. 1972. Food parasitism and competition in two terns. *Auk* 89: 583–594.
- Iribarne, O., A. Bortolus, & F. Botto. 1997. Between-habitat differences in burrow characteristics and trophic modes in the Southwestern Atlantic burrowing crab *Chasmagnathus granulata*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 155: 137–145.
- Khatchikian, C. E., M. Favero, & A. I. Vassallo. 2002. Kleptoparasitism by Brown-hooded Gull and Grey-hooded Gull on the American Oystercatchers in Mar Chiquita coastal lagoon, Argentina. *Waterbirds* 25: 137–141.
- Kirby, J. S. 1997. Influence of environmental factors on the numbers and activity of wintering Lapwings and Golden Plovers. *Bird Study* 44: 97–110.
- Krebs, J. R., & N. B. Davies. 1993. Economic decisions and the individual. Pp 48–76 *en* Krebs, J. R., & N. B. Davies (eds). *An introduction to behavioural ecology*. Blackwell Scientific Publications, London, UK.
- Lekuona, J. M. 1999. Efectos de la estrategia de pesca, la posición relativa en el bando y el tamaño de grupo sobre el éxito en la captura de presas por el Cormorán Grande *Phalacrocorax carbo* durante el invierno. *Ardeola* 46: 13–21.
- Martin, P., & P. Bateson. 1993. *Measuring behaviour. An introductory guide*. 2nd ed. Cambridge

- Univ. Press, Cambridge, UK.
- Martinez, M. M., & S. Bachmann. 1997. Kleptoparasitism of the American Oystercatcher *Haematopus palliatus* by gulls *Larus* spp. in the Mar Chiquita Lagoon, Buenos Aires, Argentina. *Mar. Ornithol.* 25: 68–69.
- Rothschild, M., & T. Clay. 1952. Fleas, flukes and cuckoos: a study of bird ectoparasites. Collins Sons & Co. Ltd., London, UK.
- Schoener, T. W. 1971. Theory of feeding strategies. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 2: 369–404.
- Siegel, S. 1985. *Estadística no Paramétrica aplicada a las ciencias de la conducta*, Editorial Trillas, México, D.F., México.
- Spivak, E., K. Anger, T. A. Luppi, C. Bas, & D. Ismael. 1994. Distribution and habitat preferences of two grapsid crab species in Mar Chiquita Lagoon (Province of Buenos Aires, Argentina). *Helgolander Meeresunters.* 48: 59–78.
- Taylor, I. R., & S. G. Taylor. 2005. Foraging behavior of Pied Oystercatchers in the presence of kleptoparasitic Pacific Gulls. *Waterbirds* 28: 156–161.
- Thompson, D. B. A. 1986. The economics of kleptoparasitism: optimal foraging, host and prey selection by gulls. *Anim. Behav.* 34: 1189–1205.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey, USA.