

**CLEPTOPARASITISMO EN AVES**  
**COMO UNA ESTRATEGIA TRÓFICA OPORTUNISTA: COSTOS**  
**Y BENEFICIOS PARA PARÁSITOS Y HOSPEDADORES**



**GERMÁN OSCAR GARCÍA**

**DIRECTOR**  
**DR. MARCO FAVERO**

**CO-DIRECTOR**  
**DR. ALDO I. VASSALLO**

**UNIVERSIDAD NACIONAL DE MAR DEL PLATA**



Universidad Nacional de Mar del Plata  
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

**CLEPTOPARASITISMO EN AVES  
COMO UNA ESTRATEGIA TRÓFICA OPORTUNISTA: COSTOS Y  
BENEFICIOS PARA PARÁSITOS Y HOSPEDADORES**

Tesis para optar al título de Doctor en Ciencias (área Biología)

Por

**Lic. Germán Oscar García**

Director de Tesis:	Dr. Marco Favero
Codirector de Tesis:	Dr. Aldo I. Vassallo
Lugar de trabajo	Laboratorio de Vertebrados, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Exactas y naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata.

*Mar del Plata, 2010*

## CLEPTOPARASITISMO EN AVES COMO UNA ESTRATEGIA TRÓFICA OPORTUNISTA: COSTOS Y BENEFICIOS PARA PARÁSITOS Y HOSPEDADORES

**Resumen.** A lo largo de esta tesis se trataron diversos aspectos del comportamiento de cleptoparasitismo en aves marinas. Los mismos fueron abordados individualmente en cada capítulo, trabajando sobre diversos sistemas cleptoparásito-hospedador, y durante las distintas etapas de su ciclo anual. Los primeros capítulos fueron realizados durante periodo invernal en la laguna costera Mar Chiquita. En estos se pudo mostrar la plasticidad en el comportamiento de cleptoparasitismo desarrollado por *Chroicocephalus maculipennis* en respuesta a las diferentes estrategias tróficas utilizadas por hospedadores con habilidades y tácticas alimentarias contrastantes (*i.e.* ostreros y gallaretas). Además, se observó cómo la presencia de un cleptoparásito afecta la estrategia trófica de *Haematopus palliatus*, alterando el uso de sus tácticas y eficiencia de alimentación. Uno de los capítulos fue desarrollado en una colonia mixta de gaviotas y gaviotines en la Reserva Punta León, donde se comparó el efecto de la calidad de la presa y condiciones ambientales sobre la ocurrencia de cleptoparasitismo. Los resultados evidenciaron la importancia de la calidad de la presa como disparadora del cleptoparasitismo. En los capítulos finales se estudió el cleptoparasitismo intraespecífico en una colonia monoespecífica de gaviotines, analizando la relación entre este comportamiento con parámetros reproductivos y la calidad de presas robadas a lo largo de distintos momentos de la temporada. Los resultados indicaron una estrecha relación entre la condición cleptoparásita de los reproductores y la calidad parental de los mismos.

## KLEPTOPARASITISM IN BIRDS AS AN OPPORTUNISTIC FORAGING STRATEGY: COSTS AND BENEFITS FOR KLEPTOPARASITES AND HOSTS

**Abstract.** A number of aspects of kleptoparasitism in seabirds were addressed in this thesis. These aspects were individually considered in each chapter, working on diverse kleptoparasite-host systems, in terms of different kleptoparasite and host species, as well as different stages of their annual cycle. The first chapters were conducted during the winter season in Mar Chiquita coastal lagoon. This section of the thesis show the plasticity of the kleptoparasitic behavior developed by *Chroicocephalus maculipennis* in response to different foraging strategies used by their hosts with contrasting skills and foraging tactics (*i.e.* oystercatchers and coots). Moreover, it was evident that the presence of a kleptoparasite affected the foraging strategy of *Haematopus palliatus*, resulting in a disruption of its foraging tactics and efficiency. One of the chapters was conducted in a mixed gull and tern colony in Punta León Reserve, where the effect of prey quality and environmental conditions on the occurrence of kleptoparasitism was compared. The results highlighted the importance of prey quality triggering the kleptoparasitic behavior. In the last chapters, the intra-specific kleptoparasitism in a single species tern colony was studied, analyzing the relationship between the relationship between this behavior and different reproductive parameters and quality of prey stolen along different stages of the breeding season. The results indicated a close relationship between the kleptoparasitic condition in breeders and its parental quality.

# AGRADECIMIENTOS

A ellas, las protagonistas, las *Aves*. Por permitirme tratar de entenderlas, por enseñarme a ser paciente, por la motivación y sobre todo por trasmitirme en cada uno de sus movimientos la libertad. Por dejarse observar horas y horas. En especial quiero agradecer a mi querido *Atreju*, debo confesar que fuiste mi preferido, cautivaste mi atención desde que llegaste a la colonia. Con esa capucha negra a tus trece años de edad fuiste el primero en mostrarme lo que era ser un especialista en el tema, por ser un experto en lo tuyo te digo gracias!

Al Laboratorio de Vertebrados (Depto. de Biología, FCEyN, UNMdP), a la Universidad Nacional de Mar del Plata y a la Escuela de Postgrado de la FCEyN (UNMdP) quienes me aportaron entre otras cosas el lugar de trabajo y la formación académica. A toda la *Comunidad Argentina* por mantener a nuestras instituciones educativas como libres, gratuitas y laicas.

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET, Argentina) por haberme becado durante estos cinco años de doctorado. Al Ministerio de Educación de la República Argentina y al Deutscher Akademischer Austausch Dienst (DAAD, Alemania) por haberme otorgado una de las becas del programa *ALEARG* para cubrir los costos de la visita y estadía en Wilhelmshaven (Alemania). Al Centro Nacional Patagónico (CENPAT, Puerto Madryn, Argentina) y al instituto de Investigaciones Aviar "*Vogelwarte Helgoland*" (Wilhelmshaven) por el apoyo institucional y logístico para poder realizar parte de esta tesis.

A Marco -quien dirigió esta tesis-, por la confianza, estímulo, ayuda y por todos los momentos vividos. Estoy seguro de que esta tesis sin sus aportes, consejos y enseñanzas, no sería hoy lo que es. Gracias Fave!!

A Aldo, por el intercambio de ideas, por la confianza, por el aguante y por haberme dirigido la Beca de CONICET.

A Pablo Yorio y Peter Becker por permitirme realizar parte de este trabajo junto a ellos y a sus grupos de investigaciones, por sus consejos, confianza y por toda la logística brindada.

A los compas de trabajo, con los que compartí en algún momento de estos cinco años, oficina, campo, campañas, monocular, refugios, charlas, casilla, field station, almuerzos, cenas y meriendas. A todos gracias!!! A Susi Bó, Pauli Berón, Walter Svagelj (Tito), Lau Biondi, Ro Mariano-Jelicich, Ale Gatto, Alejandro Baladrón, Agus Gómez Laich, Augusto Cardoni, Juan Pablo Seco Pon, Laura Mauco, Caro Block, Oscar

Stellatelli, Juan Pablo Isacch (Popi), Laura Vega, Viviana Comparatore, Sofi Copello, Lau Josens, Mary Ghys, Mariana Addino, Luján Villanueva Gomila (la corta), Laura Silva, Verónica Borrel, Alexander Braasch, Juliane Riechert, Christina Bauch, Götz Wagenknecht, Josi Krauss, Tobias Dittman, Friederice Pirschel y Elise Göckus. Muchas gracias por el intercambio de ideas, la tolerancia, las regresiones aportadas para esta tesis (a Pauli y Mariana), y toda la ayuda brindada en los diferentes momentos de este trabajo.

A aquellos compañeros y amigos con los que compartí las diferentes estadias, a Codium (Pablito Torres), por saber buscar la música en la naturaleza. Al Gatto y Tito, por esa casilla llena de emociones, ilusiones, discusiones y pensares! Gracias! A todos los amigos del frío Wilhelmshaven!! A Brepí (Daniela Brepohl), Ben (Benjamín Metzger), Ivan (Ivan Maggini), y Josi (Josi Krauss). Por nuestro birdrace!! Por los días de playa, por las noches Alemanas! Y sobre todo por los viajes y domingos en familia!

A aquellos amigos y compañeros con los que compartí durante estos años ideas, pasiones y porque no, discusiones. A Tito (maestro, el Hirotugu de la estepa) por enseñarme! Por todas las horas de conferencia repitiendo una y otra vez lo mismo! Gracias Tay por lo que me has enseñado y por ser algo así como un asesor estadístico! Sin palabras lo tuyo! A Laurencia por todas las mañanas, tardes y noches tratando de ajustar modelos, y modelar juntos por la feliz!! A Agus Gómez Laich, por el intercambio continuo de ideas, por las charlas estadísticas y por el R.

A todos los que han aportado sus conocimientos de inglés durante esta tesis y trabajos afines, a María Pía Gómez Laich, Agus M. Gómez Laich, al Seco (Juan P. Seco Pon) y a Fave.

A mis queridos amigos y compañeros, por el cotidiano en todos sus sentidos: Peti, Lem, Peli, Kaku, Viole, Sofa, Ben, Tito, Fede, Chechu, Brephi, Seco y Pauli.

A la RESAPO (un espacio para la reflexión y construcción en grupo) gracias!! A sus creadores, familia putativa (Marcel y Chio) gracias!! A la asamblea de vecinos autoconvocados *Parén de FumigarNos*, a la Escuela Provincial de Cerámica Rogelio Yrurtia, a los espacios culturales, a los Bachilleratos Populares, y a los cumpas de la Cooperativa de Educadores e Investigadores Populares (CEIP - Mar del Plata) gracias!! Todos estos espacios me han enseñado, formado y oxigenado mucho a lo largo de estos últimos años.

Al sostén de todo, al lugar en donde se gesta una semilla, a la familia!! A mis viejos (Luján y Oscar) por ser dos seres excepcionales, por apostar a que deje mi ciudad natal para estudiar, por confiar en mí, por dejarme ser, y sobre toda las cosas por estar siempre. A Leto -mi hermana- y a la Cato -la mejor abuela del mundo-, dos mujeres

increíbles! Gracias Cato por todos los pares de medias de lana tejidos para estos muestreos.

A la Música y a la Bici, dos compañeras elementales para seguir sonriendo, pensando, volando, creando, imaginando, concluyendo y aclarándome el día a día. Juntas son dinamita, gracias, gracias, gracias!

A *Car*, mi compañera, agradezco tu amor, tu luz, tu felicidad, tu tolerancia, tu contención, tus ganas, y todo lo que me das...vos mereces una parte de lo que hoy pude lograr y por eso te dedico este trabajo... **te amo!**

*“He vivido por la alegría, por la alegría he ido a combate  
y por la alegría muero. Que la tristeza nunca sea unida a mi nombre”*

(Julius Fučík)

# TABLA DE CONTENIDOS

	Página
<b>CAPÍTULO I</b>	
<b>Introducción General</b>	
<b>Introducción</b> .....	2
Objetivos de la tesis.....	5
Organización y estructura de la tesis.....	6
Referencias.....	7
<b>CAPÍTULO II</b>	
<b>Estrategias tróficas desarrolladas por un cleptoparásito ante hospedadores con tácticas de alimentación contrastantes</b>	
<b>Resumen</b> .....	11
<b>Introducción</b> .....	12
<b>Materiales y métodos</b> .....	14
Área de estudio.....	14
Observaciones de comportamiento.....	16
Presupuestos de tiempo y parámetros comportamentales.....	17
Caracterización de las presas.....	18
Modelado energético, balance costo-beneficio.....	21
Análisis estadístico.....	22
<b>Resultados</b> .....	23
Comportamiento del parásito en función de la especie hospedador.....	23
Tipo, tamaño y selectividad de presas cleptoparasitadas.....	24
Costos y beneficios en diferentes sistemas cleptoparásito-hospedador.....	28
<b>Discusión</b> .....	30
<b>Referencias</b> .....	35
<b>CAPÍTULO III</b>	
<b>Efecto del cleptoparasitismo sobre la estrategia trófica del hospedador</b>	
<b>Resumen</b> .....	41
<b>Introducción</b> .....	42
<b>Materiales y métodos</b> .....	44
Área de estudio.....	44
Observaciones de comportamiento.....	45
Presupuestos de tiempo y parámetros comportamentales.....	46
Caracterización de las presas.....	47
Análisis estadístico.....	48
<b>Resultados</b> .....	49
Características generales del sistema en estudio.....	49
Presupuestos de tiempo y parámetros comportamentales.....	52
Tipo, tamaño y tiempos de manipuleo de presas.....	53
<b>Discusión</b> .....	56
<b>Referencias</b> .....	61

## CAPÍTULO IV

### Factores que desencadenan el cleptoparasitismo interespecífico durante el periodo reproductivo en una colonia mixta de aves marinas

<b>Resumen</b> .....	66
<b>Introducción</b> .....	67
<b>Materiales y métodos</b> .....	69
Área de estudio.....	69
Observaciones de comportamiento y toma de datos.....	71
Caracterización de las presas .....	73
Análisis estadístico.....	76
<b>Resultados</b> .....	78
Características generales del sistema en estudio.....	78
Edad de los pichones vs. tipo de presa, tiempo de entrega y manipuleo, y ocurrencia de cleptoparasitismo.....	79
Dieta de gaviotines y presas cleptoparasitadas por gaviotas.....	80
Factores que afectan la ocurrencia del cleptoparasitismo.....	83
<b>Discusión</b> .....	87
<b>Referencias</b> .....	92

## CAPÍTULO V

### Cleptoparasitismo intraespecífico durante el periodo de cortejo reproductivo y su relación con la performance reproductiva de los parásitos

<b>Resumen</b> .....	97
<b>Introducción</b> .....	98
<b>Materiales y métodos</b> .....	101
Área de estudio.....	101
Observaciones de comportamiento y toma de datos.....	102
Análisis estadístico.....	106
<b>Resultados</b> .....	107
Características generales del sistema en estudio.....	107
Peso corporal y parámetros reproductivos en función de la condición comportamental.....	108
<b>Discusión</b> .....	111
<b>Referencias</b> .....	115

## CAPÍTULO VI

### Cleptoparasitismo intraespecífico en aves durante el periodo de cría: relación con el crecimiento de pichones y el éxito reproductivo

<b>Resumen</b> .....	121
<b>Introducción</b> .....	122
<b>Materiales y métodos</b> .....	124
Área de estudio.....	124
Observaciones de comportamiento y caracterización de los individuos.....	125
Caracterización de las presas.....	126
Tamaño de nidada, orden de eclosión, y sexo de los pichones.....	127

Peso de pichones y parámetros de crecimiento.....	128
Análisis estadístico.....	129
<b>Resultados</b> .....	132
<b>Discusión</b> .....	141
<b>Referencias</b> .....	146
CAPÍTULO VII	
<b>Conclusiones Generales</b>	
Preguntas por responder.....	153

## Introducción General



## INTRODUCCIÓN

El término "cleptoparasitismo" fue introducido por Rothschild y Clay (1952) para describir el robo deliberado por un animal de la comida capturada previamente por algún otro individuo. Este tipo de comportamiento fue también denominado "parasitismo alimentario" (Hopkins & Wiley 1972), "piratería" (Ashmole 1971, Nakamura 1972), y "comportamiento de robo" (Hulsman 1976). Aunque en un principio el término "cleptoparasitismo" fue utilizado para referirse al robo de alimento entre individuos de diferentes especies (*i.e.* cleptoparasitismo interespecífico), en la actualidad también es utilizado cuando el robo de alimento se realiza entre individuos de la misma especie (*i.e.* cleptoparasitismo intraespecífico).

El comportamiento de cleptoparasitismo ha sido registrado en diferentes grupos de animales, incluyendo invertebrados marinos (Iyengar 2004), insectos y arañas (Vollrath 1984, Martisova *et al.* 2009), peces (Grimm & Klinge 1996), reptiles (Cooper & Perez-Mellado 2003), aves (Brockmann & Barnard 1979) y mamíferos (Kruuk 1972, Brown *et al.* 2004). Sin embargo, las aves, y en especial las aves marinas, son el grupo donde este comportamiento se halla más ampliamente reportado en la bibliografía (*e.g.* Brockmann & Barnard 1979, Furness 1987).

En la actualidad el cleptoparasitismo está ampliamente reconocido como una importante estrategia alimentaria por medio de la cual muchos animales obtienen recursos limitantes (Giraldeau & Caraco 2000). El rol de este comportamiento comenzó a ser apreciado a fines de los 70's, cuando Brockmann y Barnard (1979) publicaron la primera revisión exhaustiva sobre cleptoparasitismo en aves. Esta influyente obra no sólo llamó la atención por las particularidades del comportamiento, sino que también sentó las bases para que se produzca un importante crecimiento en la literatura, abordando preguntas tales como dónde, cuándo y

cómo los animales utilizan esta estrategia alimentaria en la naturaleza (e.g. Gorman *et al.* 1998, Goss-Custard *et al.* 1998, Ruxton & Broom 1999). A pesar de este progreso, algunos interrogantes permanecen aun sin responder.

En su revisión, Brockmann y Barnard (1979) clasificaron a los cleptoparásitos como “especialistas” y “oportunistas”. Los cleptoparásitos especialistas poseen un conjunto de adaptaciones morfológicas, las cuales favorecen al desarrollo de un vuelo con alta velocidad y maniobrabilidad, y además obtienen una gran proporción de su alimento por medio de este comportamiento. Estos cleptoparásitos roban alimento únicamente a otras especies y son muy comunes dentro de las Familias Fregatidae (Fragatas) y Stercorariidae (Escúas, Salteadores). Por otro lado, cleptoparásitos oportunistas son aquellos que realizan este comportamiento de forma ocasional, sacando ventaja de determinadas situaciones y robando alimento generalmente cuando éste es visible en el pico del hospedador. El cleptoparasitismo oportunista se da tanto a nivel inter como intra-específico, y es muy común en la Familia Laridae (Gaviotas y Gaviotines).

Casi una década más tarde de la publicación de Brockmann y Barnard, Furness (1987) publicó una revisión sobre la importancia de este comportamiento dentro del grupo de las aves marinas. En esta revisión se hace hincapié en la eficiencia con que diferentes cleptoparásitos realizan su comportamiento (*i.e.* cantidad de ataques exitosos / total de ataques realizados), y en la proporción de la población de hospedadores que reciben ataques por parte estos cleptoparásitos. Los valores de eficiencia para los cleptoparásitos especialistas no se diferencian de los que presentan los oportunistas (promedios de 22 y 23%, respectivamente). Sin embargo, la proporción de hospedadores que reciben ataques de robo cuando los cleptoparásitos son especialistas (*ca.* <2%), es ampliamente inferior a la proporción de

hospedadores que reciben ataques cuando los cleptoparásitos son oportunistas (ca. 25%), lo cual ha sido vinculado al desarrollo en los primeros de una estrategia evolutivamente estable.

Dentro de la bibliografía publicada durante los 80' y 90', existe una cantidad importante de trabajos sobre los factores que afectan el cleptoparasitismo. Por ejemplo, se ha observado cómo la ocurrencia, frecuencia y/o el éxito de este comportamiento puede estar afectado por las condiciones ambientales (Hatch 1975, Altwegg 2003, Iyengar 2008), la relación entre el número de potenciales hospedadores y cleptoparásitos (Dunn 1973, Veen 1977), el tamaño del cleptoparásito en relación al del hospedador (Hulsman 1976), la cantidad de cleptoparásitos involucrados en una persecución (Hatch 1970, Hulsman 1976), la táctica utilizada por el cleptoparásito (Hulsman 1976), y la calidad nutricional de las presas en disputa (Hopkins & Wiley 1972, Dunn 1973, Leschack & Hepp 1995, Steele & Hockey *et al.* 1995, García *et al.* 2008).

Por otro lado, existen numerosos estudios donde se han reportado diferentes comportamientos de hospedadores para evitar o reducir el robo del alimento por parte de los cleptoparásitos. Este tipo de comportamientos pueden incluir ocultar la presa (*e.g.* intentando evitar que los cleptoparásitos perciban el manipuleo de la presa), huir con la presa (García 2005), agredir al cleptoparásito (Amat & Aguilera 1989), vigilancia (*e.g.* interrumpiendo la búsqueda de presas a intervalos periódicos) (Goss-Custard *et al.* 1999) o reducir los tiempos de manipuleo (*e.g.* disminuyendo el período de vulnerabilidad) (Khatchikian *et al.* 2002). También se ha observado, cómo los hospedadores en presencia de cleptoparásitos toman decisiones tales como seleccionar tallas de presas pequeñas y aumentar el esfuerzo al momento de alimentarse manteniendo constante la tasa de ingesta de presas (Amat & Aguilera 1989, García *et al.* 2008).

En los últimos años, el comportamiento de cleptoparasitismo ha recibido interés por parte de investigadores especializados en ecología del comportamiento. Como consecuencia, trabajos recientes han abordado el tema desde perspectivas novedosas como por ejemplo relacionando diferentes aspectos del cleptoparasitismo (*e.g.* ocurrencia y/o eficiencia) con la calidad parental (Shealer *et al.* 2005), los patrones de coloración (Arcos 2007), o el tamaño cerebral en grupos de aves donde se expresa este comportamiento (Morand-Ferron *et al.* 2007). En este contexto se ha desarrollado esta tesis, la cual mantiene como eje central al comportamiento de cleptoparasitismo practicado por diferentes especies de aves marinas como una estrategia de alimentación oportunista.

### ***Objetivos de la tesis:***

El objetivo principal de esta tesis es estudiar los costos y beneficios asociados al comportamiento de cleptoparasitismo como una estrategia trófica oportunista en aves. Los objetivos particulares son: (1) evaluar el efecto de la estrategia trófica del hospedador sobre el comportamiento del cleptoparásito, (2) analizar el efecto del cleptoparasitismo sobre las decisiones que toma el hospedador al momento de alimentarse, (3) comparar el efecto de la calidad de presa y condiciones ambientales sobre la ocurrencia de cleptoparasitismo, y (4) estudiar la relación entre el comportamiento de cleptoparasitismo y diferentes parámetros reproductivos.

### ***Organización y estructura de la tesis:***

Esta tesis está organizada en 7 capítulos. En el Capítulo I se realiza la introducción general sobre este trabajo, la cual fue señalada en los párrafos precedentes. En el Capítulo II, se estudia el comportamiento de cleptoparasitismo de una especie (*Chroicocephalus maculipennis*) sobre hospedadores con estrategias tróficas contrastantes (el Ostrero Común *Haematopus palliatus* y la Gallareta Ligas Rojas *Fulica armillata*). En el Capítulo III, se analiza el efecto del cleptoparasitismo sobre las decisiones que toma un hospedador al momento de alimentarse, utilizando como caso de estudio la asociación entre la Gaviota Capucho Café (*C. maculipennis*) y el Ostrero Común (*H. palliatus*). En el Capítulo IV, se analiza el efecto de variables ambientales y tróficas sobre la ocurrencia de cleptoparasitismo interespecífico durante el período reproductivo en una colonia mixta de aves marinas, teniendo a la Gaviota Cocinera (*L. dominicanus*) como cleptoparásito y a los Gaviotines Pico Amarillo (*Thalasseus sandvicensis eurygnatha*) y Real (*T. maximus*) como hospedadores. En los Capítulos V y VI se estudia el comportamiento de cleptoparasitismo intraespecífico en una colonia reproductiva monoespecífica de Gaviotín Golondrina (*Sterna hirundo*), analizando la relación entre este comportamiento y diferentes parámetros reproductivos durante el periodo de cortejo/prepuesta (capítulo V) y el periodo de cría de pichones (capítulo VI). Finalmente, en el Capítulo VII se condensan las principales conclusiones derivadas de las preguntas abordadas a lo largo del trabajo.

## REFERENCIAS

- Altwegg R (2003) Hungry predators render predator-avoidance behavior in tadpoles Ineffective. *Oikos* 100:311-316.
- Amat JA, Aguilera E (1989) Some behavioural responses of Little Egret and Black-tailed Godwit to reduces prey loses from kleptoparasites. *Ornis scandinavica* 20:234-236.
- Arcos JM (2007) Frequency-dependent morph differences in kleptoparasitic chase rate in the polymorphic Arctic Skua *Stercorarius parasiticus*. *Journal of Ornithology* 148:167-171.
- Ashmole NP (1971) Sea bird ecology and the marine environment. Pp 223-286. En: Farner DS, King JR (eds.). *Avian Biology*, Academic Press, New York.
- Brockmann HJ, Barnard CJ (1979) Kleptoparasitism in birds. *Animal Behavior* 27:487-414.
- Brown GR, Almond REA, van Bergen Y (2004) Begging, stealing, and offering: food transfer in nonhuman primates. *Advances in the Study of Behavior* 34:265-295.
- Cooper WE, Pérez-Mellado V (2003) Kleptoparasitism in the Balearic Lizard, *Podarcis lilfordi*. *Amphibia-Reptilia* 24:219-224.
- Dunn EK (1973) Robbing behavior of Roseate Terns. *Auk* 90:641-651.
- Furness RW (1987) Kleptoparasitism in seabirds. Pp 77-99. En: Croxal JP (ed.). *Seabirds, feeding biology and role in marine ecosystem*. Cambridge University Press. Cambridge.
- García GO (2005) Comportamiento trófico de *Fulica armillata* alimentándose de cangrejos grápsidos en Mar Chiquita. Tesis de Grado, Universidad Nacional de Mar del Plata, Mar del Plata, Argentina. 41p.
- García GO, Favero M, Mariano-Jelicich R (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.
- Giraldeau LA, CaracoT (2000) *Social Foraging Theory*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 376 p.
- Gorman ML, Mills MG, Raath JP, Speakman JR (1998) High hunting costs make African Wild Dogs vulnerable to kleptoparasitism by hyaenas. *Nature* 391:479-481.
- Goss-Custard JD, Cayford JT, Lea SEG (1998) The changing trade-off between food finding and food stealing in juvenile oystercatchers. *Animal Behavior* 55:745-760.

- Goss-Custard JD, Cayford JT, Lea SG (1999) Vigilance during food handling by oystercatchers *Haematopus ostralegus* reduces the chances of losing prey to kleptoparasites. *Ibis* 141:368-376.
- Grimm MP, Klinge M (1996) Pike and some aspects of its dependence on vegetation. Pp 125-126. En: Craig JF (ed.). Pike: Biology and exploitation. Chapman and Hall, New York.
- Hatch JJ (1970) Predation and piracy by gulls at a ternery in Maine. *Auk* 87:244-254.
- Hatch JJ (1975) Piracy by Laughing Gulls *Larus atricilla*: an example of the selfish group. *Ibis* 117:357-365.
- Hopkins CD, Wiley RH (1972) Food parasitism and competition in two terns. *Auk* 89:583-594.
- Hulsman K (1976) The robbing behaviour of terns and gulls. *Emu* 76:143-149.
- Iyengar EV (2004) Host-specific performance and host use in the kleptoparasitic marine snail *Trichotropis cancellata*. *Oecologia* 138:628-639.
- Iyengar EV (2008) Kleptoparasitic interactions throughout the animal kingdom and a re-evaluation, based on participant mobility, of the conditions promoting the evolution of kleptoparasitism. *Biological Journal of the Linnean Society* 93:745-762.
- Khatchikian CE, Favero M, Vassallo AI (2002) Kleptoparasitism by Brown-hooded Gull and Grey hooded Gull on the American Oystercatchers in Mar Chiquita coastal lagoon, Argentina. *Waterbirds* 25:137-141.
- Kruuk H (1972) The spotted hyena: a study of predation and social behaviour. University of Chicago Press, Chicago. 352 p.
- Leschack CR, Hepp GR (1995) Kleptoparasitism of American Coots by Gadwalls and its relationship to social dominance and food abundance. *Auk* 112:429-435.
- Martisoava M, Bilde T, Pekar S (2009) Sex-specific kleptoparasitic foraging in ant-eating spiders. *Animal Behavior* 78:1115-1118.
- Morand-Ferron J, Sol D, Lefebvre L (2007) Food-stealing in birds: brain or brawn? *Animal Behavior* 74:1725-1734.
- Nakamura K (1972) A Black-tailed Gull *Larus crassirostris* obtaining food in flight by piracy. *Tori* 21:303-308.
- Rothschild M, Clay T (1952) Fleas, Flukes and Cuckoos: a study of bird ectoparasites. Collins Son and Co. Ltd., London. 305 p.

- Ruxton GD, Broom M (1999) Evolution of kleptoparasitism as a war of attrition. *Journal of Evolutionary Biology* 12:755-759.
- Shealer DA, Spendelow JA, Harfield JS, Nisbet ICT (2005) The adaptive significance of stealing in a marine bird and its relationship to parental quality. *Behavioral Ecology* 16:371-376.
- Steele WK, Hockey PAR (1995) Factors influencing the rate and success of intraspecific kleptoparasitism among Kelp Gulls (*Larus dominicanus*). *Auk* 112:847-859.
- Veen J (1977) Functional and causal aspects of nest distribution in colonies of Sandwich Terns (*Sterna sandvicensis* Lath.). *Behaviour Supplement* 20:1-193.
- Vollrath F (1984) Kleptobiotic interactions in invertebrates. Pp 61-94. En: Barnard CJ (ed.). *Producers and scroungers: strategies of exploitation and parasitism*. Chapman & Hall, New York.

## Estrategias tróficas desarrolladas por un cleptoparásito ante hospedadores con tácticas de alimentación contrastantes



## RESUMEN

En este Capítulo se estudió el efecto de la estrategia trófica de un hospedador sobre el comportamiento expresado por un cleptoparásito. Los resultados presentados a lo largo de este estudio constituyen la primera información comparativa del cleptoparasitismo practicado por un cleptoparásito oportunista sobre hospedadores con estrategias tróficas contrastantes, aportando novedosa información a la existente sobre la asociación entre la Gaviota Capucho Café *Chroicocephalus maculipennis* y hospedadores como el Ostrero Común *Haematopus palliatus* y la Gallareta Ligas Rojas *Fulica armillata*. Los resultados evidenciaron la plasticidad en el comportamiento de la Gaviota Capucho Café en respuesta a estrategias tróficas contrastantes utilizadas por los diferentes hospedadores. Se observaron variaciones en las categorías de comportamientos representadas en los presupuestos de tiempo de las gaviotas, y en la eficiencia con que éstas llevaron a cabo sus eventos de cleptoparasitismo según la especie hospedadora a la que permanecían asociadas. El tipo de presa cleptoparasitada por las gaviotas difirió según la especie hospedadora; mientras que durante la asociación a ostreros la presa en disputa fue la navaja *Tagelus plebeius*, en la asociación con gallaretas la presa fue el cangrejo varúnido *Cyrtograpsus angulatus*. Los resultados demostraron que en el corto plazo el desarrollo de una estrategia de cleptoparasitismo con mayor demanda (con gallaretas como hospedadoras) estuvo compensada por la obtención de mayores retornos energéticos.

## INTRODUCCIÓN

Las gaviotas (Fam. Laridae) son aves marinas de hábitos alimentarios generalistas que pueden explorar diferentes hábitats y utilizar muy variadas tácticas de búsqueda y captura de alimento dependiendo del lugar y tipo de presa (Burger & Gochfeld 1996). En esta Familia, podemos encontrar desde especies con un alto grado de especialización como la Gaviota de Olrog, *Larus atlanticus* (Berón 2009), hasta especies con una dieta muy diversificada como la Gaviota Capucho Café, *Chroicocephalus maculipennis* (Ghys & Favero 2004). Dentro de un abanico de estrategias tróficas, muchas especies de gaviotas han sido reportadas realizando cleptoparasitismo durante algún momento del año, robando alimento a una gran diversidad de hospedadores (Brockmann & Barnard 1979, Furness 1987). Este grupo de aves son consideradas cleptoparásitos oportunistas, ya que aprovechan situaciones ocasionales, más allá de que algunas especies puedan mostrar asociaciones más estrechas a determinados hospedadores en algunas áreas o periodos del año.

La Gaviota Capucho Café es una especie endémica de Sudamérica; su rango de distribución va desde el Sudeste de Brasil y Uruguay hasta el Sur de Argentina y Chile (Burger & Gochfeld 1996). En Argentina esta especie posee una distribución muy amplia incluyendo no sólo la franja costera sino también áreas continentales (Escalante 1970). En la Provincia de Buenos Aires, y particularmente en la Reserva Mar Chiquita, se la encuentra todo el año y es considerada una especie residente que nidifica en humedales vecinos (Favero *et al.* 2001). La literatura disponible hasta la actualidad indica que esta especie posee un régimen alimentario variado, incluyendo presas vivas (insectos, crustáceos, moluscos y peces, entre otros), carroña,

restos antropogénicos y presas cleptoparasitadas (Escalante 1970, Khatchikian *et al.* 2002, Ghys & Favero 2004, García & Gómez Laich 2007, García *et al.* 2008).

Diferentes estudios en Mar Chiquita han reportado a la Gaviota Capucho Café cleptoparasitando al Ostrero Común, *Haematopus palliatus* (Martínez & Bachmann 1997, Khatchikian 2000, Khatchikian *et al.* 2002). Una de las causas de esta asociación está vinculada a que los ostreros, los cuales pueden clasificarse como depredadores especialistas, presentan adaptaciones morfológicas que les permiten acceder a presas bentónicas infaunales de difícil acceso para las gaviotas (Hockey 1980, Khatchikian *et al.* 2002). Esta asociación, gaviota-ostrero, ocurre frecuentemente durante la temporada invernal, momento en que los ostreros se alimentan de la almeja navaja *Tagelus plebeius*, un importante componente de la infauna bentónica que construye cuevas permanentes de hasta 50 cm de profundidad (Gutiérrez & Valero 2001). Otro de los hospedadores reportados para la Gaviota Capucho Café es la Gallareta Ligas Rojas, *Fulica armillata* (García 2005, García *et al.* 2008), un Rálido que durante la temporada invernal en Mar Chiquita, presenta una dieta compuesta (entre otros ítems) por cangrejos varúnicos obtenidos por medio de buceos cortos a profundidades de entre uno y dos metros (García 2005). Al igual que en el caso anteriormente referido, en este sistema también estamos en presencia de una asociación donde el hospedador se alimenta de una presa que no es de acceso fácil o directo para el cleptoparásito. Cabe aclarar que a diferencia de lo que ocurre en la asociación gaviota-ostrero, en el sistema gaviota-gallareta el ítem cleptoparasitado es una presa que ha sido referida como novedosa para la especie hospedadora, lo cual a su vez podría vincularse a la presencia de tácticas menos complejas para evadir eventos de cleptoparasitismo (García *et al.* 2008). En este contexto se puede apreciar que la Gaviota Capucho Café se asocia durante el periodo invernal a dos

hospedadores con tácticas alimentarias contrastantes, brindando una interesante oportunidad para estudiar las variaciones en el comportamiento trófico de un cleptoparásito ante hospedadores con características contrastantes en sus estrategias de alimentación.

Teniendo en cuenta lo detallado anteriormente, se hipotetiza que la estrategia y eficiencia de *Chroicocephalus maculipennis* como cleptoparásito son afectadas por el comportamiento trófico (*i.e.* táctica de captura de presas, tipo de presa en disputa, tiempo de manipuleo, entre otras) de la especie hospedadora. Las predicciones son: (1) el éxito de cleptoparasitismo y la tasa de robo de presas son mayores en el sistema gaviota-gallareta que en el sistema gaviota-ostrero, (2) los cleptoparásitos seleccionan presas de mayor tamaño independientemente de la especie hospedadora, (3) los presupuestos de tiempo del cleptoparásito difieren según la especie hospedadora, (4) el costo para *C. maculipennis* es mayor en la asociación gaviota-gallareta que en la asociación gaviota-ostrero, y (5) el beneficio neto para *C. maculipennis* es mayor en el sistema gaviota-gallareta que en el sistema gaviota-ostrero.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### *Área de estudio*

Este trabajo fue llevado a cabo en la Laguna Costera Mar Chiquita (37°46'S, 57°27'W), Reserva Mundial de la Biosfera y Reserva Provincial (Ley Provincial 12270), la cual se encuentra a 32 km al Noreste de la ciudad de Mar del Plata, Provincia de Buenos Aires.

Mar Chiquita ocupa un área de 46 km<sup>2</sup>, con una longitud de 25 km, y una profundidad máxima de 4,9 m (Fasano *et al.* 1982). Esta laguna posee una dinámica muy particular, dado que su conexión con el mar permite el ingreso de agua de elevada salinidad causando una

gran influencia en la dinámica física y biológica del área (Fasano *et al.* 1982). 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*, el macroinvertebrado bentónico dominante en ambientes estuarios del Atlántico Sudoccidental (Boschi 1964, Spivak *et al.* 1994) (ver Fig. 1). Además de *N. granulata*, otros organismos epibentónicos de importancia numérica en las planicies de marea son los cangrejos *Cyrtograpsus angulatus* y *Uca uruguayensis* (Boschi 1964, Spivak *et al.* 1994). Tanto *N. granulata* como *U. uruguayensis* dominan en el mesolitoral y construyen cuevas, mientras que *C. angulatus* domina en el infralitoral y se encuentra en playas de arena y limo desprotegida (Spivak *et al.* 1994). Las planicies de marea, por su parte, se caracterizan por una muy baja diversidad de especies macroinfaunales, de las cuales la almeja navaja *Tagelus plebeius*, y los poliquetos *Laeonereis acuta*, *Heteromastus similis*, *Neanthes succinea* y *Nephtys fluviatillis* son las especies numéricamente dominantes (Olivier *et al.* 1972, Botto *et al.* 1998, Gutiérrez *et al.* 2000) (Fig. 1).



**Figura 1.** Vista del área de estudio en la Reserva Mar Chiquita. Foto: G. García.

## ***Observaciones de comportamiento***

El comportamiento de cleptoparasitismo de *Chroicocephalus maculipennis* fue cuantificado por medio de observaciones focales ("*focal sampling*", ver Martín & Bateson 1993) sobre individuos de esta especie asociados a ostreros y gallaretas. Los muestreos se realizaron semanalmente entre los meses de abril y septiembre de los años 2004-2006 y 2006-2007, para los sistemas gaviota-gallareta y gaviota-ostrero, respectivamente. Se colectó un total de 107 muestras equivalentes a 17,1 horas de observación con una duración promedio de  $9,6 \pm 3,8$  minutos por muestra. Del total de observaciones focales, 67 fueron realizadas sobre gaviotas asociadas a ostreros (11 hs), y 40 sobre gaviotas asociadas a gallaretas (6 hs). Con el objetivo de comparar las presas cleptoparasitadas por las gaviotas con aquellas capturadas por el hospedador (como un indicador de presas disponibles para el cleptoparásito) se realizaron, de manera simultánea a las observaciones sobre individuos de *C. maculipennis*, observaciones puntuales sobre ostreros y gallaretas alimentándose en el área de estudio. Se observó un total de 674 capturas de cangrejos por gallaretas (158 observaciones focales equivalentes a 20,1 horas de observación con una duración promedio de  $8 \pm 4$  minutos por muestra) y 373 capturas de navajas por ostreros (146 observaciones focales equivalentes a 25 horas de observación con una duración promedio  $10,3 \pm 4,4$  minutos por muestra). Para la realización de cada observación focal, el observador permaneció en el sitio de muestreo al menos 30 minutos antes de comenzar la toma de datos para minimizar el disturbio causado por su propio desplazamiento. Se utilizaron binoculares (8X), telescopio monocular (20-60X) y las observaciones fueron grabadas en cinta y posteriormente transcritas en el laboratorio. La elección de los ejemplares durante los muestreos se realizó al azar dentro del grupo de

individuos que se encontraba alimentándose en ese momento. Las observaciones finalizaron al perder de vista al ejemplar o cuando este finalizó la actividad de alimentación. Se procuró mantener individualizados los ejemplares observados durante el mismo día de muestreo para evitar al máximo la pseudorreplicación de muestras.

### ***Presupuestos de tiempo y parámetros comportamentales***

Cada muestreo focal sobre individuos de *C. maculipennis* consistió en el registro de todos los eventos y estados observados (Martín & Bateson 1993). Las siguientes categorías de comportamientos empleadas por las gaviotas, cuando cleptoparasitaban a ostreros o gallaretas, fueron registradas durante las observaciones focales: "volando" (actividad de vuelo, incluyendo vuelos de desplazamientos, transporte de comida, y persecuciones aéreas), "nadando" (actividad de nado, incluyendo nados de desplazamientos, y transporte de comida), "caminando" (actividad de caminata, pudiendo incluir pequeñas detenciones no mayores al segundo), "parada" (sin actividad aparente, el ave se hallaba detenida), "confort" (acicalamiento y bañado), "interactuando" (comprende toda actividad en donde participen dos o más individuos como agresión, desplazamientos, etc.), "carroña" (exclusivamente comprende a la alimentación sobre valvas de navajas halladas por las gaviotas sobre el sedimento), y "manipuleo de presa" (comprende el tiempo empleado en el manipuleo de las presas cleptoparasitadas, excluye las actividades incluidas en la categoría de carroña). Además de todas estas variables comportamentales, durante cada observación focal, se registró la cantidad de intentos de robos exitosos y no exitosos realizados por el cleptoparásito, así como la cantidad, tipo y tamaño relativo (ver sección siguiente) de las presas cleptoparasitadas. Debido a limitaciones de la

metodología utilizada, no fue posible registrar el tamaño de las presas que las gaviotas intentaron robar sin éxito; solo pudo estimarse el tamaño de aquellas donde el evento de cleptoparasitismo fue exitoso.

Para cada observación focal se calcularon los siguientes parámetros: (1) *esfuerzo de cleptoparasitismo* (números de intentos de robo o ataques por minuto), (2) *éxito de cleptoparasitismo* (cantidad de ataques exitosos sobre cantidad de ataques totales), y (3) *tasa de ingesta de presas robadas* (número de presas cleptoparasitadas por minuto).

### ***Caracterización de las presas***

La totalidad de las presas registradas durante las observaciones focales fueron identificadas al menor nivel taxonómico posible. Para reducir el error en la determinación y caracterización de las presas, todas las observaciones fueron realizadas por el mismo observador. Dos tipos de presas cleptoparasitadas por *C. maculipennis* fueron identificadas: *Cyrtograpsus angulatus* (principalmente cuando las gaviotas se asociaron a gallaretas, Fig. 2) y *Tagelus plebeius* (únicamente cuando se asociaron a los ostreros). En el caso de *C. angulatus*, la talla fue estimada de acuerdo al tamaño relativo del cangrejo (ancho del caparazón, AC) respecto al largo del pico de la especie hospedadora (largo de pico promedio de 35mm en gallaretas y de 75 mm en ostreros; base de datos del Laboratorio de Vertebrados, UNMDP). El tamaño de los cangrejos se categorizó como sigue: clase 1:  $AC < 15\text{mm}$ , clase 2:  $15\text{mm} \leq AC < 25\text{mm}$ , clase 3:  $25\text{mm} \leq AC < 35\text{mm}$ , y clase 4:  $AC \geq 35\text{mm}$ . Cuando las gaviotas se asociaban a ostreros, las tallas de las navajas (*T. plebeius*) se estimaron de acuerdo al tamaño relativo de éstas (largo total, LT) con respecto al largo del pico de los ostreros: clase 1:  $LT \leq$

15mm, clase 2:  $15\text{mm} < LT \leq 30\text{mm}$ , clase 3:  $30\text{mm} < LT \leq 45\text{mm}$ , clase 4:  $45\text{mm} < LT \leq 60\text{mm}$ , y clase 5:  $60\text{mm} < LT \leq 75\text{mm}$ .

La biomasa de las presas fue estimada utilizando regresiones lineales ya existentes (Berón 2009, M.S. Addino datos no publicados). Estas regresiones fueron construidas a partir de individuos de *C. angulatus* y *T. plebeius* colectados, durante los años del presente estudio, en los parches de alimentación utilizados por los ostreros y las gallaretas. En el caso de los cangrejos, se utilizó una regresión entre peso húmedo digerible (gWW) y ancho de caparazón (AC), convirtiendo *a posteriori* el peso húmedo estimado en peso seco (Berón 2009). En el caso de las navajas, se utilizó una regresión que relaciona el largo de la valva (LT) con el peso seco digerible (M.S. Addino, datos no publicados). Los parámetros calculados y sus ajustes correspondientes son los siguientes:

$$C. \textit{angulatus}: gWW = 0,425 * e^{0,0997*AC} (R^2 = 0,88; N = 30); gDW = gWW * 0,30$$

$$T. \textit{plebeius}: gDW = 0,0224 * e^{0,0828*LT} (R^2 = 0,84; N = 65)$$

El contenido energético promedio de las presas fue obtenido de nuestra base de datos (20,6 KJ gDW<sup>-1</sup> para *C. angulatus* y 24,0 KJ gDW<sup>-1</sup> para *T. plebeius*, Laboratorio de Vertebrados, UNMDP). Se calculó el contenido energético de las presas (KJ presa<sup>-1</sup>) para cada clase de talla en particular multiplicando el peso seco promedio (gDW) de un individuo de una talla determinada por el contenido energético para cada tipo de presa (Tabla 1).



Figura 2. Individuo de *Fulica armillata* alimentándose de *Cyrtograpsus angulatus* en la Reserva Mar Chiquita, Buenos Aires. Foto: G. García.

Tabla 1. Valores centrales de tamaño, biomasa (gDW) y contenido energético (KJ presa<sup>-1</sup>) estimados para cangrejos (*Cyrtograpsus angulatus*) y navajas (*Tagelus plebeius*) pertenecientes a todas las clases de presas. Las categorías de presas para cangrejos son: "clase 1" (AC < 15mm), "2" (15mm ≤ AC < 25mm), "3" (25mm ≤ AC < 35mm), y "4" (AC ≥ 35mm); y para navajas son: "clase 1" (LT ≤ 15mm), "2" (15mm < LT ≤ 30mm), "3" (30mm < LT ≤ 45mm), "4" (45mm < LT ≤ 60mm), y "5" (60mm < LT ≤ 75mm).

	Categoría de presa (clase)				
	1	2	3	4	5
<b><i>Cyrtograpsus angulatus</i></b>					
AC medio (mm) <sup>1</sup>	7,50	20,00	30,00	40,00	–
Biomasa (gDW) <sup>2</sup>	0,04	0,20	0,73	2,74	–
Contenido energético (KJ cangrejo <sup>-1</sup> )	0,82	4,10	14,96	56,17	–
<b><i>Tagelus plebeius</i></b>					
LT medio (mm) <sup>1</sup>	7,50	22,50	35,50	52,50	67,50
Biomasa (gDW) <sup>2</sup>	0,04	0,09	0,24	0,63	1,64
Contenido energético (KJ navaja <sup>-1</sup> )	0,90	2,35	6,07	15,77	40,96

1. Valores mediana de tallas utilizadas para la estimación de la biomasa (gDW) de cada tamaño de presa en particular.

2. Sólo se consideran tejidos digeribles (i.e. músculos y vísceras) excluyendo exoesqueletos en *C. angulatus* y valvas en *T. plebeius*.

### **Modelado energético, balance costo-beneficio**

Para determinar el balance costo-beneficio ante distintos hospedadores se estimó la ingesta y el costo energético para *C. maculipennis* en ambos sistemas de estudio (gaviota-ostrero, gaviota-gallareta). La ingesta de las gaviotas se estimó a través del contenido de energía de las presas cleptoparasitadas durante cada observación focal (Tabla 1), y se expresó en kilojoules ingeridos por unidad de tiempo ( $\text{Kj min}^{-1}$ ). En aquellas observaciones donde el tamaño de una de las presas no pudo ser estimado, se le otorgó a ese ítem un tamaño modal en base al del resto de las presas cleptoparasitadas durante la misma observación focal. En las situaciones donde la gaviota se alimentó de restos presas dejados sobre el sedimento por los ostreros (*i.e.* actividad de carroña), se le atribuyó al resto presa de navaja una biomasa correspondiente al 10% de su biomasa total. Por otro lado, se realizó una estimación del costo energético asociado a los comportamientos manifestados por los individuos durante cada observación focal, sobre la base de la tasa metabólica basal (TMB), es decir la energía utilizada por un individuo en completo reposo, sin actividad digestiva, en un ambiente térmico neutral. Se estimó para *C. maculipennis* una TMB de  $225,08 \text{ KJd}^{-1}$  sobre la base de la ecuación alométrica propuesta por Schreiber y Burger (2001) para Charadriiformes:

$$\text{TMB (KJ d}^{-1}\text{)} = 2.149 \text{ M}^{0,804} \quad (\text{R}^2 = 0,842)$$

Una vez estimada la TMB para la especie se calculó el costo energético de las gaviotas para cada observación focal (*i.e.* tasa metabólica a campo), tomando como referencia los presupuestos de tiempo de las gaviotas estimados a partir de las observaciones de

comportamiento y los factores de conversión para cada tipo de actividad siguiendo una metodología ampliamente referida en la literatura ornitológica (Burger 1981, Mugaas & King 1981, Goldstein 1988, Favero 1998, McKinney & McWilliams 2005). Estos factores de conversión fueron: "volando" = 11 x TMB (Mugaas & King 1981), "nadando" = 4 x TMB (Goldstein 1988), "parada" = 1.5 x TMB (King 1974, Burger 1981), "caminando" = 2 x TMB (Mugaas & King 1981), "confort" = 2 x TMB (Burger 1981), "interactuando" = 4 x TMB (Burger 1981), y "manipuleo de presas" = 2 x TMB (Wooley & Owen 1978). Consecuentemente, se obtuvieron estimaciones del costo energético por observación focal para los cleptoparásitos, valores que fueron posteriormente convertidos a costo por unidad de tiempo ( $\text{KJ min}^{-1}$ )

### ***Análisis estadístico***

Para analizar los parámetros comportamentales (*i.e.* esfuerzo de cleptoparasitismo, éxito de cleptoparasitismo, y tasa de captura de presas) en función de la especie hospedadora se utilizaron test U de Mann-Whitney (Zar 1999).

Para analizar el grado de selección de tallas de cangrejos y navajas parasitadas, se comparó la distribución de tallas capturadas por los hospedadores con la distribución de tallas robadas por las gaviotas. Para esto se utilizó el índice de selectividad de Ivlev (Ivlev 1961) e intervalos de confianza de Bonferroni (Neu *et al.* 1974, Byers *et al.* 1984):

$$Ivlev = (ri - pi) / (ri + pi)$$

donde  $r_i$  es la proporción con que las gaviotas cleptoparasitaron cada ítem, y  $p_i$  es la proporción de cada ítem en la dieta del hospedador (*i.e.* disponibles para las gaviotas). Los valores del índice de Ivlev presentan un rango que va desde -1 (evita por completo) a +1 (selecciona por completo). Si el intervalo de confianza construido para la proporción observada de un ítem en la dieta de la gaviota incluyó la proporción esperada de consumo, se consideró que dicho ítem no fue seleccionado (*i.e.* consumo proporcional a la oferta ambiental), mientras que lo contrario indicó que el ítem fue seleccionado en forma positiva o negativa, según lo indique el índice de Ivlev.

Las comparaciones de los presupuestos de tiempo entre los distintos sistemas cleptoparásito-hospedador fueron analizadas por medio de Modelos Lineales Generalizados (GLM) con estructura de error binomial y función de enlace "*logit*" (Crawley 2007). El efecto de la especie hospedadora sobre el balance costo-beneficio de la asociación cleptoparásito-hospedador fue analizado por medio de la realización de test U de Mann-Whitney (Zar 1999).

## RESULTADOS

### *Comportamiento del parásito en función de la especie hospedador*

Se registraron 273 intentos de cleptoparasitismo sobre el Ostrero Común y 134 intentos sobre la Gallareta Ligas Rojas. Tanto en el sistema gaviota-ostrero como en el sistema gaviota-gallareta los eventos de cleptoparasitismo se caracterizaron por ser generalmente de individuo a individuo (un cleptoparásito asociado a un hospedador). Los ostreros se alimentaron de forma individual u ocasionalmente en grupos de hasta ocho individuos. Sin embargo, las gallaretas se

alimentaron grupalmente, constituyendo grupos de hasta 70 individuos los cuales llegaron a tener más de 20 gaviotas asociadas.

En términos generales, el esfuerzo de cleptoparasitismo no difirió de forma significativa cuando *C. maculipennis* se asoció a ostreros ( $0,42 \pm 0,27$  ataques  $\text{min}^{-1}$ ,  $n = 58$ ) o gallaretas ( $0,41 \pm 0,23$  ataques  $\text{min}^{-1}$ ,  $n = 36$ ) (Mann-Whitney  $U = 1030$ ;  $g_l = 93$ ;  $P > 0,05$ ). Sin embargo, el éxito de dicho comportamiento fue menor cuando el hospedador fue el ostrero ( $0,45 \pm 0,31$ ;  $n = 58$ ), que cuando fue la gallareta ( $0,57 \pm 0,32$ ;  $n = 36$ ) ( $U = 770$ ;  $g_l = 93$ ;  $P = 0,03$ ). Aunque los valores de la tasa de ingesta de presas robadas fueron superiores en el sistema gaviota-gallareta, no se encontraron diferencias estadísticas significativas con el sistema gaviota-ostrero (tasa de ingesta  $_{\text{gaviota-ostrero}}$ :  $0,19 \pm 0,17$  presas  $\text{m}^{-1}$ ; tasa de ingesta  $_{\text{gaviota-gallareta}}$ :  $0,25 \pm 0,17$  presas  $\text{m}^{-1}$ ;  $U = 830$ ;  $g_l = 93$ ;  $P = 0,09$ ).

### ***Tipo, tamaño y selectividad de presas cleptoparasitadas***

Durante las observaciones focales en el sistema gaviota-ostrero se pudo identificar la especie de presa cleptoparasitada en la totalidad de los eventos exitosos ( $n = 125$ ). El 97% de las presas robadas fueron clasificadas como la navaja *Tagelus plebeius*, y el 3 % restante como el cangrejo varúnido *C. angulatus*. Con respecto a los tamaños de las navajas cleptoparasitadas, se registró el tamaño en el 84% de los eventos. Las gaviotas robaron navajas de tallas 2, 3 y 4 (Fig. 2A); y en el caso de los cangrejos, la totalidad de las presas ( $n = 4$ ) pertenecieron a la clase 4. Cuando se comparó la distribución de las tallas de navajas robadas con las disponibles (*i.e.* en la dieta del ostrero), se observó que las gaviotas seleccionaron positivamente presas pertenecientes a la clase 4 (Tabla 2). Las navajas

pertenecientes a las tallas 2, 3 y 5 fueron parasitadas en menor proporción a la esperada aunque sólo en las dos últimas de manera significativa (Tabla 2; Fig. 2B). La selectividad de la talla 1 no fue analizada debido a la baja representatividad de éstas en la dieta del hospedador.

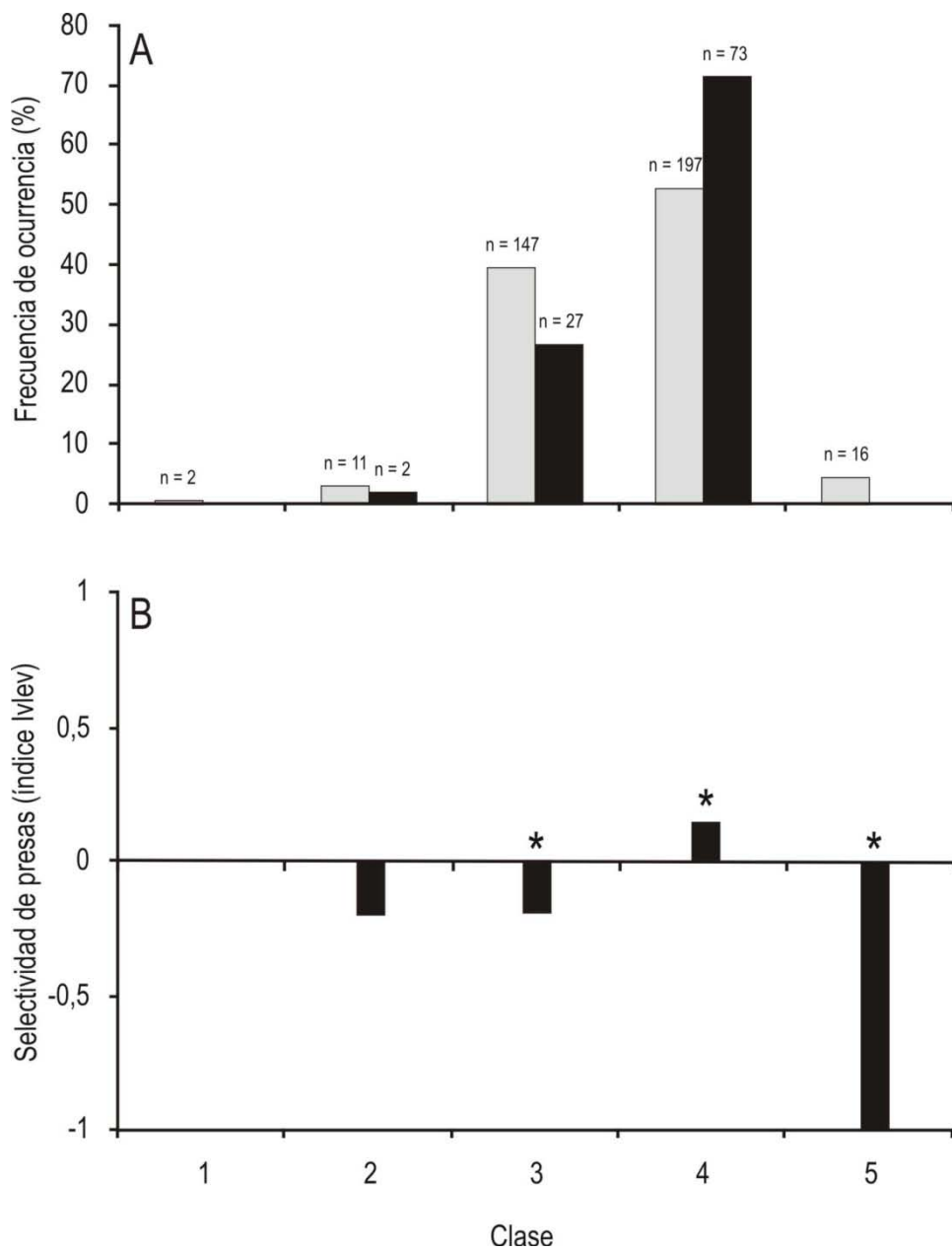
Cuando las gaviotas se asociaron a gallaretas se identificó el total de las presas robadas (*C. angulatus*, n = 83). Con respecto a los tamaños de presas robadas, se determinó el tamaño en el 57% de las mismas. Las gaviotas cleptoparasitaron cangrejos pertenecientes a las categorías 2, 3 y 4 (Fig. 3A). Del mismo modo que en el sistema anterior, cuando se compararon las tallas robadas con las tallas capturadas por el hospedador se observó que las gaviotas seleccionaron presas de mayor tamaño. Los valores del índice de Ivlev fueron significativamente positivos para cangrejos de clases 3 y 4, y negativos para la clase 2 (Tabla 2, Fig. 3B).

**Tabla 2.** Selección de tallas de presa por parte de *Chroicocephalus maculipennis* durante la asociación a ostreros (cleptoparasitando *T. plebeius*) y gallaretas (cleptoparasitando *C. angulatus*), analizada mediante el índice de Ivlev e intervalos de confianza de Bonferroni. La proporción esperada de un ítem consumido por el hospedador (P esp) se comparó con la proporción observada de los ítems cleptoparasitados por las gaviotas (P obs). Los asteriscos indican diferencias significativas (P < 0,05). El valor de índice de Ivlev indica la dirección y magnitud de la selección (+) o evitamiento (-) de presas.

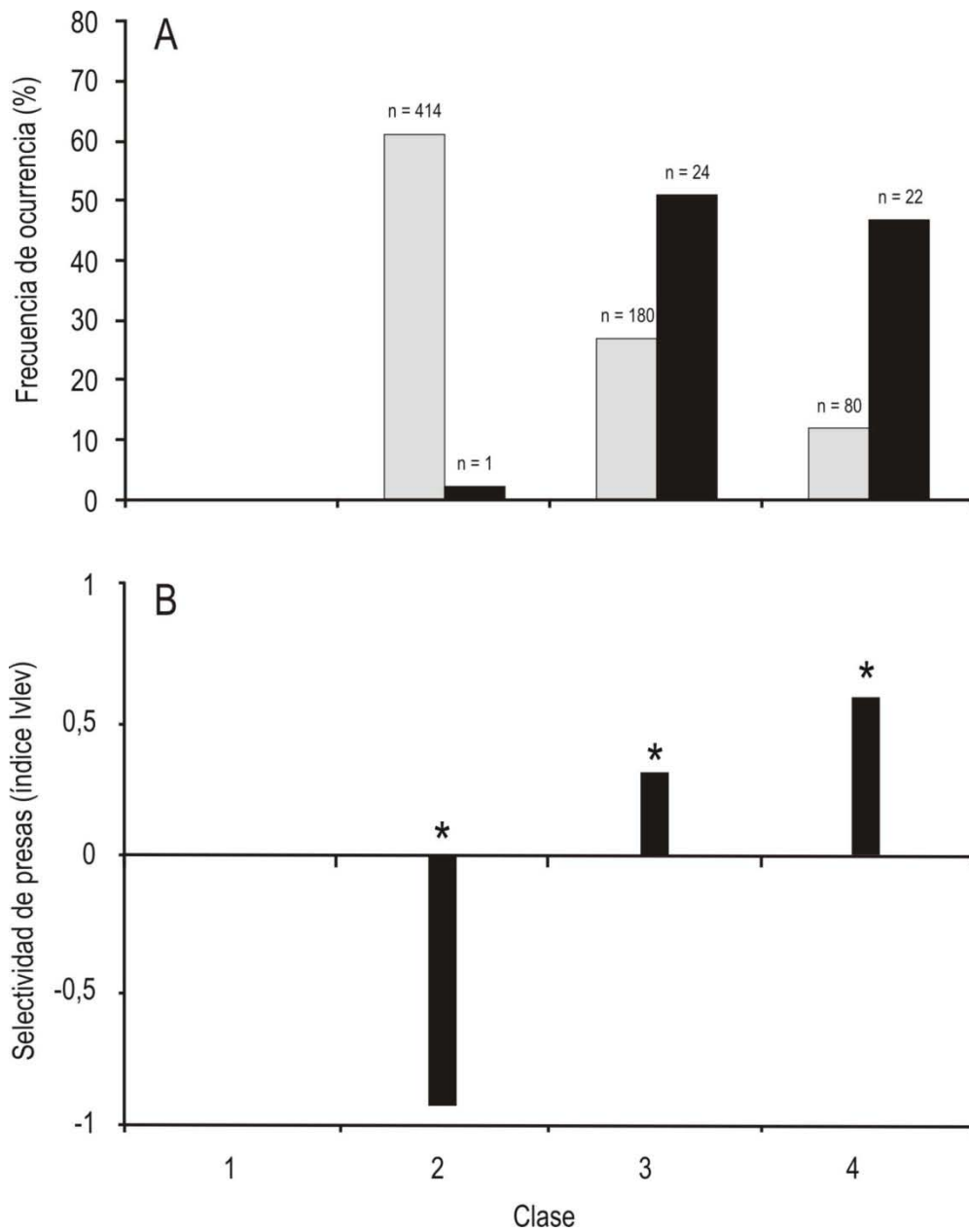
Tipo de presa	Talla de presa	P obs	P esp	Intervalo Bonferroni		Ivlev
				inferior	superior	
<i>Cyrtograpsus angulatus</i> <sup>1</sup>	2	0,02	0,61	-0,03	0,07 *	-0,93
	3	0,51	0,27	0,33	0,69 *	0,31
	4	0,47	0,12	0,29	0,65 *	0,59
<i>Tagelus plebeius</i> <sup>2</sup>	2	0,02	0,03	-0,02	0,06	-0,20
	3	0,27	0,39	0,15	0,38 *	-0,20
	4	0,72	0,53	0,60	0,83 *	0,15
	5	0,00	0,04	0,00	0,00 *	-1,00

1. La selectividad en la talla 1 de *C. angulatus* no fue analizada debido a la ausencia de la misma en la dieta de las gallaretas.

2. La selectividad en la talla 1 de *T. plebeius* no fue analizada debido a la ausencia de la misma en la dieta de los ostreros.



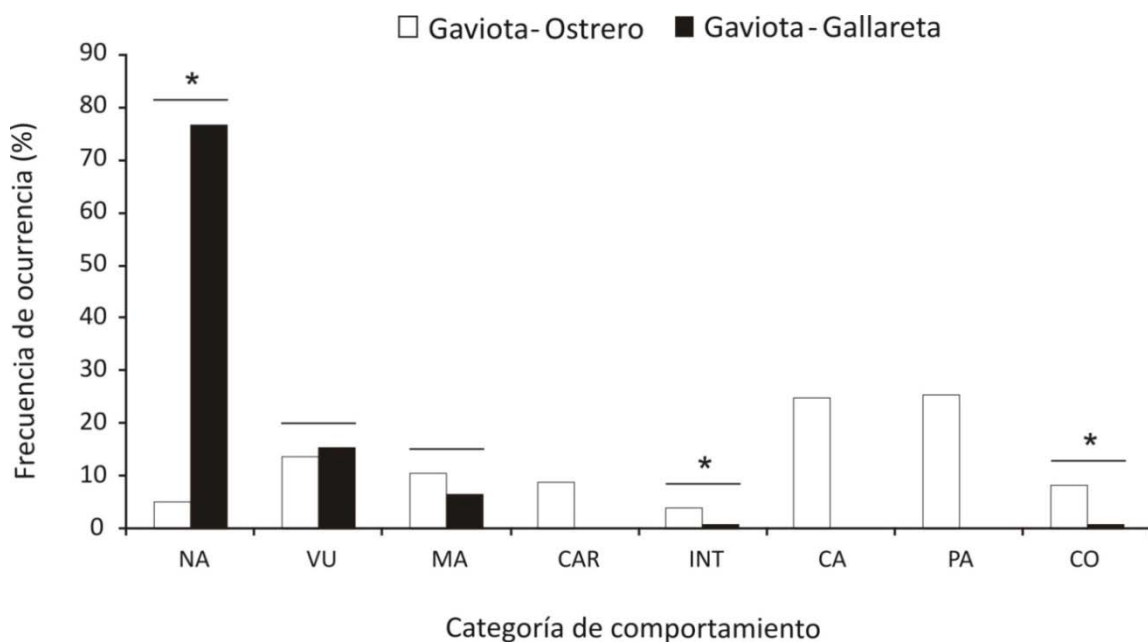
**Figura 2.** (A) Distribución de la ocurrencia de las diferentes tallas de navajas *T. plebeius* en la dieta del Ostrero Común *H. palliatus* (barras grises) y cleptoparasitadas por la Gaviota Capucho Café *C. maculipennis* (barras negras), (B) índice de Ivlev mostrando selectividad. La significancia estadística a partir de los intervalos de confianza de Bonferroni es mostrada con un asterisco ( $p < 0,05$ ). En la clase 1 la selectividad no fue analizada debido a la baja representatividad de estas presas en la dieta del hospedador.



**Figura 3.** (A) Distribución de la ocurrencia de las diferentes tallas de cangrejos *Cyrtograpsus angulatus* en la dieta de la Gallareta Ligas Rojas *F. armillata* (barras grises) y cleptoparasitadas por la Gaviota Capucho Café *C. maculipennis* (barras negras), (B) índice de Ivlev mostrando selectividad. La significancia estadística a partir de los intervalos de confianza de Bonferroni es mostrada con un asterisco ( $p < 0,05$ ). La selectividad en la talla 1 no fue analizada debido a la ausencia de la misma en la dieta del hospedador.

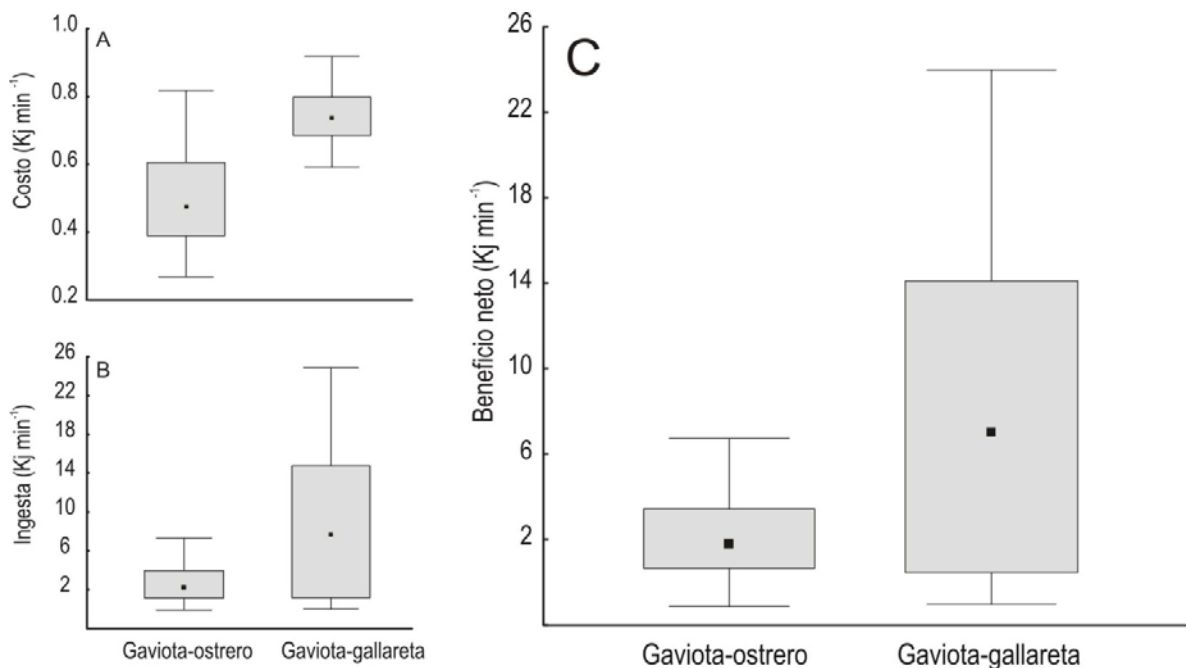
## Costos y beneficios en diferentes sistemas cleptoparásito-hospedador

Las comparaciones de los presupuestos de tiempo entre los distintos sistemas cleptoparásito-hospedador presentaron diferencias significativas para las categorías "nadando" (GLM,  $t = -14,86$ ;  $P < 0,001$ ), "confort" ( $t = 3,20$ ;  $P < 0,01$ ), e "interactuando" ( $t = 2,07$ ;  $P < 0,05$ ). En la actividad "vuelo" ( $t = -5,21$ ;  $P = 0,60$ ) y "manipuleo de presa" ( $t = 1,71$ ;  $P = 0,08$ ) no se encontraron diferencias significativas (Fig. 5). Cabe mencionar que actividades como "caminando", "parada", y "carroña" sólo estuvieron representadas en el sistema gaviota-ostrero.



**Figura 5.** Presupuestos de tiempo de *Chroicocephalus maculipennis* asociado a diferentes hospedadores (*gaviota-ostrero*, *gaviota-gallareta*). Las categorías de comportamiento registradas fueron las siguientes: NA = nado, VU = vuelo, MA = manipuleo de presa, CAR = consumo de carroña, INT = interactuando con el hospedador, CA = camina, PA = parada y CO = comportamiento de confort. Los asteriscos asociados a las líneas horizontales sobre las columnas indican diferencias significativas ( $P < 0,05$ ).

El costo energético estimado para las gaviotas mientras permanecían asociadas a gallaretas ( $0,77 \pm 0,12 \text{ KJ min}^{-1}$ ,  $n = 40$ ) fue 1,5 veces mayor que cuando éstas se asociaron a ostreros ( $0,51 \pm 0,17 \text{ KJ min}^{-1}$ ,  $n = 63$ ) (Mann-Whitney  $U = 240$ ;  $gl = 102$ ;  $P < 0,001$ ; Fig. 6A). Sin embargo, este mayor costo se vió ampliamente compensado por una ingesta tres veces mayor en la asociación a gallaretas ( $8,70 \pm 7,90 \text{ KJ min}^{-1}$ ,  $n = 19$ ) comparada con la asociación a ostreros ( $2,94 \pm 2,36 \text{ min}^{-1}$ ,  $n = 63$ ) ( $U = 391$ ;  $gl = 81$ ;  $P < 0,02$ ; Fig. 6B). La comparación de los valores de beneficios netos obtenidos para cada sistema parásito-hospedador mostró valores aproximadamente 3,5 veces mayores en la asociación gaviota-gallareta ( $7,96 \pm 7,91 \text{ KJ min}^{-1}$ ,  $n = 19$ ) comparada con la asociación gaviota-ostrero ( $2,43 \pm 2,36 \text{ KJ min}^{-1}$ ,  $n = 63$ ), ( $U = 397$ ;  $gl = 81$ ;  $P < 0,02$ ; Fig. 6C).



**Figura 6.** Comparación de costo (A), ingesta (B) y beneficio neto (C) de *Chroicocephalus maculipennis* asociados a diferentes hospedadores (*gaviota-ostrero*, *gaviota-gallareta*). 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.

## DISCUSIÓN

Los resultados presentados en este capítulo constituyen la primera información comparativa del cleptoparasitismo practicado por un cleptoparásito oportunista sobre hospedadores con estrategias tróficas contrastantes, aportando novedosa información a la existente sobre la asociación entre la Gaviota Capucho Café y hospedadores como el Ostrero Común y la Gallareta Ligas Rojas (Bachmann 1995, Martínez & Bachmann 1997, Khatchikian 2000, Khatchikian *et al.* 2002, García 2005, García *et al.* 2008).

Los valores de esfuerzo de cleptoparasitismo estimados para las gaviotas no difirieron significativamente en función de la especie hospedadora. Sin embargo, la eficiencia con que éstas realizaron sus ataques fue mayor cuando los hospedadores fueron gallaretas que cuando fueron ostreros. Estos valores de eficiencia estuvieron alineados con aquellos reportados en estudios previos, para los mismos sistemas de estudio (Khatchikian 2000, García 2005), superando ampliamente a los valores de eficiencia del orden del 23% para cleptoparásitos oportunistas presentados en la revisión de Furness (1987). Como consecuencia de las diferencias en eficiencia, se observó una tasa de robo de presas mayor cuando las gaviotas permanecieron asociadas a gallaretas que cuando se asociaron a ostreros, resultado que confirma la primera predicción. Esta diferencia en la eficiencia del cleptoparasitismo, podría estar en parte vinculada a variaciones en: (1) los mecanismos de defensa utilizados por distintos hospedadores, (2) el grado de agresividad con que los cleptoparásitos realizan sus ataques ante distintos hospedadores, (3) la eficiencia con que los hospedadores manipulan presas con importantes diferencias en forma y motilidad como cangrejos y navajas, o (4) a una combinación de las anteriores. Con respecto a estos puntos, cabe mencionar que la asociación

gaviota-gallareta ha sido recientemente observada en Mar Chiquita (a principios del 2000). Esta asociación fue registrada al mismo tiempo en que se registró la incorporación por las gallaretas de un nuevo ítem alimenticio, el cangrejo varúnido *C. angulatus*, por lo que podría especularse una mayor vulnerabilidad de las gallaretas al cleptoparasitismo al tratarse de una presa y estrategia trófica relativamente novedosa (García 2005, García et al 2008), en comparación con los ostreros (Martínez & Bachmann 1997). En lo que respecta a las tácticas de defensa utilizadas por los hospedadores, cabe mencionar que las gallaretas sólo utilizan la huida (en superficie o con buceos) como táctica de evasión (García 2005), mientras que los ostreros desarrollan tácticas más complejas como el ocultamiento de la presa, la agresión a los cleptoparásitos, y la vocalización (Khatchikian 2000). Finalmente se debe considerar la modalidad del cleptoparasitismo en cuanto a su comportamiento social o individual; los eventos de cleptoparasitismo en el sistema gaviota-ostrero se caracterizaron por ser de forma individual (un cleptoparásito asociado a un hospedador), lo cual estuvo en línea con lo indicado en la literatura para el área de estudio (Khatchikian *et al.* 2002). Sin embargo, en el sistema gaviota-gallareta, el comportamiento trófico de hospedadores y cleptoparásitos fue social, con hasta varias decenas de ambos grupos asociados. Consecuentemente, se especula con la existencia de mecanismos sociales que puedan afectar el comportamiento tanto de parásitos como de hospedadores y en última instancia las eficiencias estimadas. Todos estos temas han originado nuevas preguntas que merecerán la atención en futuros trabajos.

El tipo de presa cleptoparasitada por las gaviotas difirió según la especie hospedadora. Durante la asociación a ostreros la presa en disputa fue la navaja *Tagelus plebeius*, mientras que en la asociación con gallaretas fue el cangrejo varúnido *Cyrtograpsus angulatus*. Según estudios previos sobre la ecología alimentaria de ostreros y gallaretas, las navajas y cangrejos

respectivamente son los principales ítems en la dieta de los hospedadores durante el periodo invernal (Bachmann 1995, García 2005), presas que además no se encuentran disponibles para las gaviotas. Con respecto a la distribución de las tallas de presas cleptoparasitadas por las gaviotas, se encontró una mayor ocurrencia en el robo de presas grandes, indicando una fuerte selección de este tipo de tallas (en línea con la segunda predicción). Durante la asociación con ostreros, las gaviotas seleccionaron navajas pertenecientes a la clase 4 y evitaron o comieron en igual proporción que lo disponible las tallas restantes. En cuanto al aparente evitamiento (selección negativa) de las navajas de talla 5, debe mencionarse que este resultado podría ser: (1) un artefacto del bajo número de muestras y la escasa representatividad de esta talla de presa en la dieta del hospedador, o (2) el hecho de que estas presas muy grandes sean capturadas en bajas proporciones por ostreros muy experimentados y particularmente eficientes en la defensa de sus presas. Este último punto estaría en línea con estudios previos realizados en ostreros donde se han encontrado variaciones a nivel individual en comportamientos agonísticos (*i.e.* defensa ante ataques de cleptoparasitismo) y tipos de presas consumidas, los cuales estarían relacionados con la experiencia de los individuo (Goss-Custard *et al.* 1982, Goss-Custard & Sutherland 1984, Goss-Custard & Durell 1988). En la asociación gaviota-gallareta el patrón de selección de presas grandes fue más evidente, en términos relativos, que en la asociación con ostreros (Fig. 4A). El evitamiento (selección negativa) observado en presas pertenecientes a la clase 2 podría estar relacionado con los cortos tiempos de manipuleo que las gallaretas emplean para procesar este tipo de presa (ver García *et al.* 2008). En términos generales, el patrón de presas robadas por las gaviotas, en ambos sistemas de estudio, podría ser explicado en parte a la relación existente entre el tamaño de la presa, el tiempo de manipuleo y el contenido energético de las mismas.

Numerosos trabajos han reportado la preferencia de los cleptoparásitos a robar presas conspicuas, de mayor retorno energético y/o tamaño (Hopkins & Wiley 1972, Brockman & Barnard 1979, Hulsman 1984, Amat 1990, Hockey & Steele 1990, Lekuona 1999, García *et al.* 2008). Las presas de tallas grandes, necesitan más tiempo para ser consumidas por los hospedadores quedando mayor tiempo expuestas al cleptoparásito y además proporcionan mayores beneficios energéticos (ver Brockmann & Barnard 1979, Amat 1990, García *et al.* 2008).

Con respecto a los presupuestos de tiempo empleados por las gaviotas en los diferentes sistemas cleptoparásito-hospedador podría caracterizarse a la relación con los ostreros como una asociación más "estática". Las diferencias en los diferentes aspectos del comportamiento de cleptoparasitismo practicado por las gaviotas en función de la especie hospedadora pueden ser en gran parte atribuidas a las diferencias en el comportamiento de alimentación del hospedador. En el sitio de estudio, los ostreros se alimentaron caminando a lo largo de la línea de costa y explorando la infauna de los fondos blandos. Es por esto que en el sistema gaviota-ostrero las categorías "parada" y "caminando" están representadas. Otra actividad representada en las gaviotas asociadas a ostreros tiene estrecha relación con el aprovechamiento de carroña constituída por restos de partes blandas no consumidas por los hospedadores, los cuales fueron aprovechados secundariamente por las gaviotas (en algunos casos puede haberse tratado de presas perdidas en intentos previos de cleptoparasitismo). Aunque sin duda la cantidad de alimento ingerido en estos casos es en general muy bajo, cabe tener en cuenta que se trata de una ingesta adicional con un mínimo costo de obtención y sin representar riesgos de lesiones. En este sistema la alimentación de carroña se presenta como una estrategia típicamente ocasional y oportunista. En contraste con la estrategia alimentaria

de los ostreros, las gallaretas se alimentan nadando e identificando presas por medio de buceos cortos (García 2005). Es por esto, que el comportamiento de las gaviotas al asociarse a gallaretas tuvo características de un comportamiento más "dinámico". Los resultados mostrados en relación a los presupuestos de tiempo están en línea con la tercera predicción.

La estimación del balance costo-beneficio para ambos sistemas de estudio mostró que en términos de costos, el comportamiento de cleptoparasitismo de las gaviotas demandó más energía cuando los hospedadores fueron las gallaretas, corroborando así la cuarta predicción. Sin embargo, estos mayores costos se vieron ampliamente contrarrestados al observarse el patrón inverso en la estimación de ingesta. Sobre la base de lo expuesto, se deduce claramente que el beneficio energético neto para las gaviotas cleptoparasitando gallaretas fue ampliamente superior en comparación al cleptoparasitismo sobre ostreros (en línea con la quinta predicción). Esta diferencia puede ser explicada por la conjunción de (1) los mayores valores de éxito en los eventos de cleptoparasitismo observados sobre las gallaretas, y (2) los mayores valores de retorno energético por presa (ver Tabla 1) que presentan los cangrejos en comparación con las navajas.

Los resultados presentados en este trabajo muestran que los cleptoparásitos adaptan su comportamiento en respuesta a diferentes estrategias tróficas utilizadas por distintos hospedadores. En este trabajo se observaron variaciones en las categorías de comportamientos representadas en los presupuestos de tiempo de las gaviotas, y en la eficiencia (*i.e.* éxito de cleptoparasitismo, tasa de robo presas, y beneficio neto) con que éstas llevaron a cabo sus eventos de cleptoparasitismo según la especie hospedadora a la que permanecían asociadas. En consecuencia, la asociación gaviota-gallareta resulta más beneficiosa que la asociación gaviota-ostrero, al menos en el corto plazo ya que este trabajo

muestra los beneficios del cleptoparasitismo de manera instantánea (esto es en una escala temporal menor a un ciclo de alimentación). Al considerar potenciales costos y beneficios de este comportamiento a una escala temporal más amplia, cabe mencionar que mientras los ostreros fueron (aunque en bajos números) regularmente frecuentes en intermareales del área de estudio, las gallaretas fueron esporádicamente (y en mayor abundancia) observadas alimentándose de cangrejos. Esta diferencia en la predecibilidad de ambos recursos podría por un lado ser la causa de las mayores abundancias de gaviotas asociadas a gallaretas (en aquellas ocasiones en las que están disponibles alimentándose de cangrejos), pero también ser la causa de que en el largo plazo los ostreros resulten ser más convenientes al ser predecibles en espacio y tiempo. Estos interrogantes vinculados a los costos y beneficios a largo plazo merecen ser abordados y requieren de muestreos específicos.

## REFERENCIAS

- Amat JA (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 Grado, Universidad Nacional de Mar del Plata, Mar del Plata, Argentina. 36 p.
- Berón MP (2009) Ecología trófica de la Gaviota de Olrog (*Larus atlanticus*) en ambientes naturales y antropizados del Este y Sudeste Bonaerense. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata, Mar del Plata, Argentina. 128 p.
- Boschi EE (1964) Los Crustáceos Decápodos Brachyura del litoral bonaerense (R. Argentina). *Boletín del Instituto de Biología Marina Mar del Plata* 6:1-99.

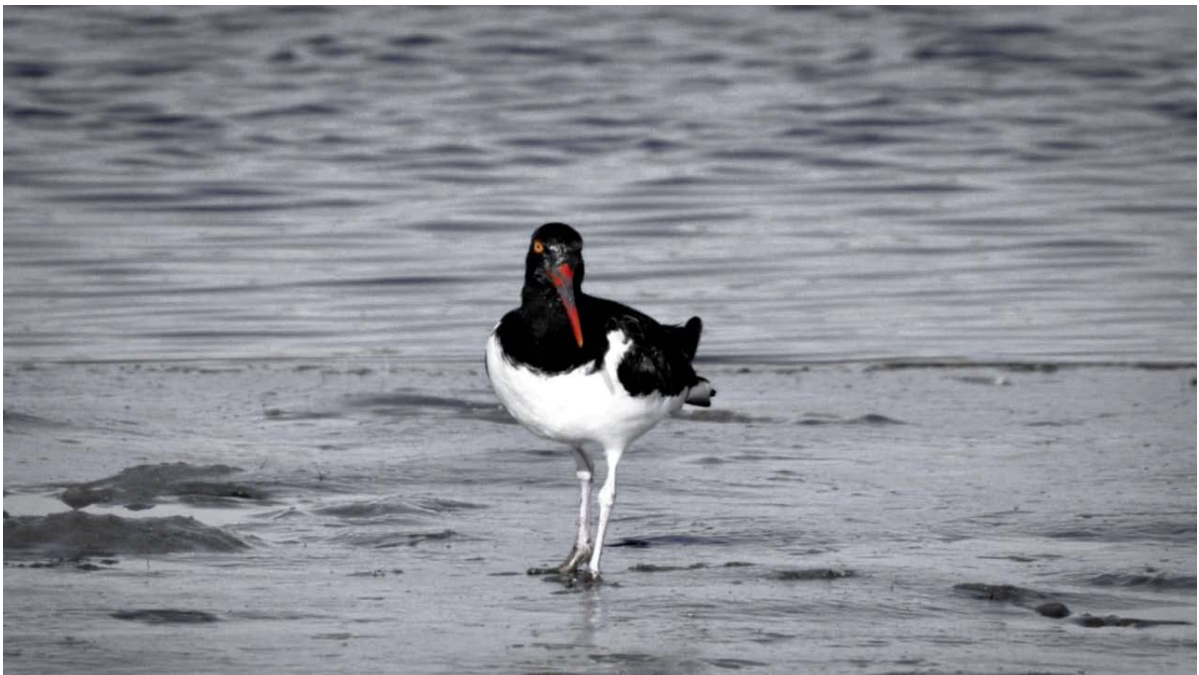
- Botto F, Iribarne O, Martínez MM, Dehley K, Carrete M (1998) The effect of migratory shorebirds on the benthic species of three Southwestern Atlantic Argentinean estuaries. *Estuaries* 21:700-709.
- Brockmann HJ, Barnard CJ (1979) Kleptoparasitism in birds. *Animal Behavior* 27:487-414.
- Burger AE (1981) Time budgets, energy need and kleptoparasitism in breeding Lesser Sheathbills (*Chionis minor*). *Condor* 83:106-112.
- Burger J, Gochfeld M (1996) Family Sternidae (Terns). Pp 624- 667. En: del Hoyo J, Elliot A, Sartagal J (eds.). Handbook of the birds of the world, Volumen 3. Lynx Editions, Barcelona.
- Byers CR, Steinhorst RK, Krausman PR (1984) Clarification of the technique for analysis of utilization-availability data. *Journal of Wildlife Management* 48:1050-1053.
- Crawley MJ (2007) The R book. John Wiley and Sons, Ltd., West Sussex. 942 p.
- Escalante R (1970) Aves marinas del Río de la Plata y aguas vecinas del océano Atlántico. Barreiro y Ramos, Montevideo. 199 p.
- Fasano JL, Hernández MA, Isla FI, Schnack EJ (1982) Aspectos evolutivos y ambientales de la Laguna Mar Chiquita (Provincia de Buenos Aires, Argentina). *Oceanologica Acta* N° Sp: 285-291.
- Favero M (1998) Biología reproductiva y alimenticia de la Paloma Antártica *Chinos alba* (Gmelin, 1789) en el Sector Antártico y costa de la Provincia de Buenos Aires. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata, Mar del Plata. 177 p.
- Favero M, Bachmann S, Copello S, Mariano-Jelicich R, Silva MP, Ghys M, Khatchikian CE, Mauco L (2001) Aves marinas de sudeste Bonaerense. Pp 251-267. En: Iribarne O (ed.). Reserva de Biosfera Mar Chiquita: características físicas, biológicas y ecológicas. Editorial Martín, Mar del Plata.
- Furness RW (1987) Kleptoparasitism in seabirds. Pp 77-99. En: Croxal JP (ed.). Seabirds, feeding biology and role in marine ecosystem. Cambridge University Press. Cambridge.
- García GO (2005) Comportamiento trófico de *Fulica armillata* alimentándose de cangrejos grápsidos en Mar Chiquita. Tesis de Grado, Universidad Nacional de Mar del Plata, Mar del Plata, Argentina. 41 p.

- García GO, Favero M, Mariano-Jelicich R (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 GO, Gómez Laich A (2007) Abundancia y diversidad en un ensamble de aves de la costa del Sudeste de la Provincia de Buenos Aires, Argentina. *El Hornero* 21:9-16.
- Ghys M, Favero M (2004) Espectro trófico de la Gaviota Capucho Café (*Larus maculipennis*) en agroecosistemas del sudeste de la Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Ornitología Neotropical* 15:493-500.
- Goldstein L (1988) Estimates of daily energy expenditure in birds: the time-energy budget as an integrator of laboratory and field studies. *American Zoologist* 28:829-844.
- Goss-Custard JD, Durell SEA le V dit (1988) The effect of dominance and feeding method on the intake rates of oystercatchers, *Haematopus ostralegus*, feeding on mussels, *Mytilus edulis*. *Journal of Animal Ecology* 57:827-844.
- Goss-Custard JD, Durell SEA le V dit, McGrorty S, Reading CJ (1982) Use of mussel, *Mytilus edulis* beds by oystercatchers *Haematopus ostralegus* according to age and population size. *Journal of Animal Ecology* 51:543-554.
- Goss-Custard JD, Sutherland WJ (1984) Feeding specialisation in oystercatchers *Haematopus ostralegus*. *Animal Behavior* 32:299-301.
- Gutiérrez J, Palomo G, Iribarne O (2000) Patterns of abundance and seasonality of polychaetes in a SW Atlantic estuarine epibenthic shell assemblage. *Bulletin of Marine Science* 67:165-174.
- Gutiérrez JL, Valero JL (2001) La almeja navaja y su participación en mecanismos ecológicos de comunidades intermareales mediante la producción de valvas. Pp 121-128. En: Iribarne O (ed.). Reserva de Biósfera Mar Chiquita: Características físicas, biológicas y ecológicas. Editorial Martín, Mar del Plata.
- Hockey PAR (1980) Kleptoparasitism by Kelp Gulls, *Larus dominicanus* of African Black Oystercatchers *Haematopus moquini*. *Cormorant* 8:97-98.
- Hockey PAR, Steele WK (1990) Intraspecific kleptoparasitism and foraging efficiency as constraints on food selection by Kelp Gulls *Larus dominicanus*. Pp 679-706. En: Hughes RN (ed.). Behavioural Mechanisms of Food Selection. Springer-Verlag London, London.
- Hopkins CD, Wiley RH (1972) Food parasitism and competition in two Terns. *Auk* 89:583-594.

- Hulsman K (1984) Selection of prey and success of Silver Gulls robbing Crested Terns. *Condor* 86:130-138.
- Iribarne O, Bortolus A, Botto F (1997) Between-habitat differences in burrow characteristics and trophic modes in the Southwestern Atlantic burrowing crab *Chasmagnathus granulata*. *Marine Ecology Progress Series* 155:137-145.
- Ivlev VS (1961) *Experimental Ecology of the Feeding of Fishes*. Yale University Press: New Haven, CT. 302 p.
- Khatchikian CE (2000) Cleptoparasitismo de gaviotas *Larus spp.* sobre el Ostrero Pardo *Haematopus palliatus* en la albufera Mar Chiquita (Pcia. Buenos Aires). Tesis de Grado, Universidad Nacional de Mar del Plata, Mar del Plata. 34 p.
- Khatchikian CE, Favero M, Vassallo AI (2002) Kleptoparasitism by Brown-hooded Gull and Grey hooded Gull on the American Oystercatchers in Mar Chiquita coastal lagoon, Argentina. *Waterbirds* 25:137-141.
- King JR (1974) Seasonal allocation of time and energy resources in birds. Pp 4-85. En: Payner RA (ed.). *Avian Energetics*. Nuttall Ornithological Club, Cambridge, Massachusetts.
- Lekuona JM (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, Bateson P (1993) *Measuring Behaviour, An introductory guide*. Second Edition. Cambridge University Press. Cambridge. 222 p.
- Martínez MM, Bachmann S (1997) Kleptoparasitism of the American Oystercatcher *Haematopus palliatus* by gulls *Larus spp.* In the Mar Chiquita Lagoon, Buenos Aires, Argentina. *Marine Ornithology* 25:68-69.
- McKinney RA, McWilliams SR (2005) A new model to estimate daily energy expenditure for wintering waterfowl. *Wilson Bulletin* 117:44-55.
- Mugas JN, King JR (1981) Annual variation of daily energy expenditure by the Black-billed Magpie: a study of thermal and behavioral energetics. *Studies in Avian Biology* 5:1-78.
- Neu CW, Byers CR, Peek JM (1974) A technique for analysis of utilization availability data. *Journal of Wildlife Management* 38:541-545.

- Olivier SR, Escofet A, Penchazadeh P, Orensanz JM (1972) Estudios ecológicos de la región estuarial de Mar Chiquita (Buenos Aires, Argentina). I. Las comunidades bentónicas. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 193:237-262.
- Schreiber EA, Burger J (2001) *Biology of Marine Birds*. CRC Press, Boca Raton, Florida. 744 p.
- Spivak E, Anger K, Luppi TA, Bas C, Ismael D (1994) Distribution and habitat preferences of two grapsid crab species in Mar Chiquita Lagoon (Province of Buenos Aires, Argentina). *Helgolander Meeresunters* 48:59-78.
- Wooley JB, Owen RB (1978) Energy costs of activity and daily energy expenditure in the Black Duck. *Journal of Wildlife Management* 42: 739-74.
- Zar JH (1999) *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall Inc, New Jersey. 663 p.

## Efecto del cleptoparasitismo sobre la estrategia trófica del hospedador



## RESUMEN

En este estudio se analizó el efecto del cleptoparasitismo sobre las decisiones tróficas de un hospedador. El sistema de estudio tuvo como cleptoparásitos a la Gaviota Capucho Café *Chroicocephalus maculipennis*, la Gaviota Capucho Gris *Chroicocephalus cirrocephalus* y el Chimango *Milvago chimango*, y como hospedador al Ostrero Común *Haematopus palliatus*. Los valores de esfuerzo estimados para los ostreros, a diferencia de lo esperado, no difirieron en presencia o ausencia de cleptoparásitos. Sin embargo, se encontraron diferencias significativas en la comparación de las tasas de captura de presas y la duración de los eventos de captura en ostreros alimentándose en presencia y ausencia de cleptoparásitos; en presencia de cleptoparásitos los hospedadores tuvieron una mayor tasa de captura de presas y la duración de cada evento de captura fue menor. Las dos estrategias de evitamiento observadas, junto a la importante reducción en la tasa de ingesta y la reducción del tiempo de manipuleo de las presas muy grandes, indican que el cleptoparasitismo afecta el comportamiento trófico de los ostreros. Los resultados encontrados en este trabajo mostraron cómo un cleptoparásito afecta la estrategia trófica de su hospedador, desde la alteración de sus tácticas de alimentación hasta provocar en este último el desarrollo de tácticas de evasión.

## 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 al alimentarse para maximizar la tasa neta de energía obtenida (e.g. Schoener 1971, Krebs 1973, Charnov 1976). 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 estar afectada por variables tanto intrínsecas (e.g. edad y experiencia de los individuos) como extrínsecas (e.g. disponibilidad de presas, interacciones intra e interespecíficas). Dentro de las variables extrínsecas se destacan las interacciones como el cleptoparasitismo, el cual puede afectar la tasa de ingesta de los hospedadores, tanto de forma directa por la pérdida de las presas, como indirecta induciendo cambios en sus comportamientos (Barnard 1984). Estudios previos han mostrado cómo un cleptoparásito es capaz de generar cambios en los hospedadores al momento de alimentarse (Thompson 1986, Kirby 1997, Blackburn *et al.* 2009); la Gaviota Reidora *Larus ridibundus*, por ejemplo, es capaz de robar una importante cantidad de presas a un hospedador como *Vanellus vanellus* forzándolo a que abandone los parches donde se alimenta o a incrementar el esfuerzo (*i.e.* intentos de captura de presa por minuto de alimentación) para cubrir sus requerimientos energéticos (Barnard & Thompson 1985). Por otro lado, existen referencias que indican que los hospedadores pueden adoptar diferentes tácticas comportamentales para reducir la pérdida de alimento por el efecto de los cleptoparásitos. Los hospedadores pueden compensar (e.g. a través del incremento en el esfuerzo de alimentación, que resulta por ejemplo en el incremento

de la captura de presas) o evadir los intentos de robo de presas (Barnard 1984). La estrategia de evasión utilizada por los hospedadores puede incluir la disminución en los tiempos de manipuleo de presas, el ocultamiento de la misma durante su manipuleo y el aumento de la distancia al cleptoparásito, e inclusive cambios en la dieta (Amat 1990).

El cleptoparasitismo suele manifestarse cuando los hospedadores capturan presas a las que no puede acceder el cleptoparásito, ya sea por impedimentos de tipo morfológicos o comportamentales (Furness 1987). Este es el caso de algunas especies de gaviotas las cuales carecen de adaptaciones morfológicas para la captura de presas infaunales y frecuentemente se asocian a especies como ostreros los cuales se alimentan de las mismas (Martínez & Bachmann 1997, Khatchikian *et al.* 2002, Taylor & Taylor 2005). Los ostreros (Familia Haematopodidae) son aves vadeadoras, 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* (Narosky & Yzurieta 1989), es primariamente costera, alimentándose de invertebrados marinos que captura en playas de arena, limo o roca (Canevari *et al.* 1991, Bachmann & Martínez 1999, García *et al.* 2010). Su distribución abarca ambas costas del continente americano, desde el sur de América del Norte hasta Tierra del Fuego (Hayman *et al.* 1986, Canevari *et al.* 1991). En la Reserva Mar Chiquita, (Provincia de Buenos Aires), habita un número aproximadamente estable de individuos de esta especie que se alimentan a lo largo de la línea de costa de la laguna, principalmente del bivalvo navaja *Tagelus plebeius*, y en cierta época del año (*i.e.* septiembre-abril) de vísceras y huevos de cangrejos varúnicos (*Neohelice granulata*, *Cyrtograpsus angulatus*) (Bachmann & Martínez 1999). El principal cleptoparásito de *H. palliatus* en Mar Chiquita, tanto en abundancia como en eventos de cleptoparasitismo, es la Gaviota Capucho Café (*Chroicocephalus maculipennis*) siendo esporádicos los eventos de

cleptoparasitismo por parte de otras especies de lárvidos (*i.e.* Gaviota Capucho Gris *Chroicocephalus cirrocephalus*, Khatchikian *et al.* 2002) o aves rapaces (*i.e.* Chimango *Milvago Chimango*). Estudios previos sobre la asociación entre este ostrero y diferentes cleptoparásitos han investigado diferentes aspectos del cleptoparasitismo, focalizándose principalmente sobre el cleptoparásito. Persisten entonces interrogantes sin explorar acerca del efecto que éstos podrían causar sobre las decisiones tróficas de los hospedadores.

En este capítulo se analiza de qué manera la presencia y el comportamiento de un cleptoparásito afecta la estrategia trófica de su hospedador. El sistema de estudio tiene como cleptoparásitos a la Gaviota Capucho Café, Gaviota Capucho Gris y el Chimango, y como hospedador al Ostrero Común. Se plantea la hipótesis que la estrategia trófica del hospedador es afectada por la presencia y actividad de los cleptoparásitos. Las predicciones planteadas son: (1) el esfuerzo de alimentación y la tasa de captura de presas del hospedador se incrementa en presencia de cleptoparásitos; (2) ante la presencia de cleptoparásitos, los hospedadores incrementan el consumo de presas de menor tamaño; y (3) los tiempos de manipuleo de presas de los hospedadores disminuyen en presencia de cleptoparásitos.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### *Área de estudio*

Este trabajo fue llevado a cabo en la Laguna Costera Mar Chiquita (37°46'S, 57°27'W), Reserva Mundial de la Biosfera y Reserva Provincial (Ley Provincial 12270), Provincia de

Buenos Aires, Argentina. La descripción del área de estudio fue detallada en la sección correspondiente del Capítulo II.

### ***Observaciones de comportamiento***

El comportamiento de alimentación fue estudiado por medio de observaciones focales ("*focal sampling*", ver Martín & Bateson 1993) sobre individuos de *H. palliatus* (como especie hospedadora). Con el objeto de analizar el posible efecto del cleptoparasitismo sobre la estrategia trófica del ostrero, las observaciones incluyeron situaciones de alimentación tanto en presencia como en ausencia de cleptoparásitos (*i.e.* *C. maculipennis*, *C. cirrocephalus* y *M. chimango*) (Tabla 1). Los muestreos se distribuyeron semanalmente entre los meses de abril y septiembre de los años 2006 y 2007. Se realizó un total de 98 muestreos focales equivalentes a 17 horas de observación con una duración promedio de  $10,3 \pm 4,4$  minutos por muestreo focal. Del total de observaciones focales, 48 fueron realizadas sobre ostreros en ausencia de cleptoparásitos (8 hs), y 50 sobre ostreros con cleptoparásitos asociados (9 hs). Para la realización de cada observación focal, el observador permaneció en el sitio de muestreo al menos 30 minutos antes de comenzar la toma de datos para minimizar el disturbio causado por su propio desplazamiento. 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 los muestreos se realizó al azar dentro del grupo de individuos que se encontraba alimentándose en ese momento. Las observaciones finalizaron al perder de vista al ejemplar o cuando este finalizó la actividad de alimentación. Se procuró

mantener individualizados los ejemplares observados durante el mismo día de muestreo para evitar al máximo la pseudoreplicación.

**Tabla 1.** Número de muestras en diferentes sistemas hospedador-cleptoparásito observados, junto a la proporción hospedador : cleptoparásito promedio. OC = Ostrero Común; GCC = Gaviota Capucho Café; GCG = Gaviota Capucho Gris; CH = Chimango.

<i>Hospedador-cleptoparásito</i>	# muestras	%	Proporción
OC-GCC	39	78	1 : 1,03
OC-GCG	4	8	1 : 1,00
OC-GCC-GCG	4	8	1 : 1 : 1,25
OC-GCC-CH	3	6	1 : 1 : 1,33

### *Presupuestos de tiempo y parámetros comportamentales*

Cada muestreo focal sobre ostreros consistió en el registro de todos los eventos y estados observados (Martín & Bateson 1993). Los siguientes comportamientos, manifestados por las ostreros durante la alimentación, fueron registrados a partir de los muestreos focales: "volando" (actividad de vuelo, incluyendo vuelos de desplazamientos, y transporte de comida), "caminando" (actividad de caminata, pudiendo incluir pequeñas detenciones no mayores al segundo), "parado" (sin actividad aparente, el ave se hallaba detenida), "confort" (acicalamiento y bañado), "interactuando" (comprende toda actividad en donde participen dos o más individuos como agresión, desplazamientos, vocalización, etc.), "probando" (exclusivamente comprende el tiempo empleado durante los intentos de captura de presas utilizando una táctica llamada "*deep probe*", introducen el pico en el sustrato realizando un movimiento rápido hacia arriba y hacia abajo con la cabeza, ver Bachmann & Martínez 1999), y "manipuleo de presa" (comprende el tiempo empleado en el manipuleo de las presas capturadas).

Además de todas estas variables comportamentales, durante cada observación focal se registró: (1) cantidad de intentos de captura de presas, (2) duración de cada intento de captura de presas, (3) cantidad, tipo y tamaño relativo (ver caracterización de presas) de las presas capturadas, (4) tiempo empleado en el manipuleo de las presas (*i.e.* duración del tiempo transcurrido entre la captura de la presa y la ingesta total de la misma), (5) presencia de cleptoparásitos asociados, (6) ocurrencia y resultado de eventos de cleptoparasitismo (un evento de cleptoparasitismo se consideró exitoso cuando el ostrero perdió la presa por acción del cleptoparásito), (7) táctica de ataque utilizada por el cleptoparásito, y (8) táctica de defensa utilizada por el hospedador.

Para cada observación focal se calcularon los siguientes parámetros comportamentales: (1) *esfuerzo de alimentación* (número de intentos de captura de presas 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,  $\text{Kj min}^{-1}$ ).

### ***Caracterización de las presas***

La totalidad de las presas registradas durante las observaciones focales fueron identificadas al menor nivel taxonómico posible. Para reducir el error 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". Las presas pertenecientes a la categoría "gusanos" (constituida por las principales especies de poliquetos

en el área de estudio, *Laeonereis acuta*, *Heteromastus similis*, *Neanthes succinea* y *Nephtys fluviatillis*) no fueron posibles de identificar debido a limitaciones de la metodología utilizada (tamaño de presa, distancia al observador). Cuando los ostreros capturaron navajas, las tallas de las mismas se estimaron de acuerdo al tamaño relativo de éstas (largo total, LT) 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 como sigue: clase 1:  $LT \leq 15\text{mm}$ , clase 2:  $15\text{mm} < LT \leq 30\text{mm}$ , clase 3:  $30\text{mm} < LT \leq 45\text{mm}$ , clase 4:  $45\text{mm} < LT \leq 60\text{mm}$ , y clase 5:  $60\text{mm} < LT \leq 75\text{mm}$ .

La biomasa para *T. plebeius* y el contenido energético para cada talla en particular fue estimado siguiendo la metodología detallada en la sección "*caracterización de las presas*" del Capítulo II (Tabla 2).

### ***Análisis estadístico***

La distribución de las diferentes respuestas (*i.e.* tácticas de defensa) desarrolladas por los ostreros en función de las diferentes especies parásitas, y las diferencias en eficiencia con que los cleptoparásitos llevaron a adelante sus eventos de robos, fueron analizadas mediante test de  $\chi^2$  (Siegel 1985).

Para analizar la estrategia trófica del hospedador en presencia y ausencia de cleptoparásitos las muestras fueron separadas en dos grupos. El primero agrupó aquellas observaciones donde los ostreros se alimentaban en ausencia de cleptoparásitos; y el segundo de los grupos estuvo constituido por las muestras donde se registró la presencia de parásitos asociados y además hubo al menos un intento de robo por parte de los mismos. Las

comparaciones de los presupuestos de tiempo de los ostreros en función de la presencia de cleptoparásitos fueron analizadas por medio de Modelos Lineales Generalizados (MLG) con estructura de error binomial y función de enlace "logit" (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). Las proporciones de las diferentes tallas de presas representadas en la dieta de los hospedadores en presencia y ausencia de cleptoparásitos fueron analizadas utilizando un test Z para diferencias de proporciones (Siegel1985). Las variaciones en el manipuleo de presas según la talla de la misma fueron analizadas utilizando un test 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 MLGs con estructura de error Gamma y función de enlace "power -1" (Crawley 2007).

## RESULTADOS

### *Características generales del sistema en estudio*

Se registró un total de 114 eventos de cleptoparasitismo sobre el Ostrero Común. El 73% de los eventos observados fue realizado por gaviotas capucho café, un 16% por gaviotas capucho gris, y el 11% restante por chimangos. La eficiencia con que éstos fueron llevados a cabo difirió según la especie parásita ( $\chi^2_2 = 80,26$ ;  $P < 0,001$ ); aproximadamente el 46% de los eventos realizados por *C. maculipennis* ( $n = 83$ ) y *M. chimango* ( $n = 13$ ) resultaron exitosos,

mientras que el 72% de los eventos de robo realizados por *C. cirrocephalus* (n = 18) fue exitoso (Tabla 2).

**Tabla 2.** Valores centrales de tamaño, biomasa (gDW) y contenido energético (KJ presa<sup>-1</sup>) 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 ≤ 15mm), "2" (15mm < LT ≤ 30mm), "3" (30mm < LT ≤ 45mm), "4" (45mm < LT ≤ 60mm), y "5" (60mm < LT ≤ 75mm).

	Talla de presa				
	1	2	3	4	5
LT mediana (mm) <sup>1</sup>	7,50	22,50	35,50	52,50	67,50
Biomasa (gDW) <sup>2</sup>	0,04	0,09	0,24	0,63	1,64
Contenido energético (KJ cangrejo <sup>-1</sup> )	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
Chimango	0,00	0,00	30,00	70,00	0,00
Éxito de cleptoparasitismo (%)					
Gaviota capucho café	-	-	46,20	55,20	33,30
Gaviota capucho gris	-	-	66,70	72,70	-
Chimango	-	-	33,30	71,40	-

1. Mediana de tallas utilizadas para la estimación de la biomasa (gDW) y contenido energético de cada clase en particular.

2. Sólo se consideraron tejidos digeribles (*i.e.* músculos y vísceras) excluyendo las valvas.

En términos generales, los cleptoparásitos utilizaron dos tácticas de robo categorizadas en (1) táctica aérea (*i.e.* iniciada desde el aire) y (2) táctica terrestre (*i.e.* iniciada desde tierra). La primera táctica consistió generalmente en un descenso más o menos rápido del cleptoparásito desde el aire, buscando perturbar a través de vocalizaciones al ostrero, para finalmente obtener

la presa. La segunda táctica implicó una corta carrera desde un punto cercano (generalmente entre uno y dos metros al hospedador), con una actitud agresiva (vocalizaciones, picotazos) hacia el ostrero, desplazándolo, tomando la presa y alejándose del hospedador. Tanto *C. maculipennis* como *C. cirrocephalus* atacaron utilizando ambas tácticas descritas previamente (ca. 93 y 7%, respectivamente). Sin embargo, *M. chimango* sólo utilizó la táctica aérea (Tabla 3).

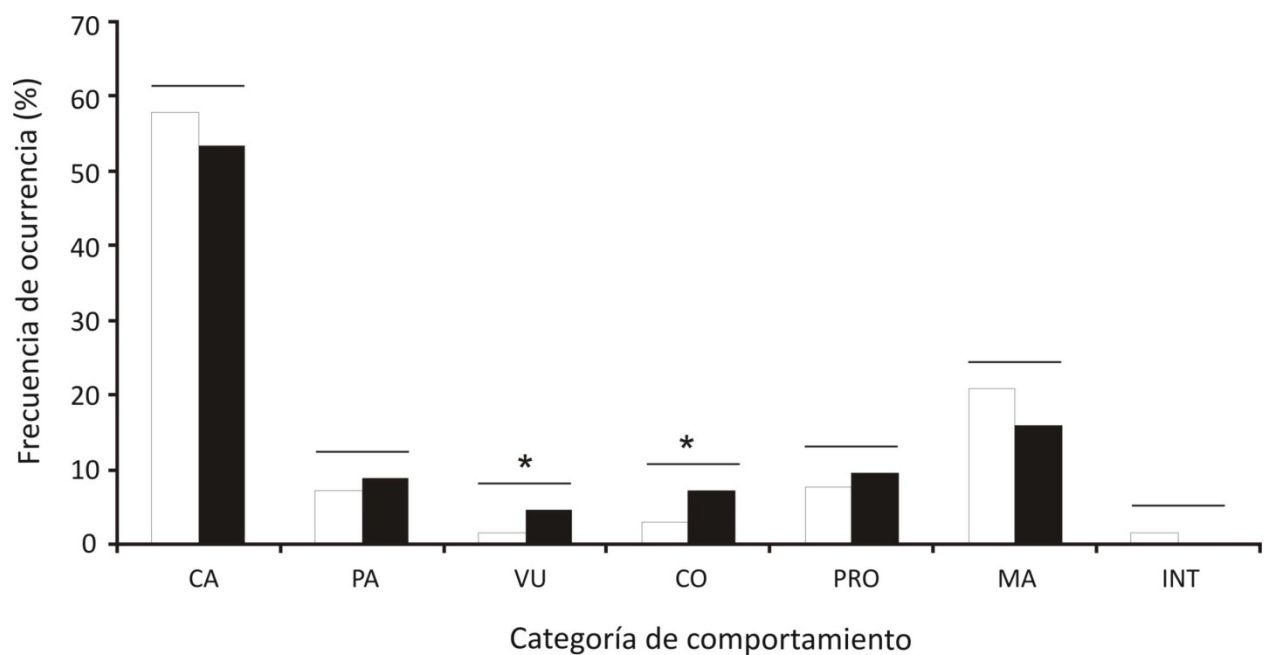
Ante el ataque del cleptoparásito, los ostreros respondieron abandonando la presa (42% de los casos) o adoptando una estrategia de defensa a modo de comportamiento de evasión (58% de los casos). En la mayoría de los casos, los ostreros huyeron volando con la presa en el pico, mientras que en otros se enfrentaron a los cleptoparásitos con vocalizaciones y picotazos (ver Tabla 3). La frecuencia con que los ostreros huyeron con la presa o atacaron al cleptoparásito, no se vio afectada por la especie cleptoparásita ( $\chi^2_1 = 1,85$ ;  $P > 0,05$ ; Tabla 3).

**Tabla 3.** Frecuencia de ocurrencia de las diferentes tácticas de evasión utilizadas por los ostreros al momento de recibir un ataque de cleptoparasitismo (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; CH = Chimango. Entre paréntesis se indica el tamaño de muestra.

cleptoparásito	Táctica de ataque		Táctica de defensa	
	aéreo	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)
CH	100,00 (12)	0,00 (0)	62,50 (5)	37,5 (3)

## Presupuestos de tiempo y parámetros comportamentales

Las comparaciones de los presupuestos de tiempo entre ostreros alimentándose en presencia o ausencia de cleptoparásitos presentaron diferencias significativas para las categorías "confort" (GLM,  $t = 2,10$ ;  $P < 0,05$ ) y "vuelo" ( $t = 2,26$ ;  $P < 0,05$ ). En la actividad "caminando" ( $t = -0,89$ ;  $P = 0,36$ ), "parado" ( $t = 0,65$ ;  $P = 0,51$ ), "interactuando" ( $t = -1,36$ ;  $P = 0,17$ ), "manipuleo de presas" ( $t = -1,70$ ;  $P = 0,09$ ), y "probando" ( $t = 0,83$ ;  $P = 0,40$ ) no se encontraron diferencias significativas (Fig. 1).



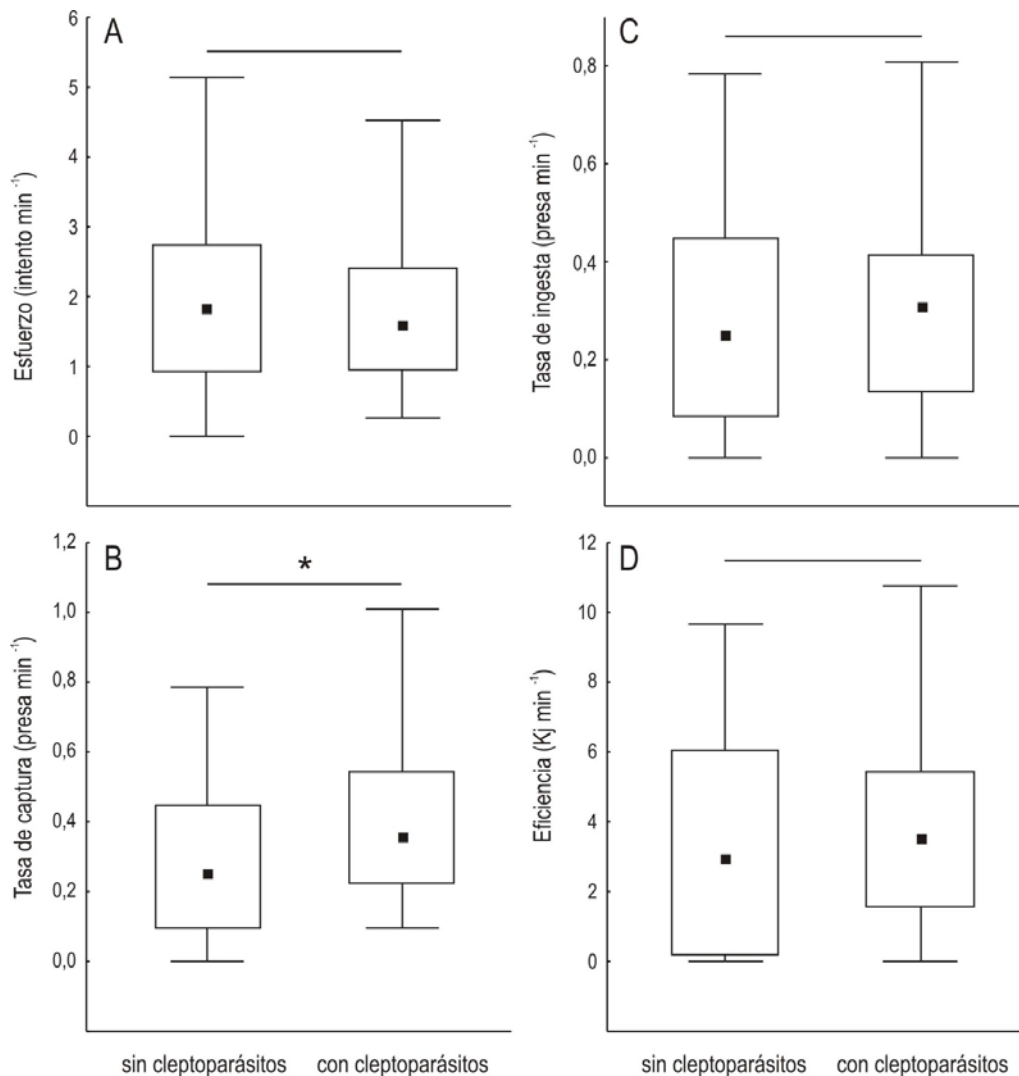
**Figura 1.** Presupuestos de tiempo de *H. palliatus* en ausencia (barras blancas) y presencia (barras negras) de cleptoparásitos. Las categorías de comportamiento registradas fueron las siguientes: CA = caminando, PA = parada, VU = vuelo, CO = comportamiento de confort, PRO = probando, MA = manipuleo de presa, INT = interactuando con el hospedador. Los asteriscos asociados a las líneas horizontales sobre las columnas indican diferencias significativas ( $P < 0,05$ ).

El esfuerzo realizado por los ostreros al momento de alimentarse no difirió de forma significativa en presencia y ausencia de cleptoparásitos asociados ( $1,92 \pm 1,40$  pruebas  $\text{min}^{-1}$ ,  $n = 50$ ;  $1,93 \pm 1,28$  pruebas  $\text{min}^{-1}$ ,  $n = 48$ , respectivamente) (Mann-Whitney  $U = 1173$ ;  $P > 0,05$ ) (Fig. 2A). Sin embargo, la duración de los intentos de captura de presas fue significativamente menor en presencia ( $2,68 \pm 2,12$  seg,  $n = 928$ ) que en ausencia ( $3,27 \pm 3,91$  seg,  $n = 847$ ) de cleptoparásitos ( $U = 370386$ ;  $P < 0,05$ ). La tasa de captura de presas fue mayor en aquellos ostreros que presentaron cleptoparásitos asociados ( $0,40 \pm 0,21$  presas  $\text{min}^{-1}$ ) comparados con los que se alimentaron en ausencia de los mismos ( $0,28 \pm 0,22$  presas  $\text{min}^{-1}$ ) ( $U = 838$ ;  $P < 0,01$ ) (Fig. 2B). Ni la tasa de ingesta de presas en hospedadores ( $0,30 \pm 0,19$  y  $0,28 \pm 0,22$  presas  $\text{min}^{-1}$ ;  $U = 1116$ ;  $P > 0,05$ ; Fig. 2C), ni la eficiencia de alimentación ( $3,66 \pm 2,66$  KJ  $\text{min}^{-1}$  y  $3,38 \pm 3,11$  KJ  $\text{min}^{-1}$ ;  $U = 1075$ ;  $P > 0,05$ ; Fig. 2D) difirieron significativamente en presencia y ausencia de cleptoparásitos.

### ***Tipo, tamaño y tiempos de manipuleo de presas***

La dieta de los ostreros, durante el periodo de estudio, estuvo constituida por el bivalvo navaja *Tagelus plebeius* y diferentes especies de poliquetos agrupados como "gusanos" (ver métodos). De las 377 presas capturadas se pudo identificar la especie o grupo en el 95% de los casos. De las presas identificadas, el 97% fueron navajas y el 3% restante correspondieron al grupo de los gusanos. Aproximadamente el 40 y 50% de las navajas capturadas por los ostreros, tanto en presencia como ausencia de los cleptoparásitos, correspondieron a las clases 3 y 4, respectivamente ( $Z_{\text{clase 3}} = 1,19$   $P = 0,27$ ;  $Z_{\text{clase 4}} = 0,73$   $P = 0,39$ ) (Tabla 2). El 10%

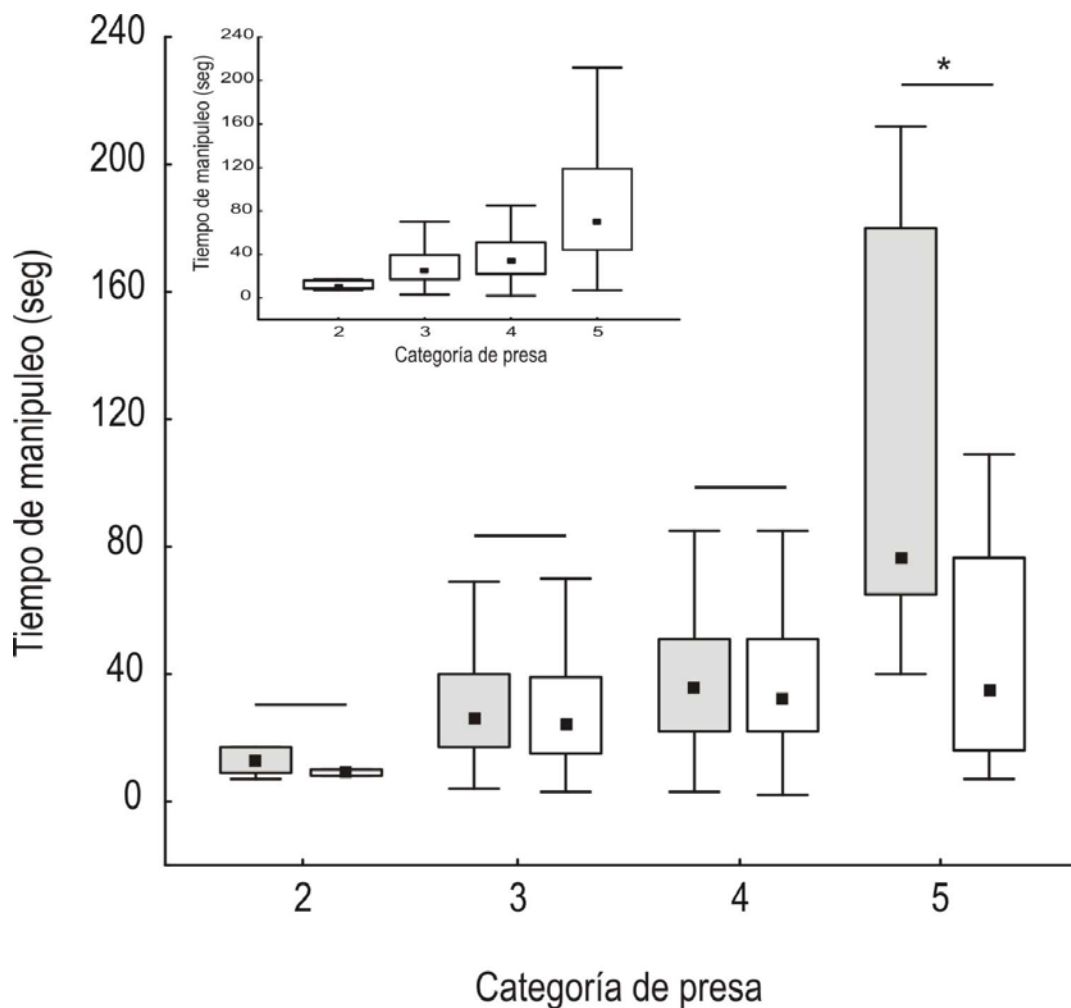
restante estuvo representado por las navajas pertenecientes a la clase 2 y 5 ( $Z_{\text{clase 2}} = 1,45$   $P = 0,15$ ;  $Z_{\text{clase 5}} = 1,61$   $P 0,11$ ) (Tabla 2).



**Figura 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 ( $P < 0,05$ ).

La comparación de los tiempos de manipuleo para navajas de diferente talla (muestras con y sin cleptoparásitos agrupados) evidenció un incremento a medida que aumentó el tamaño de las presas (Kruskal-Wallis  $H = 27,02$ ;  $P < 0,001$ ;  $n = 265$ ) (Test de Dunn,  $Q_{\text{clase2-clase3}} = 2,17$   $P >$

0,05;  $Q_{\text{clase2-clase4}} = 3,09$   $P < 0,05$ ;  $Q_{\text{clase2-clase5}} = 4,41$   $P < 0,01$ ;  $Q_{\text{clase3-clase4}} = 2,52$   $P > 0,05$ ;  $Q_{\text{clase3-clase5}} = 4,03$   $P < 0,01$ ;  $Q_{\text{clase4-clase5}} = 2,96$   $P < 0,05$ ). Este incremento fue similar en aquellos ostreros que se alimentaron en presencia de cleptoparásitos; sin embargo, éstos mostraron un descenso significativo en los tiempos de manipuleo para la talla 5 (Tabla 4, Fig. 3).



**Figura 3.** 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 1" ( $LT \leq 15\text{mm}$ ), "2" ( $15\text{mm} < LT \leq 30\text{mm}$ ), "3" ( $30\text{mm} < LT \leq 45\text{mm}$ ), "4" ( $45\text{mm} < LT \leq 60\text{mm}$ ), y "5" ( $60\text{mm} < LT \leq 75\text{mm}$ ). 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.

**Tabla 4.** Coeficientes ( $\pm$  ES, error estándar) del Modelo Lineal Generalizado (GLM) describiendo el efecto de la presencia del cleptoparásito sobre el tiempo de manipuleo para cada clase de talla de *T. plebeius*. Este efecto fue modelado con talla de presa / cleptoparásito (presente = si, ausente = no) 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
talla de presa/cleptoparásito	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

## DISCUSIÓN

Durante este trabajo el principal cleptoparásito del Ostrero Común fue la Gaviota Capucho Café (77% del total de eventos registrados), lo cual estuvo en línea con trabajos previos para la misma área de estudio (Bachmann 1995, Martínez & Bachmann 1997, Khatchikian *et al.* 2002). Las diferentes especies de cleptoparásitos presentaron diferencias en la eficiencia con que llevaron adelante los eventos de robo. A diferencia de lo observado por Khatchikian y colaboradores (2002) la eficiencia con que la Gaviota Capucho Gris realizó sus eventos de robo fue superior a la de la Gaviota Capucho Café. Sin embargo, estas diferencias deberían ser consideradas con cautela debido al bajo número de eventos de robo registrados para *C. cirrocephalus* durante el presente estudio (ca. 20 eventos). Por otro lado, durante este trabajo se presenta la primera información sobre la eficiencia con que los chimangos cleptoparasitan a un hospedador como el Ostrero Común. Recientemente se ha demostrado que existe una

relación positiva entre el desarrollo del cleptoparasitismo con el tamaño residual del cerebro en distintas especies de aves, y no tanto con las diferencias entre el tamaño corporal de cleptoparásitos y hospedadores como se ha referido en trabajos previos (Morand-Ferron *et al.* 2007). En este sentido, cabe señalar el menor tamaño corporal del chimango (300 g) respecto a su hospedador (600 g), lo que no impidió al parásito alcanzar un importante éxito de robo de navajas (ca. 45%). El comportamiento observado es consistente con la referencia de *M. chimango* como una especie oportunista con una marcada capacidad de innovación (Biondi *et al.* 2008).

Las tácticas de ataque utilizadas por los cleptoparásitos pueden estar afectadas por varias causas tales como distancia, posición y orientación al hospedador; diferencias individuo-dependientes en la habilidad del cleptoparásito para desarrollar las diferentes comportamientos; condiciones físicas del ambiente y condiciones climáticas extremas, entre otros (Khatchikian *et al.* 2002). En este trabajo la distribución de tácticas utilizadas por los cleptoparásitos mostró un mayor uso de la táctica aérea (> 90%) sobre la terrestre. Este resultado estuvo en línea con lo encontrado en un estudio previo (Khatchikian *et al.* 2002), donde también se observó un aumento en el éxito con que las gaviotas cleptoparasitaron a los ostreros frente a condiciones de vientos fuertes. Teniendo en cuenta la elevada frecuencia de los vientos fuertes del sudeste para el área de estudio, es posible que esta particular condición del ambiente facilite el desplazamiento por aire, brindando una mayor maniobrabilidad y velocidad a los cleptoparásitos en sus eventos de cleptoparasitismo.

Existe un importante número de antecedentes que han descripto y analizado el comportamiento de los hospedadores para evitar o reducir el robo del alimento por parte de los cleptoparásitos. Estos tipos de comportamientos pueden incluir el ocultamiento de la presa, la

huida con la presa, la agresión al cleptoparásito (Amat & Aguilera 1989), vigilancia (Goss-Custard 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 en el ca. 35% del total de eventos de robo registrados, los ostreros huyeron volando con la presa en el pico hasta dejar al cleptoparásito atrás, evitando de esta manera la pérdida de la presa. Otro comportamiento de evitamiento registrado fue la agresión con vocalizaciones y picotazos (ca. 25% del total de eventos registrados). Las dos estrategias de evitamiento observadas, junto a la importante reducción en la tasa de ingesta (comparándola con la tasa de captura de presas) y la reducción del tiempo de manipuleo de las presas muy grandes (correspondientes a la clase 5), indican que el cleptoparasitismo afecta el comportamiento trófico de los ostreros. En trabajos previos se ha propuesto que, dado que las únicas presas que resultan cleptoparasitadas en los ostreros son las navajas, el cambio de dieta de esta especie entre los meses de septiembre y abril (alimentándose de cangrejos varúidos durante el periodo reproductivo) podría ser considerado una estrategia anti-parasitismo (Bachmann 1995, Khatchikian 2000). Sin embargo, durante observaciones *ad libitum* realizadas fuera de protocolo se registró la ocurrencia de eventos de cleptoparasitismo por parte de los tres cleptoparásitos sobre ostreros alimentándose de cangrejos.

La comparación de los presupuestos de tiempo de ostreros alimentándose en presencia o ausencia de cleptoparásitos mostró diferencias significativas para las actividades de vuelo y confort. El incremento en la actividad de vuelo, en aquellos ostreros que se alimentaron en presencia de cleptoparásitos, podría estar relacionado con: (1) la presencia de una de las tácticas de evasión realizadas por los individuos, donde éstos huyen volando con la presa en el pico, (2) cambios frecuentes, utilizando el vuelo, entre parches de alimentación para evitar a los

cleptoparásitos, o (3) una combinación de las anteriores. Por otro lado, el cleptoparasitismo ocasionó en varias oportunidades la interrupción de la alimentación en los ostreros. Esta interrupción podría ser la causa del incremento en las actividades de confort, lo cual se reflejó en los presupuestos de tiempo de hospedadores con parásitos asociados.

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 toman decisiones como seleccionar tallas de presas pequeñas para disminuir los tiempos de manipuleo (García *et al.* 2008) o aumentar el esfuerzo en la alimentación para mantener constante la tasa de ingesta de presas (Amat & Aguilera 1989). Durante el presente trabajo, los valores de esfuerzo estimados para los ostreros, a diferencia de lo esperado, no difirieron en presencia o ausencia de cleptoparásitos. Sin embargo, se encontraron diferencias significativas en la comparación de las tasas de captura de presas y la duración de los eventos de captura en ostreros con y sin cleptoparásitos. En presencia de cleptoparásitos los hospedadores tuvieron una mayor tasa de captura de presas (lo cual estuvo en línea parcialmente con la primera predicción planteada) y la duración de cada evento de captura fue menor. La primera predicción planteada en este trabajo está fundamentada en uno de los comportamientos desarrollados por los hospedadores para compensar las pérdidas causadas por el cleptoparasitismo (tolerancia/compensación, Barnard 1984), donde éstos incrementan su esfuerzo al alimentarse y consecuentemente su tasa de captura de presas. Sin embargo, en este estudio, no se detectaron cambios en el esfuerzo de alimentación, pero sí en la tasa de captura de presas. Estos resultados contrastantes podrían deberse a que: (1) la medida utilizada en este estudio para cuantificar el esfuerzo de alimentación (*i.e.* intentos de captura de presas por minuto) no haya sido

completamente adecuada y no esté reflejando el esfuerzo en su totalidad, o (2) los cleptoparásitos no estén de hecho causando un efecto en el éxito de captura de presas sino simplemente asociándose con mayor frecuencia a individuos que por diferentes causas tienen una mejor eficiencia de alimentación. Un hospedador con mayor éxito de captura presentaría una mayor disponibilidad de presas para un cleptoparásito por lo que sería de esperar una mayor tasa de asociación, consecuentemente ocasionando un desvío en las observaciones realizadas y los resultados obtenidos. Además, la menor duración de cada evento de captura de presa observada en estos hospedadores con cleptoparásitos asociados también podría ser considerada como un indicio de que los parásitos están asociados a hospedadores más eficientes durante su alimentación.

Sin embargo, resulta interesante resaltar que esta mayor tasa de captura en hospedadores cleptoparasitados, no fue observada en la tasa de ingesta ni en la eficiencia con que se alimentaron los ostreros, lo que puede atribuirse al efecto del parasitismo por el robo directo de presas. Todos estos temas han originado nuevas preguntas que merecerán la atención en futuros trabajos, en donde sería necesario contar con ejemplares marcados (anillados) para contrastar por ejemplo los esfuerzos, tasas de captura, ingestas y eficiencias en los mismos ostreros en presencia y ausencia de cleptoparásitos.

En el 97% de los casos la dieta de los ostreros estuvo constituida por navajas pertenecientes a las clases 3 y 4, las que son las de mayor abundancia para el área de estudio (Gutiérrez 2004). En presencia de cleptoparásitos, los ostreros, no aumentaron las proporciones de presas chicas en su dieta; sin embargo, se observó una disminución de la captura de navajas clase 5, junto a una disminución en la duración de su manipuleo lo cual

estuvo en línea con la tercera predicción y podría ser considerado una táctica de evasión del parasitismo.

Los resultados presentados en este capítulo muestran cómo un cleptoparásito es capaz de afectar la estrategia trófica del hospedador. En este trabajo se describieron las tácticas de evasión desarrolladas por los hospedadores, y se observó una disminución en la captura de presas muy grandes, así como una disminución en el tiempo empleado para su manipuleo. Además, se encontró una alta tasa de captura de presas en aquellos hospedadores parasitados, especulando que esto no sea un efecto de los cleptoparásitos, sino un artefacto metodológico ocasionado por el desvío en la elección de muestras. Por otro lado, la falta de diferencias significativas en las tasas de ingesta y las eficiencias en hospedadores con y sin cleptoparásitos (en comparación con las tasas de captura observadas) indica que el cleptoparasitismo produce un importante impacto en la economía trófica de los ostreros al ocasionarle la pérdida de aproximadamente el 25% de las presas capturadas.

## REFERENCIAS

- Amat JA, Aguilera E (1989) Some behavioural responses of Little Egret and Black-tailed Godwit to reduces prey losses from kleptoparasites. *Ornis scandinavica* 20:234-236.
- Amat JA (1990) Food usurpation by waterfowl and waders. *Wildfowl* 41:107-116.
- Bachmann S, Martinez MM (1999) Feeding tactics of the American Oystercatcher (*Haematopus palliatus*) on Mar Chiquita coastal lagoon, Argentina. *Ornitología Neotropical* 10:81-84.
- Bachmann S (1995) Ecología alimentaria del Ostrero Parto, *Haematopus palliatus*, en la albufera de Mar Chiquita. Tesis de Grado, Universidad Nacional de Mar del Plata, Mar del Plata, Argentina. 36 p.
- Barnard CJ, Thompson DBA (1985) Gulls and Plovers. The ecology and behaviour of mixed-species feeding groups. Croom Helm, London. 302p.

- Barnard CJ (1984) The evolution of food-scrounging strategies within and between species. Pp 95-126. En: Barnard CJ (ed.). Producers and scroungers: strategies of exploitation and parasitism. Croom Helm, London.
- Biondi L M, Bó MS, Vassallo AI (2008) Experimental assessment of problem solving in *Milvago chimango* (Aves: Falconiformes). *Journal of Ethology* 26:113-118.
- Blackburn GS, Hipfner JM, Ydenberg CR (2009) Evidence that Tufted Puffins *Fratercula cirrhata* use colony overflights to reduce kleptoparasitism risk. *Journal of Avian Biology* 40:412-418.
- Canevari M, Canevari P, Carrizo GR, Harris G, Rodríguez Mata J, Straneck R (1991) Nueva guía de las aves argentinas. Tomo II Fundación ACINDAR. Buenos Aires. 489 p.
- Charnov EL (1976) Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology* 9:129-136.
- Crawley MJ (2007) The R book. John Wiley and Sons, Ltd., West Sussex, UK. 942 p.
- Furness RW (1987) Kleptoparasitism in seabirds. Pp 77-99. En: Croxal JP (ed.). Seabirds, feeding biology and role in marine ecosystem. Cambridge University Press. Cambridge.
- García GO, Favero M, Mariano-Jelicich R (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 GO, Issach JP, Gómez Laich A, Albano M, Favero M, Cardoni DA, Luppi T, Iribarne O (2010) Foraging behaviour and diet of American Oystercatchers in a Patagonian intertidal area affected by nutrients loading. *Emu* 110:146-154.
- Goss-Custard JD, Cayford JT, Lea SG (1999) Vigilance during food handling by Oystercatchers *Haematopus ostralegus* reduces the chances of losing prey to kleptoparasites. *Ibis* 141:368-376.
- Gutiérrez JL (2003) La coexistencia entre cangrejo cavador *Chasmagnathus granulata* y la almeja navaja *Tagelus plebeius*: su relación con el ambiente sedimentario estuarial. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata, Mar del Plata, Argentina. 133 p.
- Hayman P, Marchant J, Prater T (1986) Shorebirds. An identification guide to the waders of the world. Christopher Helm, Londres. 412p.

- Hockey PAR, Steele WK (1990) Intraspecific kleptoparasitism and foraging efficiency as constraints on food selection by Kelp Gulls *Larus dominicanus*. Pp 679-706. En: Hughes RN (ed.). Behavioural mechanisms of food selection. Springer-Verlag London, London.
- Hopkins CD, Wiley RH (1972) Food parasitism and competition in two terns. *Auk* 89:583-594.
- Khatchikian CE (2000) Cleptoparasitismo de gaviotas *Larus spp.* Sobre el Ostrero Pardo *Haematopus palliatus* en la albufera Mar Chiquita (Pcia. Buenos Aires). Tesis de Grado, Universidad Nacional de Mar del Plata, Mar del Plata, Argentina. 34 p.
- Khatchikian CE, Favero M, Vassallo AI (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 JS (1997) Influence of environmental factors on the numbers and activity of wintering Lapwings and Golden Plovers. *Bird Study* 44: 97-110.
- Krebs JR, Davies NB (1993) Economic decisions and the individual. Pp 48-76. En: Krebs JR, Davies NB (eds.). An introduction to behavioural ecology. Blackwell Scientific Publications, London.
- Lekuona JM (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. y P. Bateson. 1993. Measuring Behaviour, An introductory guide. Second Edition. Cambridge University Press. Cambridge. 222p.
- Martinez MM, Bachmann S (1997) Kleptoparasitism of the American Oystercatcher *Haematopus palliatus* by gulls *Larus spp.* In the Mar Chiquita Lagoon, Buenos Aires, Argentina. *Marine Ornithology* 25:68-69.
- Morand-Ferron J, Sol D, Lefebvre L (2007) Food-stealing in birds: brain or brawn? *Animal Behavior* 74:1725-1734.
- Narosky T, Yzurieta D (2003) Guía para la identificación de Las Aves de Argentina y Uruguay. Edición de Oro. Vázquez Mazzini Editores, Buenos Aires, Argentina. 346 p.
- Schoener TW (1971) Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2:369-404.
- Siegel S (1985). Estadística no Paramétrica aplicada a las ciencias de la conducta, Editorial Trillas, México DF. 344 p.

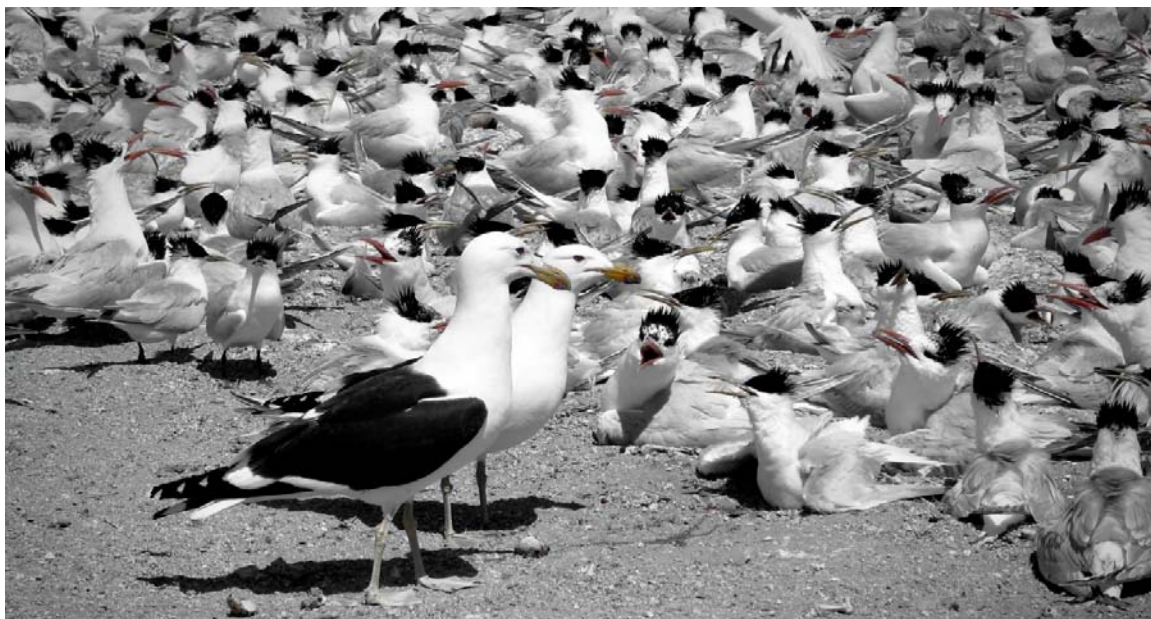
Thompson DBA (1986) The economics of kleptoparasitism: optimal foraging, host and prey selection by gulls. *Animal Behavior* 34: 1189-1205.

Zar JH (1999) Biostatistical analysis. Prentice-Hall Inc, New Jersey. 663 p.

## Factores que desencadenan el cleptoparasitismo interespecífico durante el período reproductivo en una colonia mixta de aves marinas

Los contenidos del presente capítulo han sido publicados en:

García GO, M Favero & Al Vassallo. 2010. Factors affecting kleptoparasitism by gulls in a multi-species seabird colony. *The Condor* 00:00-00.



## RESUMEN

En este estudio se describe cualitativa y cuantitativamente el comportamiento de cleptoparasitismo en un sistema Gaviota-Gaviotín, y además se compara el efecto de la calidad de las presas (tipo y tamaño) y las condiciones ambientales (estado de la marea, dirección e intensidad del viento) actuando como factores desencadenantes de este comportamiento. La tasa de cleptoparasitismo practicado por la Gaviota Cocinera (*Larus dominicanus*) fue mayor sobre el Gaviotín Real (*Thalasseus maximus*) que el Gaviotín Pico Amarillo (*T. sandvicensis eurygnatha*). Sin embargo, la eficiencia de los ataques no se vio afectada por la especie hospedadora (aprox. 42%). Se utilizó un enfoque informativo-teórico para determinar la importancia relativa de los efectos de factores tróficos y ambientales sobre el cleptoparasitismo. Nuestros resultados muestran que las presas con mayores retornos energéticos desencadenaron cleptoparasitismo, mientras que las condiciones ambientales incluidas en los modelos no afectaron de forma significativa la ocurrencia del comportamiento en estudio. En este capítulo se muestra la importancia de la calidad de las presas como desencadenante del cleptoparasitismo, y cómo este comportamiento puede remover una porción importante del alimento de los hospedadores.

## INTRODUCCIÓN

El comportamiento de cleptoparasitismo ha sido registrado en diferentes grupos de animales; sin embargo, las aves - y en especial las aves marinas - son el grupo donde este comportamiento se halla más ampliamente documentado en la literatura (ver revisiones en Brockmann & Barnard 1979, Furness, 1987). Algunas especies de gaviotas y gaviotines (Familia Laridae) pueden practicar este comportamiento de forma oportunista, durante momentos de agregación, tanto en colonias como en áreas de alimentación (Hudson & Furness 1988, Steele & Hockey 1995).

Un gran número de trabajos han reportado la relación entre el cleptoparasitismo y diferentes factores como la calidad de las presas y condiciones ambientales. Por ejemplo, se ha observado que este comportamiento es más frecuente cuando las presas son de gran tamaño y/o elevado retorno energético (Leschack & Hepp 1995, Steele & Hockey *et al.* 1995, García *et al.* 2008). Una presa de gran tamaño puede prolongar el tiempo de manipuleo por parte del hospedador, incrementando la ocurrencia y eficiencia de ataques por parte de los cleptoparásitos (García *et al.* 2008). Estudios previos han mostrado que el cleptoparasitismo ocurre de forma frecuente cuando el clima y/u otras condiciones físicas afectan la eficiencia con que las aves se alimentan. Las condiciones ambientales pueden tener efecto sobre la disponibilidad de alimento y el nivel de requerimientos (saciedad) de los cleptoparásitos (Altwegg 2003, Iyengar 2008), consecuentemente afectando la ocurrencia y eficiencia del cleptoparasitismo (Brockmann & Barnard 1979). Por ejemplo, un incremento en la intensidad del viento podría causar efectos sobre la rugosidad del mar y la visibilidad en la columna de agua, afectando finalmente la eficiencia de alimentación de las aves y en determinadas

especies disparando otros comportamientos para la obtención de presas como el cleptoparasitismo (Dunn 1975, Grubb 1978, Favero *et al.* 1997, Katchikian *et al.* 2002, García & Mariano-Jelicich 2005).

Los gaviotines son un grupo de aves marinas especialmente vulnerables a ser cleptoparasitadas. A diferencia de otras especies de aves marinas, estas aves ingresan a sus colonias reproductivas con la presa visible en el pico, incrementando así la posibilidad de que ocurra un evento de cleptoparasitismo (Hopkins & Wiley 1972, Hulsman 1976, Fuchs 1977, Stienen & Brenninkmeijer 1999, Dies & Dies 2005). En la Reserva Punta León (Patagonia), los gaviotines Real (*Thalasseus maximus*) y de Pico Amarillo (*T. sandvicensis eurygnatha*) se reproducen simpátricamente junto a la Gaviota Cocinera (*Larus dominicanus*) (Yorio & Efe 2008). Más allá de que las gaviotas cocineras utilizan frecuentemente (dependiendo de los ciclos de marea) los intermareales rocosos de la zona costera de Punta León, estas aves son consideradas como oportunistas, alimentándose no sólo de invertebrados y peces provenientes de la zona intermareal, sino también tomando ventaja de otras fuentes de alimento natural (*e.g.* depredación, cleptoparasitismo) y antropogénico (*e.g.* basurales, pesquerías) (Yorio & Quintana 1997, Bertelotti & Yorio 1999, Quintana & Yorio 1999, Bertelotti & Yorio 2000). Aunque existen extensos antecedentes sobre el cleptoparasitismo oportunista entre gaviotas y gaviotines (*e.g.* Fuchs 1977, Quintana & Yorio 1999, Dies & Dies 2005, Seco Pon & Morettini 2009), hay varios aspectos inexplorados, entre los cuales se destaca el rol de factores tróficos y ambientales como disparadores del cleptoparasitismo. De hecho, hasta la actualidad, no existen referencias en donde se compare en una misma escala de tiempo y espacio el efecto que tiene la calidad de las presas (en términos de tipo y tamaño de presa) y las condiciones ambientales actuando como desencadenantes de este comportamiento.

Sobre la base de lo expuesto, este capítulo tiene como objetivos: (1) describir cualitativa y cuantitativamente el comportamiento de cleptoparasitismo interespecífico en una colonia reproductiva mixta de aves marinas (sistema gaviota-gaviotín); y (2) comparar el efecto de la calidad de las presas (*i.e.* tipo y tamaño de presa) y condiciones ambientales (*i.e.* estado de la marea, dirección e intensidad del viento) como desencadenantes del cleptoparasitismo en el sistema gaviota-gaviotín. Para llevar a cabo el segundo objetivo, se utilizó un enfoque teórico-informativo (*information-theoretic approach*, Burnham & Anderson 2002) construyendo *a priori* un grupo de modelos candidatos, cada uno de los cuales funciona como una hipótesis a contrastar. Se planteó la predicción de que las condiciones ambientales, al afectar la disponibilidad de alimento, tendrán un efecto más importante que las variables tróficas en el desencadenamiento (*i.e.* ocurrencia) del cleptoparasitismo por gaviotas.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### *Área de estudio*

Este trabajo fue llevado a cabo durante la estación reproductiva 2006 en el Área Natural Protegida Punta León (43°04'S, 64°29'W, Patagonia, Argentina), la cual está ubicada a 20 Km al sur de la boca del Golfo Nuevo, Provincia de Chubut; y ha sido designada Reserva Natural Turística (Unidad de Investigación Biológica) por la ley 2580/85.

La Reserva Punta León se extiende a lo largo de tres kilómetros de costa de playas de canto rodado con presencia de un extenso intermareal rocoso, al pie de acantilados de aproximadamente 70 metros de altura (Yorio *et al.* 1994). En un sector de la costa, el mar está

separado de los acantilados por una plataforma arcillosa cubierta por vegetación de tipo arbustiva con predominio de Jume (*Suaeda divaricata*), Zampa (*Atriplex lampa*) y Yaoyin (*Lycium chilense*). En esta plataforma de aproximadamente seis hectáreas de superficie, se reproducen seis especies de aves marinas (ver Fig. 1): Gaviota Cocinera (*L. dominicanus*, 5.600 parejas reproductivas), Cormorán Imperial (*Phalacrocorax atriceps*, 3.000 parejas reproductivas), Cormorán Cuello Negro (*P. magellanicus*, unas pocas parejas), Biguá (*P. brasilianus*, 100 parejas reproductivas), Gaviotín Pico Amarillo (*T. sandvicensis eurygnathus*, 1.050 parejas reproductivas) y Gaviotín Real (*T. maximus*, 450 parejas reproductivas) (Yorio *et al.* 1994, Gatto & Yorio 2009).



**Figura 1.** Vista de la colonia mixta de aves marinas en la Reserva Punta León. En la parte izquierda de la foto se puede observar el refugio móvil. Foto: G. García

En esta colonia mixta de aves marinas, las gaviotas interactúan con los gaviotines durante el periodo de incubación y cría de pichones, depredando huevos y pichones, cleptoparasitando adultos y pichones, y compitiendo por los sitios de nidificación (Quintana & Yorio 1998, Quintana & Yorio 1999).

El Gaviotín Pico Amarillo (GPA) y el Gaviotín Real (GR) en Punta León se reproducen en una única colonia con sus nidos entremezclados, cuya densidad es entre 9 y 11 nidos m<sup>2</sup> (Yorio *et al.* 1994, Quintana & Yorio 1998). Ambas especies de gaviotines arriban a Punta León durante mediados de septiembre y se asientan en la colonia durante la segunda y tercera semana de octubre. El pico de nacimiento de pichones es durante la segunda o tercera semana de noviembre y los pichones se emancipan aproximadamente a las tres semanas de nacidos para formar guarderías (*i.e.* crèches) mixtas a lo largo de la playa.

### ***Observaciones de comportamiento y toma de datos***

Con el objetivo de obtener información sobre el cleptoparasitismo de la Gaviota Cocinera sobre los Gaviotines Real y Pico Amarillo se realizaron observaciones (entre las 08:00-20:00 hrs) desde un refugio móvil que permitió una aproximación de hasta tres metros a los nidos de gaviotines con un mínimo de perturbación (Fig. 2). Durante cada hora de observación (n = 65 hrs distribuidas a lo largo de 20 días) y con la ayuda de binoculares (8X) se siguieron individuos de ambas especies de gaviotines entrando a la colonia con una presa en su pico (un total de 1957 observaciones). Para evitar al máximo la pseudoreplicación de muestras se eligieron diferentes parches de la colonia durante cada periodo de observación. Las observaciones duraron hasta que la presa fue ingerida por el adulto, entregada al pichón, o robada por un cleptoparásito. En aquellos casos en los que no ocurrió un evento de robo durante el seguimiento de un individuo en particular, el valor de la variable respuesta utilizada para los modelos fue "cero" (ver análisis estadístico); en los casos en los que el evento de cleptoparasitismo ocurrió, el valor de la variable respuesta fue "uno". Un evento de

cleptoparasitismo fue considerado exitoso cuando el cleptoparásito robó con éxito la presa del gaviotín adulto o pichón. Durante cada seguimiento de gaviotines entrando a la colonia se registraron las siguientes variables: tamaño y tipo de presa (ver caracterización de presas), edad del pichón, tiempo de entrega (*i.e.* tiempo transcurrido entre el arribo de un adulto al nido con la presa en el pico hasta que la misma es tomada por el pichón), tiempo de manipuleo (*i.e.* tiempo desde el momento en que la presa es tomado por el pichón hasta que se produce la ingesta completa de la misma), y condiciones ambientales (estado de la marea, dirección e intensidad del viento).

La edad de los pichones fue categorizada como sigue: "clase 1": menores a una semana de edad (pichones que permanecen en su nido, cuyo rango de movimiento no supera los 0,5 m); "clase 2": entre una y tres semanas de edad (pichones que comienzan a alejarse del nido a más de 0,5 m); y "clase 3": mayores a tres semanas de edad (pichones que permanecen en guarderías situadas en la periferia de la colonia) (ver Quintana & Yorío 1999).

Las observaciones fueron realizadas bajo diferentes condiciones climáticas (colectadas por una estación meteorológica permanente en el área de estudio) y estados de marea. La intensidad del viento fue registrada como una variable continua (velocidad promedio durante el periodo de estudio  $4 \text{ m seg}^{-1}$  con ráfagas de hasta  $28 \text{ m seg}^{-1}$ ). La dirección del viento se categorizó teniendo en cuenta la línea de costa en dirección NE-SW ( $45^\circ - 225^\circ$ ) como sigue: (1) vientos entre  $46^\circ$  y  $135^\circ$ , (2) entre  $136^\circ$  y  $225^\circ$ , (3) entre  $226^\circ$  y  $315^\circ$ , y (4) entre  $316^\circ$  y  $45^\circ$  (esta última categoría nunca fue registrada durante la toma de datos, considerándose para el análisis las tres primeras categorías). El estado de la marea se categorizó de la siguiente manera: marea baja (cuando al menos el 25% de la zona intermareal estaba disponible para

ser utilizado como área de alimentación por las gaviotas) o marea alta (cuando menos del 25% del intermareal estaba disponible para las aves).



**Figura 2.** Vista desde el refugio móvil de la colonia mixta de Gaviotín Real y Pico Amarillo en la Reserva Punto León, Chubut. Foto: G. García.

### ***Caracterización de las presas***

La totalidad de las presas registradas durante las observaciones focales fueron identificadas al menor nivel taxonómico posible. Para reducir el error en la determinación y caracterización de las presas, todas las observaciones fueron realizadas por el mismo observador. Tres tipos de presas capturadas por los gaviotines fueron identificadas: anchoíta (*Engraulis anchoita*), pampanito (*Stromateus brasiliensis*), y un grupo de Aterinidos (*Odontesthes incisa*, *O. smitti* y *O. argentinensis*) agrupados como "pejerreyes". El 2% del total de presas registradas no pudo ser identificado.

Las tallas de las presas (largo total, LT) se estimaron de acuerdo a su tamaño relativo respecto al largo del pico de los gaviotines (Gaviotín Pico Amarillo, promedio  $60,0 \pm 4,3$  mm,  $n = 57$ ; Gaviotín Real, promedio  $65.0 \pm 2.9$  mm,  $n = 12$ ; Gatto & Yorio 2009). Debido a la similitud en los largos de pico de ambas especies de gaviotines, y considerando la precisión en la categorización de tallas de presas, se decidió considerar un largo promedio de pico para ambas especies de 62.5 mm. El tamaño de las presas se categorizó como: "chicas" (menor que  $\frac{1}{2}$  largo de pico), "medianas" (entre  $\frac{1}{2}$  y 1 pico), "grandes" (entre 1 y  $1 \frac{1}{2}$  pico) o "muy grandes" (mayores que  $1 \frac{1}{2}$  pico).

Para determinar la calidad de las presas (en  $\text{kJ gr}^{-1}$  peso húmedo), se colectaron ejemplares de las principales presas provenientes de pesquerías artesanales operando próximas al área de estudio. Las muestras fueron puestas en bolsas y congeladas ( $-20^{\circ}\text{C}$ ) para evitar su deshidratación. Una vez en el laboratorio, se midieron (LT; 0,1 mm) y pesaron (0,001 gr). Se construyeron regresiones lineales para estimar la masa de las presas (M, gramos de peso húmedo) a partir del largo total (mm):

$$E. anchoita M = 2,16 * e^{0.015 * LT}; R^2 = 0,80; n = 20$$

$$Odonthestes spp M = 0,28 * e^{0.026 * LT}; R^2 = 0,96; n = 36$$

$$S. brasiliensis M = 1,06 * e^{0.0234 * LT}; R^2 = 0,90; n = 20$$

Luego, se le asignó una masa a las diferentes categorías de tallas indicadas para los tres tipos de presa; considerando la mediana como valor central (ver Tabla 1).

**Tabla 1.** Valores de biomasa (gWW) y contenido energético (KJ gWW y KJ presa<sup>-1</sup>) estimados para los diferentes tipos y tamaños de presas. Tipos de presas: *Engraulis anchoita* (anchoíta), pejerrey (*Odontesthes incisa*, *O. smitti* and *O. argentinensis* agrupados) y *Stromateus brasiliensis* (pampanito). Las categorías de tamaño de presa son: "chicas" (C, < ½ pico), "medianas" (M, entre ½ y 1 pico), "grandes" (G, entre 1 y 1 ½ pico) y "muy grandes" (MG, más que 1 ½ pico).

		Pejerrey	Anchoíta	Pampanito
Biomasa (gWW)	C	0,40	2,70	1,50
	M	1,00	4,30	3,10
	G	2,10	6,70	6,20
	MG	4,70	10,70	12,50
Contenido energético (KJ gWW <sup>-1</sup> )		5,20	6,20	5,40
Contenido energético (KJ presa <sup>-1</sup> )	C	2,10	16,70	8,10
	M	5,20	26,60	16,70
	G	10,90	41,50	33,50
	MG	24,50	66,30	67,50

Para estimar el contenido energético de cada presa, se preparó un homogenato de tejido, secado en una estufa entre 60 y 80°C durante 72 horas hasta lograr un peso constante. Para cada tipo de presa, se determinó el peso seco y húmedo (0,001 gr) pesando el homogenato antes y después de secado. El contenido energético (E) de cada presa fue estimado usando modelos lineales empíricos para peces marinos patagónicos los cuales utilizan el porcentaje de peso seco para calcular el contenido energético (ver detalles en Ciancio *et al.* 2007):

$$E = -2,868 + 326 * \text{peso seco}; R^2 = 0,94$$

Se calculó el contenido energético de las presas (KJ presa<sup>-1</sup>) para cada clase de talla en particular multiplicando el peso húmedo promedio (gWW) de un individuo de una talla determinada por el contenido energético estimado para cada tipo de presa (Tabla 1).

## **Análisis estadístico**

La ocurrencia y eficiencia con que las gaviotas cleptoparasitaron a los gaviotines fueron comparadas utilizando pruebas de  $\chi^2$  (Zar 1999). La relación entre el tiempo de entrega, tiempo de manipuleo y la edad de los pichones fue analizada utilizando coeficientes de correlación de Spermán ( $r_s$ ). La relación entre las edades de los pichones y la ocurrencia de cleptoparasitismo fue analizada mediante pruebas de  $\chi^2$  (Zar 1999). Para analizar el grado de selección de los tipos de presas parasitadas, se comparó la distribución de los tipos de presas capturadas por los hospedadores con la distribución de tallas robadas por las gaviotas. Para esto se utilizó el índice de selectividad de Ivlev (Ivlev 1961) e intervalos de confianza de Bonferroni (Neu *et al.* 1974, Byers *et al.* 1984), descritos previamente en la sección *análisis estadístico* del Capítulo II.

Para comparar el efecto de la calidad de las presas y las condiciones ambientales como factores desencadenantes del cleptoparasitismo, se utilizaron Modelos Lineales Generalizados (MLG) con estructura del error binomial (la variable respuesta tomó dos valores posibles: 0 si el evento de cleptoparasitismo estuvo ausente durante el seguimiento, y 1 si estuvo presente) y función de enlace "*logit*" (Crawley 2007). Todos los modelos fueron ajustados utilizando el programa estadístico R (R Development Core Team 2007).

Se utilizó un enfoque teórico-informativo para evaluar el sustento de los modelos candidatos construidos *a priori* y calcular los estimadores de sus parámetros (Burnham & Anderson 2002, Crawley 2007). Se generaron *a priori* doce modelos candidatos para el Gaviotín Real y doce para el Gaviotín Pico Amarillo. El grupo de modelos candidatos incluyó modelos donde se evaluó el efecto del factor trófico (tipo y tamaño de presas), modelos donde

sólo se evaluó el efecto de las condiciones ambientales (estado de la marea, dirección e intensidad del viento), modelos con las diferentes combinaciones posibles dentro de los factores tróficos, modelos con las diferentes combinaciones dentro de los factores ambientales, un modelo global con todos los efectos, y por último un modelo nulo donde sólo se consideró el intercepto. Debido a que la ocurrencia de cleptoparasitismo estuvo ausente en las presas categorizadas como "chicas", y con el objetivo de lograr un mejor ajuste de la base de datos, este tipo de presas no fue considerado en los modelos (ver Nicholls 1989).

La selección y el ordenamiento de los modelos se realizó utilizando el criterio de información de Akaike (AIC) corregido para la falta de independencia de datos (Q) y el tamaño de muestras (c) (QAICc; Burnham & Anderson 2002). El ajuste de los modelos se realizó a partir del modelo global, inspeccionando de forma visual los grafico de alejamiento (*deviance*) residual estandarizado y estimando el factor de inflación de la varianza (*variance inflation factor*;  $\hat{c}$ ) (Burnham & Anderson 2002). Por otro lado, se utilizaron dos medidas para proporcionar una mayor comprensión de la cantidad de incertidumbre en la selección de los modelos. La primera medida fue el  $\Delta$ QAICc; diferencia entre el valor de QAICc para el mejor modelo con cada uno de los restantes (Burnham & Anderson 2002). En general, un  $\Delta$ QAICc con valores entre 0 y 2 indica un buen sustento para el modelo, entre 4 y 7 indica un menor sustento, y un  $\Delta$ QAICc mayor que 10 indica que no hay sustento para el modelo (Burnham & Anderson 2002). La segunda medida utilizada para calibrar los modelos provee la verosimilitud relativa al normalizar cada modelo sobre la base del valor de  $\Delta$ QAICc, esta medida se llama peso de Akaike "peso QAICc" (*AIC weight*, "*the relative model likelihood*", Anderson & Burnham 1999, Burnham & Anderson 2002). Los estimadores para los diferentes parámetros fueron calculados usando la técnica del promedio de modelos (*model-averaged inferencie*) basada en

los pesos de QAICc para todos los modelos candidatos y (ver Burnham & Anderson 1998). Para calcular los errores estándares se utilizó la varianza incondicional de los modelos candidatos. También se determinó el grado con el cual los intervalos de confianza (IC) del 95% de los estimadores de los parámetros se superponían en “cero” con evidencia de efectos importantes en parámetros suplementarios. Los límites de los intervalos de confianza superiores e inferiores se calcularon sumando y restando el valor de dos errores estándar, respectivamente.

## RESULTADOS

### *Características generales del sistema en estudio*

En términos generales el comportamiento de cleptoparasitismo de las gaviotas puede ser descrito de la siguiente manera: los cleptoparásitos permanecieron en la periferia (sobre el sustrato, o perchados sobre arbustos) o sobrevolando la colonia de gaviotines en busca de oportunidades para realizar eventos de robo. Éstos sucedieron mientras las presas eran transferidas desde el pico de los individuos adultos a los pichones, o directamente sobre el pichón una vez que uno de los padres ya había entregado la presa. Durante este estudio, no se registró ningún individuo de Gaviota Cocinera realizando persecuciones aéreas mientras los gaviotines volaron con las presas en el pico.

Del total de presas entregadas a los pichones el porcentaje que recibió un intento de robo (*i.e.* tasa de cleptoparasitismo) fue mayor sobre el Gaviotín Real que sobre el Gaviotín Pico Amarillo (GR: 17,7%,  $n = 1152$ ; GPA: 5,6%,  $n = 805$ ;  $\chi^2_1 = 49,1$ ,  $P < 0,001$ ). Sin embargo, la

eficiencia (porcentaje del total de eventos de cleptoparasitismo registrados que resultaron ser exitosos) con que estos ataques fueron llevados a cabo no difirió entre ambos hospedadores (GR 41,9%; GPA 42,2%;  $\chi^2_1 = 0,001$ ,  $P > 0,05$ ). De esta manera, las gaviotas robaron significativamente más presas sobre el GR que el GPA; mientras que el 7,4% ( $n = 1152$ ) de las presas ingresadas a la colonia por el GR fue robada con éxito, solo el 2,4% ( $n = 805$ ) fue robada exitosamente cuando el hospedador fue el GPA ( $\chi^2_1 = 21,5$ ;  $P < 0,001$ ).

### Edad de los pichones vs. tipo de presa, tiempo de entrega y manipuleo, y ocurrencia de cleptoparasitismo

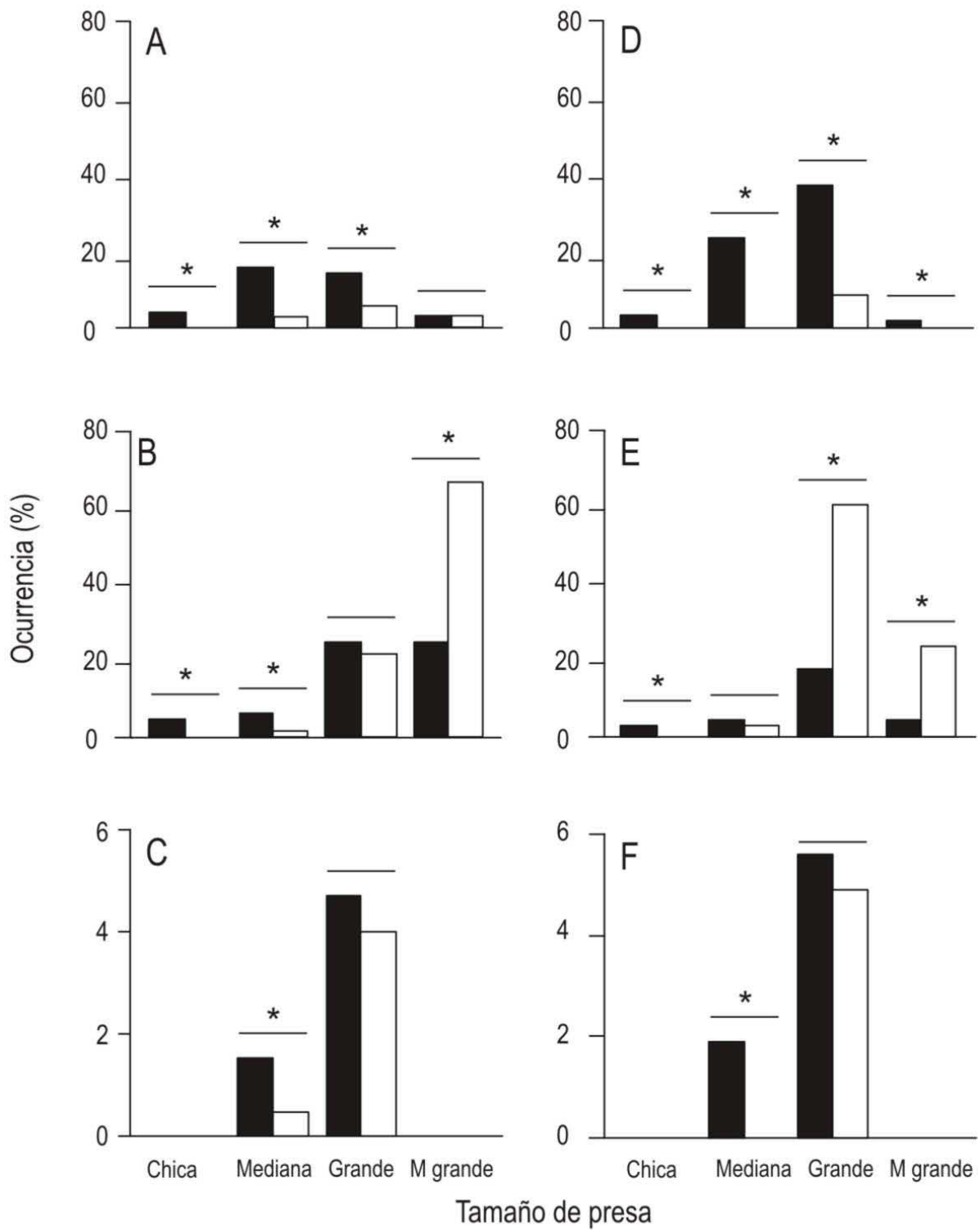
La presa más frecuente para el GR fue anchoíta (62,4%;  $\chi^2_2 = 535,86$ ,  $P < 0,001$ ), mientras que para el GPA fue "pejerrey" (62,1%;  $\chi^2_2 = 350,55$ ,  $P < 0,001$ ) (Fig. 3). Los GR tendieron a alimentar sus pichones de edad "1" con pejerreyes y anchoítas. A medida que la edad de los pichones aumentó, los pejerreyes fueron reemplazados por anchoítas y pampanitos. Para el GPA se observó un patrón similar, pero con pejerrey como un componente importante de la dieta a través de todas las clases de edad (Fig. 4). El tamaño de las presas entregadas por los adultos incrementó con la edad de los pichones (pejerrey:  $r_s = 0,37$   $n = 707$   $P < 0,001$ ; anchoíta:  $r_s = 0,45$   $n = 676$   $P < 0,001$ ; y pampanito:  $r_s = 0,29$   $n = 110$   $P < 0,02$ ). Sin embargo, el tiempo empleado en la entrega de las mismas disminuyó con el incremento de la edad ( $r_s = -0,62$ ;  $n = 1790$ ;  $P < 0,001$ ). El tiempo empleado por los pichones para el manipuleo de las presas fue bajo durante todas las categorías de edades; los pichones ingirieron la presa en menos de  $1,16 \pm 4,33$  segundos ( $n = 1957$ ). El porcentaje de presas cleptoparasitadas sobre el GR se incrementó con la edad de los pichones (11,4% para edad 1; 16,8% para edad 2, y

22,2% para edad 3;  $n = 736$ ,  $\chi^2_2 = 12,9$ ,  $P < 0,001$ ). En el GPA la ocurrencia máxima de cleptoparasitismo fue observada durante la clase de edad "2" (1,9% para edad 1; 9,2% para edad 2, y 4,7% para edad 3;  $n = 1035$ ,  $\chi^2_2 = 16,4$ ,  $P < 0,001$ ).

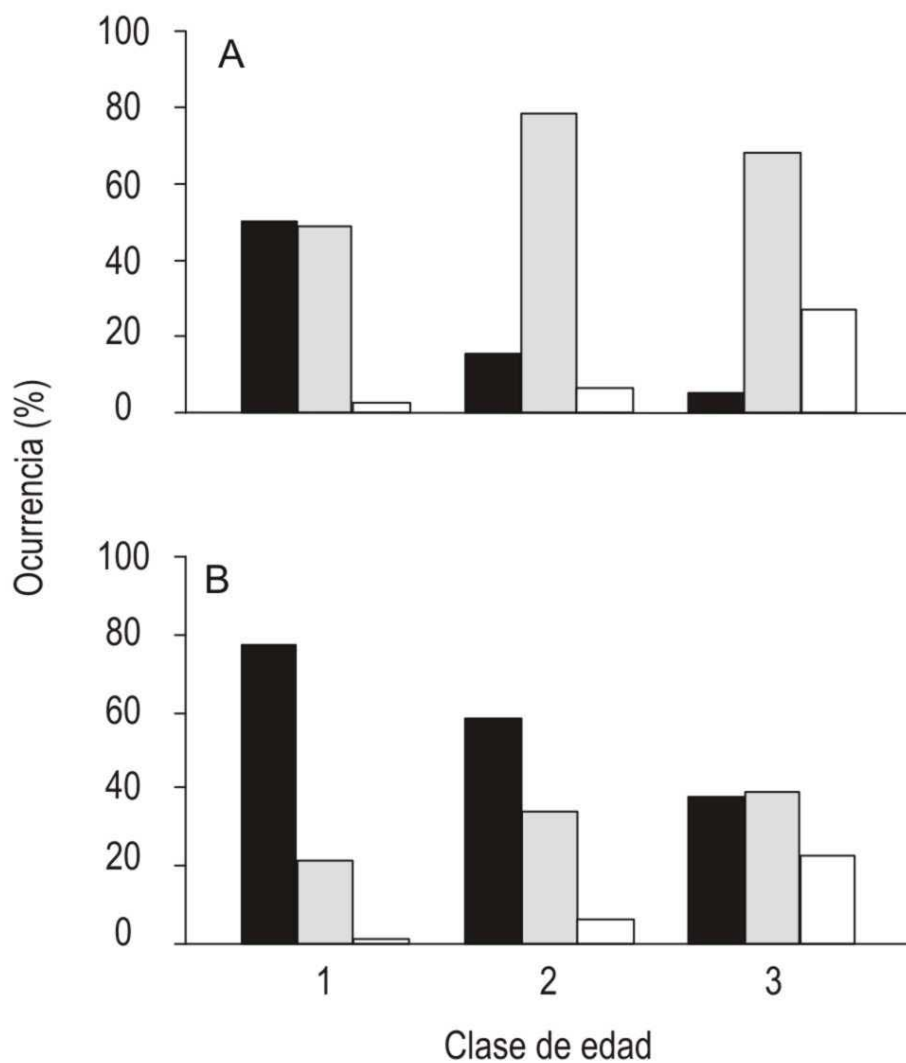
### ***Dieta de gaviotines y presas cleptoparasitadas por gaviotas***

Durante la interacción Gaviota-GR, los parásitos robaron pejerrey y anchoítas de tallas "chicas", "medianas" y "grandes" (Fig. 3); y en el caso de los pampanitos, la totalidad de las presas robadas pertenecieron a las clases "medianas" y "grandes". Cuando se comparó la distribución de las tallas de los tres tipos de presas robadas con las disponibles (Fig. 3), se observó que las gaviotas seleccionaron positivamente anchoítas pertenecientes a la clase "muy grande" (Tabla 2). El resto de las presas, exceptuando al pejerrey "muy grandes", fueron parasitadas en menor proporción a la esperada aunque sólo en algunos de manera significativa (Tabla 2).

Cuando las gaviotas interactuaron con el GPA cleptoparasitaron anchoítas pertenecientes a las tallas "chicas", "medianas" y "grandes" (Fig. 3); y en los casos de los pampanitos y el pejerrey la totalidad de las presas robadas pertenecieron a la clase "grande". Del mismo modo que en el sistema anterior, cuando se compararon las tallas robadas con las tallas capturadas por el hospedador se observó que las gaviotas seleccionaron anchoítas pertenecientes a la clase "grande" y "muy grande" (Tabla 2). El resto de las presas fueron parasitadas en menor proporción a la esperada aunque sólo en algunos de manera significativa (Tabla 2, Fig. 3).



**Figura 3** Importancia relativa de los diferentes tipos de presa (barras negras) para el GR (A, B, C) y GPA (D, E, F), junto a la frecuencia de ocurrencia de eventos de robo por parte de la Gaviota Cocinera (barras blancas). En la parte superior "pejerrey", en el medio *E. anchoita* y *S. brasiliensis* en la parte inferior. El número de presas ingresadas y ataques de cleptoparasitismo fue 1129 y 200 para el GR, 781 y 41 para el GPA, respectivamente. Los asteriscos asociados a las líneas horizontales sobre las columnas indican diferencias significativas ( $P < 0,05$ ). Nota: las figuras C y F presentan una escala en el eje vertical diferente al de las restantes.



**Figura 4.** Distribución de la ocurrencia de pejerrey (barras negras), *E. anchoita* (barras grises) y *S. brasiliensis* (barras blancas) ofrecidas a las crías por los adultos de Gaviotín Real (A) y Pico Amarillo (B) en función de la edad de las mismas.

**Tabla 2.** Selección de tallas de presa por parte de *Larus dominicanus* durante la interacción con el GR (*Thalasseus maximus*) y GPA (*T. sandvicensis eurygnatha*), analizada mediante el índice de Ivlev e intervalos de confianza de Bonferroni. Los asteriscos indican diferencias significativas ( $P < 0,05$ ). El valor de índice de Ivlev indica la dirección y magnitud de la selección (+) o evitamiento (-) de presas.

Tipo de presa	Talla de presa	Gaviota-GR			Gaviota-GPA		
		Intervalo Bonferroni		Ivlev	Intervalo Bonferroni		Ivlev
		inferior	superior		inferior	superior	
<i>Pejerrey</i>	C	0,00	0,00*	-1,00	0,00	0,00*	-1,00
	M	-0,01	0,03*	-0,88	0,00	0,00*	-1,00
	G	0,00	0,08*	-0,53	-0,04	0,18*	-0,69
	MG	-0,01	0,05	0,19	0,00	0,00*	-1,00
<i>E. anchoita</i>	C	0,00	0,00*	-1,00	0,00	0,00*	-1,00
	M	-0,01	0,03*	-0,75	-0,04	0,08	0,30
	G	0,13	0,29	-0,10	0,42	0,84*	0,54
	MG	0,56	0,76*	0,49	0,05	0,41*	0,70
<i>S. brasiliensis</i>	C	0,00	0,00	-1,00	0,00	0,00	-1,00
	M	0,00	0,00*	-0,51	0,00	0,00*	-1,00
	G	0,00	0,08	-0,09	-0,05	0,15	-0,11
	MG	0,00	0,00	-1,00	0,00	0,00	-1,00

### ***Factores que afectan la ocurrencia del cleptoparasitismo***

Con respecto al grupo de modelos candidatos para el GR se encontró sustento para la hipótesis que contempla el efecto de la calidad de las presas (*i.e.* tipo y tamaño de presa) explicando la ocurrencia de cleptoparasitismo. Asimismo, el modelo global (contemplando todas las variables) también mostró sustento explicando la variable respuesta, mostrando además un buen ajuste de la base de datos ( $\hat{c} = 0,78$ ). Ambos, tipo y tamaño de presa fueron importantes explicando la ocurrencia de cleptoparasitismo. Este modelo explicó

aproximadamente un 23% de la variación observada en la variable respuesta (Tabla 3). Los estimadores indican un aumento en el cleptoparasitismo con el incremento del tamaño de la presa; el estimador fue entre 1,5 y 3,5 veces mayor cuando el GR capturó presas “grandes” y “muy grandes” comparado con cuando capturaron presas “medianas”. Con respecto al tipo de presa, el estimador fue aproximadamente 1,2 veces mayor cuando el GR capturó pampanitos y anchoítas que cuando capturó pejerrey (Fig. 3, Tabla 4). El grupo de modelos que contempló el efecto de diferentes variables ambientales no mostró evidencia de que éstas afecten la ocurrencia del cleptoparasitismo.

**Tabla 3.** Modelos candidatos construidos *a priori* explicando la ocurrencia de cleptoparasitismo por la Gaviota Cocinera sobre el Gaviotín Real (956 casos de entrega de comida incluidos en los modelos). El número de parámetros (K) en cada modelo incluye el intercepto y cada variable explicativa. Los modelos con menor  $\Delta QAICc$  y mayor peso de QAICc son los de mayor sustento. TiP = Tipo de presa, TaP = tamaño de presa, DV = dirección del viento, IV = Intensidad del viento, EM = estado de la marea

Modelo	K	$\Delta QAICc$	Peso QAICc	R <sup>2</sup>
<b>TiP + TaP</b>	5	<b>0,0</b>	<b>0,59</b>	<b>0,23</b>
<b>Global</b>	9	<b>0,7</b>	<b>0,41</b>	<b>0,24</b>
TiP	3	14,3	0,00	0,22
TaP	3	165,3	0,00	0,01
DV+ IV	4	273,1	0,00	0,01
IV + EM	3	273,2	0,00	>0,01
DV+ IV + EM	5	274,1	0,00	0,01
IV	2	271,8	0,00	>0,01
DV+ EM	4	280,1	0,00	>0,01
EM	2	281,1	0,00	>0,01
DV	3	279,7	0,00	>0,01
Nulo	1	279,8	0,00	

**Tabla 4.** Estimadores ( $\pm$  SE) de los Modelos Lineales Generalizados describiendo la ocurrencia de cleptoparasitismo de la Gaviota Cocinera sobre el Gaviotín Real. El peso de cada variable es utilizado como un indicador de la importancia que ésta tiene explicando la distribución de la variable respuesta. El error estándar (ES) es calculado para todos los modelos candidatos usando la varianza incondicional. Los límites inferiores y superiores de los intervalos de confianza fueron calculados como el estimador  $\pm$  2ES, respectivamente.

Variable explicativa	Categorías	Peso de la variable	Estimador ( $\pm$ SE)	Intervalo confianza inferior	superior
Intercepto			-4,71 $\pm$ 0,56	-5,84	-3,57
Tamaño presa		1,00			
	Grande		1,63 $\pm$ 0,43	0,78	2,48
	Muy grande		3,40 $\pm$ 0,43	2,53	4,26
Tipo presa		0,99			
	<i>E. anchoita</i>		1,10 $\pm$ 0,29	0,51	1,70
	<i>S. brasiliensis</i>		1,26 $\pm$ 0,43	0,40	2,12
Dirección viento		0,41			
	136° - 225°		0,55 $\pm$ 0,28	-0,01	1,10
	226° - 315°		0,03 $\pm$ 0,22	-0,40	0,47
Intensidad viento		0,41	0,16 $\pm$ 0,07	0,03	0,30
Estado marea	Bajo	0,41	0,01 $\pm$ 0,19	-0,42	0,44

Para el GPA se encontró (al igual que para el GR) el mayor sustento para la hipótesis de que los factores tróficos afectan la ocurrencia del cleptoparasitismo; sin embargo, también se encontró sustento para el modelo global con todas las variables (Tabla 5). El modelo global indicó un ajuste de la base de datos para el GPA, pero el factor de inflación de la varianza ( $\hat{c} = 0,33$ ) indicó una baja dispersión en nuestros datos. Nuevamente tanto el tipo como el tamaño de la presa fueron las variables más importantes explicando la ocurrencia del cleptoparasitismo. Este modelo explicó en un 27% la variación de nuestra variable respuesta (Tabla 5). La tasa de cleptoparasitismo incrementó a medida que aumentó el tamaño de la presa; el estimador fue 2,5 veces mayor cuando GPA capturó una presa "grande" o "muy grande" comparado con el parámetro al capturar presas "medianas" (Tabla 6). Con respecto al tipo de presa, el estimador fue entre 3,2 y 1,5 veces mayor cuando GPA capturó anchoítas y

pampanitos que cuando capturó pejerrey (Fig. 3, Tabla 6). Del mismo modo que lo indicado para GR, no se encontró evidencia de un efecto de las variables ambientales sobre la ocurrencia del cleptoparasitismo.

**Tabla 5.** Modelos candidatos construidos a *priori* explicando la ocurrencia de cleptoparasitismo por la Gaviota Cocinera sobre el Gaviotín Pico Amarillo (694 casos de entrega de comida incluidos en los modelos). El número de parámetros (K) en cada modelo incluye el intercepto y cada variable explicativa. Los modelos con menor  $\Delta QAICc$  y mayor peso de QAICc tienen mayor sustento. TiP = Tipo de presa, TaP = tamaño de presa, DV = dirección del viento, IV = Intensidad del viento, EM = estado de la marea

Modelo	K	$\Delta QAICc$	Peso QAICc	R <sup>2</sup>
<b>TaP + TiP</b>	5	<b>0,0</b>	<b>0,82</b>	<b>0,27</b>
<b>Global</b>	9	<b>3,1</b>	<b>0,18</b>	<b>0,28</b>
TaP	3	63,0	0,00	0,23
TiP	3	142,0	0,00	0,11
DV+ IV + EM	5	251,4	0,00	0,03
DV+ IV	4	253,5	0,00	0,02
IV + EM	3	256,7	0,00	0,01
IV	2	259,8	0,00	>0,01
Nulo	1	266,2	0,00	
EM	2	262,7	0,00	>0,01
DV+ EM	4	265,9	0,00	>0,01
DV	3	268,9	0,00	>0,01

**Tabla 6.** Estimadores ( $\pm$  SE) de los Modelos Lineales Generalizados describiendo la ocurrencia de cleptoparasitismo de la Gaviota Cocinera sobre el Gaviotín Pico Amarillo. El peso de cada variable es utilizado como un indicador de la importancia que ésta tiene explicando la distribución de la variable respuesta. El error estándar (ES) es calculado para todos los modelos candidatos usando la varianza incondicional. Los límites inferiores y superiores de los intervalos de confianza fueron calculados como el estimador  $\pm$  2ES, respectivamente.

Variable explicativa	Categorías	Peso de la variable	Estimador ( $\pm$ SE)	Intervalo confianza	
				inferior	superior
Intercepto			-6,88 $\pm$ 0,66	-8,20	-5,56
Tamaño presa		1,00			
	grande		2,24 $\pm$ 0,59	1,07	3,42
	muy grande		2,88 $\pm$ 0,62	1,63	4,13
Tipo presa		1,00			
	<i>E. anchoita</i>		3,15 $\pm$ 0,35	2,45	3,85
	<i>S. brasiliensis</i>		1,52 $\pm$ 0,53	0,46	2,57
Dirección viento		0,17			
	136°-225°		0,42 $\pm$ 0,32	-0,21	1,05
	226°-315°		-0,76 $\pm$ 0,39	-1,54	0,02
Intensidad viento		0,17	0,14 $\pm$ 0,08	-0,89	-0,02
Estado marea	Bajo	0,17	-0,33 $\pm$ 0,28	-0,89	0,22

## DISCUSIÓN

Trabajos previos han mostrado como el cleptoparasitismo practicado por gaviotas está principalmente influenciado por la calidad de la presa del hospedador y diferentes condiciones ambientales (Hulsman 1984, Khatchikian *et al.* 2002, Morand-Ferron *et al.* 2006, Stienen 2006; entre otros). Sin embargo, ninguno de estos trabajos comparó simultáneamente el efecto de estos dos factores (tróficos y ambientales) sobre la ocurrencia del cleptoparasitismo como se realizó en este capítulo.

Las tasas estimadas de cleptoparasitismo sobre el Gaviotín Real (*ca.* 18%) fueron tres veces superiores a las del Gaviotín Pico Amarillo (*ca.* 6%). Aunque en términos generales estas

tasas fueron relativamente bajas (ver Furness 1987), la eficiencia de los ataques fue elevada. Las gaviotas robaron aproximadamente el 8% de las presas del GR (ca. 12% en biomasa). Estos resultados estuvieron en línea con aquellos encontrados durante los '90s para la misma colonia (Quintana & Yorio 1999). Estos autores propusieron que la mayor ocurrencia de eventos de robo de las gaviotas sobre el GR podría estar explicada por una diferencia entre las dietas de las dos especies de gaviotines, más allá de que en ese estudio no se proporcionó información sobre el tipo y tamaño de presas que los adultos ingresaban a la colonia para entregarle a sus pichones. Durante el presente trabajo se encontró que el GR ingresa presas a la colonia de mayor calidad comparada con las que ingresa el GPA. Esto podría hacer del GR un hospedador más conveniente en términos de retorno energético para las gaviotas al momento de realizar un evento de cleptoparasitismo.

El grupo de los pejerreyes y la anchoíta fueron las presas con mayor representación en la dieta del GPA y GR, respectivamente. Por otro lado, se observó que el GR entrega a sus pichones presas de mayor tamaño en comparación con las entregadas por el GPA, resultado que estuvo en línea con lo publicado recientemente por Gatto y Yorio (2009) para la misma colonia reproductiva. Estos resultados indican que tanto el tipo como el tamaño de la presa podrían estar actuando como un mecanismo de partición del recurso (*i.e.* segregación trófica) entre las dos especies de gaviotines (Gatto & Yorio 2009), como ha sido reportado en varios estudios de aves marinas (*e.g.* Ashmole & Ashmole 1967, Fasola *et al.* 1989, Ballance *et al.* 1997, Croxall *et al.* 1997).

Diferentes estudios han examinado cómo los padres, durante el desarrollo de los pichones, son capaces de regular las presas ofrecidas a los mismos. Por ejemplo algunas especies que alimentan a los pichones de manera regular ajustan el aprovisionamiento de

alimento según los requerimientos energéticos de estos últimos (Asmussen 2006, Stienen 2006). En el presente capítulo, se observó una variación de las presas que los padres entregaron a sus crías a lo largo del ciclo reproductivo. Las presas entregadas por los adultos mostraron un ajuste relacionado al tamaño de los pichones, lo cual podría estar en parte relacionado a restricciones mecánicas de los pichones y sus requerimientos energéticos. Las presas pequeñas fueron importantes en etapas tempranas de la ontogenia luego de la eclosión, pero presas más grandes, y con mayores retornos energéticos se hicieron más comunes a medida que progresó la temporada. El tiempo empleado por los adultos para realizar la entrega de la presa (*i.e.* tiempo de entrega) disminuyó a medida que la estación avanzó, lo cual podría estar relacionado con un incremento por parte de los pichones en la habilidad para agarrar la presa ofrecida por los padres. Cabe aclarar que a pesar de los tiempos de entrega extremadamente largos en aquellos pichones de edad "1", la ocurrencia de cleptoparasitismo en esta categoría fue baja en comparación con lo observado en el resto de las clases de edad. Con respecto a esto último, para el GR se observó un incremento en la tasa de cleptoparasitismo a medida que aumentó la edad de los pichones; sin embargo, en el GPA los valores más altos de ocurrencia de robo se correspondieron con la edad "2". Esto podría ser, al menos parcialmente, atribuido a que a fines del periodo de cría de pichones, el GR ofrece a sus crías presas con una elevada calidad en términos de retorno energético (*i.e.* anchoíta "muy grande"), desviando de esta forma los eventos de robo hacia esta especie y disminuyendo la ocurrencia en el GPA.

Los factores ambientales afectan varios aspectos del comportamiento trófico de las aves, incluyendo el éxito de captura, energía ingerida, estrategia trófica, selección de parches para alimentarse y también la probabilidad de recibir un evento de cleptoparasitismo (*e.g.* Schnell

1968, Grubb 1977, Dugan 1982, Temeles & Wellicome 1992, Katchikian *et al.* 2002, García & Mariano Jelichich 2005). Por ejemplo, la dirección e intensidad del viento pueden afectar la rugosidad superficial del cuerpo de agua, además de la turbidez y consecuentemente afectar la disponibilidad de presas para las aves (Taylor 1983, Stienen *et al.* 2000). Las aves marinas son altamente susceptibles a los cambios en la disponibilidad de alimento, en particular durante la estación reproductiva cuando éstas están restringidas a utilizar áreas para la alimentación cercana a las colonias (Stienen 2006). Estos cambios en la disponibilidad de alimento pueden desencadenar de forma oportunista ataques de cleptoparasitismo. En este trabajo, no se encontró evidencia que soportara la predicción acerca del efecto de las condiciones ambientales como desencadenantes del cleptoparasitismo. Sin embargo, se encontró evidencia acerca del efecto de la calidad de la presa (tanto el tipo como el tamaño de la misma) desencadenando la ocurrencia de este comportamiento. Varios estudios realizados en gaviotines, han mostrado que aquellos individuos que trasportan presas de gran tamaño están más expuestos a recibir un ataque de cleptoparasitismo, lo cual podría vincularse a una mayor cantidad de tiempo necesario para el manipuleo de la presa incrementando así el tiempo disponible para ser ésta detectada por un parásito (Brockmann & Barnard 1979, Steele & Hockey 1995). Aunque en este trabajo se encontró que el tiempo de manipuleo en los pichones es casi despreciable en todos los tipos y tamaños de presa, aquellas presas de mayor calidad (*i.e.* tallas "grandes" y "muy grandes" de anchoítas y pampanitos, ver tabla 1) fueron más comúnmente acompañadas de eventos de cleptoparasitismo.

Cuando los gaviotines seleccionan una presa, el tamaño y tipo de la misma podría estar determinado por: (1) la necesidad de proveer a sus pichones con alimento de tamaño y calidad adecuada, (2) la necesidad de minimizar la pérdida de presas por medio del cleptoparasitismo,

o (3) una combinación de ambas. Para reducir la cantidad de tiempo y energía gastada durante los viajes de alimentación, los gaviotines deberían tratar de hacer el menor número de viajes posibles. Para realizar esto, un individuo debería capturar una presa que no sólo le provea una cantidad de energía necesaria al pichón, sino que también minimice la probabilidad de que ocurra un evento de cleptoparasitismo. En el sistema Gaviota-Gaviotín estudiado, se encontró que tanto el tipo como tamaño de las presas entregadas por los adultos a los pichones cambió a lo largo de la estación, observándose un incremento en el contenido energético de las presas pero también en el riesgo de cleptoparasitismo. La comparación de la distribución de los tipos de presas capturadas por los hospedadores con la distribución de las robadas por las gaviotas mostró una tendencia de las gaviotas a cleptoparasitar algunas de las presas con mayor retorno energético (*i.e.* anchoítas "grandes" y "muy grandes"). Sin embargo, la falta de datos sobre selectividad de presas por parte de los gaviotines y la duración de sus viajes de alimentación, impiden un análisis sobre la eficiencia y decisiones tróficas de los gaviotines para enfrentar los costos del cleptoparasitismo. Los resultados presentados en este trabajo muestran: (1) la importancia de la calidad de las presas como desencadenantes del cleptoparasitismo, y (2) que el cleptoparasitismo practicado por la Gaviota Cocinera podría estar removiendo una importante proporción de alimento del ingresado a la colonia por el Gaviotín Real (*ca.* 12% en biomasa). Futuras investigaciones deberían centrarse en la estimación del efecto del cleptoparasitismo por gaviotas sobre la tasa de crecimiento de pichones y éxito reproductivo de ambas especies de gaviotines.

## REFERENCIAS

- Altwegg R (2003) Hungry predators render predator-avoidance behavior in tadpoles ineffective. *Oikos* 100:311-316.
- Anderson DR, Burnham KP (1999) General strategies for the analysis of ringing data. *Bird Study* 46 (Supplement):S261-S270.
- Ashmole NP, Ashmole MJ (1967) Comparative feeding ecology of seabirds of a tropical oceanic island. *Peabody Museum of Natural History Yale University Bulletin* 24:1-131.
- Asmussen IK (2006) Effectiveness of parental provisioning under variable oceanographic conditions along the Western Australian coast in two shearwater species: the Little Shearwater *Puffinus assimilis tunneyi* and the Wedge-tailed Shearwater *Puffinus pacificus*. Ph.D. dissertation, University of Murdoch. 396 p.
- Ballance LT, Pitman RL, Reilly SB (1997) Seabird community structure along a gradient: importance of competition and energetic constrain. *Ecology* 78:1502-1518.
- Bertelotti M, Yorio P (1999) Spatial and temporal patterns in the diet of the Kelp Gull in northern Chubut, Patagonia. *Condor* 101:790-798.
- Bertelotti M, Yorio P (2000) Utilisation of fishery waste by Kelp Gulls attending coastal trawl and longline vessels in northern Patagonia, Argentina. *Ornis Fennica* 77:105-115.
- Brockmann HJ, Barnard CJ (1979) Kleptoparasitism in birds. *Animal Behavior* 27:487-414.
- Brown GR, Almond REA, van Bergen Y (2004) Begging, stealing, and offering: food transfer in nonhuman primates. *Advances in the Study of Behavior* 34:265-295.
- Burnham KP, Anderson DR (1998) Model selection and inference: a practical information-theoretic approach. Springer-Verlag, New York. 353 p.
- Burnham KP, Anderson DR (2002) Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. 2nd ed. Springer-Verlag, New York. 488 p.
- Byers CR, Steinhorst RK, Krausman PR (1984) Clarification of the technique for analysis of utilization-availability data. *Journal of Wildlife Management* 48:1050-1053.
- Ciancio JE, Pascual MA, Beauchamp D (2007) Energy density of Patagonian aquatic organisms and empirical predictions based on water content. *Transactions of the American Fisheries Society* 136:415-422.

- Cooper WE, Pérez-Mellado V (2003) Kleptoparasitism in the Balearic Lizard, *Podarcis lilfordi*. *Amphibia-Reptilia* 24:219-224.
- Crawley MJ (2007) The R book. John Wiley & Sons, Ltd., West Sussex. 942 p.
- Croxall JP, Prince PA, Reid K (1997) Dietary segregation of krill eating South Georgia seabirds. *Journal of Zoology* 242: 531-556.
- Dies J, Dies B (2005) Kleptoparasitism and host responses in a Sandwich Tern colony of eastern Spain. *Waterbirds* 28:167-171.
- Dugan PJ (1982) Seasonal changes in patch use by a territorial Grey Plover: weather-dependent adjustments in foraging behaviour. *Journal of Animal Ecology* 51:849-857.
- Dunn EK (1975) The role of environmental factors in the growth of tern chicks. *Journal of Animal Ecology* 44:743-754.
- Fasola M, Bogliani G, Saino N, Canova L (1989) Foraging, feeding and time-activity niches of eight species of breeding seabirds in the coastal wetlands of the Adriatic Sea. *Bollettino di Zoologia* 56:61-72.
- Favero M, Silva MP, Ferreyra G (1997) Trophic relationships between the Kelp Gull and the Antarctic Limpet at King George Island (South Shetland Islands, Antarctica) during the breeding season. *Polar Biology* 17:431-436.
- Fuchs E (1977) Kleptoparasitism of Sandwich Terns *Sterna sandvicensis* by Black-headed Gulls *Larus ridibundus*. *Ibis* 119:183-190.
- Furness RW (1987) Kleptoparasitism in seabirds. Pp 77-99. En Croxal JP (ed.). Seabirds, feeding biology and role in marine ecosystem. Cambridge University Press. Cambridge.
- García GO, Mariano-Jelicich R (2005) Foraging behavior of the Snowy-Crowned Tern (*Sterna trudeaui*) at Mar Chiquita, Buenos Aires Province, Argentina. *Ornitología Neotropical* 16:563-566.
- García GO, Favero M, Mariano-Jelicich R (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.
- Gatto AJ, Yorio P (2009) Provisioning of mates and chicks by Cayenne and Royal Terns: resource partitioning in northern Patagonia, Argentina. *Emu* 109:49-55.
- Grimm MP, Klinge M (1996) Pike and some aspects of its dependence on vegetation. Pp 125-126. En: Craig JF (ed.). Pike: biology and exploitation. Chapman and Hall, New York.

- Grubb TC (1977) Weather-dependent foraging in Ospreys. *Auk* 94:146-149.
- Grubb TC (1978) Weather-dependent foraging rates of wintering woodland birds. *Auk* 95:370-376.
- Hudson AV, Furness RW (1988) Utilisation of discarded fish by scavenging seabirds behind whitefish trawlers in Shetland. *Journal of Zoology* 215:151-166.
- Hulsman K (1984) Selection of prey and success of Silver Gulls robbing Crested Terns. *Condor* 86:130-138.
- Iyengar EV (2004) Host-specific performance and host use in the kleptoparasitic marine snail *Trichotropis cancellata*. *Oecologia* 138:628-639.
- Iyengar EV (2008) Kleptoparasitic interactions throughout the animal kingdom and a re-evaluation, based on participant mobility, of the conditions promoting the evolution of kleptoparasitism. *Biological Journal of the Linnean Society* 93:745-762.
- Ivlev VS (1961) *Experimental Ecology of the Feeding of Fishes*. Yale University Press: New Haven, CT. 302 p.
- Khatchikian CE, Favero M, Vassallo AI (2002) Kleptoparasitism by Brown-hooded Gull and Grey hooded Gull on the American Oystercatchers in Mar Chiquita coastal lagoon, Argentina. *Waterbirds* 25:137-141.
- Kruuk H (1972) *The spotted hyena: A study of predation and social behaviour*. University of Chicago Press, Chicago. 352 p.
- Leschack CR, Hepp GR (1995) Kleptoparasitism of American Coots by Gadwalls and its relationship to social dominance and food abundance. *Auk* 112:429-435
- Morand-Ferron J, Veillette M, Lefebvre L (2006) Stealing of dunked food in Carob Grackles (*Quiscalus lugubris*). *Behavioural Processes* 73:342-347.
- Neu CW, Byers CR, Peek JM (1974) A technique for analysis of utilization availability data. *Journal of Wildlife Management* 38:541-545.
- Nicholls AO (1989) How to make biological surveys go further with generalised linear models. *Biological Conservation* 50:51-75.
- Quintana F, Yorio P (1998) Competition for nest sites between Kelp Gulls (*Larus dominicanus*) and Terns (*Sterna maxima* and *S. eurygnatha*) in Patagonia. *Auk* 115:1068-1075.
- Quintana F, Yorio P (1999) Kleptoparasitism by Kelp Gulls on Royal and Cayenne terns at Punta León, Argentina. *Journal of Field Ornithology* 70:337-342.

- R Development Core Team. 2007. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0. <http://www.R-project.org>.
- Seco Pon JP, Morettini A (2009) Kleptoparasitism by Kelp Gull *Larus dominicanus* on Common Tern *Sterna hirundo* and South American Tern *S. hirundinacea* attending coastal fisheries in Mar del Plata, Argentina. *Marine Ornithology* 37:283-284
- Schnell GD (1968) Differential habitat utilization by wintering Rough-legged and Red-tailed Hawks. *Condor* 70:373-377.
- Steele WK, Hockey PAR. 1995. Factors influencing the rate and success of intraspecific kleptoparasitism among Kelp Gulls (*Larus dominicanus*). *Auk* 112:847-859.
- Stienen EWM, Van Beers PWM, Brenninkmeijer A, Habraken JMPM, Raaijmakers MHJE, Van Tienen PGM (2000) Reflections of a specialist: patterns in food provisioning and foraging conditions in Sandwich Terns *Sterna sandvicensis*. *Ardea* 88:33-49.
- Stienen EWM (2006) Living with gulls: trading off food and predation in the Sandwich Tern *Sterna sandvicensis*. Ph.D. dissertation, University of Groningen, Netherlands.
- Taylor IR (1983) Effect of wind on the foraging behaviour of Common and Sandwich Terns. *Ornis Scandinavica* 14:90-96.
- Temeles EJ, Wellicome TI (1992) Weather-dependent kleptoparasitism and aggression in a raptor guild. *Auk* 109:920-923.
- Vollrath F (1984) Kleptobiotic interactions in invertebrates. Pp 61-94. En: Barnard CJ (ed.). Producers and scroungers: strategies of exploitation and parasitism. Chapman and Hall, New York.
- Yorio P, Quintana F, Campagna C, Harris G (1994) Diversidad, abundancia y dinámica espacio-temporal de la colonia mixta de aves marinas en Punta León, Patagonia. *Ornitología Neotropical* 5:69-77.
- Yorio P, Efe MA (2008) Population Status of Royal and Cayenne Terns Breeding in Argentina and Brazil. *Waterbirds* 31:561-570.
- Zar JH (1999) Biostatistical analysis. Prentice-Hall Inc, New Jersey. 663 p.

## Cleptoparasitismo intraespecífico durante el periodo de cortejo reproductivo y su relación con la performance reproductiva de los parásitos

Los contenidos del presente capítulo han sido publicados en:

García GO, P Becker & M Favero. 2010. Kleptoparasitism during courtship in *Sterna hirundo* and its relationship with female reproductive performance. *Journal of Ornithology* (10.1007/s10336-010-0554-4).



## RESUMEN

En este capítulo se estudió la relación entre el cleptoparasitismo durante el periodo de cortejo y la performance reproductiva de los adultos reproductores de Gaviotín Golondrina (*Sterna hirundo*), para ello se identificó y comparó dos grupos de gaviotines. El primero de los grupos estuvo constituido por parejas donde al menos unos de los individuos practicó regularmente cleptoparasitismo (grupo cleptoparásito), y el segundo estuvo constituido por parejas donde ninguno de los ejemplares realizó eventos de cleptoparasitismo a lo largo del ciclo reproductivo (grupo honesto). Todos los individuos identificados como cleptoparásitos fueron machos, y ninguna de sus parejas expresó el comportamiento en estudio. El peso de las hembras de los cleptoparásitos fue entre un 8 y 15% mayor que el de las hembras del grupo honesto. En el grupo cleptoparásito el huevo puesto en tercer orden fue significativamente mayor que el huevo del mismo orden del grupo honesto. Por otro lado, en el grupo cleptoparásito se observó que el volumen de los huevos dentro de una misma nidada no variaba de forma significativa, a diferencia de lo encontrado dentro del grupo honesto. No se observaron diferencias en relación al éxito de eclosión entre grupos de individuos. Los resultados presentados en este trabajo reportan la primera evidencia de que el cleptoparasitismo intraespecífico durante el periodo de cortejo está fuertemente asociado con una alta calidad parental en términos de tamaño de huevos, pudiendo esto incrementar la supervivencia de los pichones no sólo durante la eclosión sino también durante su desarrollo en el nido.

## INTRODUCCIÓN

El cleptoparasitismo entre individuos de una misma especie (*i.e.* cleptoparasitismo intraespecífico) ha recibido poca atención dentro de la literatura científica (Steele & Hockey 1995, Galván 2003); sin embargo, evidencias de sus costos y beneficios han sido discutidas por varios autores (Kushlan 1979, Ens *et al.* 1990, Steele & Hockey 1995, Lavers & Jones 2007). El cleptoparasitismo intraespecífico se diferencia del interespecífico porque la ocurrencia del primero dentro de una población está afectada por factores que no operan a nivel interespecífico (Barnard & Sibly 1981, Vickery *et al.* 1991). Dentro de una población se espera que unos pocos individuos cleptoparasiten frecuentemente a sus conspecíficos, o que la gran mayoría de los integrantes de la población realicen eventos de cleptoparasitismo pero de forma esporádica. A pesar de existir una amplia literatura describiendo al comportamiento de cleptoparasitismo, poco se sabe sobre el cleptoparasitismo intraespecífico durante estadios tempranos del ciclo reproductivo en aves (*e.g.* periodo de cortejo) y de qué manera puede relacionarse con la performance reproductiva de los cleptoparásitos.

Estudios previos realizados en aves longevas, especialmente aves marinas, han abordado diferentes aspectos de la performance reproductiva, tales como la probabilidad de reproducirse (Cam *et al.* 1998), fecha de puesta (Catry *et al.* 1998), cantidad y tamaño de huevos, éxito de eclosión, tasa de crecimiento de pichones y la supervivencia de los mismo (Coulson & Porter 1985, Nisbet *et al.* 1998, Wendeln 1997). Estos aspectos de la performance reproductiva están frecuentemente correlacionados unos con otros y son utilizados como indicadores de la calidad parental (Coulson & Porter 1985, Mills 1989); por ejemplo, aquellos huevos de mayor tamaño generarán pichones de mejor calidad, aumentando así sus probabilidades de supervivencia, especialmente durante los primeros días posteriores a la

eclosión (Reid & Boersma 1990, Williams 1994, Bize *et al.* 2002, Silva *et al.* 2007, Bonato *et al.* 2009).

La calidad parental puede ser considerada como un carácter fenotípico que se origina durante el desarrollo y es manifestado durante parte de la vida, aunque también la misma puede tener un componente genético (Lindström 1999, Cam & Monnat 2000). Sin embargo, poco se conoce sobre sus orígenes evolutivos, ontogenia, o características morfológicas, fisiológicas y comportamentales que son correlacionadas con ésta (Coulson 1968, Mills 1989, Wendeln 1997, Wendeln & Becker 1999). Shealer y colaboradores (2005) documentaron la primera evidencia de que aquellos individuos que se comportan como cleptoparásitos durante el periodo de cría de pichones presentan una mejor performance en el crecimiento de los mismos. Sin embargo, la relación entre el cleptoparasitismo intraespecífico durante el periodo de cortejo y diferentes parámetros reproductivos como el número de huevos, tamaño de los mismos y el éxito de eclosión no ha sido aun explorada.

El Gaviotín Golondrina (*Sterna hirundo*) es una especie que se reproduce en América del Norte y Europa y migra durante el período no reproductivo al Caribe, Sudamérica, norte y oeste de África (Gochfeld & Burger 1996). Esta especie forma en ambientes estuariales, marinos costeros e islas, colonias que pueden ser monoespecíficas (Gochfeld & Burger 1996, Becker & Ludwigs 2004) o mixtas con otras aves marinas (Gochfeld & Burger 1996, Nisbet 2002). También se hallan colonias en ambientes continentales asociados a cuerpos de agua dulce (Becker & Ludwigs 2004). El Gaviotín Golondrina es una especie longeva donde ambos miembros de la pareja pueden mantener vínculos por varios años y comparten las actividades durante el período reproductivo tales como la defensa del territorio y la alimentación de los pichones, entre otras (Nisbet 2002). Durante el periodo de cortejo y formación de parejas, los

machos atraen a las hembras trayendo alimento a la colonia y realizando exhibiciones ante ellas (*courtship feeding*). Ambos miembros de la pareja construyen el nido y el macho continúa alimentando a la hembra durante la época de puesta de huevos, trayendo las presas (e.g. peces, crustáceos) en el pico (Cramp 1985).

En esta especie de gaviotines el cleptoparasitismo ha sido ampliamente registrado, tanto en la población americana como en la europea (Bélisle 1998, Ludwigs 1998, González-Solís *et al.* 2001, Stienen 2006). Sin embargo, hasta el momento, no se sabe si el cleptoparasitismo intraespecífico para esta especie es practicado regularmente por algunos individuos de la población o esporádicamente por la mayoría de los individuos que la integran. Durante observaciones de campo realizadas en una colonia reproductiva de Gaviotín Golondrina se identificó un grupo de individuos que de forma regular practicaron cleptoparasitismo a conspecíficos. Estas observaciones fueron llevadas a cabo durante el periodo de cortejo registrando que las presas robadas por los cleptoparásitos (machos en su totalidad) eran utilizadas tanto para su propia alimentación como para la de sus hembras.

Sobre la base de lo expuesto este trabajo tuvo como objetivo analizar la relación entre el cleptoparasitismo durante el periodo de cortejo reproductivo y la performance reproductiva (en términos de cantidad de huevos, tamaño de los mismos y éxito de eclosión) en hembras del Gaviotín Golondrina. Se hipotetiza la existencia de una diferencia significativa en la performance reproductiva de las hembras del grupo cleptoparásito con respecto a aquellas del grupo no-cleptoparásito. La predicción planteada es que aquellas hembras que estén en pareja con un cleptoparásito tendrán un mejor desempeño reproductivo (en términos de tamaño de huevo y éxito de eclosión) en comparación con las hembras de los machos no cleptoparásitos.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### *Área de estudio*

Este trabajo fue llevado a cabo durante la estación reproductiva 2008 en una colonia monoespecífica de Gaviotín Golondrina *Sterna hirundo* (380 parejas reproductivas) localizada en el Mar de Banter (53°27'N, 08°07'E, Wilhelmshaven, Alemania). Dicha colonia consiste de seis islas artificiales (sub-colonias) de igual tamaño y forma rectangular (cada una de 4,6 x 10,7 m), dispuestas de manera lineal con una distancia entre cada una de 0,9 m (Fig. 1). Las islas, están separadas entre sí por bordes de cemento (ca. 60 cm), los cuales poseen 44 plataformas de descanso (*resting platform*; 0,3 x 0,3 x 0,3) con varios dispositivos electrónicos tales como balanzas y antenas (ver Fig. 2). Desde el año 1992 algunos adultos y todos los pichones de gaviotines han sido marcados con transmisores pasivos subcutáneos (*transponders*) y anillos metálicos; durante el año de estudio de las 380 parejas 465 individuos estaban marcados con transmisores. Estos transmisores son un microchip del tamaño de un grano de arroz, provisto de un código alfa-numérico de diez dígitos, los cuales permiten identificar y monitorear automáticamente a cada individuo. Los transmisores se insertan bajo la piel de los individuos y duran toda la vida; no requieren batería y son activados por un lector estacionario que lo decodifica (*i.e.* antenas). Para ello el transmisor debe estar a una distancia del lector igual o menor a 11 centímetros. Esta corta distancia de detección limita su uso a lugares donde las aves reposan frecuentemente, tales como los nidos o plataformas de descanso (Fig. 3). Con el objetivo de registrar el peso corporal de las aves marcadas con transmisores, 16 de los 44 lectores situados en las plataformas de descanso fueron combinados con balanzas electrónicas

(Sartorius BL6, PT6, TE 6100) (Wendeln & Becker 1996). Tanto los lectores como las balanzas están conectados con una computadora central, la cual permite la grabación automática del peso corporal e identificación de los individuos durante el periodo reproductivo. El sexo de la mayoría de los individuos que reproducen en esta colonia ha sido determinado mediante observaciones de cópula en el periodo de cortejo y la utilización de técnicas moleculares. Esto último se aplica desde 1998 a todos los pichones emancipados para esta colonia (Kahn *et al.* 1998).



**Figura 1.** Vista de la colonia de Gaviotín Golondrina del Mar de Banter. Foto: G. García

### ***Observaciones de comportamiento y toma de datos***

Con el objetivo de analizar la relación entre el cleptoparasitismo en cortejo y la performance reproductiva se identificó y comparó dos grupos de gaviotines. El primero de los grupos estuvo constituido por diez parejas donde al menos unos de los individuos practicó

regularmente cleptoparasitismo (de aquí en adelante llamado “grupo cleptoparásito”), y el segundo estuvo constituido por parejas ( $n = 22$ ) donde ninguno de los ejemplares realizó eventos de cleptoparasitismo a lo largo del ciclo reproductivo (de aquí en adelante llamado “grupo honesto”). Con el objetivo de minimizar efectos cronológicos (e.g. fecha de arribo a la colonia, y puesta) sobre la calidad de la nidada y otros parámetros reproductivos (Wendeln & Becker 1999, Dittmann & Becker 2003, González- Solís *et al.* 2004), todas las parejas pertenecientes a ambos grupos fueron sincrónicas, con la puesta del primer huevo distante a no más de siete días entre sí. Las parejas consideradas para ambos grupos fueron las primeras reproductoras del ciclo 2008, estando la puesta iniciada entre los días julianos 128 y 135 (*i.e.* 1 mayo = 121), antes de la fecha promedio de puesta para la colonia entera ( $135,6 \pm 5,5$  días,  $n = 283$  parejas para la temporada en estudio).



**Figura 2.** Individuo de Gaviotín Golondrina posado sobre una de las plataformas de descanso instrumentada con antena y balanza electrónica. Foto: G. García.

Para identificar los individuos cleptoparásitos se realizaron observaciones de comportamiento durante el periodo de cortejo, completando 95 horas de observación distribuidas en 19 días. Las observaciones se realizaron entre las 08:00 y las 20:00 hs desde dos refugios fijos situados dentro de la colonia (Fig. 1; ver Wendeln & Becker 1996). El periodo de observación fue definido individualmente entre el día de arribo a la colonia para cada ejemplar hasta el día de puesta del primer huevo (sólo fueron consideradas para el análisis la primera puesta de cada pareja). Durante cada evento de cleptoparasitismo observado, el individuo fue seguido visualmente hasta que éste arribó a su nido o se posó sobre alguna de las plataformas de descanso para poder identificarlo a través del transmisor o anillo metálico (Fig. 3).



**Figura 3.** Ejemplar de Gaviotín Golondrina posado en un nido instrumentado con antena portátil.  
Foto: G. García.

Todos los individuos que regularmente cleptoparasitaron durante el periodo de cortejo fueron marcados remotamente con color amarillo (ácido pícrico, ver Wendeln & Becker 1996, Sudmann & von Rienen 2000) para luego ser seguidos de forma intensiva en su condición de cleptoparásitos a lo largo de la estación reproductiva. Del mismo modo, aquellos individuos que formaron el grupo honesto (n = 22) fueron marcados con color marrón (nitrato de plata) para ser seguidos intensivamente a lo largo del periodo reproductivo en su condición de honestos (no cleptoparásitos).

Con el objetivo de estimar la eficiencia con que los cleptoparásitos realizaron un evento de robo (*i.e.* porcentaje de ataques exitosos del total de ataques registrados) se siguieron de forma visual eventos de cleptoparasitismo (un total de 414 eventos) registrándose el resultado de los mismos como exitosos o no exitosos. Un evento de cleptoparasitismo fue considerado exitoso si el cleptoparásito tomó la presa que tenía el hospedador. Cuando un evento de robo fue exitoso, el cleptoparásito fue seguido hasta registrar el destino final de la presa, ya fuera consumida por el mismo o entregada a su pareja.

Con el objetivo de analizar los cambios en el peso corporal de las hembras pertenecientes al grupo cleptoparásito y honesto, se monitoreó intensivamente el peso de seis individuos (3 individuos para cada grupo) durante el periodo de pre-puesta (precisión 1g, ver Wendeln & Becker 1996 para métodos). El peso fue registrado repetidamente para diferentes individuos; cuando un individuo se paró sobre una plataforma de descanso automáticamente se registró fecha, número de plataforma, código del transmisor y hora del día (ver tabla 1). Para su análisis, los datos de peso fueron agrupados en dos periodos: (1) entre 5-6 días previos al día de puesta, y (2) entre 3-4 días previos al día de puesta.

El día de puesta para el primero de los huevos, la cantidad y tamaño huevos, y el éxito de cada uno de éstos al eclosionar fue obtenido mediante la realización de chequeos periódicos de toda la colonia (tres veces por semana) a lo largo de los periodos de cortejo, puesta e incubación (Wagener 1998). Se marcó cada uno de los huevos en cada nido de interés registrando el orden de puesta y su tamaño en largo y ancho máximo usando un calibre (0,01 mm). El volumen de cada huevo fue calculado utilizando el índice propuesto por Harris (1964):  $\text{largo} \times \text{ancho del huevo}^2 / 1000$ . Para cada nido monitoreado el volumen promedio de huevo fue calculado. El éxito de eclosión fue calculado como el número de pichones nacidos por nido.

### ***Análisis estadístico***

Para analizar las diferencias en el tamaño de puesta (*i.e.* número de huevos) y éxito de eclosión entre cleptoparásitos y honesto se utilizaron test U de Mann-Whitney (Zar 1999).

Teniendo en cuenta que sólo uno de los 22 nidos perteneciente al grupo honesto fue de dos huevos (en el resto la puesta fue de tres huevos), este nido fue excluido de los análisis para eliminar el efecto del tamaño de puesta sobre el tamaño de los huevos. Para analizar la relación entre el cleptoparasitismo y las diferentes variables respuesta consideradas se emplearon Modelos Lineales Generales Mixtos (de aquí en más, MLGM) de máxima verosimilitud (Pinheiro & Bates 2000, Crawley 2007), considerando la no independencia de los datos entre los huevos dentro del mismo nido.

Para analizar la relación entre el cleptoparasitismo y el tamaño de huevo promedio dentro de una nidada, se aplicó un MLGM con familia de distribución Gaussiana y función de enlace "*identidad*". La relación entre el volumen de huevo promedio y el cleptoparasitismo fue

modelada con la identidad del nido como factor aleatorio y el grupo (cleptoparásito, honesto) como efecto fijo. Para evaluar la relación entre: (1) el orden del huevo y el volumen del mismo dentro de cada grupo, y (2) el cleptoparasitismo y volumen del huevo dentro del mismo orden de puesta, se utilizó un MLGM con familia de distribución Gaussiana y función de enlace "*identidad*" (Pinheiro & Bates 2000, Crawley 2007). La relación entre el volumen del huevo y el orden de puesta del mismo fue modelada con la identidad del nido como factor aleatorio y grupo/orden del huevo como efecto fijo; y la relación entre el volumen del huevo y el cleptoparasitismo fue modelada considerando a la identidad del nido como efecto aleatorio y el orden del huevo/grupo como efecto fijo (Crawley 2007). Los análisis estadísticos fueron realizados utilizando el paquete *NLME* del programa estadístico *R* (R Development Core Team 2008). El nivel de significancia para todos los test fue  $P \leq 0,05$ .

## RESULTADOS

### *Características generales del sistema en estudio*

En términos generales el cleptoparasitismo intraespecífico del Gaviotín Golondrina puede ser descrito de la siguiente manera: los cleptoparásitos permanecieron en la periferia de la colonia, sobre las plataformas de descanso, o sobrevolando la misma en busca de oportunidades para realizar eventos de cleptoparasitismo. Éstos consistieron de (1) persecuciones aéreas, (2) o ataques desde el aire cuando la presa estaba siendo transferida a la hembra por el macho, o (3) sobre aquellas hembras que no habían ingerido la presa inmediatamente después de la entrega realizada por el macho. A lo largo de los periodos de cortejo e incubación se registraron 414 eventos de cleptoparasitismo con una eficiencia (éxito)

del 15%. Todos los cleptoparásitos identificados fueron machos ( $n = 10$ ); y éstos entregaron el 20% de las presas robadas a sus hembras.

### *Peso corporal y parámetros reproductivos en función de la condición comportamental*

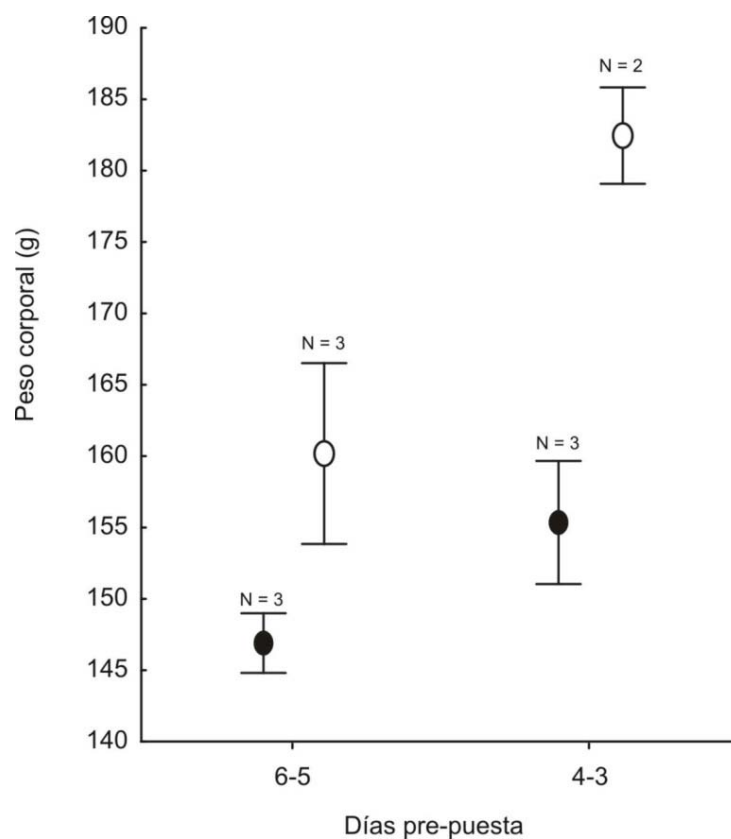
Tanto a los 5-6 como a los 3-4 días previos a la fecha de inicio de puesta, el peso de las hembras pertenecientes al grupo cleptoparásito (*i.e.* con parejas practicando cleptoparasitismo) fue más elevado que el peso de las hembras del grupo honesto. El primero de los grupos mostró valores de peso corporal entre 8,3 y 14,7% más elevada para los días 5-6 y 3-4 previos al día de puesta, respectivamente (Tabla 1, Fig. 3).

Los diez nidos pertenecientes al grupo cleptoparásito tuvieron tres huevos, mientras que sólo un nido de los 22 pertenecientes al grupo honesto tuvo dos. El promedio de huevos por nidada para el grupo de los honestos fue  $2,95 \pm 0,21$ , y el tamaño modal 3. No se encontró diferencia significativa entre el tamaño de puesta de ambos grupos ( $U = 120,00$ ;  $P > 0,05$ ).

**Tabla 1.** Valores promedio de peso ( $\pm$  desvío estándar) y tamaño muestra ( $n$ ) de hembras pertenecientes a los grupos cleptoparásito y honesto.  $t$  = días previos a la puesta.

Grupo	individuo	t = -5/6 días		t = -4/3 días	
		Media $\pm$ DS	n	Media $\pm$ DS	n
Cleptoparásito	1	147,55 $\pm$ 0,55	3	-	0
	2	165,60 $\pm$ 16,21	7	185,83 $\pm$ 10,14	2
	3	167,39 $\pm$ 8,49	9	179,07 $\pm$ 8,84	6
Honesto	1	146,50 $\pm$ 0,00	1	164,10 $\pm$ 0,00	1
	2	143,50 $\pm$ 0,00	1	153,20 $\pm$ 12,73	2
	3	150,70 $\pm$ 4,50	9	149,60 $\pm$ 11,03	2

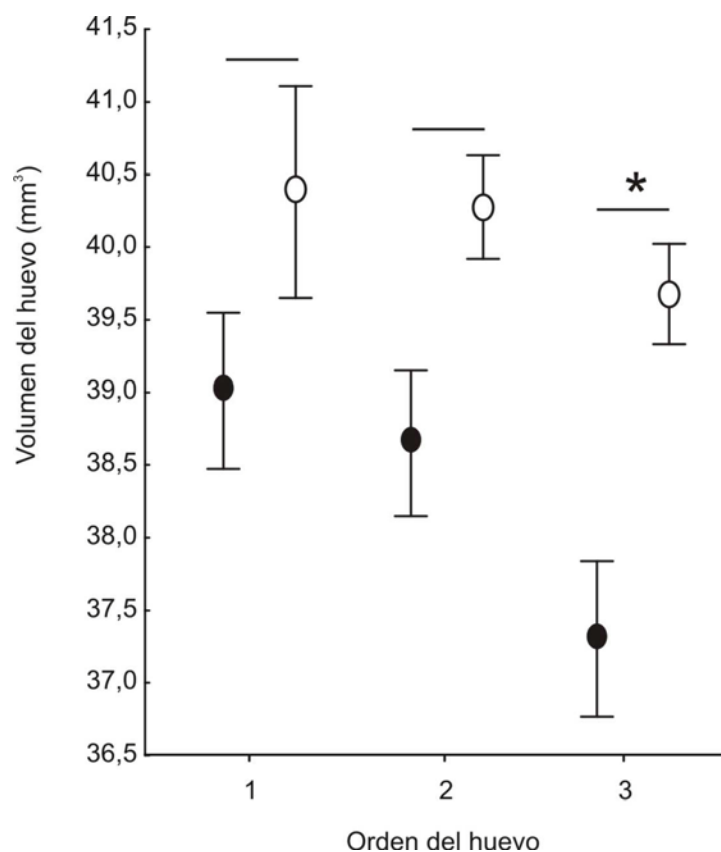
El volumen promedio de huevo fue  $40,1 \pm 1,2 \text{ mm}^3$  ( $n = 10$ ) para el grupo cleptoparásito y  $38,3 \pm 2,3 \text{ mm}^3$  para el grupo honesto ( $n = 21$ ; MLGM:  $F_{1,294} = 5,19$ ;  $P = 0,032$ ). El tamaño de huevo dentro del grupo cleptoparásito no varió significativamente en función del orden de puesta; sin embargo, dentro del grupo honesto el tercero de los huevos fue significativamente más chico que el primero (Tabla 2, Fig. 4). Cuando se comparó para un mismo orden de huevo el tamaño del mismo en función del grupo, el volumen de los huevos 1 y 2 no difirió significativamente entre grupos, pero el huevo 3 fue significativamente mayor en el grupo cleptoparásito (Tabla 3; Fig 4).



**Figura 3.** Peso corporal de las hembras con (círculos abiertos) y sin (círculos negros) pareja cleptoparásita a los 6-5 y 4-3 días previos a la fecha de puesta del primer huevo. Valores medios  $\pm$  error estándar (líneas).

**Tabla 2.** Coeficientes ( $\pm$  ES) para el Modelo Lineal General Mixto describiendo la relación entre el orden del huevo y el volumen de los mismos dentro de cada grupo de aves. Ésta relación fue modelada con la identidad del nido como factor aleatorio y el grupo/orden del huevo como factor fijo. Tanto para honestos como para cleptoparásitos el primer huevo fue usado como referencia.

Variable respuesta	Efectos fijos	Categorías	Coeficientes $\pm$ ES	<i>P</i>
Volumen de huevo ( <i>n</i> = 93)	Intercepto		39,00 $\pm$ 0,49	0,00
	Grupo/orden de huevo	honesto/huevo 1		
		honesto/huevo 2	-0,44 $\pm$ 0,39	0,38
		honesto/huevo 3	-1,69 $\pm$ 0,39	0,00
		Cleptoparásito/huevo 1		
		Cleptoparásito/huevo 2	-0,08 $\pm$ 0,56	0,87
		Cleptoparásito/huevo 3	-0,70 $\pm$ 0,56	0,22



**Figura 4.** Relación entre el cleptoparasitismo en el Gaviotín Golondrina y el volumen de los huevos. Valores promedios (círculos)  $\pm$  error estándar (líneas). Los círculos abiertos representan al grupo cleptoparásito y los círculos cerrados al honesto. Los asteriscos asociados a las líneas horizontales indican diferencias significativas entre grupos ( $P < 0,05$ ). Ver texto y tablas para la estadística.

**Tabla 3.** Coeficientes ( $\pm$  ES) para el Modelo Lineal General Mixto describiendo la relación entre el grupo y el volumen de los huevos. Ésta relación fue modelada con la identidad del nido como factor aleatorio y el orden del huevo/grupo como factor fijo. El grupo honesto fue utilizado como categoría de referencia en todos los grupos.

Variable Respuesta	Efectos fijos	Categorías	Coeficientes $\pm$ ES	<i>P</i>
Volumen de huevo ( <i>n</i> = 93)	Intercepto		39,00 $\pm$ 0,49	0,000
	Orden de huevo/grupo	Huevo 1/honesto		
		Huevo 1/cleptoparásito	1,36 $\pm$ 0,87	0,125
		Huevo 2/honesto		
		Huevo 2/cleptoparásito	1,62 $\pm$ 0,87	0,069
		Huevo 3/honesto		
		Huevo 3/cleptoparásito	2,36 $\pm$ 0,87	0,009

El número de huevos eclosionados por nido fue  $2,70 \pm 0,48$  en el grupo cleptoparásito (*n* = 10) y  $2,73 \pm 0,70$  para el grupo honesto (*n* = 22; *U* = 98,50; *P* > 0,05).

## DISCUSIÓN

Diferentes estudios realizados durante la estación reproductiva han reportado el cleptoparasitismo en el Gaviotín Golondrina (Hays 1970, Bélisle 1998, Ludwigs 1998, Shealer & Spendelow 2002, Stienen 2006). Sin embargo, el presente trabajo es el primero donde se han identificado individuos robando alimento regularmente, y donde se ha analizado la relación entre el cleptoparasitismo durante el período de cortejo y diferentes parámetros reproductivos. Sólo diez (individuos machos) de las 300 parejas observadas durante el periodo de cortejo fueron identificados como cleptoparásitos, sugiriendo que al menos durante este periodo el cleptoparasitismo es practicado por una pequeña proporción de individuos especializados. El hecho de que los individuos cleptoparásitos fueron todos machos podría ser consecuencia de

que en esta especie éstos ofrecen presas a las hembras durante el periodo de cortejo (*courtship feeding*). Durante los días previos al inicio de la puesta las hembras no necesitarían ser cleptoparásitas activas al depender casi exclusivamente del alimento que le proporciona su pareja (Nisbet 1977, Wendeln 1997). A esto se suma que el incremento del peso corporal de las hembras previo a la puesta de huevos (hasta un 65% de sobrepeso comparado con el peso al arribo a la colonia) podría restringir sus habilidades en la captura de alimento (Nisbet 1977). De ser así, se podría especular que las hembras puedan ser cleptoparásitas activas durante el periodo de cría de pichones, momento en que ambos adultos tienen un rol activo en la alimentación de la nidada.

El Gaviotín Golondrina es una especie donde los machos alimentan a las hembras durante el periodo de cortejo (Nisbet 1973, González-Solís *et al.* 2001). La significancia nutricional de este comportamiento ha recibido atención considerable porque por medio del mismo se transfiere una cantidad significativa de alimento desde los machos a las hembras durante el estado previo a la puesta de huevos (Tasker & Mills 1981). Aunque en un principio se pensó que la función principal de la alimentación en cortejo estaba vinculada a mantener el enlace de la pareja (Lack 1940), en aves marinas la principal función es proveer y generar una mejor nutrición de la hembra (Hunt 1980, Wendeln 1997, González-Solís *et al.* 2001). De aquí que un incremento en la tasa de presas entregadas a las hembras durante la alimentación en cortejo puede resultar en un aumento de la ingesta de alimento y consecuentemente afectar la cantidad o tamaños de los huevos en una nidada (Reid 1987).

Estudios previos realizados en la misma colonia de Gaviotín Golondrina investigaron la relación entre el día de puesta, edad, experiencia reproductiva previa y la condición corporal (Wendeln 1997, González-Solís *et al.* 2004). Estos estudios mostraron que las hembras que

inician la puesta tarde en la temporada son aquellas donde los machos entregan menos alimento (en términos energéticos) durante el periodo de cortejo. En consecuencia las hembras muestran un bajo peso corporal durante los días previos al día de inicio de la puesta (Wendeln 1997). En este estudio se encontró que la masa corporal de las hembras cuyas parejas fueron cleptoparásitos activos era entre un 8 y 15% mayor que la masa de las hembras del grupo honesto. Estos resultados proveen la primera evidencia de que el cleptoparasitismo practicado por machos durante el periodo de cortejo podría afectar el peso de sus hembras. Sin embargo, estos resultados deben ser considerados con cautela debido al pequeño número de gaviotines estudiados (a pesar de que la información proveniente de cada ejemplar es muy importante). Durante este estudio no se pudo determinar si la diferencia en la condición (*i.e.* peso corporal) de las hembras fue consecuencia de la alimentación (de los machos) en cortejo o una combinación de esto y otros factores como la posibilidad de que los machos cleptoparásitos sean capaces de aparearse con hembras de mejor condición física en comparación a la de los machos del grupo honesto. Estos resultados deberían ser materia de estudio para futuras investigaciones.

Por otro lado, varios factores han mostrado una correlación con la variación en el tamaño de huevos dentro de la misma especie, incluyendo la fecha de puesta (Slagsvold 1984), tamaño de la nidada (Parsons 1976), edad y experiencia reproductiva (Järvinen & Vaisanen 1983, González-Solís *et al.* 2001), heredabilidad (Ojanen *et al.* 1979), parámetros fisiológicos y ambientales (Ojanen *et al.* 1981, Nager & Zandt 1994), y la alimentación suplementaria (Christians 2002). Los resultados presentados en este capítulo mostraron que en el grupo cleptoparásito el tercer huevo en orden de puesta fue significativamente mayor en comparación con el del grupo honesto. Además, en el grupo cleptoparásito no se observaron variaciones

significativas cuando se analizó la relación entre el volumen del huevo y el orden de puesta, lo cual difirió de lo encontrado para el grupo honesto, resultados que estuvieron en línea con la predicción planteada. Diferentes estudios han hipotetizado que la adquisición de nutrientes durante la síntesis de huevos afecta el tamaño de la nidada en términos de biomasa (Wooller & Dunlop 1981, Winkler 1985, Salzer & Larkin 1990). En este trabajo se hipotetiza que los machos especializados en cleptoparasitismo fueron capaces de entregar mayores cantidades de alimento a sus hembras en comparación con los machos honestos, teniendo un efecto sobre el tamaño del tercero de los huevos (hipótesis de adquisición de nutrientes, Reid 1987). Más allá de que varios estudios experimentales han demostrado que el tamaño del huevo afecta positivamente el éxito de eclosión (Thomas 1983, Croxall et al 1992), en el presente estudio no se observaron diferencias significativas en el éxito de eclosión entre ambos grupos de aves a pesar de las diferencias en los tamaños de huevo encontradas.

Diferentes investigaciones han mostrado que además de la disponibilidad de presas, la calidad de las mismas es uno de los factores principales desencadenando la ocurrencia del cleptoparasitismo en las aves marinas (Ludwigs 1998; García et al. 2010; entre otros). Estudios previos sobre cleptoparasitismo en el Gaviotín Golondrina registraron una fuerte selectividad, por parte de los cleptoparásitos en el tipo y tamaño de presa robado, seleccionando peces marinos de gran tamaño los cuales contienen alto retorno energético (Ludwigs 1998). Otros estudios realizados para la misma colonia mostraron que los machos se alimentan tanto en áreas marinas como cuerpos de agua continentales. Aquellos machos que se alimentan en áreas marinas realizan largos viajes de alimentación, los cuales son compensados con un mayor retorno energético de las presas marinas; aquellas aves que se alimentan en las áreas marinas tienen mayor masa corporal y una fecha de puesta anterior a las que se alimentan en

cuerpos de agua continentales (Wendeln 1997). Durante los últimos diez días previos a la puesta, los machos cleptoparásitos identificados en el presente estudio fueron observados durante largos periodo de tiempo en la colonia sin emprender largos viajes de alimentación a diferentes aéreas marinas para alimentarse (G. García com. pers.). Sin embargo, a través de sus actividades como cleptoparásitos, estas aves podrían ser capaces de entregar una mayor cantidad de alimento (también predecible en el tiempo en función del número potencial de hospedadores) a sus hembras en comparación con aquellos individuos que se alimentan en el mar. El alimento cleptoparasitado entregado a sus parejas podría estar actuando como un suplemento para la hembra durante un periodo crítico de formación de huevos, consecuentemente afectando la calidad de puesta y la performance reproductiva. Los resultados presentados en este trabajo reportan la primera evidencia de que el cleptoparasitismo intraespecífico durante el periodo de cortejo está fuertemente asociado con una alta calidad parental en términos de tamaño de huevos, pudiendo esto incrementar la supervivencia de los pichones no sólo durante la eclosión sino también durante su desarrollo en el nido, temas que serán abordados en el capítulo siguiente.

## REFERENCIAS

- Barnard CJ, Sibly RM (1981) Producers and scroungers: a general model and its application to captive flocks of house sparrows. *Animal Behavior* 29:543-550.
- Becker PH, Wendeln H (1997) A new application for transponders in population ecology of the Common Tern. *Condor* 99:534-538.
- Becker PH, Ludwigs JD (2004) *Sterna hirundo* Common Tern. Pp 93-139. En: Parkin D (ed.). BWP Update Vol. 6 Nos 1/2. Oxford University Press, Oxford.
- Bélisle M. 1998. Foraging group size: models and a test with jaegers kleptoparasitizing terns. *Ecology* 79:1922-1938.

- Bize P, Roulin A, Richner H (2002) Covariation between egg size and rearing condition determines offspring quality: an experiment with the alpine swift. *Oecologia* 132:231-234.
- Bonato M, Evans MR, Cherry MI (2009) Investment in eggs is influenced by male coloration in the ostrich (*Struthio camelus*). *Animal Behavior* 77:1027-1032.
- Cam E, Monnat JY (2000) Stratification based on reproductive state reveals contrasting patterns of age-related variation in demographic parameters in the kittiwake. *Oikos* 90:560-574.
- Cam E, Hines JE, Monnat JY, Nichols JD, Danchin E (1998) Are adult nonbreeders prudent parents? The kittiwake model. *Ecology* 79:2917-2930.
- Catry P, Ratcliffe N, Furness RW (1998) The influence of hatching date on different life-history stages of Great Skuas *Catharacta skua*. *Journal of Avian Biology* 29:299-300.
- Christians J K (2002) Avian egg size: Variation within species and inflexibility within individuals. *Biological Reviews* 77:1-26.
- Coulson JC (1968) Differences in the quality of birds nesting in the center and on the edge of a colony. *Nature* 217:478-479.
- Coulson JC, Porter JM (1985) Reproductive success of the Kittiwake *Rissa tridactyla*: The roles of clutch size, chick growth rates and parental quality. *Ibis* 127:450-466.
- Cramp, S. 1985. The Birds of the Western Palearctic. Vol 4. Oxford University Press, Oxford.
- Crawley MJ (2007) The R book. John Wiley and Sons, Ltd., West Sussex. 942p.
- Ens BJ, Esselink P, Zwarts L, 1990. Kleptoparasitism as a problem of prey choice: a study on mudflat-feeding curlews, *Numenius arquata*. *Animal Behavior* 39: 219-230.
- García GO, Favero M, Vassallo AI (2010) Factors affecting kleptoparasitism by Gulls in a multi-species seabird colony. *Condor (in press)*.
- Gochfeld, M. & J. Burger. 1996. Family Sternidae (Terns). En: Del Hoyo J, Elliot A, Sargatal J (eds.). Handbook of the birds of the world. Vol 3. Hoatzin to Auk Linx edicions. Barcelona.
- González-Solís J, Sokolov E, Becker PH (2001) Courtship feedings, copulations and paternity in Common Terns *Sterna hirundo*. *Animal Behavior* 61:1125-1132.
- González-Solís J, Becker PH, Jover L, Ruiz X (2004) Individual changes underlies age-specific patterns of laying date and egg-size in female common terns. *Journal of Ornithology* 145:129-136.
- Harris MP (1964) Aspects of the breeding biology of the gulls *Larus argentatus*, *L. fuscus* and *L. marinus*. *Ibis* 106:432-456.

- Hays H (1970) Common Terns pirating fish on Great Gull Island. *Wilson Bull* 12:99-100.
- Hunt GL (1980) Mate selection and mating systems in seabirds. Pp 113-144. En: Burger J, Olla B, Winn H (eds.). Behavior of marine animals, vol. 4, Marine birds. Plenum Press, New York.
- Järvinen AR, Vaisanen A (1983) Egg size and related reproductive traits in a southern passerine *Ficedula hypoleuca* breeding in an extreme northern environment. *Ornis Scandinavica* 14:253-62.
- Kahn NW, John JS, Quinn W (1998) Chromosome-specific intron size differences in the avian method for sex identification in birds. *Auk* 115:1074-1078.
- Kushlan, J. A. 1979. Short-term energy maximization of egret foraging. *Ecology* 60: 645-646.
- Lack D (1940) Courtship feeding in birds. *Auk* 57:169-178.
- Lavers J, Jones I (2007). Impacts of intraspecific kleptoparasitism and diet shifts on Razorbill productivity at the Gannet Islands, Labrador. *Marine Ornithology* 35:1-7.
- Lindström J (1999) Early development and fitness in birds and mammals. *Trends in Ecology and Evolution* 14:343-348.
- Ludwigs JD (1998) Kleptoparasitismus bei der Flußseeschwalbe *Sterna hirundo* als Anzeiger für Nahrungsmangel. *Vogelwelt* 119:193-203.
- Mills JA (1989) Red-billed Gull. Pp 387-404. En: Newton I (ed.). Lifetime reproduction in birds. Academic Press, London.
- Nager RG, Zandy HS (1994) Variation in egg size in Great Tits. *Ardea* 82: 315-328.
- Nisbet ICT (1973) Courtship-feeding, egg-size and breeding success in Common Terns. *Nature* 241:141-142.
- Nisbet ICT (1977) Courtship-feeding and clutch size in Common Terns *Sterna hirundo*. Pp 101-109. En: Stonehouse B, Perrins C (eds.). Evolutionary Ecology. Macmillan, London.
- Nisbet ICT, Spendelow JA, Hatfield JS, Zingo JM, Gough GA (1998) Variations in growth of Roseate Tern chicks. II. Early growth as an index of parental quality. *Condor* 100:305-315.
- Nisbet, I. C. T. 2002. Common Tern (*Sterna hirundo*). En: Poole A, Gill F (eds.). The Birds of North America 618:1- 40. Inc. Philadelphia.
- Ojanen M, Orell M, Vasisanen RA (1979) Role of heredity in egg size variation in the Great Tit *Parus major* and Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Ornis Scandinavica* 10:22-28.

- Ojanen M, Orell M, Vasisanen RA (1981) Egg size variation within passerine clutches: effects of ambient temperature and laying sequence. *Ornis Fennica* 58:93-108.
- Parsons J (1976) Factors determining the number and size of eggs laid by the Herring Gull. *Condor* 78:481-92.
- Pinheiro JC, Bates DM (2000) Mixed-effects models in S and S-PLUS. Springer, Berlin. 528 p.
- R Development Core Team (2008) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0. <http://www.R-project.org>
- Reid WV (1987) Constraints on clutch size in the Glaucous-winged Gull. Pp 8-25. En: Hand JL, Southern WE, Vermeer K (eds.). Ecology and behavior of gulls: Proceedings of an International Symposium of the Colonial Waterbird Group and the Pacific Seabird Group, 6 December 1985, San Francisco, California: *Studies Avian Biology* no. 10.
- Reid WV, Boersma PD (1990) Parental quality and selection on egg size in the Magellanic Penguin. *Evolution* 44:1780-1786.
- Salzer D, Larkin G (1990) Impact of courtship feeding on clutch and third-egg size in Glaucous-winged Gulls. *Animal Behavior* 39:1149-1162.
- Shealer DA, Spendlow JA (2002) Individual foraging strategies of kleptoparasitic Roseate Terns. *Waterbirds* 25:436-441.
- Shealer DA, Spendlow JA, Harfield JS, Nisbet ICT (2005) The adaptive significance of stealing in a marine bird and its relationship to parental quality. *Behavioral Ecology* 16:371-376.
- Silva MC, Boersma PD, Mackay S, Strange I (2007) Egg size and parental quality in thin-billed prions, *Pachyptila belcheri*: effects on offspring fitness. *Animal Behavior* 74:1403-1412.
- Slagsvold T, Sandvik R, Lorentsen MH (1984) On the adaptive value of intra-clutch egg-size variation in birds. *Auk* 101:685-97.
- Steele WK, Hockey PAR (1995) Factors influencing the rate and success of intraspecific kleptoparasitism among Kelp Gulls (*Larus dominicanus*). *Auk* 112:847-859.
- Stienen EWM (2006) Living with gulls: trading off food and predation in the Sandwich Tern *Sterna sandvicensis* (PhD Dissertation), University of Groningen, Netherlands.
- Sudmann S, von Rienen F (2000) Fernausgelöste Farbspritzanlagen zur individuellen Kennzeichnung von Vögeln. *Vogelwarte* 40:319-322.

- Tasker CR, Mills JA (1981) A functional analysis of courtship feeding in the red-billed gull, *Larus novaehollandiae scopulinus*. *Behaviour* 77: 222-241.
- Vickery WL, Giraldeau L-A, Templeton JJ, Kramer DL, Chapman CA (1991) Producers, scroungers and group foraging. *American Naturalist* 137:847-863.
- Wagener M (1998) Praktische Hinweise für brutbiologische Untersuchungen an der Flusseeeschwalbe *Sterna hirundo*. *Vogelwelt* 119:279-286.
- Wendeln H (1997) Body mass of female Common Terns (*Sterna hirundo*) during courtship: relationship to male quality, egg mass, diet, laying date and age. *Colonial Waterbirds* 20:235-243.
- Wendeln H, Becker PH (1996) Body mass change in breeding Common Terns *Sterna hirundo*. *Bird Study* 43:85-95.
- Wendeln H, Becker PH (1999) Effects of parental quality and effort on the reproduction of Common Terns. *Journal of Animal Ecology* 68:205-214.
- Williams TD (1994) Intraspecific variation in egg size and egg composition in birds: effects on offspring fitness. *Biological Reviews* 68:35-59.
- Winkler DW (1985) Factors determining a clutch size reduction in California Gulls (*Larus californicus*): A multi-hypothesis approach. *Evolution* 39:667-67.
- Wooller RD, Dunlop JN (1981) Annual variation in clutch and egg sizes in the Silver Gull *Larus novaehollandiae*. *Australian Wildlife Research* 8:431-433.
- Zar J.H. 1999. Biostatistical analysis. Prentice-Hall Inc, New Jersey. 663 p.

**Cleptoparasitismo intraespecífico en aves durante el periodo de cría: relación con el crecimiento de pichones y el éxito reproductivo**



## RESUMEN

En este trabajo se estudió la relación entre el cleptoparasitismo intraespecífico durante el periodo de cría de pichones con diferentes parámetros reproductivos y las presas provistas por los adultos a sus crías. El estudio fue llevado a cabo en la colonia monoespecífica de Gaviotín Golondrina (*Sterna hirundo*) del Mar de Banter, donde se identificó y comparó dos grupos de gaviotines. El primero de los grupos estuvo constituido por parejas donde al menos unos de los individuos practicó regularmente cleptoparasitismo, y el segundo estuvo constituido por parejas donde ninguno de los ejemplares realizó eventos de cleptoparasitismo a lo largo del ciclo reproductivo (grupo honesto). La condición cleptoparásita se registró tanto en individuos machos como hembras (dos tercios y un tercio de individuos, respectivamente). La tasa de crecimiento para los días 1-5 no estuvo afectada por la condición cleptoparásita; sin embargo, el crecimiento durante los días 3-13 y el peso asintótico alcanzado fue superior en los pichones del grupo cleptoparásita en comparación con los del grupo honesto. Por otro lado, en aquellos nidos donde al menos uno de los reproductores expresó el cleptoparasitismo se observó que: (1) las presas entregadas a los pichones fueron de mejor calidad; y (3) el éxito reproductivo fue significativamente mayor (aproximadamente el doble) que en el grupo honesto. Los resultados presentados en este estudio reportan la primera evidencia de que el cleptoparasitismo intraespecífico durante el periodo de desarrollo de pichones en el Gaviotín Golondrina está fuertemente asociado con el cuidado y la calidad parental en términos de las presas provistas a las crías, así como la supervivencia de las mismas. Por lo presentado, la condición cleptoparásita de los adultos podría ser utilizada como un buen predictor de la calidad parental para la especie en estudio.

## INTRODUCCIÓN

La condición nutricional de una cría durante su desarrollo puede estar afectada por diferentes factores tales como la variabilidad ambiental (Ricklefs 1983, Arednt 1997), la disponibilidad y calidad de alimento, y la experiencia previa de los progenitores (Limmer & Beker 2009). Esta condición nutricional puede tener un profundo efecto sobre el desempeño del individuo en su estado adulto (Elo & Preston 1992, Desai & Hales 1997). Dentro de algunas especies de aves, se ha demostrado que la reducción en cantidad o calidad de alimentos recibidos por los pichones influye sobre diferentes rasgos adultos, tales como el peso corporal, la probabilidad de supervivencia, la expresión de rasgos sexuales secundarios y la función inmunológica (Gershwin *et al.* 1985, Newton 1989, Richner *et al.* 1989, Lochmiller *et al.* 1993, de Kogel 1997).

El cuidado parental en aves es crítico para el desarrollo y crecimiento de los pichones (Clutton-Brock 1991). Estudios previos en gaviotines han abordado diferentes aspectos del cuidado parental y la performance reproductiva, tales como la cantidad y calidad del alimento con que los adultos aprovisionan a sus crías, así como la tasa de crecimiento y supervivencia de las mismas (Nisbet 1973, Nisbet *et al.* 1998, Wendeln 1997, Limmer & Becker 2009, entre otros). Estos aspectos están frecuentemente correlacionados unos con otros y han sido utilizados como indicadores de la calidad parental (Coulson & Porter 1985, Mills 1989). Por ejemplo, aquellos individuos capaces de entregar una adecuada cantidad y calidad de presas producirán pichones de buena calidad, con mayores probabilidades de supervivencia, especialmente durante la etapa temprana de la ontogenia (Limmer & Becker 2009).

El Gaviotín Golondrina (*Sterna hirundo*) es una especie longeva con cuidado biparental (Wendeln 1997). Estudios previos realizados para esta especie en la colonia del Mar de Banter (Wilhelmshaven, Alemania), han relacionado diferentes parámetros de crecimiento en pichones y la supervivencia de los mismos con factores tales como el sexo del pichón, la cantidad y sexo de los hermanos dentro de una misma nidada, el orden y fecha de eclosión, y la condición de los adultos reproductores (Wendeln & Becker 1999, Becker & Wink 2003). Otros trabajos para la misma colonia han estudiado la variación en las presas que los adultos entregan a sus crías en función de diferentes variables ambientales (e.g. estado de la marea) y de la experiencia previa de los adultos reproductores (Becker *et al.* 1993, Becker *et al.* 1997, Limmer & Becker 2009).

Durante observaciones preliminares realizadas en la misma colonia reproductiva del Mar de Banter se identificó un grupo de individuos que, de forma regular, practicaron cleptoparasitismo a conspecíficos. Estas observaciones fueron llevadas a cabo tanto durante el periodo de cortejo (ver capítulo anterior) como durante el periodo de cría de pichones, observándose también que las presas robadas por los cleptoparásitos en el último de los periodos mencionados eran principalmente utilizadas para la alimentación de sus crías. Hasta el presente, el único antecedente en la literatura en especies afines analizó el efecto del cleptoparasitismo sobre el crecimiento de crías y su supervivencia, pero sin considerar variables como la calidad de presas entregadas a los pichones (Shealer *et al.* 2005). A partir de estas observaciones y antecedentes, se planteó un diseño de muestreo para abordar los siguientes objetivos: (1) analizar cualitativa y cuantitativamente las presas entregadas por los adultos reproductores del grupo cleptoparásito y no cleptoparásito (*i.e.* honesto) a sus crías, y

(2) analizar la relación entre el cleptoparasitismo durante el periodo de cría de pichones y la performance reproductiva, en términos de crecimiento de pichones y éxito reproductivo.

Las hipótesis planteadas son: (1) existe una diferencia significativa entre los parámetros de crecimiento de pichones del grupo cleptoparásito y los del grupo honesto, y (2) existe una diferencia significativa en el éxito reproductivo (en términos de cantidad de pichones emancipados) entre los adultos reproductores de ambos grupos. Las predicciones planteadas son: (1) aquellos pichones con al menos uno de los adultos reproductores identificados como cleptoparásito tendrán una mejor calidad (en términos de parámetros de crecimiento) en comparación con los pichones de los adultos honestos, y (2) el éxito reproductivo será superior en las parejas donde al menos uno de los adultos sea cleptoparásito.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### *Área de estudio*

Este trabajo fue llevado a cabo durante la estación reproductiva 2008 en una colonia monoespecífica de Gaviotín Golondrina *Sterna hirundo* con 380 parejas reproductivas, localizada en el Mar de Banter (53°27'N, 08°07'E, Wilhelmshaven, Alemania). La descripción del área de estudio fue detallada en la sección correspondiente del Capítulo V.

## ***Observaciones de comportamiento y caracterización de los individuos***

Con el objetivo de analizar la relación entre el cleptoparasitismo durante el periodo de cría con la performance reproductiva (en términos de crecimiento de pichones y éxito reproductivo) y las presas entregadas a los pichones (en términos de tipo y tamaño de presa) se identificó y comparó dos grupos de gaviotines. El primero de los grupos estuvo constituido por parejas (n = 18) donde al menos unos de los individuos practicó de manera frecuente eventos de cleptoparasitismo durante la estación reproductiva (de aquí en adelante llamado "grupo cleptoparásito"). El segundo de los grupos estuvo constituido por parejas (n = 21) donde ninguno de los ejemplares realizó eventos de cleptoparasitismo a lo largo del ciclo reproductivo (de aquí en adelante llamado "grupo honesto"). Del mismo modo que en el capítulo anterior, las parejas consideradas para el análisis en ambos grupos fueron sincrónicas, con la eclosión del primero de los pichones distante a no más de una semana entre sí.

Para identificar los individuos cleptoparásitos se realizaron observaciones de comportamiento durante el periodo de cría de pichones, completando 97 horas de observación distribuidas en 24 días. Las observaciones se realizaron entre las 08:00 y las 21:00 hs desde dos refugios fijos situados dentro de la colonia (ver Wendeln & Becker 1996, García *et al.* 2010a). Durante cada evento de cleptoparasitismo observado, el individuo fue seguido visualmente hasta que arribó a su nido o se posó sobre alguna de las plataformas de descanso para poder identificarlo a través de su *transponder* (ver descripción en capítulo anterior) o visualmente por su anillo. Para facilitar las observaciones subsiguientes, todos los individuos cleptoparásitos durante el periodo de cría de pichones (n = 18) fueron marcados con ácido pícrico (color amarillo, ver Wendeln & Becker 1996) para luego ser seguidos de forma intensiva

a lo largo de la ontogenia de pichones. Del mismo modo, aquellos individuos que formaron el grupo honesto (n = 21) fueron marcados con nitrato de plata (color marrón) para ser seguidos intensivamente en su condición de honestos.

Teniendo en cuenta que el crecimiento de los pichones y el éxito reproductivo en *Sterna hirundo* puede estar afectado por diferentes factores tales como el tamaño de la nidada, el orden de eclosión, el sexo del pichón, y la calidad de las presas provistas por los adultos a sus crías (ver Becker & Wink 2003, Limmer & Becker 2009), estas variables fueron consideradas en los análisis.

### ***Caracterización de las presas***

Para analizar cualitativa y cuantitativamente las presas que los gaviotines entregaban a sus crías, durante cada hora de observación (97 horas distribuidas en 24 días) y con la ayuda de binoculares (8X) se registraron entregas de alimentos en los nido de interés (un total de 833 observaciones, 442 para el grupo honesto y 391 para el grupo cleptoparásito). Las observaciones se prolongaron hasta que la presa fue entregada al pichón, ingerida por el adulto, o robada por un cleptoparásito. Durante cada observación se registró el tamaño y tipo de presa identificándolas al menor nivel taxonómico posible. Para reducir el error en la determinación y caracterización de las mismas, todas las observaciones fueron realizadas por el mismo observador. Las tallas de las presas (largo total, LT) se estimaron de acuerdo a su tamaño relativo respecto al largo del pico de los gaviotines (promedio 37,5 mm, Wendeln *et al.* 1997). El tamaño de presa se categorizó como: "muy chica" (menor que ½ largo de pico), "chica" (entre ½ y 1 pico), "mediana" (entre 1 y 1 ½ pico), "grande" (entre 1 ½ y 2 pico), y "muy

grande" ( $> 2 \frac{1}{2}$  pico). Once tipos de presas capturadas por los gaviotines fueron identificadas. Teniendo en cuenta que aproximadamente dos tercios de las presas entregadas por los adultos a los pichones fueron *Clupea harengus* y *Osmerus eperlanus*, en este trabajo sólo se analiza en detalle el tamaño para éstas dos presas. Debido a limitaciones de la metodología utilizada, no fue posible registrar en los nidos pertenecientes al grupo cleptoparásito cuál de los dos adultos estaba realizando la entrega de alimento; indistintamente las presas entregadas en los nidos con al menos uno de los adultos expresando la condición cleptoparásita estarían evidenciando, en caso de existir, el efecto del cleptoparasitismo.

### ***Tamaño de nidada, orden de eclosión, y sexo de los pichones***

Para determinar el tamaño de nidada y el orden de eclosión se realizaron chequeos periódicos (tres veces por semana) a lo largo de la estación reproductiva (Wagener 1998). Cada pichón recién nacido fue marcado con anillo metálico del *Centro de Anillado "Vogelwarte Helgoland"*. A aquellos pichones encontrados por primera vez y con apariencia de recién eclosionado se les asignó una edad igual a "0". Aquellos pichones que nacieron entre los días de chequeo, se les asignó una edad de "1" día al momento del primer control (siguiendo protocolos estandarizados por más de una década)." El tamaño de nidada fue definido como el número de pichones que eclosionaron en un nido, y el tamaño de nidada a los 18 días como el número de pichones dentro de una misma nidada que permanecen vivos a los 18 días de edad. Dado que el orden de cada pichón se corresponde con el orden de eclosión (Lemmetyinen 1973, Bollinger 1994), en aquellos casos en que dos hermanos fueron encontrados por primera vez en un nido en el mismo día, el orden de eclosión fue determinado por el tamaño del saco

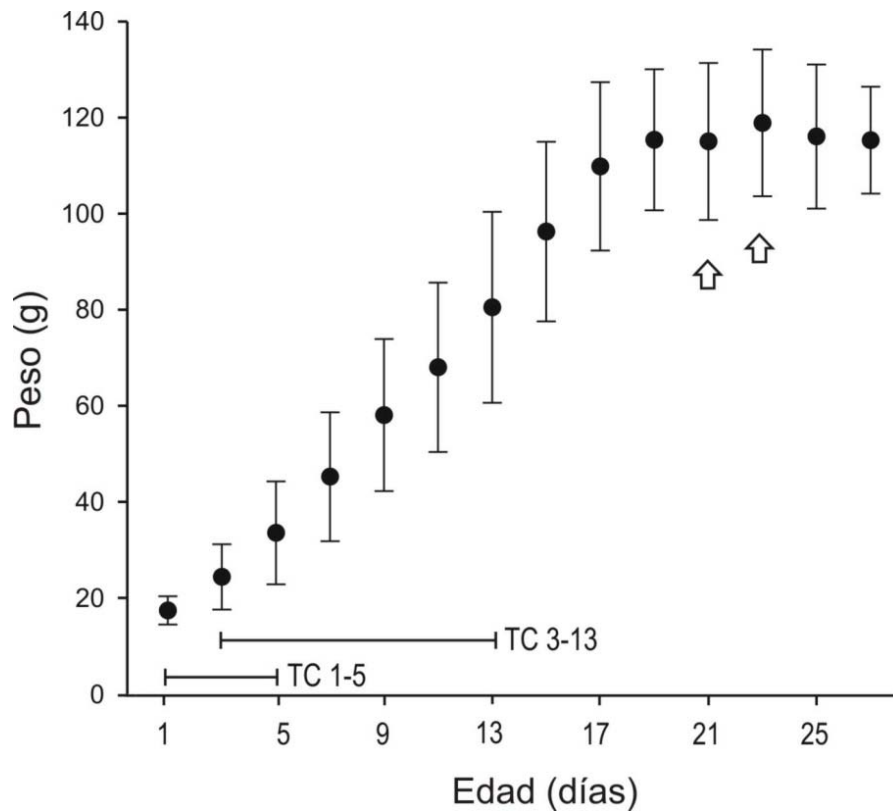
vitelino remanente, el cual disminuye a medida que aumenta la edad durante la ontogenia temprana del pichón (Wagener 1998). En cada nidada, el primero de los pichones en eclosionar fue anotado como "A", el segundo como "B", y el tercero de los pichones como "C". Cuando los pichones tuvieron aproximadamente 15 días de edad se tomaron entre dos y cinco plumas cobertoras de cada uno, y fueron preservadas en buffer EDTA a 4°C. Estas muestras fueron utilizadas para la determinación del sexo mediante técnicas moleculares (ver Becker & Wink 2003).

### ***Peso de pichones y parámetros de crecimiento***

El peso de los pichones fue registrado tres veces por semana desde que nacieron hasta el momento que comenzaron a volar. Éste fue tomado con una balanza digital protegida del viento (DIGI 2000, precisión 0,1 gr; Wagener 1998). El crecimiento de los pichones fue caracterizado por medio de tres parámetros, dos de ellos calculados para la mayoría de los pichones nacidos y un tercero sólo estimado para aquellos pichones que emanciparon (Fig. 1):

1. *Tasa de crecimiento 1-5*: tasa de crecimiento diaria ( $\text{g día}^{-1}$ ) durante los primeros cinco días de edad. Este parámetro es propuesto para especies afines como predictor de la supervivencia a la emancipación (Nisbet *et al.* 1999).
2. *Tasa de crecimiento 3-13*: tasa de crecimiento diaria ( $\text{g día}^{-1}$ ) durante la fase lineal del desarrollo de los pichones (*i.e.* entre los días 3 y 13). Este parámetro está relacionado con la supervivencia de los pichones pero es un pobre predictor del peso máximo y el peso previo a la emancipación de los pichones.

3. *Peso edad 21-23*: valor promedio del peso registrado entre los días 21 y 23. Este parámetro es un buen predictor de la masa asintótica (Ricklefs and White 1981) y del peso que el pichón alcanzará como adulto (Becker *et al.* 2001).



**Figura 1.** Curva de crecimiento en peso para los pichones de Gaviotín Golondrina (*S. hirundo*) indicando los parámetros medidos. Los valores están presentados como promedios  $\pm$  DS. TC 1-5 = tasa de crecimiento entre los días 1 y 5; TC 3-13 = tasa de crecimiento entre los días 3 y 13, las flechas blancas indican el día 21 y 23.

### **Análisis estadístico**

La distribución de los diferentes tipos de presas provistas por los adultos a sus crías fue analizada con test  $\chi^2$  (Zar 1999). Del mismo modo, se analizó la distribución de los diferentes tamaños de *Clupea harengus* y *Osmerus eperlanus* provistas por los gaviotines honestos y

cleptoparásitos a sus crías. La comparación de las proporciones de diferentes tipos y tallas de presas (*C. harengus* y *O. eperlanus*) representadas en la dieta de los pichones del grupo cleptoparásito y honesto, se comparó utilizando test Z de proporciones.

La distribución de la ocurrencia de eventos de cleptoparasitismo en función del tipo de presa fue analizada utilizando una prueba de  $\chi^2$  (Zar 1999). Del mismo modo se analizó la distribución de los diferentes tamaños de *O. eperlanus* y *C. harengus* que recibieron un evento de robo. Para analizar la selectividad de tipos de presas parasitadas, se comparó la distribución de presas provistas por los hospedadores con la distribución de tallas de *O. eperlanus* y *C. harengus* robadas por cleptoparásitos. Para esto se utilizó el índice de selectividad de Ivlev (Ivlev 1961) y el test de Z para comparar proporciones.

El análisis de la relación entre el cleptoparasitismo y los diferentes parámetros de crecimiento se realizó por medio de Modelos Lineales Generales Mixtos de máxima verosimilitud (de aquí en más, MLGM) (Pinheiro & Bates 2000, Crawley 2007), considerando la no independencia de los datos entre los pichones dentro de un mismo nido. Para analizar la relación entre el cleptoparasitismo y la tasa de crecimiento 1-5, se aplicó un MLGM con familia de distribución Gaussiana y función de enlace "*identidad*". La relación entre la tasa de crecimiento 1-5 y el cleptoparasitismo fue modelada con la identidad del nido como factor aleatorio, y el grupo (cleptoparásito, honesto), tamaño de nidada (2, 3) y orden de eclosión (A, B, C) como efectos fijos. Con el objetivo de analizar la relación entre el cleptoparasitismo y la tasa de crecimiento 3-13, se aplicó un MLGM con familia de distribución Gaussiana y función de enlace "*identidad*". La relación entre la tasa de crecimiento 3-13 y el cleptoparasitismo fue modelada con la identidad del nido como factor aleatorio, y el grupo (cleptoparásito, honesto), tamaño de nidada (2, 3) y orden de eclosión (A, B) como efectos fijos. La relación entre el peso

promedio para los días 21-23 y el cleptoparasitismo fue analizada utilizando un MLGM con familia de distribución Gaussiana y función de enlace "*identidad*". El peso promedio para los días 21-23 se modeló con la identidad del nido como factor aleatorio, y el grupo (cleptoparásito, honesto), tamaño de nidada a los 18 días (1, 2) y sexo del pichón (macho, hembra) como efectos fijos (Pinheiro & Bates 2000, Crawley 2007). Los modelos fueron realizados utilizando los paquetes específicos NLME del programa estadístico R (R Development Core Team 2008). La significancia de los efectos fijos y aleatorios fue determinada con el test de "*likelihood ratio, LRT*", el cual es 2x la diferencia en verosimilitud (*likelihood*) entre modelos jerárquicos comparados con distribución *Chi-cuadrada*, con la diferencia en el número de componentes de la varianza entre los modelos con los grados de libertad asociados (Pinheiro & Bates 2000; Crawley 2007). El nivel de significancia para todos los tests fue  $P \leq 0,05$ .

Para analizar la asimetría entre hermanos dentro de cada grupo (cleptoparásito y honesto) se ajustaron regresiones lineales para la fase de desarrollo lineal (días 3-13). Las regresiones fueron construidas considerando los pichones A y B. Las pendientes de las mismas fueron comparadas utilizando el test de t (Zar 1999).

Para analizar las diferencias en el éxito reproductivo (*i.e.* número de pichones emancipados por nido) entre individuos pertenecientes al grupo cleptoparásito y honesto se utilizó test U de Mann-Whitney (Zar 1999). Para analizar de forma individual la relación entre el cleptoparasitismo y la emancipación para cada uno de los pichones se utilizó un MLGM de máxima verosimilitud (Pinheiro & Bates 2000, Crawley 2007). Se aplicó un MLGM con familia de distribución Binomial (variable respuesta con dos valores posibles: 0 si el pichón no emancipó, y 1 si emancipó) y función de enlace "*identidad*". La relación entre el éxito de emancipación y el cleptoparasitismo fue modelada con la identidad del nido como factor

aleatorio, y el grupo (cleptoparásito, honesto), tamaño de nidada (2, 3) y sexo (macho, hembra) como efectos fijos. El modelo fue ajustado utilizando el paquete específico LME4 del programa estadístico R (R Development Core Team 2008). La significancia de los efectos fijos fue evaluada con el test de "*likelihood ratio, LRT*" (Pinheiro & Bates 2000). El nivel de significancia para todos los tests fue  $P \leq 0,05$ .

## RESULTADOS

### *Características generales del sistema en estudio*

A lo largo del periodo de cría de pichones se registraron 444 eventos de cleptoparasitismo con una eficiencia (éxito) del 47%. En sólo uno de los 18 nidos pertenecientes al grupo cleptoparásito ambos miembros de la pareja expresaron el comportamiento en estudio. En los 17 nidos restantes uno sólo de los miembros de la pareja fue cleptoparásito, pudiendo determinarse el sexo en 13 (nueve cleptoparásitos machos y cuatro hembras). Los cuatro nidos en donde no se pudo determinar el sexo del cleptoparásito correspondieron a ejemplares que no estaban instrumentados con *transponders*.

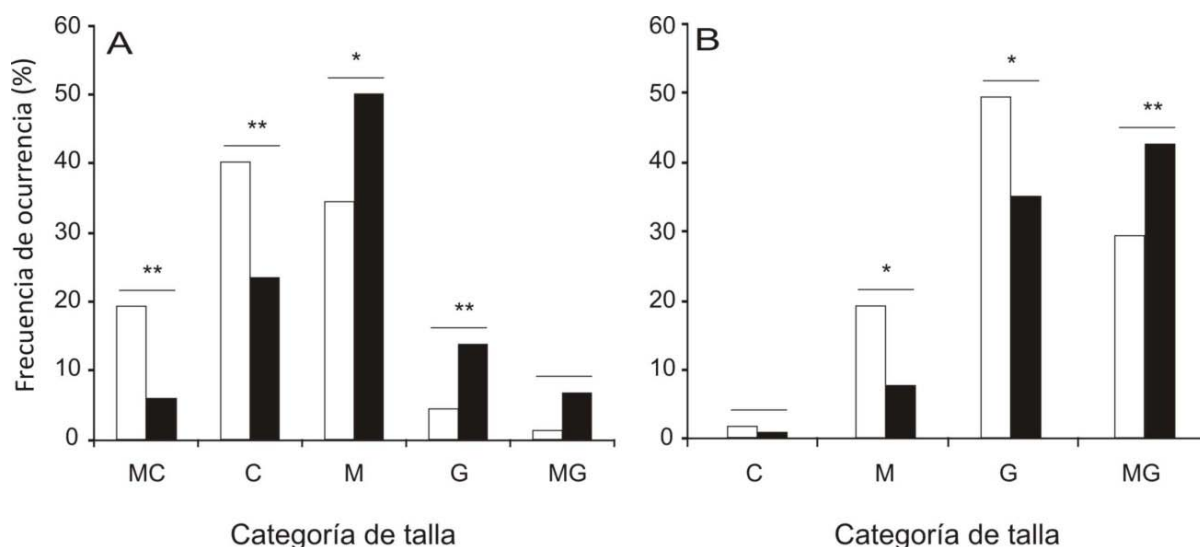
### *Características de las presas provistas a las crías*

Sobre un total de 833 presas entregadas por adultos a sus crías, el 94% de las mismas pudo ser identificado, en gran parte a nivel específico. En términos generales, dos tercios de la dieta de los pichones estuvo constituida por *Clupea harengus* y *Osmerus eperlanus*, seguidas por *Crangon crangon*, larvas de peces y *Merlangius* sp. El 10% restante estuvo constituido por

bajas proporciones de *Pleuronectes platessa*, *Gasterosteus aculeatus*, *Ammodytes* sp., *Liparis* sp., *Syngnathus* sp., y *Carcinus maeñas* (estas últimas agrupadas en la categoría "otras") (Tabla 1). Al comparar la distribución de los diferentes tipos de presas provistas por cleptoparásitos y honestos a sus crías se observaron diferencias significativas ( $\chi^2_5 = 13,56$ ;  $P < 0,05$ ). Cuando se comparó de forma pareada cada una de las proporciones para los diferentes tipos de presa se observó una mayor representación de *O. eperlanus* en la dieta del grupo cleptoparásito en comparación con el grupo honesto (Tabla 1). Tanto para *C. harengus* como para *O. eperlanus* la comparación de las tallas entregadas por los individuos cleptoparásitos y honestos a sus crías difirieron significativamente ( $\chi^2_4 = 27,19$ ;  $P < 0,001$ ;  $\chi^2_3 = 19,67$ ;  $P < 0,001$ ; respectivamente). En términos generales, el análisis de proporciones pareadas indicó que los adultos cleptoparásitos entregaron a sus crías una mayor cantidad de *O. eperlanus* "muy grandes", y de *C. harengus* "medianas" y "grandes" que las entregadas por los individuos honestos (Fig. 2).

**Tabla 1.** Comparación de las frecuencias de ocurrencia de diferentes tipos de presas provistas por los adultos cleptoparásitos y honestos a sus crías.

Tipo de presa	Cleptoparásitos (%)	Honestos (%)	Test Z	P
<i>Osmerus eperlanus</i>	35,4	26,0	2,80	<0,05
<i>Clupea harengus</i>	27,6	33,1	1,60	0,11
<i>Crangon crangon</i>	14,1	13,6	0,09	0,92
Larvas de peces	8,9	7,6	0,53	0,59
<i>Merlangius</i> sp	5,4	5,5	-0,11	0,91
Otras	8,6	14,3	2,35	< 0,05

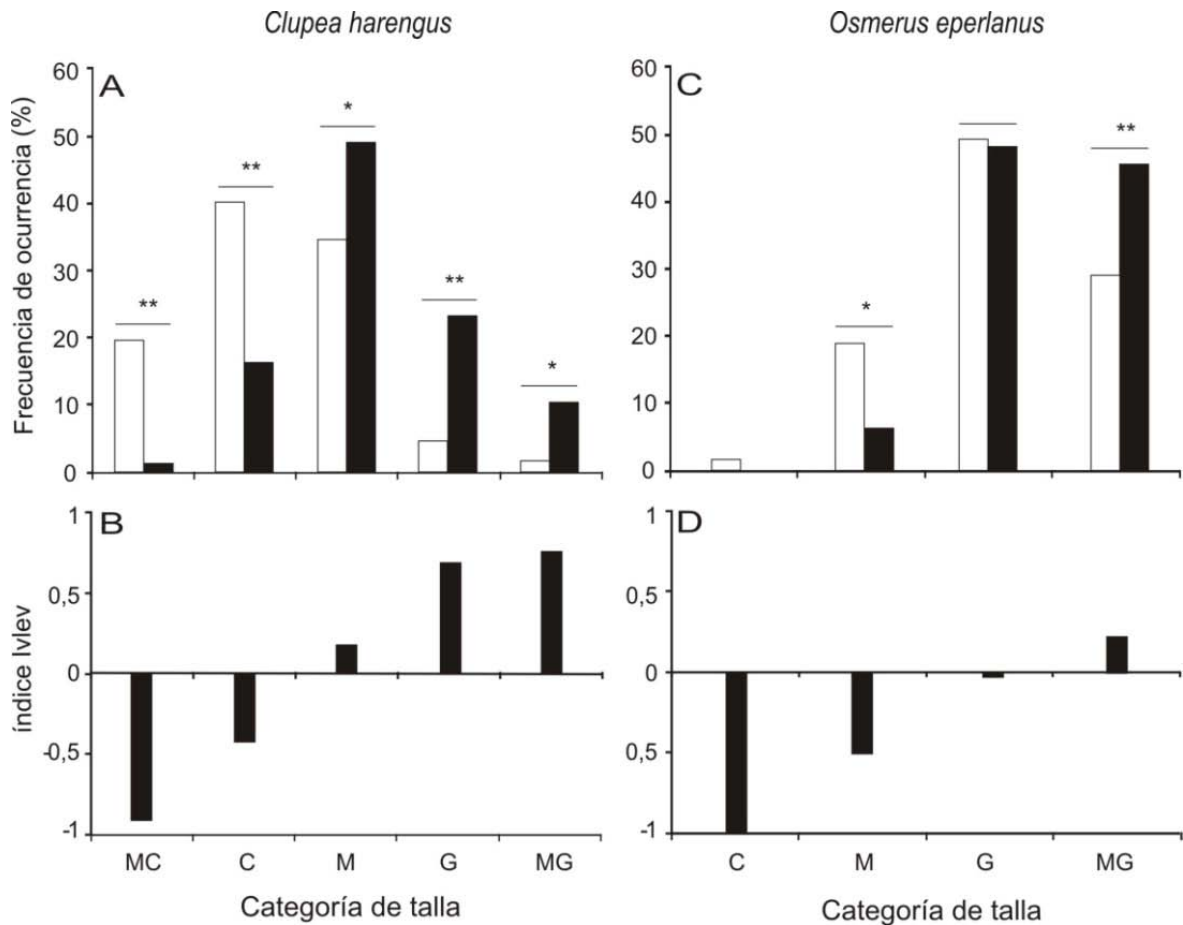


**Figura 2.** Frecuencia de ocurrencia de tallas de *Clupea harengus* (A) y *Osmerus eperlanus* (B) entregadas por adultos cleptoparásitos (barras negras) y honestos (barras blancas) a sus crías. Las categorías de talla de presas son: MC = muy chicas (< ½ pico), C = chicas (entre ½ y 1 pico), M = medianas (entre 1 y 1 ½ pico), G = grandes (entre 1 ½ y 2 pico), MG = muy grandes (> 2 ½ pico). Los asteriscos asociados a las líneas horizontales sobre las columnas indican diferencias significativas a partir del test de Z para proporciones (\* = P < 0,05; \*\* P < 0,01).

### *Ocurrencia del cleptoparasitismo en función del tipo de presa*

La distribución de ocurrencia del cleptoparasitismo con el tipo de presa difirió significativamente de una distribución uniforme ( $\chi^2_3 = 362,40$ ; P < 0,001). El 61% de los intentos de cleptoparasitismo ocurrieron sobre *O. eperlanus*, un 26% sobre *C. harengus*, 7% sobre *Merlangius sp.* y el 6% restante sobre otras presas. La comparación de la distribución de tallas de *O. eperlanus* y *C. harengus* seleccionadas por los cleptoparásitos (*i.e.* aquellas donde ocurrió un evento de cleptoparasitismo) con las disponibles (*i.e.* aquellas ingresadas a la colonia por individuos honestos) indicó diferencias significativas ( $\chi^2_3 = 23,25$ ; P < 0,001;  $\chi^2_4 = 62,10$ ; P < 0,001; respectivamente), con una selección de *O. eperlanus* "muy grandes", y *C.*

*harengus* "medianas", "grandes" y "muy grandes", y evitamiento (*i.e.* selección negativa) de las restantes tallas (Fig. 3).



**Figura 3.** Frecuencia de ocurrencia de tallas de presas disponibles (ingresadas a la colonia por los individuos honestos, barras blancas) e intentadas cleptoparasitar por los parásitos (barras negras) (A y C) junto a el índice de Ivlev mostrando selectividad (B y D). Las categorías de talla de presas son: MC = muy chicas (< ½ pico), C = chicas (entre ½ y 1 pico), M = medianas (entre 1 y 1 ½ pico), G = grandes (entre 1 ½ y 2 pico), MG = muy grandes (> 2 ½ pico). Los asteriscos asociados a las líneas horizontales sobre las columnas indican diferencias significativas a partir del test de Z para proporciones (\* = P < 0,05; \*\* P < 0,01). En la categoría C de *O. eperlanus* la selectividad no fue analizada debido a la ausencia de esta presa en la ocurrencia del cleptoparasitismo.

## Desarrollo de pichones

El análisis de la relación entre diferentes variables explicativas con la tasa de crecimiento 1-5 indicó un efecto significativo del orden de eclosión de pichones (GLMM,  $\chi^2_2 = 43,16$ ;  $P < 0,001$ ), y del nido ( $\chi^2_2 = 4,71$ ;  $P < 0,05$ ). El pichón A no presentó diferencias significativas en su tasa de crecimiento con el pichón B aunque si presentó una mayor tasa de crecimiento que el pichón C (ver tabla 2). El grupo al cual pertenece el padre (cleptoparásito, honesto) y el tamaño de nidada no afectaron significativamente este parámetro ( $\chi^2_2 = 0,15$ ;  $P > 0,05$ ;  $\chi^2_2 = 2,45$ ;  $P > 0,05$ ; respectivamente) (tabla 3).

**Tabla 2.** Valores promedio ( $\pm$  DE) para los diferentes parámetros de crecimiento en función del orden de eclosión (A para los pichones nacidos en primer orden, B para los nacidos en segundo orden y C para los pichones nacidos en tercer orden), y el grupo de individuos (cleptoparásito, honesto). Entre paréntesis se indica el número de muestras.

Variable	Categoría	Parámetro crecimiento		
		TC 1-5 (g día <sup>-1</sup> )	TC 3-13 (g día <sup>-1</sup> )	Peso 21-23 (g)
Orden de eclosión	A	6,55 $\pm$ 2,05 (25)	6,04 $\pm$ 2,56 (35)	118,26 $\pm$ 12,03 (28)
	B	5,48 $\pm$ 2,62 (23)	3,48 $\pm$ 3,91 (24)	112,11 $\pm$ 18,50 (13)
	C	1,15 $\pm$ 1,85 (13)	-	-
Grupo	Honesto	4,81 $\pm$ 3,32 (36)	4,14 $\pm$ 3,22 (30)	111,57 $\pm$ 17,05 (19)
	Cleptoparásito	5,26 $\pm$ 2,59 (25)	5,89 $\pm$ 3,40 (29)	120,40 $\pm$ 10,52 (22)
Orden * Grupo	Honesto A	6,75 $\pm$ 1,82 (15)	5,41 $\pm$ 2,56 (19)	115,76 $\pm$ 13,28 (15)
	Honesto B	5,45 $\pm$ 3,08 (12)	1,95 $\pm$ 3,15 (11)	95,87 $\pm$ 22,45 (4)
	Honesto C	0,75 $\pm$ 1,80 (9)	-	-
	Cleptoparásito A	6,25 $\pm$ 2,42 (10)	6,44 $\pm$ 2,77 (16)	121,15 $\pm$ 10,14 (13)
	Cleptoparásito B	5,52 $\pm$ 2,15 (11)	4,74 $\pm$ 3,98 (13)	119,33 $\pm$ 11,58 (9)
	Cleptoparásito C	2,06 $\pm$ 1,87 (4)	-	-

**Tabla 3.** Coeficientes ( $\pm$  ES) del Modelo Lineal General Mixto describiendo la relación entre la tasa de crecimiento entre los días 1-5, el tamaño de la nidada, el orden de eclosión, y la condición cleptoparasítica del adulto. Ésta relación fue modelada con la identidad del nido como factor aleatorio y el tamaño de nidada (2, 3), orden de eclosión (A, B, C) y grupo (cleptoparásito, honesto) como factores fijos. El tamaño de nidada "2", el orden de eclosión "A", y la condición "honesto" fueron usados como categorías de referencia. Para ajustar el modelo se trabajó con 36 pichones pertenecientes al grupo honesto y 25 al grupo cleptoparásito.

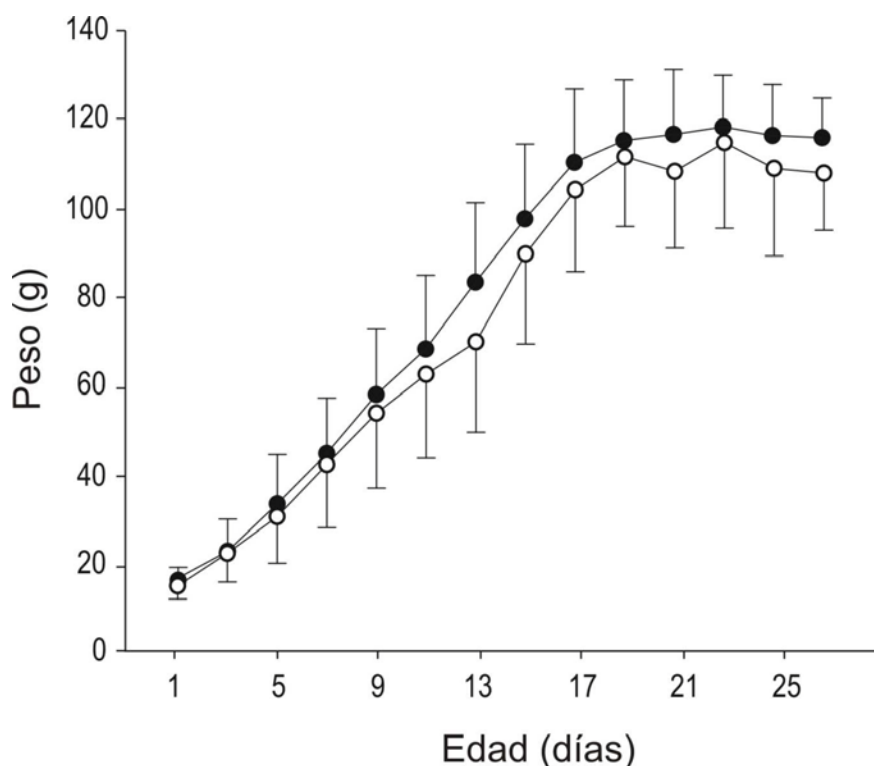
Efectos fijos	Coeficientes ( $\pm$ ES)	t-test	P
Tamaño de nidada (3)	-1,56 $\pm$ 0,99	$t_{27}= 0,12$	0,129
Orden de eclosión (B)	-0,90 $\pm$ 0,55	$t_{29}= -1,64$	0,111
Orden de eclosión (C)	-5,50 $\pm$ 0,66	$t_{29}= -8,24$	0,000
Grupo (cleptoparásito)	-0,26 $\pm$ 0,69	$t_{27}= 7,83$	0,708
Efecto aleatorio	DS (95% IC)	LRT	
Nido	1,22 (0,69 - 2,16)	$\chi^2_2=4,71$ ; P= 0,029	
Residual	1,74 (1,37 - 2,23)		

En cuanto al análisis de la tasa de crecimiento 3-13, del mismo modo que en el caso anterior se observó un efecto del orden de eclosión ( $\chi^2_2 = 13,05$ ;  $P < 0,001$ ). El pichón A presentó una tasa de crecimiento mayor a la del B (ver tabla 2). A diferencia de lo observado para el parámetro anterior, en este caso el análisis indicó un efecto de la condición cleptoparasita del padre sobre el crecimiento de las crías ( $\chi^2_2 = 5,76$ ;  $P < 0,05$ ; Fig. 4). Aquellos pichones con un padre cleptoparásito presentaron tasas de crecimiento significativamente más altas para los días 3-13 en comparación a los pichones de los individuos honestos (ver tabla 2). El tamaño de nidada y la identidad del nido no tuvieron efectos sobre este parámetro ( $\chi^2_2 = 1,10$ ;  $P > 0,05$ ;  $\chi^2_2 = 2,32$ ;  $P > 0,05$ ; respectivamente) (tabla 4). La comparación del crecimiento en peso en pichones del grupo honesto y cleptoparásito durante el período 3-13 evidenció asimetrías entre hermanos con expresiones similares a lo largo de la ontogenia aunque incrementándose en mayor medida dentro del grupo honesto. La comparación de pendientes

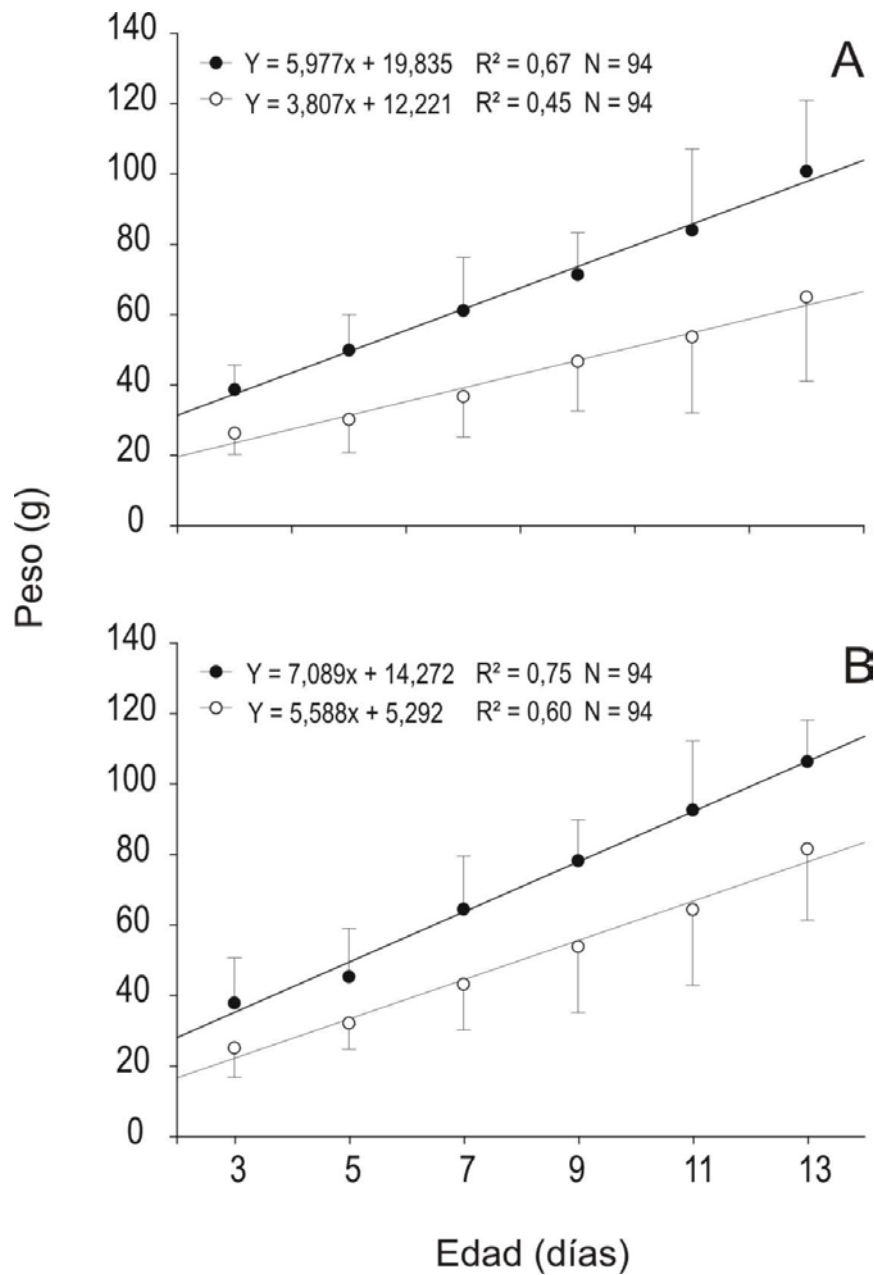
de crecimiento lineal indicó sólo diferencias significativas en el grupo honesto ( $t = 1,63$ ;  $gl = 92$ ;  $P > 0,05$  en grupo cleptoparásito;  $t = 2,48$ ;  $gl = 92$ ;  $P < 0,05$  en grupo honesto; Fig. 5).

**Tabla 4.** Coeficientes ( $\pm$  ES) del Modelo Lineal General Mixto describiendo la relación entre la tasa de crecimiento entre los días 3-13, el tamaño de la nidada, el orden de eclosión, y la condición cleptoparasítica del adulto. Ésta relación fue modelada con la identidad del nido como factor aleatorio y el tamaño de nidada (2, 3), orden de eclosión (A, B) y grupo (cleptoparásito, honesto) como factores fijos. El tamaño de nidada "2", el orden de eclosión "A", y la condición "honesto" fueron usados como categorías de referencia. Para ajustar el modelo se trabajó con 30 pichones pertenecientes al grupo honesto y 29 al grupo cleptoparásito.

Efectos fijos	Coeficientes ( $\pm$ ES)	$t$ -test	$P$
Tamaño de nidada (3)	$1,21 \pm 1,18$	$t_{34} = 1,02$	0,314
Orden de eclosión (B)	$-2,85 \pm 0,71$	$t_{21} = -3,98$	0,000
Grupo (cleptoparásito)	$2,11 \pm 0,86$	$t_{34} = 2,45$	0,002
Efecto aleatorio	DS (95% IC)	LRT	
Nido	1,50 (0,75 - 3,00)	$\chi^2_{2} = 2,32$ ; $P = 0,127$	
Residual	2,50 (1,92 - 3,26)		



**Figura 4.** Crecimiento en peso para los pichones pertenecientes al grupo cleptoparásito (círculos negros) y honesto (círculos blancos). Los valores se presentan como promedios  $\pm$  DS. El tamaño de muestra fue de 33 y 40 pichones para el grupo cleptoparásito y honesto, respectivamente.



**Figura 5.** Crecimiento de pichones para el período 3-13 pertenecientes al grupo honesto (A) y cleptoparasita (B) en relación al orden de nacimiento (pichones A en puntos negros, pichones B en blanco). Los valores promedio se muestran junto a barras representando 1SD. La edad de los pichones está referida a la de los pichones B.

Con respecto al peso promedio de los pichones para los días 21-23 se encontró un efecto de la condición cleptoparasita del padre y del tamaño de la nidada a los 18 días de edad ( $\chi^2_2 = 6,22$ ;  $P < 0,05$ ;  $\chi^2_2 = 5,86$ ;  $P < 0,05$ ; respectivamente). Aquellos pichones pertenecientes al

grupo cleptoparásito presentaron pesos significativamente mayores que los del grupo honesto (ver tabla 2, Fig. 4). En cuanto al tamaño de nidada se observó un mayor peso en pichones sin hermanos en comparación a aquellos con un hermano. Ni el sexo de los pichones, ni la identidad del nido presentó un efecto significativo sobre este parámetro ( $\chi^2_2 = 0,73$ ;  $P > 0,05$ ;  $\chi^2_2 = 0,35$ ;  $P > 0,05$ ; respectivamente) (Tabla 5).

**Tabla 5.** Coeficientes ( $\pm$  ES) del Modelo Lineal General Mixto describiendo la relación entre el peso promedio para los días 21-23, el tamaño de la nidada a los 18 días, el sexo del pichón, y la condición cleptoparasítica del adulto. Ésta relación fue modelada con la identidad del nido como factor aleatorio y el tamaño de nidada a los 18 días (1, 2), sexo (macho, hembra) y grupo (cleptoparásito, honesto) como factores fijos. El tamaño de nidada "2", el sexo "macho", y la condición "honesto" fueron usados como categorías de referencia. Para ajustar el modelo se trabajó con 19 pichones pertenecientes al grupo honesto y 22 al grupo cleptoparásito.

Efectos fijos	Coeficientes ( $\pm$ ES)	t-test	P
Tamaño de nidada 18 días (2)	-11,32 $\pm$ 4,52	$t_{28} = -2,50$	0,018
Sexo (Macho)	-3,32 $\pm$ 4,07	$t_9 = -0,81$	0,435
Grupo (cleptoparásito)	11,80 $\pm$ 4,54	$t_{28} = 2,59$	0,014
Efecto aleatorio	DS (95% IC)	LRT	
Nido	4,81 (0,81 - 28,29)	$\chi^2_2 = 0,35$ ; $P = 0,552$	
Residual	11,38 (7,92 - 16,35)		

### Éxito reproductivo

El éxito reproductivo del grupo cleptoparásito ( $1,16 \pm 0,61$  pichones nido<sup>-1</sup>,  $n = 18$ ) fue significativamente mayor al observado en el grupo honesto ( $0,62 \pm 0,49$  pichones nido<sup>-1</sup>,  $n = 21$ ; Kruskal-Wallis  $H = 105,50$ ;  $P < 0,01$ ). Cuando se analizó el éxito de emancipación de cada pichón en función de diferentes variables explicativas el modelo indicó un efecto significativo del sexo del pichón ( $\chi^2_1 = 9,38$ ;  $P < 0,01$ ), el tamaño de nidada al momento de la eclosión ( $\chi^2_1$

= 7,17;  $P < 0,01$ ) y la condición del padre (*i.e.* cleptoparásito – honesto;  $\chi^2_1 = 4,89$ ;  $P < 0,01$ ).

De acuerdo a estos modelos, la probabilidad de emancipación de los pichones es mayor cuando: son machos, pertenecen a una nidada de tamaño menor a tres, y presentan un padre cleptoparásito (tabla 6).

**Tabla 6.** Coeficientes ( $\pm$  ES) para el Modelo Lineal General Mixto describiendo la relación entre la tasa supervivencia para cada pichón, el tamaño de la nidada, el sexo, y la condición cleptoparasítica del adulto. Ésta relación fue modelada con la identidad del nido como factor aleatorio y el tamaño de nidada (2, 3), sexo (macho, hembra) y grupo (cleptoparásito, honesto) como factores fijos. EL tamaño de nidada "2", el sexo "macho", y la condición "honesto" fue usado como categorías de referencia. Para ajustar el modelo se trabajó con 46 pichones pertenecientes al grupo honesto y 36 al grupo cleptoparásito.

Efectos fijos	Coeficientes ( $\pm$ ES)	Valor de Z	P
Tamaño de nidada (3)	-2,07 $\pm$ 1,14	0,81	0,060
Sexo (Macho)	-1,53 $\pm$ 0,52	2,92	0,003
Grupo (cleptoparásito)	1,13 $\pm$ 0,52	2,15	0,030

## DISCUSIÓN

La información disponible en la literatura acerca del comportamiento de cleptoparasitismo en el Gaviotín Golondrina durante la etapa reproductiva es amplia y variada (ver Hays 1970, Gochfeld & Burger 1996, Becker & Ludwigs 2004, entre otros). Sin embargo, el efecto de la condición cleptoparasítica de los reproductores sobre diferentes parámetros reproductivos, así como sobre el tipo y calidad de presas provistas a las crías no ha sido considerado hasta el presente. En el capítulo anterior se abordó al cleptoparasitismo durante el periodo de cortejo para la misma colonia, encontrándose que este comportamiento era practicado por una pequeña proporción de individuos machos especializados en cleptoparasitar (ver García *et al.*

2010a). Sin embargo, durante el periodo de desarrollo de pichones se registró la ocurrencia de cleptoparasitismo tanto en individuos machos como hembras (dos tercios y un tercio de individuos, respectivamente). De acuerdo a antecedentes, la alimentación de los pichones en *S. hirundo* durante la primera semana de su desarrollo es realizada por el macho de la pareja (Wendeln 1997). Sin embargo, en este trabajo se observó que las hembras cleptoparásitas fueron capaces de alimentar a sus crías durante la primera semana de edad, robando peces de hospedadores próximos a sus nidos sin comprometer el rol que éstas tienen como protectoras de la nidada. Este resultado estuvo en línea con lo reportado para *Sterna dougallii* durante la ontogenia de pichones (Shealer *et al.* 2005).

Estudios previos en la misma colonia reproductiva indicaron que la dieta de los pichones de *S. hirundo* está constituida por tallas pequeñas de peces pelágicos, principalmente *Clupea harengus* y *Osmerus eperlanus*, dos presas de elevado contenido energético (Walter & Becker 1997, Wendeln 1997, Limmer & Becker 2009). Estos estudios reportan variabilidad inter-anual para las proporciones de estos dos ítems, la cual fue vinculada a cambios en la disponibilidad de los mismos. Por otro lado, Limmer y Becker (2009) registraron entre 12 y 19 tipos de presa en la dieta de los pichones de *S. hirundo*, lo cual varió con la experiencia reproductiva de los adultos. Durante el presente trabajo, y en coincidencia con estudios previos, se observó que dos tercios de la dieta de pichones estuvo constituida por los principales ítems presa referidos anteriormente (ver Wendeln 1997, Limmer & Becker 2009). Sin embargo, el espectro trófico fue un tanto más acotado, registrándose once tipos de presa, lo que podría deberse a una elevada disponibilidad de *C. harengus* y *O. eperlanus* durante el período de muestreo.

Varios estudios abordando los efectos de la calidad parental han analizado la calidad de las presas provistas a las crías, relacionando el tipo y tamaño de las mismas con factores tales

como la variabilidad climática, la edad de los pichones, la edad de los adultos y su experiencia reproductiva (Safina *et al.* 1990, Fasola & Saino 1995, Watson & Hatch 1999, Limmer & Becker 2009, García *et al.* 2010b). Sin embargo, este trabajo es el primero donde se relaciona el tipo y tamaño de presa con la condición cleptoparásita de los adultos. Los resultados mostraron una mayor proporción de *O. eperlanus* en la dieta de los pichones del grupo cleptoparásito en comparación con la encontrada para los del grupo honesto, lo cual podría ser el resultado de la selección de presas robadas; más del 60% de los eventos de cleptoparasitismo observados ocurrieron sobre este tipo de presa. Estudios previos sobre cleptoparasitismo en el Gaviotín Golondrina indicaron una fuerte selectividad por parte de los cleptoparásitos en el tipo y tamaño de presa robado, seleccionando peces marinos de gran tamaño los cuales contienen alto retorno energético (Ludwigs 1998). La selección de *O. eperlanus* por parte de los cleptoparásitos, podría estar en parte vinculada con: (1) el tamaño de este tipo de presa ingresado a la colonia por parte de los individuos honestos (*i.e.* presas disponibles para robar), (2) el elevado valor energético de este tipo de presa (Walter & Becker 1997), o (3) una combinación de las anteriores. Durante el periodo de cría de pichones, el 80% de las tallas de *O. eperlanus* ingresadas a la colonia por las aves del grupo honesto fueron presas grandes o muy grandes, mientras que el 90% de *C. harengus* ingresados correspondieron a tallas entre muy chicas y medianas (ver Fig. 2). Por otro lado, cuando se comparó el tamaño de presas provistas por los individuos del grupo honesto y cleptoparásito a sus crías, se observó que los individuos del grupo cleptoparásito entregaron *C. harengus* y *O. eperlanus* de mayor tamaño que las provistas por los individuos honestos; lo cual podría ser el resultado de la selección encontrada por parte de los cleptoparásitos hacia las presas de tamaño grande y muy grande (ver Fig. 3).

Estudios previos realizados en la misma colonia de Gaviotín Golondrina investigaron la relación entre el crecimiento de los pichones con el sexo de los mismos, la composición de sexos dentro de la nidada y el tamaño de la misma (ver Becker & Wink 2003). Estos estudios mostraron que la tasa de crecimiento diario de los pichones es independiente del sexo y del tamaño de la nidada al momento de la eclosión. Sin embargo, encontraron un efecto del nido sobre los parámetros de crecimiento estudiados, y del sexo y el tamaño de la nidada a los 18 días de edad sobre el peso máximo que alcanza un pichón a lo largo de su ontogenia. En el presente trabajo, y teniendo en cuenta los resultados previamente publicados, se modeló el efecto de diferentes variables explicativas, incorporando la condición cleptoparásita del adulto, sobre los parámetros de crecimiento calculados en diferentes momentos de la ontogenia de las crías. Cuatro factores fueron predictores de los parámetros de crecimiento para las diferentes etapas del desarrollo de los pichones: el orden de eclosión, la condición cleptoparásita del adulto, el sexo del pichón y el tamaño de la nidada a los 18 días. Con respecto al orden de eclosión, debe considerarse que esta variable está estrechamente relacionada con la asincronía de puesta de huevo. Una asincronía de puesta de dos días entre huevos generará ventajas competitivas para el pichón A respecto del B y del C, generalmente eclosionando con dos días de diferencia. Sin embargo, se observó que el efecto de contar con un padre cleptoparásito fue tan significativo como el efecto del orden de eclosión. En aquellos pichones nacidos en segundo orden (*i.e.* pichón B) con padres cleptoparásitos, tanto la tasa de crecimiento durante la etapa lineal del desarrollo (entre días 3 y 13) como su peso máximo alcanzado durante la ontogenia (peso promedio edad 21-23 días) no difirieron significativamente con los parámetros del pichón A con padres honestos (ver tabla 2). Este resultado estuvo en línea con lo reportado por Shealer y colaboradores (2005) quienes fueron

los primeros en vincular la condición cleptoparásita de los adultos reproductores en *S. dougallii* con el crecimiento de las crías y la calidad parental. Por otro lado, el tamaño de la nidada a los 18 días afectó el peso promedio para los días 21-23, lo cual ya fue previamente encontrado para la especie en estudio (Becker & Wink 2003).

Los resultados obtenidos proporcionan indicios de que la inversión parental de los cleptoparásitos robando presas de alta calidad y alimentando a sus crías con las mismas afecta el crecimiento de los pichones. Consecuentemente, este efecto de la condición cleptoparásita sobre el crecimiento de los pichones soporta la primera predicción planteada. Asimismo, las diferencias en la calidad de presas provistas por los cleptoparásitos y honestos a sus crías, explicaría en parte las diferencias encontradas en los parámetros de crecimiento. A pesar de lo encontrado en el presente trabajo, otros autores han indicado que la principal ventaja de los cleptoparásitos no está relacionada con la calidad de las presas entregadas a pichones, sino con el incremento de las tasas de alimentación (Shealer & Spendelow 2002). Más allá de que las tasas de alimentación no fueron observadas durante este estudio, se cuenta con evidencia concreta acerca de las diferencias en la calidad de presa entregadas por padres pertenecientes al grupo de los cleptoparásitos.

Este trabajo incorpora en la literatura disponible una nueva referencia donde se evidencia la relación entre la ocurrencia de cleptoparasitismo durante el desarrollo de pichones y elevados valores de éxito reproductivo para este grupo. Los individuos cleptoparásitos mostraron una mayor cantidad (aproximadamente el doble) de individuos emancipados que los honestos, resultado que corrobora la segunda predicción planteada para este estudio. Este resultado, mostrando las diferencias en la productividad de los individuos pertenecientes al grupo cleptoparásito respecto al honesto son mucho más contundentes que los reportados por

Shealer y colaboradores (2005) para *S. dougallii* donde los cleptoparásitos emanciparon aproximadamente un 45% más de pichones que los honestos. Por otro lado, el modelado de la supervivencia de pichones indicó un efecto significativo de la condición cleptoparásita de adultos sobre la probabilidad de emancipar (además del efecto del sexo y el tamaño de la nidada).

Los resultados presentados en este estudio reportan la primera evidencia de que el cleptoparasitismo intraespecífico durante el periodo de desarrollo de pichones en el Gaviotín Golondrina está fuertemente asociado con el cuidado y la calidad parental en términos de las presas provistas a las crías, así como la supervivencia de las mismas. Por lo presentado, la condición cleptoparásita de los adultos podría ser utilizada como un buen predictor de la calidad parental para la especie en estudio.

## REFERENCIAS

- Arednt JD (1997) Adaptive intrinsic growth rates: an integration across taxa. *The Quarterly Review of Biology* 72:149-177.
- Becker PH, Ludwigs JD (2004) *Sterna hirundo* Common Tern. Pp 93-139. En: Parkin D (ed.). BWP Update Vol. 6 Nos 1/2. Oxford University Press, Oxford.
- Becker PH, Frank D, Sudmann SR (1993) Temporal and spatial pattern of Common Tern's (*Sterna hirundo*) foraging in the Wadden Sea. *Oecologia* 93:389-393.
- Becker PH, Troschke T, Behnke A, Wagener M (1997) Flüge Küken der Flußseeschwalbe (*Sterna hirundo*) verhungern während Hitzeperioden. *Journal of Ornithology* 138:171-182.
- Becker PH, Wendeln H, González-Solís J (2001) Population dynamics, recruitment, individual quality and reproductive strategies in Common Terns marked with transponders. *Ardea* 89:239-250.
- Bollinger PB (1994) Relative effects of hatching order, egg-size variation, and parental quality on chick survival in Common Terns. *Auk* 111:263-273.

- Clutton-Brock TH (1991) The evolution of parental care. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 368 p.
- Coulson JC, Porter JM (1985) Reproductive success of the Kittiwake *Rissa tridactyla*: the roles of clutch size, chick growth rates and parental quality. *Ibis* 127:450-466.
- Crawley MJ (2007) The R book. John Wiley and Sons, Ltd., West Sussex. 942p.
- de Kogel CH (1997) Long-term effects of brood size manipulation on morphological development and sex-specific mortality of offspring. *Journal of Animal Ecology* 66:167-178.
- Desai M, Hales CN (1997) Role of fetal and infant growth in programming metabolism in later life. *Biological Reviews* 72:329-348.
- Elo IT, Preston SH (1992) Effects of early-life conditions on adult mortality: a review. *Population Index* 58:186-212.
- Fasola M, Saino N (1995) Sex-biased parental-care allocation in three tern species (Laridae, Aves). *Canadian Journal Zoology* 73:1461-1467.
- García GO, Becker PH, Favero M (2010a) Kleptoparasitism during courtship in *Sterna hirundo* and its relationship with female reproductive performance. *Journal of Ornithology* (10.1007/s10336-010-0554-4).
- García GO, Favero M, Vassallo AI (2010b) Factors affecting kleptoparasitism by Gulls in a multi-species seabird colony. *Condor (in press)*.
- Gershwin ME, Beach RS, Hurley LS (1985) Nutrition and immunity. Academic Press, Orlando, Florida. 417p.
- Burger J, Gochfeld M (1996) Family Sternidae (Terns). Pp 624- 667. En: del Hoyo J, Elliot A, Sartagal J (Eds.). Handbook of the birds of the world, Volumen 3. Lynx Editions, Barcelona.
- Hays H (1970) Common Terns pirating fish on Great Gull Island. *Wilson Bull* 12:99-100.
- Ivlev VS (1961) Experimental Ecology of the Feeding of Fishes. Yale University Press: New Haven, CT. 302 p.
- Lemmetyinen R (1973) Breeding success in *Sterna paradisaea* Pontopp. and *Sterna hirundo* L. in southern Finland. *Annales Zoologici Fennici* 10:526-535.
- Limmer B, Becker PH (2009) Improvement in chick provisioning with parental experience in a seabird. *Animal Behavior* 77:1095-110.

- Lochmiller RL, Vestey MR, Boren JC (1993) Relationship between protein nutritional status and immuno competence in northern bobwhite chicks. *Auk* 110:503-510.
- Ludwigs JD (1998) Kleptoparasitismus bei der Flußseeschwalbe *Sterna hirundo* als Anzeiger für Nahrungsmangel. *Vogelwelt* 119:193-203.
- Mills JA (1989) Red-billed Gull. Pp 387-404. En: Newton I (ed.). Lifetime reproduction in birds. Academic Press, London.
- Moreno J, Potti J, Merino S (1997) Parental expenditure and offspring size in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Oikos* 79: 559-567.
- Newton I (1989) Synthesis. Pp 441-469. En: Newton I (ed.). Lifetime reproduction in birds. Academic Press, London.
- Nisbet ICT (1973) Courtship-feeding, egg-size and breeding success in Common Terns. *Nature* 241:141-142.
- Nisbet ICT, Spendlow JA, Hatfield JS, Zingo JM, Gough GA (1998) Variations in growth of roseate tern chicks. II. Early growth as an index of parental quality. *Condor* 100:305-315.
- Nisbet ICT, Hatfield JS, Link WA, Spendlow JA (1999) Predicting chick survival and productivity of Roseate Tern from data on early growth. *Waterbirds* 22:90-95
- Pinheiro JC, Bates DM (2000) Mixed-effects models in S and S-PLUS. Springer, Berlin.
- R Development Core Team (2008) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0. <http://www.R-project.org>
- Richner H, Schreiber P, Stirnimann H (1989) Life-history consequences of growth rate depression: an experimental study on carrion crows (*Corvus corone corone* Lin). *Functional Ecology* 3:617-624.
- Ricklefs RE, White SC (1981) Growth and energetics of chicks of the Sooty Tern (*Sterna fuscata*) and Common tern (*Sterna hirundo*). *Auk* 98:361-378.
- Ricklefs RE (1983) Avian postnatal development. Pp 2-83. En: Farner DS, King JR, Parkes KC (eds.). Avian biology, vol. 7. Academic Press, NewYork.
- Safina C, Wagner RH, Witting DA, Smith KJ (1990) Prey delivered to Roseate and Common Tern chicks, composition and temporal variability. *Journal of Field Ornithology* 61:331-338.
- Shealer DA, Spendlow JA (2002) Individual foraging strategies of kleptoparasitic Roseate Terns. *Waterbirds* 25:436-441.

- Shealer DA, Spendelow JA, Harfield JS, Nisbet ICT (2005) The adaptive significance of stealing in a marine bird and its relationship to parental quality. *Behavioural Ecology* 16:371-376.
- Wagener M (1998) Praktische Hinweise für brutbiologische Untersuchungen an der Flußseeschwalbe *Sterna hirundo*. *Vogelwelt* 119:279-286.
- Walter U, Becker PH (1997) Occurrence and consumption of seabirds scavenging on shrimp trawler discards in the Wadden Sea. *ICES Journal of Marine Science* 54: 684-694.
- Watson, M. J. & Hatch, J. J. 1999. Differences in foraging performance between juvenile and adult Roseate Terns at a pre-migratory staging area. *Waterbirds* 22:463-465.
- Wendeln H (1997) Body mass of female Common Terns (*Sterna hirundo*) during courtship: relationship to male quality, egg mass, diet, laying date and age. *Colonial Waterbirds* 20:235-243.
- Wendeln H, Becker PH (1996) Body mass change in breeding Common Terns *Sterna hirundo*. *Bird Study* 43:85-95
- Wendeln H, Becker PH (1999) Effects of parental quality and effort on the reproduction of Common Terns. *Journal of Animal Ecology* 68:205-214
- Wendeln H, Becker PH, Wagener M (1997) Beziehungen zwischen Körpermasse und Körpergröße bei Paarpartnern der Flußseeschwalbe (*Sterna hirundo*). *Vogelwarte* 39:141-148.
- Zar JH (1999) Biostatistical analysis. Prentice-Hall Inc, New Jersey.663 p.

# Capítulo VII

## Conclusiones Generales



El objetivo principal de esta tesis fue estudiar los costos y beneficios asociados al comportamiento de cleptoparasitismo en aves como una estrategia trófica oportunista. Para ello, se trataron diversos aspectos del cleptoparasitismo practicado por aves marinas, los cuales fueron abordados individualmente en cada capítulo trabajando en diferentes sistemas cleptoparásito-hospedador. Este tratamiento no sólo comprendió diferentes especies cleptoparásitas y hospedadoras, sino también distintas etapas del ciclo anual de las aves, ya sea su periodo de invernada (desarrollada en los Capítulos II y III), así como el período reproductivo (desarrollada en los Capítulos IV, V, y VI).

En el Capítulo II se estudió el efecto de la estrategia trófica de un hospedador sobre el comportamiento manifestado por un cleptoparásito. Los resultados obtenidos evidenciaron la plasticidad en el comportamiento de un cleptoparásito oportunista como la Gaviota Capucho *Chroicocephalus macullipennis* en respuesta a estrategias tróficas contrastantes utilizadas por distintos hospedadores como el Ostrero Común *Haematopus palliatus* y la Gallareta de Ligas Rojas *Fulica armillata*. Los resultados mostraron que el desarrollo de una estrategia de cleptoparasitismo con mayor demanda energética (con gallaretas como hospedadoras) estuvo compensado por la obtención de mayores retornos energéticos.

Una vez investigado el efecto de la estrategia trófica del hospedador sobre el comportamiento del cleptoparásito, en el Capítulo III, se analizó el efecto del cleptoparasitismo sobre las decisiones tróficas de un hospedador. Los resultados mostraron cómo un cleptoparásito afecta la estrategia trófica de su hospedador, lo que incluyó tanto la alteración de sus tácticas de alimentación así como también el desarrollo de tácticas de evasión. Por otro lado, los resultados indicaron que el cleptoparasitismo practicado por gaviotas produce un impacto significativo en la economía trófica del Ostrero a través de la reducción de su ingesta.

Teniendo en cuenta que los costos para los hospedadores están dados entre otras cosas por el tipo de presa cleptoparasitada, en el Capítulo IV de esta tesis se comparó el efecto de la calidad de la presa y las condiciones ambientales actuando como desencadenantes del cleptoparasitismo durante el periodo reproductivo en aves marinas. Para ello se utilizó un enfoque teórico-informativo, el cual resaltó la importancia de la calidad de la presa como disparador del cleptoparasitismo en colonias mixtas de aves marinas. Es destacable además el hecho de que en el sistema en estudio, los cleptoparásitos (*Gaviota Cocinera Larus dominicanus*) remueven una importante porción del alimento ingresado a la colonia por el Gaviotín Real *Thalasseus maximus*, una de las especies de gaviotines hospedadoras en el sistema estudiado.

Finalmente se estudió la relación entre el cleptoparasitismo con diferentes parámetros reproductivos y las presas provistas por los reproductores a sus crías (Capítulos V y VI). En esta parte de la tesis se reportó la primera evidencia de que el cleptoparasitismo intraespecífico durante el periodo de cortejo y desarrollo de pichones (en el Gaviotín Golondrina *Sterna hirundo*) está expresado por una pequeña proporción de individuos especializados en manifestar este comportamiento. Según la caracterización de los diferentes tipos de cleptoparásitos por Brockmann y Barnard (1979), el Gaviotín Golondrina sería un cleptoparásito oportunista; sin embargo dentro de ese oportunismo se encontró una especialización en una pequeña fracción de los individuos de la población. Por otro lado, se mostró la estrecha relación entre la condición cleptoparásita de los reproductores y la calidad parental de los mismos. En aquellos nidos donde al menos uno de los reproductores expresó el cleptoparasitismo se observó que: (1) los huevos dentro de una nidada tuvieron una menor asimetría; (2) las presas

entregadas a los pichones fueron de mejor calidad; y por último (3) el éxito reproductivo fue significativamente mayor que en el grupo honesto.

## PREGUNTAS POR RESPONDER

Las investigaciones llevadas a cabo a lo largo de esta tesis han permitido responder las preguntas planteadas pero también han sido generadoras de un número mayor de interrogantes, algunos de los cuales se proyecta abordar en el futuro cercano.

Resulta particularmente interesante determinar si ante la presencia de cleptoparásitos los hospedadores son capaces de seleccionar diferentes tipos de presas al momento de alimentar a sus crías y de esta manera disminuir la incidencia del cleptoparasitismo. Por otro lado se debería profundizar en el análisis del efecto de la condición individual en cleptoparásitos (*e.g.* sexo, edad, peso corporal) sobre la eficiencia con la que éstos expresan su comportamiento. Esto no sólo brindaría información sobre el efecto que la condición individual puede tener en la expresión de un comportamiento (*i.e.* cleptoparasitismo) sino que también permitiría investigar acerca de la calidad parental de los individuos que manifiestan el cleptoparasitismo. Sería interesante también determinar la capacidad predictiva de la condición cleptoparásita como un estimador de la calidad parental. Para realizar una correcta aproximación se debería vincular el desempeño reproductivo de los individuos con su historia de vida, y la manifestación o no del cleptoparasitismo. En este sentido, la colonia de Gaviotín Golondrina del Mar de Banter, monitoreada por más de una década, ofrece excelentes oportunidades para abordar estos temas. Finalmente, un monitoreo de ejemplares identificados como cleptoparásitos y honestos (junto a sus parejas y descendencia) a lo largo de estaciones reproductivas consecutivas permitiría un mejor entendimiento de la relación entre la expresión del cleptoparasitismo, la

historia de vida de los individuos, y la relación de ambos factores con la calidad parental, así como el análisis de la posible heredabilidad o aprendizaje de la condición cleptoparásita.

Lic. Germán O. García  
Doctorando

Dr. Marco Favero  
Director

Dr. Aldo I. Vassallo  
Codirector