

ARTÍCULO/ARTICLE

Anidación del Saltador Golienteado *Saltator maximus* (Thraupidae) y primer reporte de parasitismo por el Vaquero Brilloso *Molothrus bonariensis* (Icteridae)

William A. Arteaga-Chávez

Av. General Enríquez 30-13 y Colombia, Sangolquí, Ecuador.

Dirección actual: Maestría en Recursos Naturales Renovables, Universidad del Azuay, Cuenca, Ecuador.

Correo electrónico: arteagawilliam95@yahoo.es

Editado por/Edited by: Vanessa Luzuriaga

Recibido/Received: 01 Febrero 2022 Aceptado/Accepted: 12 Abril 2023

Publicado en línea/Published online: 24 Mayo 2023

Nesting of Buff-throated Saltator *Saltator maximus* (Thraupidae) with the first report of brood parasitism by Shiny Cowbird *Molothrus bonariensis* (Icteridae)**Abstract**

The Buff-throated Saltator *Saltator maximus* is common in open areas, second-growth vegetation, and borders from southern Mexico to southern Brazil. Although there is published information on its breeding biology, knowledge is still scarce. Here I describe two nesting events in northwestern Ecuador and present the first record of brood parasitism by Shiny Cowbird *Molothrus bonariensis* on *S. maximus*. I studied two nests in March–May 2020 and collected data on nest composition, dimensions, and daily eggs' and nestlings' weight. The nests were bulky cups, and the clutch consisted of two light blue eggs with black lines and scrawls on the larger pole. The incubation period was 14 days. The average rate of weight loss in the egg was 0.04 ± 0.01 g/day and the daily weight gain of the chicks was 1.87 g/day. In contrast, *M. bonariensis* chicks gained weight more rapidly (1.99 g/day). One nest was probably predated; chicks in the other nest died after being infested by *Philornis* sp. (Muscidae). I believe it is important to document nesting events in detail, which allows estimating the impact of brood parasitism and ectoparasites on reproductive success.

Keywords: Reproductive biology, host, eggs, brood parasitism, *Philornis*.

Resumen

El Saltador Golienteado *Saltator maximus* es común en áreas abiertas, vegetación secundaria y bordes de bosque desde el sur de México hasta el sur de Brasil. Aunque existe información publicada sobre su biología reproductiva, el conocimiento aún es limitado. En este trabajo describo dos eventos de anidación en el noroeste de Ecuador y presento el primer registro de parasitismo por el Vaquero Brilloso *Molothrus bonariensis* hacia *S. maximus*. Estudié dos nidos en marzo–mayo de 2020 y tomé datos sobre composición del nido, dimensiones y medidas de pesos diarios de huevos y polluelos. Los nidos tenían forma de taza voluminosa; el tamaño de la puesta fue de dos huevos de color celeste con líneas y estrías negras en el polo mayor. El periodo de incubación fue de 14 días. La tasa promedio de pérdida de los huevos fue de $0,04 \pm 0,01$ g/día y el incremento de peso diario de los polluelos fue de 1,87 g/día. En contraste, los polluelos de *M. bonariensis* ganaron peso más rápidamente (1,99 g/día). Un nido fue probablemente depredado, y en el otro nido los polluelos fueron infestados por *Philornis* sp. (Muscidae). Considero que es importante documentar detalladamente eventos de anidación que, además, permitan estimar el impacto de parasitismo de cría y ectoparásitos en el éxito reproductivo de las especies.

Palabras clave: Biología reproductiva, hospedador, huevos, parasitismo de cría, *Philornis*.

INTRODUCCIÓN

El Saltador Golienteado *Saltator maximus* (Thraupidae) se distribuye desde el sur de México, por la vertiente Pacífica del norte de América del Sur hasta el extremo noroeste de Perú, y al este de los Andes desde el noreste de Colombia hasta Bolivia y Paraguay (Ridgely & Tudor, 2009; Valley & Dyer, 2018; McAfee & Burns, 2020). En Ecuador, la subespecie nominal *S. maximus maximus* habita en las tierras bajas y piemontanas del este y

oeste de la cordillera andina hasta 1600 m s.n.m. (Freile & Restall, 2018). Es común en áreas abiertas, vegetación secundaria y bordes de bosque húmedo (Freile & Restall, 2018).

A pesar de que es una especie común, existen pocos estudios sobre su biología reproductiva (Skutch, 1954; McAfee & Burns, 2020). Se ha documentado que la especie construye sus nidos en forma de taza voluminosa en matorrales densos, pastizales y áreas de cultivo (Penard & Penard, 1910; Hallinan, 1924; Skutch, 1954). El tamaño de la puesta típico es de dos huevos, aunque existe un registro de hasta tres (Penard & Penard, 1910). Los huevos son incubados por la hembra durante 13–14 días, con reportes de hasta 16 días (Skutch, 1954). Los polluelos son alimentados por ambos padres y abandonan el nido a los 13–15 días (Skutch, 1954).

Por otra parte, el Vaquero Brilloso *Molothrus bonariensis* (Icteridae) se distribuye ampliamente en América del Sur, el Caribe y el extremo sureste de Estados Unidos, en América del Norte (Lowther & Post, 2020). Según Lowther & Post (2020), la especie está expandiendo su área de distribución debido a los procesos de deforestación. En Ecuador se encuentra desde el nivel del mar y localmente hasta 2400 m s.n.m. (Freile & Restall, 2018). Es una especie parásita de nidos; sus huevos y sus crías dependen del cuidado de otras especies (Lowther & Post, 2020). Se han documentado 270 especies hospederas a lo largo de toda su área de distribución (Lowther, 2021). Según este autor, una especie parasitada se considera hospedera cuando se evidencia crianza de individuos de *M. bonariensis*; mientras que se considera como víctima si solo se identifican huevos de *M. bonariensis* en el nido, pero no se evidencia crianza de sus polluelos. El parasitismo de cría puede representar una amenaza potencial para la conservación de algunas especies parasitadas (e.g., Oppel *et al.*, 2004; Azpiroz, 2015).

El estudio de nidos de especies que parecen ser comunes o vulgares incrementa el conocimiento sobre la biología reproductiva y aspectos ecológicos que pueden ayudar a comprender el éxito reproductivo de las especies. En este estudio, presento información sobre aspectos de la biología reproductiva de *S. maximus* observados en dos eventos de anidación, y el primer registro de parasitismo de *M. bonariensis* sobre *S. maximus*.

MÉTODOS

Ubiqué dos nidos entre marzo y mayo de 2020 en la comunidad de Gualchán (0,785058, -78,211265; 1120 m s.n.m.), al noroccidente de la provincia de Carchi, Ecuador. Durante 32 días de monitoreo, utilizando binoculares Brunton 8x42, realicé observaciones sobre los comportamientos de construcción de los nidos, descripciones del área de anidación, ubicación y arquitectura del nido. Además, tomé medidas diarias del peso de los huevos y tamaño de los polluelos para determinar el cambio durante el periodo de incubación y de empollamiento (Drent, 1970; Fierro-Calderón *et al.*, 2021). Las medidas fueron tomadas entre 15h00–17h00, cuando el adulto abandonaba el nido en búsqueda de alimento (Martin & Geupel, 1993). Los huevos y los polluelos fueron medidos a 10 m del área de anidación durante *c.* 8 min para evitar disturbios al nido (Fierro-Calderón *et al.*, 2021). Al final de los eventos de anidación colecté uno de los nidos para analizar su composición. Las medidas se tomaron empleando un calibrador manual (precisión 0,1 mm) y una balanza digital de bolsillo MH (precisión 0,01 g). Realice regresiones lineales para determinar la tasa de cambio de peso de los huevos y pichones a través del tiempo (Rahn & Ar, 1974).

RESULTADOS

Construcción del nido y área de anidación

El 29 de marzo de 2020 encontré el primer nido activo con huevos en un área agrícola de plantas frutales. El área de anidación estaba a 5 m de un camino de herradura, y estaba compuesta por árboles de guaba *Inga* sp. (Fabaceae), plátano *Musa* sp. (Musaceae) y cítricos *Citrus* sp. (Rutaceae), con un sotobosque de *c.* 1 m de alto. El nido estaba situado en el interior de una planta pequeña de naranja, sobre una horqueta a *c.* 0,9 m del suelo, oculto entre las ramas y hojas de la planta (Fig. 1A).

El 7 de mayo de 2020 observé a un individuo recoger ramas secas delgadas y llevarlas en su pico al interior de un matorral denso. Tras inspeccionar el área, encontré el segundo nido en etapa temprana de construcción (Fig. 1B). Era una estructura simple y poco organizada, por lo que probablemente se trataba del primer día de construcción, y estaba localizada a un costado de una carretera de segundo orden, en una franja de matorrales de *c.* 10 m ancho, dominada por arbustos de hasta 2,5 m alto de *Piper* sp. (Piperaceae), *Baccharis* sp.

(Asteraceae) y pastos como *Brachiaria* sp., *Panicum* sp. y *Saccharum* sp. (Poaceae). El nido estaba ubicado entre los tallos de pasto *Saccharum* sp. a c. 1 m del suelo. Estimé un periodo de construcción del nido de 6 días, periodo en el cual observé solo un individuo de sexo indeterminado acarreado materiales al sitio de anidación.

Nidos

Ambos nidos tenían forma de taza (Fig. 1A, 1B). Estaban conformados por tres capas definidas: la capa interna recubierta con raicillas, zarcillos y fibras vegetales delgadas de color pardo oscuro. La capa intermedia con hojas secas de pasto y fibras largas de hojas secas de plátano de color pardo amarillento y una capa externa compuesta principalmente por tallos largos de hierbas trepadoras y raíces de color grisáceo. Las medidas del segundo nido fueron: 88,4 x 82,8 mm de diámetro interno; 68,2 mm de profundidad; 168,8 x 68,2 mm de diámetro externo; 89,6 mm de alto.

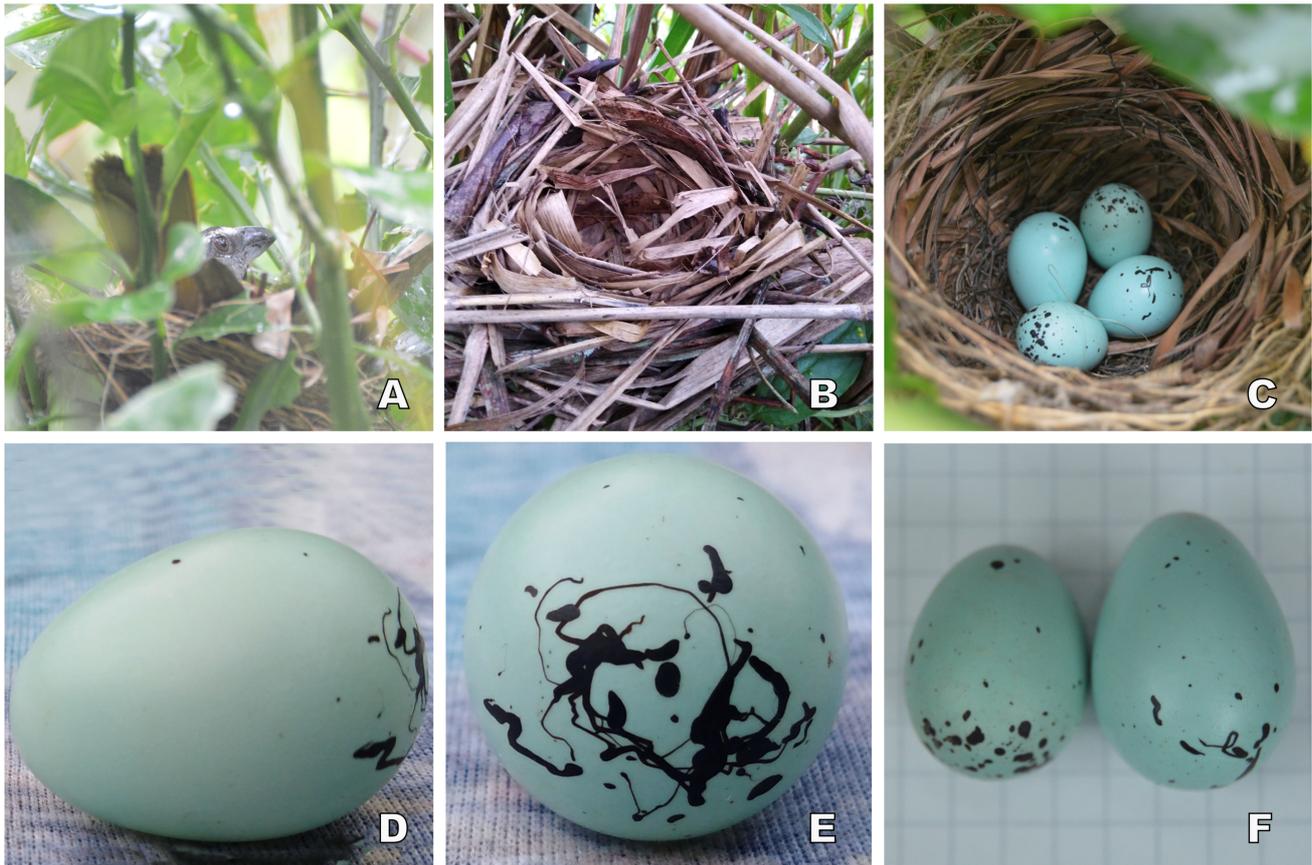


Figura 1: Nido y huevos del Saltador Golianteado *Saltator maximus* en el noroeste de Ecuador. (A) hembra durante la incubación en el nido 1, 20 de marzo de 2020; (B) nido 2 en proceso de construcción, 9 de mayo de 2020; (C) nido con huevos de *S. maximus* y Vaquero Brillante *Molothrus bonariensis*; (D) vista lateral y (E) del polo mayor de un huevo de *S. maximus*; (F) huevo de *S. maximus* (derecha) y *M. bonariensis* (izquierda) (William Arteaga-Chávez).

Huevos

El primer nido contenía cuatro huevos (Fig. 1C). Dos huevos eran de color celeste con un patrón de manchas irregulares y estrías negras en el polo mayor (Fig. 1D, 1E); midieron 26,8 x 19,0 mm y 26,1 x 18,8 mm y pesaron 4,72 g y 4,85 g, respectivamente. Los otros dos huevos también presentaban una coloración celeste con manchas y marcas oscuras más concentradas en el polo mayor, pero midieron 23 x 17,3 mm y 22,6 x 17,3 mm y pesaron 3,37 y 3,39 g, respectivamente (Fig. 1F). Basado en las características de color, patrón de marcas y tamaño se determinó que estos huevos corresponden a *M. bonariensis* (Ortega, 1998; Hanley *et al.*, 2019). En este nido, los huevos de *M. bonariensis* eclosionaron alternadamente al tercer y cuarto día del monitoreo (1 y 2 de abril de 2020), mientras que los huevos de *S. maximus* eclosionaron al quinto día (3 de abril de 2020).

En el segundo nido la puesta inició el 13 de mayo de 2020, al siguiente día de haber finalizado la construcción. Dos huevos de color celeste con un patrón de manchas irregulares y estrías negras en el polo mayor fueron puestos en dos días –uno cada 24 h–, midieron 25,5 x 19,1 mm y 26,1 x 16 mm y su peso inicial fue 4,96 y 4,72

g, respectivamente. El 18 de mayo encontré un solo huevo en el nido; mismo que fue monitoreado durante 14 días desde su puesta y no eclosionó. El nido fue abandonado el 27 de mayo. El tamaño de la puesta en los dos nidos fue de dos huevos cuyo tamaño promedio fue $26,13 \pm 0,53 \times 18,88 \pm 0,22$ mm ($N = 4$).

El monitoreo de los nidos mostró que los huevos cambiaron de peso a través del tiempo (Fig. 2). Los huevos de *S. maximus* disminuyeron su peso a una tasa de $0,04 \pm 0,01$ g por día ($R^2 = 0,97$; $N = 4$), mientras que los de *M. bonariensis* a una tasa de $0,06$ g por día ($R^2 = 0,97$; $N = 2$). Así, por ejemplo, un huevo del segundo nido de *S. maximus* perdió 14,19% de su peso durante los 14 días de incubación.

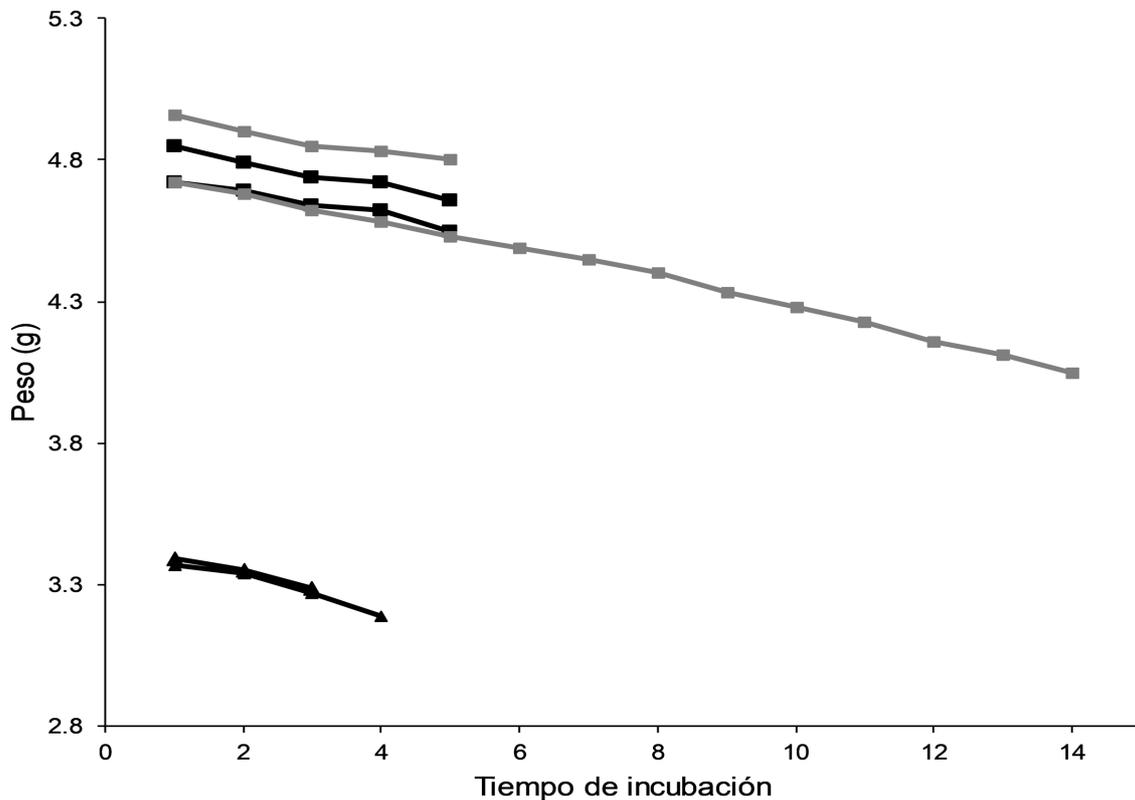


Figura 2: Cambios diarios de peso de huevos durante la incubación en dos nidos del Saltador Goliateado *Saltator maximus* en el noroeste de Ecuador. Nido 1: huevos de *S. maximus* (líneas con cuadrados negros) y Vaquero Brillante *Molothrus bonariensis* (líneas con triángulos negros). Nido 2: huevos de *S. maximus* (línea con cuadrados grises).

Desarrollo de polluelos

Los dos pichones del nido 1 nacieron con los ojos cerrados, el pico amarillento con comisuras blanquecinas y con el diente de huevo en la punta; el interior de la boca era de color rosa pálido (Fig. 3A). La piel tenía coloración castaño-oscuro, con presencia de una capa moderadamente densa de plumón natal café oscuro (Fig. 3B). Su peso fue 3,29 y 4,80 g, respectivamente. Estas características, según Fiorini *et al.* (2019) y Lowther & Post (2020), corresponden a los pichones recién nacidos de *M. bonariensis*. En el mismo nido, los dos pichones de *S. maximus* nacidos el 3 de abril de 2020 (Fig. 3C) tenían los ojos cerrados, la piel amarillenta pálida con plumón natal verde oliva en la región cefálica, dorsal, humeral y femoral (Fig. 3D). El pico presentaba una coloración oscura en la mandíbula superior, las comisuras eran blanquecinas, tenía el diente de huevo como una pequeña escama blanca en la punta del pico, y el interior del pico era rojo rosado. Su peso fue 3,81 g y 4,20 g, respectivamente.

El 5 de abril encontré muerto al pichón más pequeño y de menor peso de *S. maximus*. El cadáver no mostraba rastros de ataque por un depredador o infecciones superficiales de la piel. Los demás pichones se veían saludables y solicitaban alimento activamente cuando se inspeccionó el nido. El 6 de abril empezaron a salir los cañones de las plumas primarias del otro pichón de *S. maximus*, mientras que los pichones de *M. bonariensis*, de 5 y 6 días de edad, tenían cañones más desarrollados en la mayoría de las plumas del ala. También se identificó la presencia de parásitos subcutáneos del género *Philornis* sp. (Diptera: Muscidae) en todos los

pichones (Fig. 3E, 3F). El 7 de abril encontré muerto a un pichón de *M. bonariensis*, y los otros individuos murieron los siguientes dos días. Ninguno de los polluelos mostró indicios de depredación.

La tendencia de incremento en peso de tres polluelos mostró un crecimiento progresivo (Fig. 4). La ganancia diaria de peso del pichón de *S. maximus* fue de 1,87 g ($R^2 = 0,97$; $n = 1$), un poco mayor para uno de los polluelos de *M. bonariensis*: 1,46 g ($R^2 = 0,84$; $n = 1$). Por el contrario, el segundo polluelo parásito tuvo una ganancia de 2,51 g por día ($R^2 = 0,99$; $n = 1$); 75% más alto que el de *S. maximus*. El incremento diario de peso promedio de los polluelos de *M. bonariensis* también fue marginalmente mayor: 1,99 g por día ($N = 2$).



Figura 3: Nido del Saltador Golienteado *Saltator maximus* en el noroeste de Ecuador. (A) Nido con pichones de Vaquero Brillante *Molothrus bonariensis* y huevos de *S. maximus*. (B) vista lateral de un individuo de *M. bonariensis*, 2 de abril de 2020; (C) nido con pichones de *S. maximus* (individuo con interior de la boca rojo rosado y piel amarillenta) y *M. bonariensis* (individuos con interior de la boca blanquecina y piel marrón-oscuro); (D) vista lateral de un individuo de *S. maximus*, 3 de abril de 2020; (E) polluelo de *M. bonariensis* con cañones bastante desarrollados en el ala, 8 de abril de 2020; (F) polluelo de *S. maximus* con cañones en crecimiento en el ala, 7 de abril de 2020. Las flechas blancas muestran larvas subcutáneas de *Philornis* sp. (Muscidae) en regiones corporales de los polluelos (William Arteaga Chávez).

DISCUSIÓN

Los eventos de anidación de *S. m. maximus* ocurrieron en la época de transición e inicio de la temporada de lluvia, de manera similar con el nido encontrado en febrero en el sur de Ecuador (Greeney *et al.*, 2020). Difiere de un reporte en noviembre en el este del país (Cadena-Ortiz & Buitrón-Jurado, 2015), pero coincide con los meses de reproducción (febrero-agosto) documentados para esta subespecie en Surinam (Haverschmidt, 1968). Además, concuerda con los meses (marzo-agosto) para la subespecie *S. m. intermedius* en Costa Rica (Skutch, 1954; Lindell & Smith, 2003) y reportes de nidos activos en abril en Panamá (Hallinan, 1924). En los reportes mencionados no se asocian los periodos reproductivos con la estacionalidad climática, por lo que registros adicionales de reproducción en toda su área de distribución podrían indicar si sigue patrones climáticos estacionales para reproducirse.

La ubicación de los nidos, la arquitectura y hábitat de anidación de *S. maximus* en Ecuador son consistentes con las observaciones de Costa Rica (Skutch, 1954) y Guyana (Penard & Penard, 1910), y similares con descripciones de Saltador Listado *S. striatipectus*, Saltador Enmascarado *S. cinctus*, Saltador Grisáceo *S. coerulescens* y Saltador del Orinoco *S. orenocensis* (Hallinan, 1924; Skutch, 1954; Ramo & Busto, 1984; Ortiz, 2013). El tiempo de construcción del nido fue de 6 días como lo reportado por Skutch (1954), pero más corto que el registrado para *S. cinctus* (Ortiz, 2013). Además, el tamaño de la puesta es igual al reportado en otras localidades (Hallinan, 1924; Skutch, 1954; Greeney *et al.*, 2020). Estas observaciones sugieren que se conservan las características reproductivas de *S. maximus*.

Las dimensiones, morfología, coloración y patrón de marcas de los huevos de *S. maximus* son similares con lo descrito por Hallinan (1924), Skutch (1954) y Greeney *et al.* (2020). En cambio, los huevos de *M. bonariensis* pueden ser de color azul verdoso o blancos con un patrón y densidad de manchas variable, que pueden tomar una coloración marrón (Fiorini *et al.*, 2019). Además, pueden ser similares o diferentes en color, patrón de manchas y tamaño con los huevos de sus hospedadores (Fiorini *et al.*, 2019; Hanley *et al.*, 2019). En este estudio, los huevos de *M. bonariensis* difirieron en tamaño respecto a los de *S. maximus*, pero se asemejaron en color y marcas; probablemente estas características no le permitieron a la hembra hospedera discriminar los huevos parásitos.

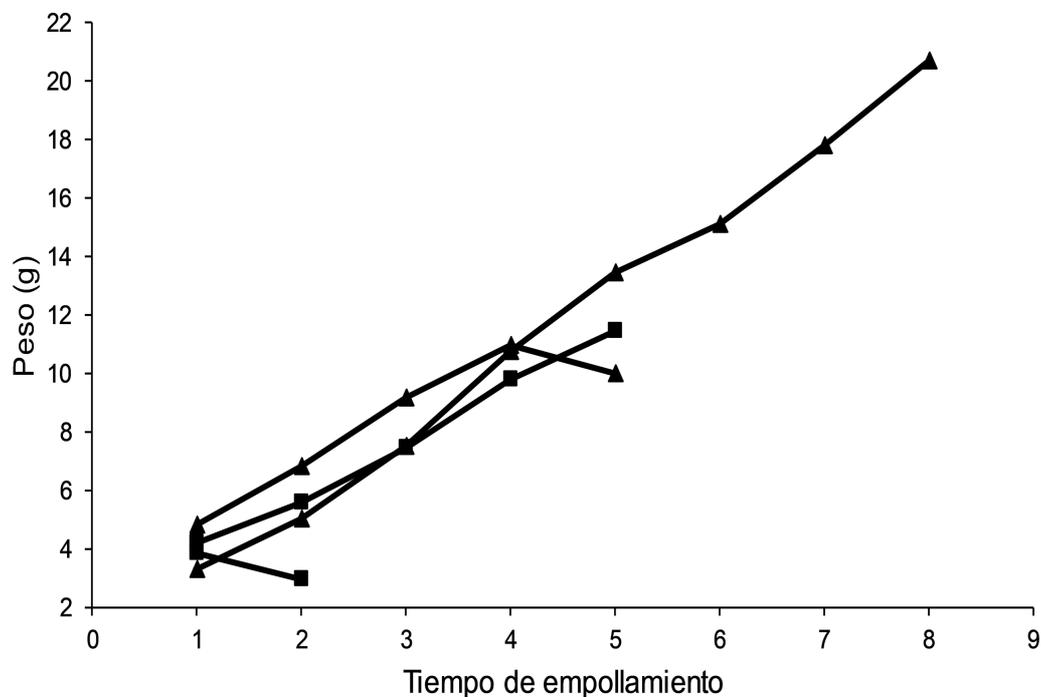


Figura 4: Crecimiento diario en peso de pichones de Saltador Goliateado *Saltator maximus* (línea con cuadros) y de Vaquero Brillante *Molothrus bonariensis* (línea con triángulos) en el noroeste de Ecuador.

Los datos aquí presentados sobre los cambios de peso de los huevos corresponden al primer reporte de *S. maximus* y del género *Saltator*. La pérdida de peso de un huevo (14,2%) durante la incubación es inferior al reportado para 475 especies (18%; Rahn & Ar, 1974) y para la Grallarita Peruana *Grallaricula peruviana* (18%; Greeney, 2006), pero es superior al Cacique Ventrirrojo *Hypopyrrhus pyrohypogaster* (11,9%; Ocampo *et al.*, 2012). Además, la tasa diaria de pérdida de peso de los huevos de *S. maximus* fue menor que los de *M. bonariensis*, y que el reportado por Ocampo *et al.* (2012). Por el contrario, fue superior al documentado por Greeney (2006). La disminución diaria de peso de los huevos de *M. bonariensis* es similar a la de *H. pyrohypogaster* (Ocampo *et al.*, 2012), probablemente debido a su cercanía filogenética.

El incremento diario del peso del polluelo de *S. maximus* fue diferente respecto a uno de los polluelos de *M. bonariensis*. Todos los polluelos eclosionaron con pesos similares, pero los polluelos parásitos obtuvieron casi el doble de tamaño y peso que los de *S. maximus*. Esta diferencia se debe a que los polluelos parásitos

eclosionaron 1–2 días antes que los hospederos. *Molothrus bonariensis* tiene un periodo de incubación más corto por lo que sincroniza la puesta con su huésped, para que sus huevos eclosionen primero y sus polluelos sean los más grandes de la nidada (Mermoz & Rebores, 2003; Gloag *et al.*, 2012). También, emiten llamadas constantemente para estimular un mayor aprovisionamiento de alimentos (Gloag *et al.*, 2012; Fiorini *et al.*, 2019). Estas estrategias aumentan la probabilidad de supervivencia en los polluelos de *M. bonariensis* (Fiorini *et al.*, 2019). Sin embargo, en este estudio los pichones de *M. bonariensis* murieron, lo cual sugiere que incluso los parásitos de nidada, cuya estrategia reproductiva parecería ser más exitosa que la de sus hospederos, podrían tener alta mortalidad (ver más adelante).

Los pichones de *S. maximus* presentaron características similares con las descripciones de Skutch (1954). Sin embargo, no fue posible documentar todo su desarrollo debido a que las dos nidadas fracasaron. En un nido, el fallo fue por aparente depredación parcial durante la incubación y por fracaso de la eclosión por posible infertilidad o incubación defectuosa (Skutch, 1985). En el otro nido, la muerte de un pichón de *S. maximus* podría deberse a inanición como resultado de competencia por alimento con los pichones de *M. bonariensis* (Hauber, 2003). También es probable que haya sido por asfixia provocada por los pichones parásitos de mayor tamaño, debido al espacio reducido del nido (Gloag *et al.*, 2012). La muerte del segundo polluelo de *S. maximus* y de los polluelos de *M. bonariensis* podría relacionarse con la infestación de *Philornis* sp., los cuales provocan miasis (Dudaniec & Kleindorfer, 2006). La miasis es una infección de cavidades o tegumentos con larvas y representa una amenaza potencial para los nidos de aves (Dudaniec & Kleindorfer, 2006). Su incidencia puede incrementarse con la edad de los pichones, microhábitats con baja cobertura vegetal y la estacionalidad climática (Dudaniec *et al.*, 2007; Manzoli *et al.*, 2013).

Este trabajo reporta el primer evento de parasitismo sobre *S. maximus* por *M. bonariensis* (Lowther & Post, 2020; Lowther, 2021). Previamente se ha registrado parasitismo en siete especies de *Saltator* (Greeney *et al.*, 2020; Lowther, 2021). De estas, el Saltador de Las Antillas *S. albicollis*, Saltador Piquidorado *S. aurantirostris* y *S. coerulescens* son hospederos (Lowther, 2021), mientras que el Saltador Aliverde *S. similis*, Saltador Golinegro *S. fuliginosus* y *S. striatipectus* son víctimas (Lowther, 2021). Hasta la fecha, *S. maximus* se ha reportado como víctima del Vaquero Bronceado *M. aeneus* (Sealy *et al.*, 1977). Así, *S. maximus* representa un nuevo hospedador para *M. bonariensis*. En general, se desconoce con qué frecuencia es parasitado el género *Saltator* y los efectos que podrían causar en sus poblaciones (Lowther, 2021).

Por otra parte, la infestación por *Philornis* sp. representa una doble parasitación en la nidada de *S. maximus*. Otros estudios han reportado resultados similares con diferentes aves hospederas y parasitadas por *Molothrus* (Fraga, 2011; Ursino *et al.*, 2019) y, en ciertos casos, se ha documentado que los padres hospedadores remueven las larvas para asegurar la supervivencia de todos los polluelos (Ursino *et al.*, 2019). En este estudio no observé comportamientos similares por parte de los adultos. Por tanto, es importante coleccionar información sobre eventos de reproducción de *S. maximus* para aumentar el conocimiento de su biología reproductiva. Además, es necesario documentar detalladamente la incidencia de parasitismo de cría y de ectoparásitos para conocer los efectos en el éxito reproductivo de las especies y en sus tamaños poblacionales.

AGRADECIMIENTOS

A Jaiver y Jhostyn Arteaga por acompañarme durante el trabajo de campo. Juan Freile, José María Loaiza y Diana Rocha por sus revisiones y valiosas sugerencias durante la redacción de este trabajo. A Abhimanyu Lele por su revisión de la sección en inglés. David Ocampo y un revisor anónimo proporcionaron comentarios importantes que ayudaron a mejorar este manuscrito.

REFERENCIAS

- Azpiroz, A.B. (2015). Shiny Cowbird (*Molothrus bonariensis*) parasitism records for three globally threatened species from the South American Pampas. *The Wilson Journal of Ornithology*, 127(4), 746–752. DOI: <https://doi.org/10.1676/15-007>
- Cadena-Ortiz, H., & Buitrón-Jurado, G. (2015). Notes on breeding birds from the Villano River, Pastaza, Ecuador. *Cotinga*, 37, 38–42. URL: <https://www.neotropicalbirdclub.org/wp-content/uploads/2020/06/C37-Cadena-Ortiz-Buitr%C3%B3n-Jurado.pdf>

- Drent, R. (1970). Functional aspects of incubation in the Herring Gull. *Behaviour Supplement*, 17, 1–132. URL: <https://www.jstor.org/stable/30039168>
- Dudaniec, R.Y., & Kleindorfer, S. (2006). Effects of the parasitic flies of the genus *Philornis* (Diptera: Muscidae) on birds. *Emu, Austral Ornithology*, 106(1), 13–20. DOI: <https://doi.org/10.1071/MU04040>
- Dudaniec, R.Y., Fessl, B., & Kleindorfer, S. (2007). Interannual and interspecific variation in intensity of the parasitic fly, *Philornis downsi*, in Darwin's finches. *Biological Conservation*, 139(3–4), 325–332. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.07.006>
- Fierro-Calderón, K., Loaiza-Muñoz, M., Sánchez-Martínez, M.A., Ocampo, D., David, S., Greeney, H.F., & Londoño, G.A. (2021). Methods for collecting data about the breeding biology of Neotropical birds. *Journal of Field Ornithology*, 92(4), 315–341. DOI: <https://doi.org/10.1111/jof.12383>
- Fiorini, V.D., De Mársico, M.C., Ursino, C.A., & Reboreda, J.C. (2019). Obligate brood parasitism on Neotropical birds. In J.C. Reboreda, V.D. Fiorini, & D.T. Tuero (Eds), *Behavioral ecology of neotropical birds* (pp. 103–131). Cham, Switzerland: Springer.
- Fiorini, V.D., Tuero, D.T., & Reboreda, J.C. (2009). Shiny cowbirds synchronize parasitism with host laying and puncture host eggs according to host characteristics. *Animal Behaviour*, 77(3), 561–568. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.11.025>
- Fraga, R.M. (2011). Giant Cowbird (*Molothrus oryzivorus*) parasitism of Red-rumped Caciques (*Cacicus haemorrhous*) in the Atlantic Forest, northeastern Argentina. *The Wilson Journal of Ornithology*, 123(2), 277–282. DOI: <https://doi.org/10.1676/10-103.1>
- Freile, J., & Restall, R. (2018). *Birds of Ecuador*. London, UK: Helm Field Guides.
- Gloag, R., Tuero, D.T., Fiorini, V.D., Reboreda, J.C., & Kacelnik, A. (2012). The economics of nestmate killing in avian brood parasites: A provisions trade-off. *Behavioral Ecology*, 23(1), 132–140. DOI: <https://doi.org/10.1093/beheco/arr166>
- Greeney, H.F. (2006). Incubation behavior of the Peruvian Antpitta (*Grallaricula peruviana*). *Ornitología Neotropical*, 17(4), 461–466. URL: <https://sora.unm.edu/sites/default/files/journals/on/v017n03/p0461-p0466.pdf>
- Greeney, H.F., Angulo P., F., Dobbs, R.C., Crespo, S., Miller, E.T., Cáceres, D., Gelis, R.A., Angulo, B., & Salagaje M., L.A. (2020). Notes on the breeding biology of the Tumbesian avifauna in southwest Ecuador and northwest Peru. *Revista Ecuatoriana de Ornitología*, 6, 1–54. DOI: <https://doi.org/10.18272/reo.vi6.1146>
- Hallinan, T. (1924). Notes on some Panama Canal Zone birds with special reference to their food. *Auk*, 41(2), 304–326. DOI: <https://doi.org/10.2307/4074624>
- Hanley, D., López, A.V., Fiorini, V.D., Reboreda, J.C., Grim, T., & Hauber, M.E. (2019). Variation in multicomponent recognition cues alters egg rejection decisions: A test of the optimal acceptance threshold hypothesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 374(1769), 20180195. DOI: <https://doi.org/10.1098/rstb.2018.0195>
- Hauber, M.E. (2003). Hatching asynchrony, nestling competition, and the cost of interspecific brood parasitism. *Behavioral Ecology*, 14(2), 2272–35. DOI: <https://doi.org/10.1093/beheco/14.2.227>
- Haverschmidt, F. (1968). *Birds of Surinam*. London, UK: Oliver and Boyd.
- Lindell, C., & Smith, M. (2003). Nesting bird species in sun coffee, pasture, and understory forest in southern Costa Rica. *Biodiversity and Conservation*, 12(3), 423–440. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1022473823947>

- Lowther, P.E. (2021). Lists of victims and hosts of the parasitic cowbirds (*Molothrus*), version: 15 Feb 2021. Chicago: Field Museum. URL: <https://www.fieldmuseum.org/sites/default/files/host-list-molothrus-ver-15feb2021.pdf>
- Lowther, P.E., & Post, W. (2020). Shiny Cowbird (*Molothrus bonariensis*), version 1.0. In S.M. Billerman (Ed), *Birds of the World*. Ithaca, NY: Cornell Lab of Ornithology. DOI: <https://doi.org/10.2173/bow.shicow.01>
- Manzoli, D.E., Antoniazzi, L.R., Saravia, M.J., Silvestri, L., Rorhmann, D., & Beldomenico, P.M. (2013). Multi-level determinants of parasitic fly infection in forest passerines. *PLoS ONE*, 8(7), e67104. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0067104>
- Martin, T.E., & Geupel, G.R. (1993). Nest-monitoring plots: Methods for locating nests and monitoring success. *Journal of Field Ornithology*, 64(4), 507–519. URL: <https://sora.unm.edu/sites/default/files/journals/jfo/v064n04/p0507-p0519.pdf>
- McAfee, A., & Burns, K.J. (2020). Buff-throated Saltator (*Saltator maximus*), version 1.0. In T.S. Schulenberg (Ed), *Birds of the World*. Ithaca, NY: Cornell Lab of Ornithology. DOI: <https://doi.org/10.2173/bow.butsal1.01>
- Mermoz, M.E., & Reboreda, J.C. (2003). Reproductive success of Shiny Cowbird (*Molothrus bonariensis*) parasitizing the larger Brown-and-yellow Marshbird (*Pseudoleistes virescens*) in Argentina. *Auk*, 120(4), 1128–1139. DOI: <https://doi.org/10.1093/auk/120.4.1128>
- Ocampo, D., Estrada-F, M.C., Muñoz, J.M., Londoño, L.V., David, S., Valencia, G., Morales, P.A., Garizábal, J.A., & Cuervo, A.M. (2012). Breeding biology of the Red-bellied Grackle (*Hypopyrrhus pyrohypogaster*): A cooperative breeder of the Colombian Andes. *The Wilson Journal of Ornithology*, 124(3), 538–546. DOI: <https://doi.org/10.1676/11-117.1>
- Oppel, S., Schaefer, H.M., Schmidt, V., & Schröder, B. (2004). Cowbird parasitism of Pale-headed Brush-finch *Atlapetes pallidiceps*: Implications for conservation and management. *Bird Conservation International*, 14(2), 63–75. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0959270904000103>
- Ortega, C. (1998). *Cowbirds and other brood parasites*. Tucson, Estados Unidos: The University of Arizona Press.
- Ortiz, C. (2013). Primera descripción del nido del Saltador Collarejo (*Saltator cinctus*) y notas sobre su comportamiento reproductivo. *Ornitología Neotropical*, 24(4), 413–420. URL: <https://sora.unm.edu/sites/default/files/ON%2024%284%29%20413-420.pdf>
- Penard, F.P., & Penard, A.P. (1910). *De Vogels van Guyana (Suriname, Cayenne en Demerara)*, vol. 2. Amsterdam, Países Bajos: N. J. Boon.
- Rahn, H., & Ar, A. (1974). The avian egg: incubation time and water loss. *The Condor*, 76(2), 147–152. DOI: <https://doi.org/10.2307/1366724>
- Ramo, C., & Busto, B. (1984). Nidificación de los Passeriformes en los Llanos de Apure (Venezuela). *Biotropica*, 16(1) 59–68. DOI: <https://doi.org/10.2307/2387896>
- Ridgely, R.S., & Tudor, G. (2009). *Field guide to the songbirds of South America: The passerines*. Austin, Estados Unidos: University of Texas Press.
- Sealy, S.G., Sánchez-Pérez, J.E., Campos-Ramírez, R.G., & Marín-A, M. (1997). Bronzed Cowbird hosts: New records, trends in host use, and cost of parasitism. *Ornitología Neotropical*, 8(2), 175–184. URL: <https://sora.unm.edu/sites/default/files/journals/on/v008n02/p0175-p0184.pdf>

Skutch, A.F. (1954). *Life histories of Central American birds: Families Fringillidae, Thraupidae, Icteridae, Parulidae and Coerebidae*. Berkeley, Estados Unidos: Cooper Ornithological Society.

Skutch, A.F. (1985). Clutch size, nesting success, and predation on nests of Neotropical birds, reviewed. *Ornithological Monographs*, 36, 575–594. DOI: <https://doi.org/10.2307/40168306>

Ursino, C.A., De Mársico, M.C., & Reboreda, J.C. (2019). Brood parasitic nestlings benefit from unusual host defenses against botfly larvae (*Philornis* spp.). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 73(11), 146. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00265-019-2751-3>

Vallely, A.C., & Dyer, D. (2018). *Birds of Central America*. Princeton, Estados Unidos: Princeton University Press.