

Evidence for tolerance of parasitism in a tropical cavity-nesting bird, planalto woodcreeper (*Dendrocolaptes platyrostris*), in northern Argentina

Andrea R. Norris^{*,1}, Kristina L. Cockle^{*,†} and Kathy Martin^{*,‡}

* Centre for Applied Conservation Research, Department of Forest Sciences, University of British Columbia, 2424 Main Mall, Vancouver, BC, Canada, V6T 1Z4

† Proyecto Selva de Pino Paraná, Fundación de Historia Natural Félix de Azara, Departamento de Ciencias Naturales y Antropología, CEBBAD – Universidad Maimónides. Valentín Virasoro 732, C1405BDB Buenos Aires, Argentina

‡ Science & Technology Branch, Environment Canada, 5421 Robertson Road, RR1, Delta, BC, V4K 3N2, Canada

(Accepted 14 July 2010)

Abstract: Avian hosts may either resist the negative effects of nestling ectoparasites by minimizing the number of parasites, or tolerate parasitism by increasing their fecundity via the reproductive compensation hypothesis. Little is known about the interactions between ectoparasites and their avian hosts in the tropics. We (1) examined nestling development rates, and tested whether (2) parasitism by a subcutaneous ectoparasitic botfly (*Philornis* sp.) had negative effects on the condition of nestlings, and (3) these negative effects were minimized in larger broods in a tropical cavity-nesting bird, the planalto woodcreeper (*Dendrocolaptes platyrostris*), in primary and secondary Atlantic forests in the northern province of Misiones, Argentina. Nestling mass and ectoparasite load per nestling reached maxima when nestlings ($n = 50$) were between 10 and 14 d old. General linear mixed models predicted that mass at fledging declined with increasing nestling parasite load, suggesting that botflies had a negative influence on fledging condition. Parasite load per nestling declined with increasing brood size indicating that woodcreepers that increase their reproductive output minimize the negative effects of parasitism. Overall we found evidence to support the tolerance via reproductive compensation hypothesis. Future tests of the reproductive compensation hypothesis may help determine the underlying mechanism of the observed negative correlation between parasite load of nestlings and brood size.

Key Words: Atlantic forest, botflies, coevolution, ectoparasitism, life-history strategies, nestling development rates, *Philornis*, reproduction, reproductive compensation

INTRODUCTION

Many ectoparasitic insects feed on bird nestlings and require a developmental stage in the sheltered environment of nest material (Marshall 1981). Most hosts face negative reproductive consequences of parasitism, such as reduced growth rate, mass and survival of nestlings (Brown & Brown 1986, Møller *et al.* 1990, 2009; O'Brien & Dawson 2008). As a result, there is selective pressure on hosts to evolve behavioural, physiological and immunological adaptations that reduce the negative effects of parasitism (Heeb *et al.* 1998, Møller & Erritzøe 1996).

Hosts may either adopt strategies to reduce the levels of parasitism, resisting the negative effects, or tolerate parasitism by minimizing the fitness costs associated with

parasitism (Simms & Triplett 1994). Resistance often leads to antagonistic coevolution of hosts and parasites, where adaptations in one species are countered by adaptations in the other (e.g. Red Queen dynamics; Woolhouse *et al.* 2002). Host–parasite relationships are traditionally described as arising from resistance, however recent evidence suggests that some hosts have evolved tolerance strategies (Krüger 2007, Råberg *et al.* 2007). Tolerance predicts a more stable evolutionary state because the host does not directly influence the number of parasites, and thus does not induce a counter response by the parasitic species (Svensson & Råberg 2010). Reproductive compensation is one example of tolerance, whereby reproductive output is increased in response to parasitism, which may either increase the likelihood that some offspring express more parasite-resistant phenotypes, or dilute the number of parasites per offspring across a brood (Gowaty 2008, Richner & Heeb 1995, Svensson & Råberg 2010). Svensson & Råberg (2010) proposed

¹ Corresponding author. Email: arnorriss@interchange.ubc.ca

that a larger clutch size can be demonstrated as an evolved defence (tolerance) if chicks in larger broods are less affected by parasitism than chicks in smaller broods.

Little is known about host–parasite interactions in tropical cavity-nesting birds. Tropical hosts often exhibit greater immunological responses to parasites, and suffer higher parasite-induced nestling mortality than temperate species (Møller 1998, Møller *et al.* 2009), suggesting that parasitism is an important mechanism shaping the evolution of life-history traits in tropical birds. Darwin's finches in the Galapagos Islands experience high parasite-induced nestling mortality by the recently introduced *Philornis downsi*; however nestling parasite load was reduced in larger clutches (Dudaniec *et al.* 2007, Fessl & Tebbich 2002), providing evidence for reproductive compensation in tropical hosts. In a review of 117 temperate and tropical studies, cavity-nesting hosts had low parasite-induced nestling mortality, even though parasite prevalence was high (Møller *et al.* 2009), indicating that either parasitism is not an important determinant of life-history traits in cavity-nesters, or that the fitness impacts of parasitism are minimized via tolerance. It remains unclear whether reproductive compensation would be an advantageous anti-parasite strategy for tropical cavity-nesters.

Here, we examine how ectoparasitism by a *Philornis* botfly influences nestlings of a tropical cavity-nesting passerine, planalto woodcreeper (*Dendrocolaptes platyrostris*).

Our objectives were to determine (1) nestling development rates, (2) the extent of ectoparasitism by *Philornis* on nestlings, (3) whether *Philornis* botflies had a negative impact on survival and condition of nestlings, and (4) how per-nestling *Philornis* abundance and nestling body condition varied with nestling age, and brood size, for the planalto woodcreeper (Figure 1).

METHODS

Study area

The study was conducted in two provincial parks and two farms in the Sierra Central Highlands region, Misiones, Argentina. The area included mature, primary forest, selectively logged, and secondary Atlantic forest, in Parque Provincial de la Araucaria (26°38'S, 54°07'W, 92 ha of secondary and selectively logged forest), Parque Provincial Cruce Caballero (26°31'S, 53°58'W, 400 ha mature forest), and Tobuna (26°28'S, 53°53'W, one farm comprised secondary and selectively logged forest and the other farm comprised highly fragmented selectively logged forest), Department of San Pedro. This region

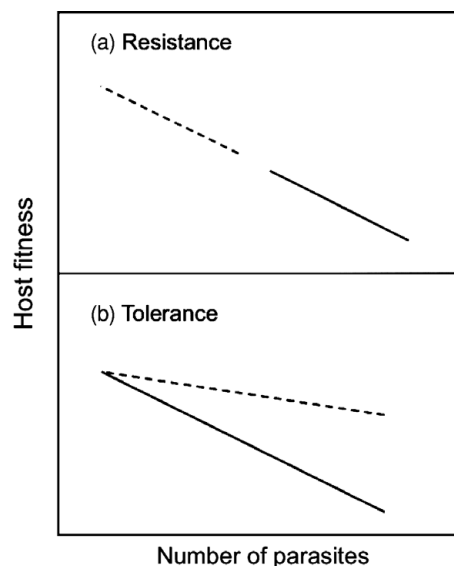


Figure 1. The resistance and tolerance hypotheses predict that some individuals of a host species will express anti-parasite phenotypes (dashed lines), leading to higher fitness than host individuals not expressing the phenotypes (solid lines). The resistance hypothesis (a) predicts that parents with anti-parasite phenotypes will increase their fitness by reducing the number of parasites in their nest. The tolerance hypothesis (b) predicts that parents will not reduce overall parasite load, but will increase their fitness by minimizing the negative effects of parasites. For planalto woodcreepers, we predicted that if nestling growth rates or fledging condition were negatively correlated with the number of *Philornis* botflies per nestling, then we predicted that parents expressing anti-parasite phenotypes would achieve higher fitness by either resisting or tolerating the parasites. Under the resistance hypothesis, parents exhibiting resistant phenotypes would minimize the number of parasites per nest. Under the tolerance hypothesis, parents exhibiting tolerant phenotypes could reduce infestation per nestling by laying larger clutches, and diluting the effects of parasitism. Adapted from Råberg *et al.* (2007).

comprises a mosaic landscape of small farms, remnant forest and tree plantations, and forest classified as mixed forest with *Nectandra* and *Ocotea* spp., *Balfourodendron riedelianum* and *Araucaria angustifolia* (Cabrera 1976). Mean annual rainfall is 1200 to 2400 mm, with precipitation distributed evenly throughout the year. We collected data at these sites during three breeding seasons, September to January 2006 and 2007, and September–December 2008.

Study species

The planalto woodcreeper is a forest-dependent obligate secondary cavity-nester (relying on existing tree cavities for nesting), that is found in humid forests from north-eastern Brazil to northern Argentina and eastern Paraguay (Marantz *et al.* 2003, Skutch 1969, 1981). It is

one of the two most abundant woodcreepers in our study area (Bodrati *et al.*, in press). Planalto woodcreepers lay 2–4 eggs on a bed of bark flakes, both parents incubate for 14–16 d, and chicks fledge 14–18 d after hatching (Cockle & Bodrati 2009). In our study, most woodcreeper nestlings were infested with *Philornis* botflies (Diptera: Muscidae: *Philornis* spp.); other ectoparasites were rare (Cockle & Bodrati 2009).

Philornis comprises approximately 50 species of botfly, which are distributed throughout the neotropical region, parasitizing over 133 bird species (Di Iorio & Turienzo 2009, Dodge 1955, Dudaniec & Kleindorfer 2006). Larvae of most species (82%) of *Philornis* feed subcutaneously on serous fluids, tissue debris and blood of the host for 5–7 d upon which they exit the nestling and pupate at the bottom of the nest for 14 d (Arendt 1985, Dodge 1971, Fessl *et al.* 2006). Thus, *Philornis* larvae can only pupate in nest material if they emerge from nestlings before the nestlings fledge. Up to five different *Philornis* females may lay eggs in a single nest, producing multiple cohorts of larvae throughout the nestling period (Arendt 1985, Dudaniec *et al.* 2010, Young 1993). Nestlings are susceptible to parasitism by *Philornis* for the duration of the nestling period, and the number of botflies often increases with nestling age (Arendt 1985) but declines with age beyond 9 d in the house wren (*Troglodytes aedon*; Young 1993). *Philornis* larvae can reduce the body mass and condition, and cause up to 62% mortality in nestlings (Dudaniec & Kleindorfer 2006).

Nest monitoring and chick measurements

We erected nest boxes 5–9 m high on trees, from September 2006 to July 2007. We found nests and followed their fate by checking all boxes with a pole-mounted video camera every 1–3 wk. Between 2006 and 2008, we found 18 nests that hatched chicks (13 nests found during the laying and incubation periods). We recorded their hatch date, colour-marked nestlings individually, and collected morphometrics of 50 chicks every 2–4 d for the duration of the nestling period. When chicks reached approximately 14 d old, we covered the cavity entrance while climbing to and from the nest (5–10 min), to prevent early fledging, and removed the cover when all chicks were returned to the cavity and the climbing equipment was removed from the tree. At each visit, we recorded mass (g), number of botflies (apparent by subcutaneous cysts; Figure 2), wing chord (mm) and length of centre retrix of all nestlings. Since some botflies were not detected if they were embedded under others, the number of larvae was a minimum measure of botfly infestation per chick.



Figure 2. *Philornis* sp. parasites in subcutaneous layer of a planalto woodcreeper nestling at Araucaria Provincial Park, Misiones, Argentina. Photo: N. D. Fariña.

Statistical analyses

To determine whether chick growth was influenced by botfly infestation, we constructed general linear mixed-effects models. We used the natural logarithm of nestling mass to account for the log-linear growth rate. The response variable was mass, and fixed effects were chick age, squared and cubic transformations of chick age, number of botflies, number of chicks in the nest (brood size), and an interaction term of chick age and number of botflies. To avoid spurious correlations due to multiple measurements of chicks and multiple nests within sites, we partitioned this variation in a nested random term of chick identity within nest identity.

'Fledging measurements' were the last measurements taken 0–2 d before successful chicks were presumed to fledge (i.e. measurements at 14–18 d old). To test the hypothesis that botflies influenced fledging condition, we used a principal components analysis of fledging mass, wing chord and tail length, and regressed the collapsed variables (the main principal components) against the number of botflies in a mixed-effects model. Since fledging condition is correlated with nestling age, and we observed variation in fledging age (14–18 d old) across sites (Cockle & Bodrati 2009), we modelled age and site as random effects. To test the resistance hypothesis that woodcreepers exhibit resistant phenotypes to minimize the parasite load per nestling in their nests, we used a main-effect mixed model to regress the number of botflies per nestling against nesting pairs (nest identity). Since the adults were not colour-marked, we could not determine whether the same pairs used multiple boxes within sites, nor the same boxes across years, so we nested the random effects of site with year to account for any potential spatial and temporal autocorrelation. To test

the tolerance hypothesis (reproductive compensation) that woodcreepers experience reduced per capita negative effects of parasitism in larger broods, we regressed the number of botflies against brood size in a mixed-effects model, with site and nest identity as random effects. We nested the random effects of nest identity within site to account for correlation due to repeated measurements within nests and sites, and to account for any autocorrelation of nests due to woodcreeper pairs using the same nest boxes across years.

We used restricted maximum likelihood to calculate parameter estimates and associated standard errors for each fixed effect, with the package nlme in program R (Version 2.10.1, www.r-project.org; Ihaka & Gentleman 1996, Pinheiro & Bates 2000). We examined residual plots to ensure that variance was homoscedastic and that all models fitted the data (Pinheiro & Bates 2000). All data analyses were conducted in program R (Version 2.10.1, www.r-project.org; Ihaka & Gentleman 1996).

RESULTS

Of all the nests in which chicks hatched between 2006 and 2008, planalto woodcreeper pairs fledged a mean (\pm SD) of 3.0 ± 1.2 chicks per nest and all chicks fledged in 12 of 13 nests in the primary and secondary forest parks. On farm sites, one of which contained the most fragmented forest of all the sites, adults fledged about half as many chicks per nest, with only two of five nests fledging all chicks that hatched (Table 1). On all sites between 2007 and 2008, 33 of 50 nestlings survived to fledging, only one of which was not infested with botflies for the duration of the nestling stage. Of the 17 chicks that died before or during fledging, 13 disappeared from the nest, three were found dead in the nest, and one was found dead near the nest. Only two nest failures were attributed to *Philornis* parasitism, one in each of 2007 and 2008 (Cockle & Bodrati 2009). In 2008, three of four chicks in a nest in primary forest were found dead in the nest on the day they should have fledged, apparently as a result of heavy parasitism; the fourth chick was found dead within 10 m of the nest, the following day. In this heavily parasitized nest, the first chick to die was blind because botflies had consumed its eyes. Each dead chick contained 25 to 57 *Philornis* larvae, and the parents left food on top of the dead chicks.

Table 1. Summary of botfly infestation rates, age and condition at fledging, and fledging success of planalto woodcreeper nestlings immediately prior (0–2 d) to fledging, of all nests found that hatched chicks in nest-boxes at two parks and two farms in the Atlantic forest, Misiones, Argentina, 2006 to 2008. Mean \pm SD is given for each forest and site type.

Forest type	Site	No. botflies per nestling	Age at fledge (d)	Fledging mass (g)	Brood size	No. fledged per nest	No. nests
Primary	Park	14 \pm 6	16 \pm 2	69.7 \pm 3.8	3.6 \pm 0.5	2.8 \pm 1.9	4
Secondary	Park	9 \pm 7	15 \pm 1	66.7 \pm 7.6	3.5 \pm 0.5	3.1 \pm 0.8	9
Secondary	Farm	14 \pm 8	15 \pm 2	70.0 \pm 5.1	2.5 \pm 0.5	1.6 \pm 1.5	5

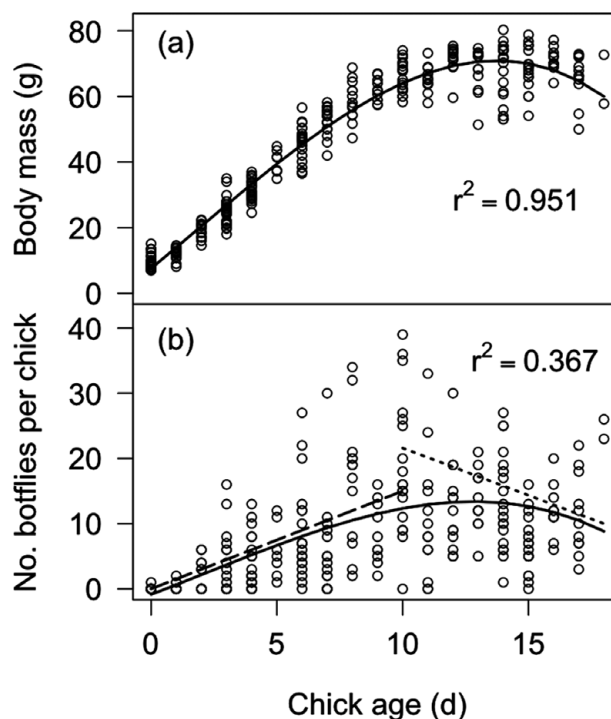


Figure 3. Body mass (a) and ectoparasite load of *Philornis* botflies (b) of 50 planalto woodcreeper nestlings measured between hatch date (0 d) and immediately prior (0–2 d) to fledging in 13 nests, in the Atlantic forest, Misiones, Argentina, 2006 to 2008. The coefficients of determination for each of the quadratic models (solid lines), $y = \beta_0 + \beta_{age}\chi + \beta_{age^2}\chi^2 + \beta_{age^3}\chi^3$, are given. The number of botflies increased with age up to 10 d old ($\hat{\beta}_{age\ 0-10} = 1.64 \pm 0.130$ SE, $P < 0.01$), then declined beyond 10 d ($\hat{\beta}_{age\ 10-18} = -0.714 \pm 0.255$ SE, $P < 0.01$), as predicted by the linear models, $y = \beta_0 + \beta_{age}\chi$ (dashed lines).

Nestling growth, fledging condition and botflies

Nestling mass and number of botflies increased concordantly with age, reaching maxima around 10 to 14 d old, then declined (Figure 3). Only two chicks in two nests fledged earlier than the rest of their broods, suggesting that the decline in mass immediately prior to fledging was not due to larger chicks fledging earlier than smaller chicks in a brood. Chick age explained approximately 95% of the variation in body mass, but only 37% of the variation in ectoparasite load per nestling. Of the chicks that survived to fledging (33 of 50 measured at 14–18 d old), fledging mass, wing chord and tail length collapsed into two principal components: the first

Table 2. Major hypotheses tested using a series of linear mixed-effects models that examined correlations among: Chick mass (M), Chick age (A), Number of botflies (B), Brood size (BS), Chick identity (CI), Nest identity (NI), Fledging mass (FM), Wing chord (W), Tail length (T), Site (S) and Year (Y), across 50 nestlings and 30 to 33 nestlings immediately prior (0–2 d) to fledging (N), in 13 nests, at four sites in Misiones, Argentina, 2006 to 2008. For the Resistance model, the slope is given for the only nest (at Araucaria Provincial Park in 2008; O8PPA7) to comprise chicks with significantly different (higher) numbers of botflies than the other nests.

Hypothesis	Model	Slope \pm SE of fixed effects	N	Data support hypothesis?
Parasites influence nestling development	$\ln(M) \sim A + B + BS + A \times B \mid \text{random error (CI + NI)}$	$\hat{\beta}_A = 0.234 \pm 0.00545$ $\hat{\beta}_B = 0.0123 \pm 0.00475$ $\hat{\beta}_{A \times B} = -0.00145 \pm 0.000434$	230	No
Parasites influence fledging condition	$FM, W, T \sim B \mid \text{random error (A + S)}$	$\hat{\beta}_B = -0.0588 \pm 0.0266$	30	Yes
Resistance	$B \sim NI \mid \text{random error (S + Y)}$	$\hat{\beta}_{O8PPA7} = 16.7 \pm 6.83$	33	No
Tolerance	$B \sim BS \mid \text{random error (S + NI)}$	$\hat{\beta}_{BS} = -6.56 \pm 2.27$	33	Yes

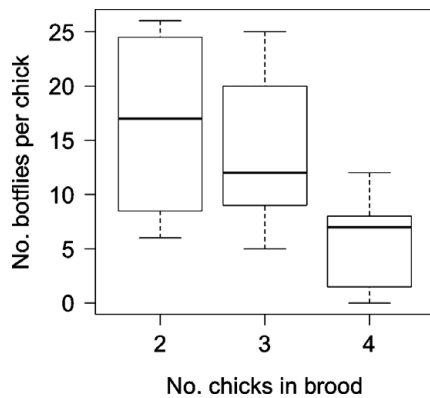


Figure 4. Median number of *Philornis* botflies per planalto woodcreeper immediately prior (0–2 d) to fledging (horizontal lines) declines with increasing brood size, as predicted by the linear mixed-effects model, $y = 31.4 - 6.56x + \varepsilon_{\text{NestID/Site}}$ in 33 nestlings across four sites and 11 nests, in the Atlantic forest, Misiones, Argentina, 2006 to 2008. Boxes show the 25th and 75th percentiles of data, and whiskers show the maximum and minimum number of botflies detected on nestlings in each brood size.

was strongly positively correlated with fledging mass and explained 66% of the total variation, and the second was strongly positively correlated with wing chord and tail length and explained 31% of the total variation. The first principal component (fledging mass) declined with increasing number of botflies, but the second component (wing chord and tail length) was not significantly correlated with number of botflies, indicating an influence on nestling condition but not size (Table 2). Only one nest comprised chicks with higher numbers of botflies per nestling compared to other nests, indicating that pairs did not exhibit resistant phenotypes to reduce the number of parasites. However, the number of botflies per nestling decreased with increasing brood size (Figure 4).

DISCUSSION

This is the first study to report nestling growth measurements for planalto woodcreepers, and the first to examine the influence of ectoparasites on their reproduction. Number of botflies was negatively correlated with fledging mass but chicks in larger broods had fewer botflies, supporting the idea that larger broods dilute the effects of parasitism by spreading the parasites over a greater number of nestlings. Parents that maintained larger broods could tolerate parasitism by reducing the number of parasites per nestling. The negative correlation between ectoparasite load and brood size may have been influenced by differences in habitat quality such that adults in the parks could maintain larger broods and better quality nestlings compared with those in farms. However, we caution that these correlational results arose from a small sample size, thus additional study is necessary to confirm implications of our findings.

Nestling growth and botflies

The number of botflies per nestling reached a maximum when chicks were 10 d old, then declined as chicks approached fledging (Figure 3b). Woodcreeper chicks can fledge as early as 14 d after hatching, so newly established parasites, which require 5–7 d of feeding on the nestling, have a reduced chance of pupation in the sheltered nest cavity when parasitizing chicks older than 10 d, and would risk not finding a suitable substrate for pupating. Furthermore, chicks typically approach their maximum size between days 10 and 14, limiting optimal host space available to new *Philornis* recruits. Thus, it is advantageous for *Philornis* to parasitize younger and

smaller chicks in which more time and space are available for larval development.

The result that the growth rate of nestlings was not correlated with the number of botflies suggests that parasitism did not influence the development of nestlings (Table 2). The negligible effects of parasitism on nestling development are often attributed to compensation by parents, usually by increasing the frequency of feeding bouts or improving the quality of food delivered throughout the nestling stage (Møller *et al.* 1990, Saino *et al.* 1999, Tripet & Richner 1997, Wesolowski 2001). In our study, woodcreeper parents increased their frequency of feeding bouts with nestling age up to 13 d then the number of bouts declined immediately prior to fledging (Cockle & Bodrati 2009, Norris unpubl. data). As the feeding bouts seemed to match the accumulation of mass and number of botflies with age, we suspect that parents could compensate for the mass lost to botflies. The decline in feeding bouts near fledging may have released this buffer from parasitism, contributing to the negative correlation of fledging mass with number of botflies. Furthermore, brood sizes were largest in the most intact forest parks, suggesting that woodcreepers may have been able to better compensate for parasitism in the more pristine habitats (Table 1). However, an effective test of the parental compensation hypothesis would require comparing nestling development rates and parental feeding behaviours between infested and uninfested nests. In our study, we observed only one nestling that avoided parasitism. Further experimental evidence, such as a parasite removal study, is required to determine whether the observed negligible effects of *Philornis* ectoparasites on nestling development can be attributed to parental compensation.

Fledging condition and botflies

Mass at fledging is an important and well-known determinant of juvenile survival, and subsequently fitness, in birds (Lindén *et al.* 1992). The negative correlation of number of botflies with fledging mass in planalto woodcreepers supports the suggestion that parasitism represents a fitness challenge to woodcreepers and plays an important role in the life-history evolution of these tropical hosts. If pathogens or parasites are predictable costs, then host species should increase their fecundity to either dilute the negative effects of parasites across a larger brood, or increase the likelihood of resistance alleles appearing in their progeny (Gowaty 2008, Richner & Heeb 1995). Thus successive parasitism events should increase the predictability of perceived risk of parasites, and influence the reproductive decisions of hosts in subsequent years (O'Brien & Dawson 2005). Botflies were the dominant nestling ectoparasite in three

years (Cockle & Bodrati 2009, this study), suggesting that *Philornis* was a predictable cost to planalto woodcreepers. Our result that the costs of parasitism were reduced in larger broods suggests that reproductive compensation would be an effective anti-parasite reproductive strategy.

The high prevalence of ectoparasites that we observed (nearly 100%) was comparable to other studies of hosts infested by *Philornis* botflies (Dudaniec & Kleindorfer 2006, Dudaniec *et al.* 2007). Yet, we observed relatively low parasite-induced nestling mortality (~8% of all nestlings; Cockle & Bodrati 2009, this study). This is consistent with the finding that cavity-nesting species suffer lower nestling mortality when compared with open-cup nesters, but inconsistent with the general trend of high parasite-induced nestling mortality in tropical species (Møller *et al.* 2009). Svensson & Råberg (2010) suggest that fitness costs of parasitism can be minimized despite high prevalence, if species have adapted strategies to tolerate parasites. We suggest that our finding of low nestling mortality despite high prevalence of botfly larvae may be attributed to tolerance of parasites by woodcreepers (Møller *et al.* 2009).

Resistance versus tolerance

Under the resistance hypothesis, disparity in the number of parasites is attributed to parents with resistant phenotypes minimizing the number of parasites and experiencing higher fitness (Svensson & Råberg 2010). Our result that the number of parasites per nestling did not vary across nesting pairs, besides one nest that had a higher parasite load than the others, suggests that the range in parasite loads per nestling was comparable across nests, and that parents did not resist parasites (Figure 1). Furthermore, if nestlings in larger broods were more immune to parasites, then we would have found a negative correlation between parasite load per nest and brood size, and this was not the case ($R^2 = 0.16$, $df = 9$, $P = 0.22$). However, we are reluctant to reject the resistance hypothesis because our small sample size may have resulted in little power to detect differences in parasite loads across nests.

If pathogens evolve faster than hosts, then tolerance is an ideal strategy for hosts because it does not induce a counter-response in parasites (Gowaty 2008). In our study, an increase in brood size in response to number of parasites did not negatively influence the overall abundance of parasites in nests. The negative correlation between parasite load per nestling and brood size indicates that parents may have adjusted their reproductive output to increase fecundity while minimizing the costs of parasitism, supporting the hypothesis of tolerance by reproductive compensation.

It is important to note, however, that both resistance and tolerance alleles may be present in populations, thus these anti-parasite strategies may not be mutually exclusive (Svensson & Råberg 2010). Future empirical tests of the reproductive compensation model may help disentangle these hypotheses and elucidate a mechanism by which woodcreepers tolerate parasitism.

ACKNOWLEDGEMENTS

We are very grateful to M. and T. Debarba and their families for permitting this nest-box study in their forest, and to A. Bodrati, J. Segovia, A. Fernández, E. Jordan, N. Fariña, K. Palenque Nieto, C. Ramón, M. Debarba and M. Gómez for field assistance. K. Wiebe provided helpful advice in the planning stage. P. Turienzo and O. Di Iorio identified the parasites. D. Cockle designed the nest monitoring camera and equipment. ARN was supported by post-graduate scholarships from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC), and the Forest Sciences Program. KC was supported by a Killam Predoctoral Scholarship, Donald S. McPhee Fellowship and Namkoong Family Scholarship in Forest Science. Fieldwork was supported by Environment Canada, an NSERC Discovery Grant to KM, Columbus Zoo and Aquarium Conservation Fund, Lindbergh Foundation, Explorers' Club, and Rufford Small Grants Foundation. Equipment was loaned or donated by Idea Wild, Environment Canada, and the Area de Manejo Integral de la Reserva de la Biósfera Yaboty. The study was authorized by the Ministerio de Ecología, RNR y Turismo of the Province of Misiones and we especially thank the park rangers of Cruce Caballero and Araucaria Provincial Parks. The quality of this manuscript was greatly improved by the comments of an anonymous reviewer.

LITERATURE CITED

- ARENDRT, W. J. 1985. *Philornis* ectoparasitism of pearly-eyed trashers. II. Effects on adults and reproduction. *Auk* 102:281–292.
- BODRATI, A., COCKLE, K., SEGOVIA, J. M., ROESLER, I., ARETA, J. I. & JORDAN, E. in press. La avifauna del Parque Provincial Cruce Caballero, Provincia de Misiones, Argentina. *Cotinga*.
- BROWN, C. R. & BROWN, M. B. 1986. Ectoparasitism as a cost of coloniality in Cliff Swallows (*Hirundo pyrrhonota*). *Ecology* 67:1206–1218.
- CABRERA, A. L. 1976. *Enciclopedia Argentina de agricultura y jardinería. Tomo II. Fascículo I. Regiones fitogeográficas Argentinas*. (Second edition). Editorial Acme, S. A. C. I., Buenos Aires., 73 pp.
- COCKLE, K. L. & BODRATI, A. A. 2009. Nesting of the planalto woodcreeper (*Dendrocolaptes platyrostris*). *The Wilson Journal of Ornithology* 121:789–795.
- DI IORIO, O. & TURIENZO, P. 2009. Insects found in birds' nests from the Neotropical Region (except Argentina) and immigrant species of Neotropical origin in the Nearctic Region. *Zootaxa* 2187:1–144.
- DODGE, H. R. 1955. New muscid flies from Florida and the West Indies (Diptera: Muscidae). *Florida Entomologist* 38:147–151.
- DODGE, H. R. 1971. Revisional studies of flies of the genus *Philornis* Meinert (Diptera, Muscidae). *Studia Entomologica* 14:458–459.
- DUDANIEC, R. Y. & KLEINDORFER, S. 2006. Effects of the parasitic flies of the genus *Philornis* (Diptera: Muscidae) on birds. *Emu* 106:13–20.
- 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* 139:325–332.
- DUDANIEC, R. Y., GARDNER, M. G. & KLEINDORFER, S. 2010. Offspring genetic structure reveals mating and nest infestation behaviour of an invasive parasitic fly (*Philornis downsi*) of Galapagos birds. *Biological Invasions* 12:581–592.
- FESSL, B. & TEBBICH, S. 2002. *Philornis downsi* – a recently discovered parasite on the Galápagos archipelago – a threat for Darwin's finches? *Ibis* 144:445–451.
- FESSL, B., SINCLAIR, B. J. & KLEINDORFER, S. 2006. The life-cycle of *Philornis downsi* (Diptera: Muscidae) parasitizing Darwin's finches and its impacts on nestling survival. *Parasitology* 133:739–747.
- GOWATY, P. A. 2008. Reproductive compensation. *Journal of Evolutionary Biology* 21:1189–1200.
- HEEB, P., WERNER, I., KÖLLIKER, M. & RICHNER, H. 1998. Benefits of induced host responses against an ectoparasite. *Proceedings of the Royal Society of London B* 265:51–56.
- IHAKA, R. & GENTLEMAN, R. 1996. R: a language for data analysis and graphics. *Journal of Computational and Graphical Statistics* 5:299–314.
- KRÜGER, O. 2007. Cuckoos, cowbirds and hosts: adaptations, trade-offs and constraints. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 362:1873–1886.
- LINDÉN, M., GUSTAFSSON, L. & PÄRT, T. 1992. Selection on fledgling mass in the collared flycatcher and the great tit. *Ecology* 73:336–343.
- MARANTZ, C. A., ALEIXO, A., BEVIER, L. R. & PATTEN, M. A. 2003. Family Dendrocolaptidae (Woodcreepers). Pp. 358–447 in del Hoyo, J., Elliott, A. & Christie, D. (eds.). *Handbook of the birds of the world, Volume 8. Broadbills to tapaculos*. Lynx Edicions, Barcelona. 845 pp.
- MARSHALL, A. G. 1981. *The ecology of ectoparasitic insects*. Academic Press, London. 459 pp.
- MØLLER, A. P. 1998. Evidence of larger impact of parasites on hosts in the tropics: Investment in immune function within and outside the tropics. *Oikos* 82:265–270.
- MØLLER, A. P. & ERRITZØE, J. 1996. Parasite virulence and host immune defense: host immune response is related to nest reuse in birds. *Evolution* 50:2066–2072.
- MØLLER, A. P., ALLANDER, K. & DUFVA, R. 1990. Fitness effects of parasites on passerine birds: a review. Pp. 269–280 in Blondel, J., Gosler, A., Lebreton, J. D. & McCleery, R. H. (eds.). *Population biology of passerine birds: an integrated approach*. Springer-Verlag, Berlin. 496 pp.
- MØLLER, A. P., ARRIERO, E., LOBATO, E. & MERINO, S. 2009. A meta-analysis of parasite virulence in nestling birds. *Biological Reviews* 84:567–588.

- O'BRIEN, E. L. & DAWSON, R. D. 2005. Perceived risk of ectoparasitism reduces primary reproductive investment in tree swallows *Tachycineta bicolor*. *Journal of Avian Biology* 36:269–275.
- O'BRIEN, E. L. & DAWSON, R. D. 2008. Parasite-mediated growth patterns and nutritional constraints in a cavity-nesting bird. *Journal of Animal Ecology* 77:127–134.
- PINHEIRO, J. C. & BATES, D. M. 2000. *Mixed-effects models in S and S-Plus*. Springer-Verlag, New York. 528 pp.
- RÅBERG, L., SIM, D. & READ, A. F. 2007. Disentangling genetic variation for resistance and tolerance to infectious diseases in animals. *Science* 318:812–814.
- RICHNER, H. & HEEB, P. 1995. Are clutch and brood size patterns in birds shaped by ectoparasites? *Oikos* 73:435–441.
- SAINO, N., CALZA, S., NINNI, P. & MØLLER, A. P. 1999. Barn swallows trade survival against offspring condition and immunocompetence. *Journal of Animal Ecology* 68:999–1009.
- SIMMS, E. L. & TRIPLETT, J. 1994. Costs and benefits of plant-responses to disease: resistance and tolerance. *Evolution* 48:1973–1985.
- SKUTCH, A. F. 1969. Life histories of Central American birds III: families Cotingidae, Pipridae, Formicariidae, Furnariidae, Dendrocolaptidae, and Picidae. *Pacific Coast Avifauna* 35:1–580.
- SKUTCH, A. F. 1981. New studies of tropical American birds. *Publications of the Nuttall Ornithological Club* 19:1–281.
- SVENSSON, E. I. & RÅBERG, L. 2010. Resistance and tolerance in animal enemy-victim coevolution. *Trends in Ecology and Evolution* 25:267–274.
- TRIPET, F. & RICHNER, H. 1997. Host responses to ectoparasites: food compensation by parent blue tits. *Oikos* 78:557–561.
- WESOLOWSKI, T. 2001. Host–parasite interactions in natural holes: marsh tits (*Parus palustris*) and blowflies (*Protocalliphora falcozi*). *Journal of Zoology, London* 255:495–503.
- WOOLHOUSE, M. E. J., WEBSTER, J. P., DOMINGO, E., CHARLES-WORTH, B. & LEVIN, B. R. 2002. Biological and biomedical implications of the co-evolution of pathogens and their hosts. *Nature Genetics* 32:569–577.
- YOUNG, B. E. 1993. Effects of the parasitic botfly *Philornis carinatus* on nestling house wrens, *Troglodytes aedon*, in Costa Rica. *Oecologia* 93:256–262.

Evidencia de tolerancia al parasitismo en un ave tropical que anida en huecos, el trepador oscuro (*Dendrocolaptes platyrostris*), en el norte de Argentina

Andrea R. Norris, Kristina L. Cockle & Kathy Martin

Centre for Applied Conservation Research, Department of Forest Sciences, University of British Columbia, 2424 Main Mall, Vancouver, BC, V6T 1Z4, Canada

Proyecto Selva de Pino Paraná, Fundación de Historia Natural Félix de Azara, Departamento de Ciencias Naturales y Antropología, CEBBAD – Universidad Maimónides, Valentín Virasoro 732, C1405BDB Buenos Aires, Argentina

Environment Canada, 5421 Robertson Road RR1, Delta BC, V4K 3N2, Canada

arnorris@interchange.ubc.ca

Traducción de: Norris, AR, KL Cockle & K Martin. 2010. Evidence for tolerance of parasitism in a tropical cavity-nesting bird, planalto woodcreeper (Dendrocolaptes platyrostris), in northern Argentina. Journal of Tropical Ecology 26: 619-626.

Resumen: Aves hospedadoras de parásitos pueden resistir los efectos negativos de ectoparásitos en sus pichones, o tolerar el parasitismo poniendo más huevos (hipótesis de compensación reproductiva). Poco se sabe sobre las interacciones entre ectoparásitos y las aves que las hospedan en zonas tropicales. Estudiamos un ave tropical que anida en huecos, el trepador oscuro (*Dendrocolaptes platyrostris*) en selva Atlántica primaria y secundaria en Misiones, Argentina. (1) Examinamos la velocidad de desarrollo de pichones, (2) testeamos si parasitismo por una ura subcutánea (*Philornis* sp.) tenía efectos negativos en la condición de pichones, y (3) testeamos si estos efectos negativos eran minimizados en nidos con más pichones. Peso y carga de parásitos de los pichones llegó a su máxima cuando los pichones (n = 50) tenían 10 a 14 días. Modelos generales lineales mixtos predecían que el peso de volantón declinó con aumento en la carga de uras, sugiriendo que las uras tenían un impacto negativo en la condición de los pichones. La carga de parásitos declinó con aumentos en el número de pichones por nidada, indicando que los trepadores podrían aumentar su tamaño de puesta para reducir los efectos negativos del parasitismo. Encontramos evidencia que apoya la hipótesis de tolerancia via compensación reproductiva. Futuros estudios ayudarían a determinar el mecanismo de la correlación negativa que observamos entre el número de pichones en el nido y la cantidad de uras por pichón.



Figure 2. Parásitos (*Philornis* sp.) debajo de la piel de un pichón de trepador oscuro en Parque Provincial de la Araucaria, Misiones, Argentina. Photo: N. D. Fariña

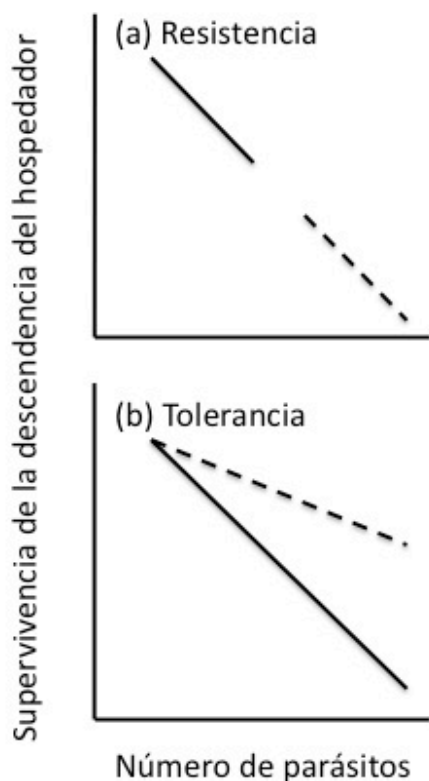


Figura 1. Hipótesis de resistencia y tolerancia predicen que algunos individuos de una especie hospedadora expresarían fenotipos anti-parásitos (línea rota), generando mayor supervivencia de la descendencia que la que tienen los individuos hospedadores que no expresan ese fenotipo (línea sólida). La hipótesis de resistencia (a) predice que los padres con fenotipos anti-parásitos incrementarían la supervivencia de su descendencia por reducir el número de parásitos en su nido. La hipótesis de tolerancia (b) predice que los padres no reducirían el total de parásitos en su nido pero incrementarían la supervivencia de su descendencia al minimizar los efectos negativos de los parásitos. Para los trepadores oscuros, predecimos que si la tasa de crecimiento o la condición de los volantones eran negativamente correlacionados con el número de *Philornis* por pichón, entonces los padres que expresaban fenotipos anti-parásitos aumentarían la supervivencia de su descendencia por resistir o tolerar los parásitos. Bajo el hipótesis de resistencia, los padres que exhibían fenotipos resistentes minimizarían el número de parásitos por nido. Bajo la hipótesis de tolerancia, los padres que exhiben fenotipos tolerantes minimizarían la tasa de infestación por pichón por poner más huevos y diluir los efectos del parasitismo. Adaptado de Råberg *et al.* (2007).

INTRODUCCION

Muchos insectos ectoparásitos se alimentan de pichones de aves y requieren una etapa de desarrollo en el ambiente protegido del material del nido (Marshall 1981). La mayoría de los hospedadores enfrentan consecuencias negativas reproductivas con el parasitismo, como reducción en la tasa de crecimiento, peso y supervivencia de los pichones (Brown & Brown 1986, Møller *et al.* 1990, 2009; O'Brien & Dawson 2008). Como resultado, hay presión selectiva en los hospedadores para crear adaptaciones de comportamiento, fisiología, e inmunología que reducen los efectos negativos del parasitismo (Heeb *et al.* 1998, Møller & Erritzøe 1996).

Los hospedadores pueden (1) adoptar estrategias que reducen los niveles de parasitismo, resistiendo los efectos negativos, o pueden (2) tolerar el parasitismo al minimizar el costo asociado con el parasitismo (Simms & Triplett 1994). La resistencia muchas veces genera la coevolución antagonística de hospedadores y parásitos, en la cual adaptaciones en una de las especies son respondidas por adaptaciones en la otra (e.j., dinámicas de Red Queen; Woolhouse *et al.* 2002). Relaciones hospedador-parásito son tradicionalmente descritas como generadas por la resistencia; sin embargo, reciente evidencia sugiere que algunos hospedadores han evolucionado estrategias de tolerancia (Krüger 2007, Råberg *et al.* 2007). La tolerancia predice un estado más estable de evolución porque el hospedador no influye directamente en el número de parásitos, entonces no induce una respuesta de la especie parásita (Svensson & Råberg 2010). La compensación reproductiva es un ejemplo de la tolerancia, en donde el hospedador aumenta su reproducción en respuesta al parasitismo. Esto (1) aumenta la probabilidad de que alguna cría exprese fenotipos resistentes al parásito, o (2) diluye el número de parásitos por cría dentro de la nidada (Gowaty 2008, Richner

& Heeb 1995, Svensson & Råberg 2010). Svensson & Råberg (2010) propusieron que una puesta más grande de huevos puede considerarse una defensa evolucionada (tolerancia) si los pichones en nidadas grandes son menos afectados por el parasitismo que los pichones en nidadas pequeñas.

Poco se conoce sobre las interacciones entre hospedadores y parásitos en aves tropicales que anidan en huecos. Hospedadores tropicales muchas veces exhiben mayor respuesta inmunológica a los parásitos, y sufren más mortalidad de pichones inducido por parásitos que especies de zonas templadas (Møller 1998, Møller *et al.* 2009), sugiriendo que el parasitismo es un mecanismo importante en la evolución de la historia de vida de las aves tropicales. Los pinzones de Darwin en las islas Galápagos experimentan altos niveles de mortalidad de pichones por *Philornis downsi*, una especie de ura recientemente introducida; sin embargo, pichones en nidadas más grandes tenían menos uras (Dudaniec *et al.* 2007, Fessl & Tebbich 2002), proveyendo evidencia para compensación reproductiva en un hospedador tropical. En una revisión de 117 estudios de zonas templadas y tropicales, hospedadores que anidaban en huecos tenían bajas tasas de mortalidad por parásitos, a pesar de una alta prevalencia de parásitos (Møller *et al.* 2009), indicando que (1) el parasitismo no sería un determinante importante de la historia de vida de las aves que anidan en huecos, o (2) los impactos del parasitismo son minimizados via tolerancia. Aún no es claro si la compensación reproductiva sería beneficiosa para las aves tropicales que anidan en huecos, como estrategia contra los párasitos.

Aquí examinamos cómo el ectoparasitismo de una ura *Philornis* afecta a los pichones de un ave tropical que anida en huecos, el trepador oscuro (*Dendrocolaptes platyrostris*).

Nuestros objetivos fueron determinar (1) tasa de crecimiento de los pichones, (2) cantidad de parasitismo de *Philornis* en los

pichones, (3) si las uras *Philornis* tenían un impacto negativo en la supervivencia y condición de los pichones, y (4) cómo la abundancia de *Philornis* por pichón y condición de los pichones variaba con la edad de los pichones y el tamaño de la nidada (Figura 1).

METODOS

Area de estudio

El estudio se realizó en dos parques provinciales y dos chacras en la Sierra Central de Misiones, Argentina. El área incluía selva Atlántica madura y primaria, como también selva con tala selectiva y selva secundaria, en Parque Provincial de la Araucaria (26°38'S, 54°07'O, 92 ha de selva secundaria y selva talada selectivamente), Parque Provincial Cruce Caballero (26°31'S, 53°58'O, 400 ha de selva madura), y Tobuna (26°28'S, 53°53'O, una chacra tenía selva talada selectivamente y selva secundaria, y la otra chacra tenía un pequeño fragmento de selva donde se había sacado madera), Departamento San Pedro. Esta región es un paisaje mosaico de pequeñas chacras, selva remanente, plantaciones de árboles y selva mixta de laurel, guatambú y pino Paraná (Cabrera 1976). La precipitación anual es 1200 a 2400 mm, distribuida en todo el año. Colectamos datos en estos sitios durante tres épocas reproductivas, de septiembre a enero en 2006 y 2007, y de septiembre a diciembre en 2008.

Especies de estudio

El trepador oscuro es un adoptador obligado de huecos (depende de huecos existentes en árboles para anidar), dependiente de la selva. Se encuentra en bosques húmedos desde el noreste de Brasil hasta el norte de la Argentina y este de Paraguay (Marantz *et al.* 2003, Skutch 1969, 1981). Es uno de los trepadores más abundantes en nuestro área de estudio

(Bodrati *et al.* 2010). Los trepadores oscuros ponen 2-4 huevos en un lecho de pedacitos de corteza, y los dos padres incuban durante 14-16 días, y los pichones vuelan 14-18 días después de eclosionar (Cockle & Bodrati 2009). En nuestro estudio, la mayoría de los pichones estaban infestados por uras *Philornis* (Diptera: Muscidae: *Philornis* spp.); otros ectoparásitos eran raros (Cockle & Bodrati 2009).

Philornis incluye aproximadamente 50 especies de uras, que están distribuidas ampliamente en la región Neotropical, parasitando a más de 133 especies de aves (Di Iorio & Turienzo 2009, Dodge 1955, Dudaniec & Kleindorfer 2006). Las larvas de la mayoría de las especies (82%) de *Philornis* se alimentan de fluidos seros, debris de tejido, y sangre, debajo de la piel del hospedador durante 5-7 días, después de los cuales emergen del pichón y empupan en el fondo del nido durante 14 días (Arendt 1985, Dodge 1971, Fessl *et al.* 2006). Por lo tanto, las larvas de *Philornis* solo pueden empupar dentro del material del nido si emergen de los pichones antes de que estos vuelen del nido. Hasta cinco hembras diferentes de *Philornis* pueden poner huevos en un mismo nido, produciendo tandas múltiples de larvas a lo largo del período de permanencia de los pichones en el nido (Arendt 1985, Dudaniec *et al.* 2010, Young 1993). Los pichones son susceptibles al parasitismo de *Philornis* durante todo el período de permanencia en los nidos, y el número de uras muchas veces se incrementa con la edad de los pichones (Arendt 1985) pero disminuye con la edad luego de los 9 días en la ratona común (*Troglodytes aedon*; Young 1993). Larvas de *Philornis* pueden reducir el peso y la condición de los pichones, y causar hasta el 62% la mortalidad de los pichones (Dudaniec & Kleindorfer 2006).

Monitoreo de nidos y medidas de pichones

Pusimos cajas de anidación a 5-9 m de altura en árboles, de septiembre 2006 a julio 2007. Encontramos y monitoreamos nidos chequeando las cajas cada 1-3 semanas con una pequeña cámara de video montada en un poste. Entre 2006 y 2008 encontramos 18 nidos donde eclosionaron los huevos (13 nidos fueron encontrados durante la puesta de huevos o la incubación). Registramos la fecha de eclosión, marcamos los pichones con colores individuales, y colectamos datos morfométricos de 50 pichones cada 2-4 días durante la duración de la etapa de los pichones en el nido. Cuando los pichones llegaron a ~14 días de vida, cubrimos la entrada del hueco mientras subimos el árbol (5-10 minutos) para evitar que los pichones salieran prematuramente del nido, y removimos la cobertura cuando todos los pichones estaban nuevamente en el nido y los equipos de escaladas estaban alejados del árbol. En cada visita registramos peso (g), número de uras (aparentes por los quistes debajo de la piel; Figura 2), largo del ala (mm) y largo de la rectris central de cada pichon. Como algunas uras no fueron detectadas si estaban debajo de otras, el número de larvas era una medida mínima de la infestación de uras por pichón.

Análisis estadístico

Ver la versión original en inglés.

RESULTADOS

De todos los nidos en los cuales los huevos eclosionaron entre 2006 y 2008, $3,0 \pm 1,2$ (promedio \pm desviación estándar) pichones volaron por nido. Todos los pichones volaron en 12 de los 13 nidos en los dos parques. En las chacras, una de las cuales contenía la selva más fragmentada de todos los sitios, ~50% menos pichones

volaron de cada nido, y solo en dos de los cinco nidos todos los pichones volaron (Tabla 1). En todos los sitios entre 2007 y 2008, 33 de 50 pichones sobrevivieron hasta volar. Solo uno de ellos no tenía ninguna ura. De los 17 pichones que murieron antes o durante su salida del nido, 13 desaparecieron del nido, tres fueron encontrados muertos dentro del nido, y uno fue encontrado muerto cerca del nido. Solo dos fracasos de nidos fueron atribuidos a parasitismo por *Philornis*, uno en 2007 (Cockle & Bodrati 2009) y uno en 2008. En 2008, tres de los cuatro pichones en un nido en selva primaria fueron encontrados muertos en el nido el día que deberían haber volado. Aparentemente fue el resultado de parasitismo de *Philornis*. El cuarto pichón fue encontrado muerto al siguiente día, a 10 m del nido. En ese nido el primer pichón al morir era ciego porque las uras le habían comido los ojos. Cada pichón muerto contenía 25-57 larvas de *Philornis*, y los padres dejaban comida arriba de los pichones muertos.

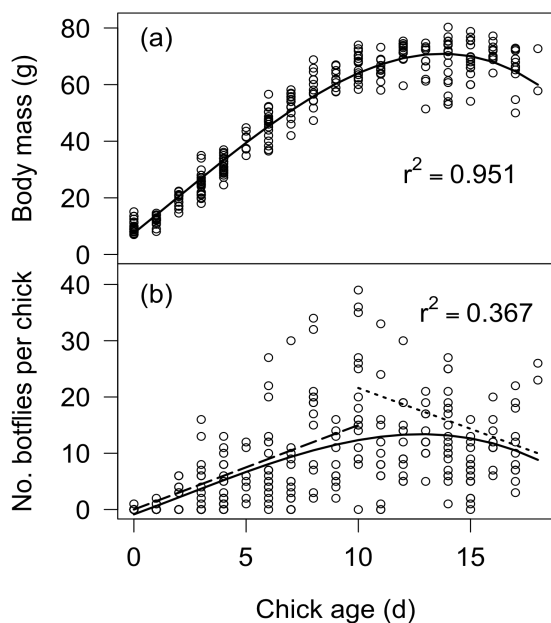


Figura 3. Peso (a) y carga de uras (b) versus edad (Chick age) para 50 pichones de trepador oscuro en 13 nidos en la selva Atlántica, Misiones, Argentina, 2006-2008. Damos las coeficientes de determinación para cada uno de los modelos cuadráticos (líneas sólidas). El número de uras incrementó con la edad hasta 10 d y luego disminuyó, como predicho por los modelos lineales (líneas rotas).

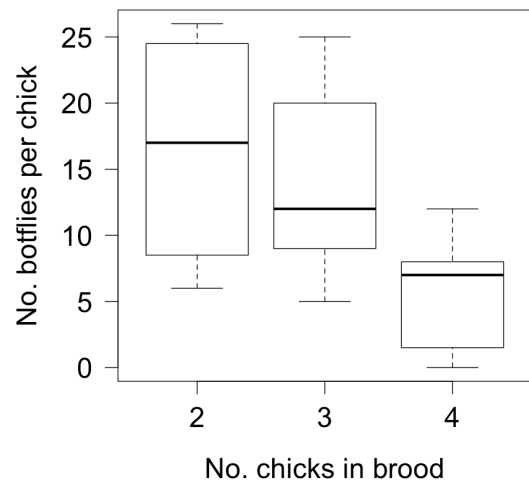


Figura 4. Promedio de número de uras por pichón (No. botflies per chick) inmediatamente antes (0-2 d) de volar del nido (líneas horizontales) disminuye con un aumento en el tamaño de la nidada (No. chicks in brood) en 33 pichones en 4 sitios y 11 nidos en la selva Atlántica, Misiones, Argentina, 2006-2008.

Las uras, el crecimiento de los pichones, y la condición de los pichones al volar del nido

El peso de los pichones y el número de uras que tenían se incrementó con su edad, llegando a un máximo alrededor de 10-14 días y luego disminuyendo (Figura 3). Solo dos pichones en dos nidos volaron antes del resto de su nidada, sugiriendo que la disminución del peso inmediatamente antes de volar no fue debido a pichones más pesados volando antes que los pichones más livianos. La edad de los pichones explicó aproximadamente 95% de la variación en peso, pero solo 37% de la variación en la carga de parásitos por pichón. De los pichones que sobrevivieron hasta volar (33 de 50 medidos entre 14 y 18 días de vida), peso al volar, largo de ala, y largo de cola colapsaron en dos componentes principales: el primero estaba fuertemente y positivamente correlacionado con peso y explicó 66% de la variación total, y el segundo estaba fuertemente y positivamente correlacionado con el largo de ala y largo de cola, y explicó 33% de la variación total.

El primer componente principal (peso) disminuía con un aumento en el número de uras, pero el segundo componente (ala y cola) no era significativamente correlacionado con el número de uras, indicando una influencia de uras en la condición pero no el tamaño de los pichones (Tabla 2). Solo un nido tenía pichones con más uras comparado con otros nidos, indicando que las parejas no exhibían fenotipos resistentes que podían reducir el número de uras en total. Sin embargo, la cantidad de uras por pichón disminuía con aumento en el tamaño de la nidada (Figura 4).

DISCUSION

Este estudio es el primero en reportar medidas de crecimiento de trepador oscuro, y el primero en examinar la influencia de los ectoparásitos en su reproducción. El número de uras fue negativamente correlacionado con el peso de volantón, pero los pichones en nidadas mayores tenían menos uras, apoyando la idea de que mayores nidadas diluyen el efecto de parasitismo al desparramar los parásitos en un mayor número de pichones. Padres que mantuvieron nidadas más grandes podían tolerar el parasitismo al reducir el número de parásitos por pichón. La correlación negativa entre carga de ectoparásitos y tamaño de la nidada podría haber sido influenciada por diferencias en calidad de hábitat, de manera que los adultos en los parques podían mantener nidadas más grandes y pichones de mejor calidad comparado con los que anidaban en las chacras. Sin embargo, es importante tener en cuenta que estos resultados correlativos salieron de un tamaño de muestreo pequeño, y estudios adicionales serían necesarios para confirmar las implicancias de nuestros resultados.

Uras y el crecimiento de los pichones

El número de uras por pichón llegó a un máximo cuando los pichones tenían 10 días, y luego disminuyó hasta que volaron (Figura 3b). Los pichones de trepador oscuro pueden volar tan temprano como 14 días después de salir del huevo, entonces parásitos nuevamente establecidos, que requieren 5-7 días alimentándose del pichón, tienen una posibilidad reducida de empupar en el ambiente protegido del hueco y arriesgan no encontrar un sustrato adecuado para empupar si parasitan a pichones mayores a 10 días. Además, los pichones típicamente llegan a su mayor tamaño entre los días 10 y 14, limitando el espacio óptimo de huésped disponible a nuevos *Philornis*. Entonces, para *Philornis* es una ventaja parasitar pichones más jóvenes en donde hay más tiempo y espacio para el desarrollo de las larvas.

El resultado que la tasa de crecimiento de los pichones no estaba correlacionado con el número de uras sugiere que el parasitismo no influye en el desarrollo de los pichones (Tabla 2). Que sean pequeños los efectos del parasitismo en el desarrollo de los pichones puede ser por compensación de los padres, por ejemplo al incrementar la frecuencia de alimentación o la calidad de alimento llevado (Møller *et al.* 1990, Saino *et al.* 1999, Tripet & Richner 1997, Wesołowski 2001). En nuestro estudio, los padres de trepadores oscuros incrementaron la frecuencia de alimentación con la edad de los pichones hasta los 13 días, y luego el número de visitas disminuyó justo antes de que los pichones volaran (Cockle & Bodrati 2009, Norris datos no publicados). Como la tasa de visitas parecía seguir la acumulación de peso y el número de uras con la edad, sospechamos que los padres podían compensar por el peso perdido a las uras. La disminución de alimentación cerca del momento de volar del nido puede haber soltado esta amortiguación de parasitismo, contribuyendo a la correlación negativa entre peso al volar y número de uras.

Además, el tamaño de nidada era más grande en la selva intacta de los parques, sugiriendo que los trepadores quizás podían compensar mejor para el parasitismo en los hábitats más intactos (Tabla 1). Sin embargo, un test efectivo de la hipótesis de compensación parental requeriría comparar tasas de desarrollo de los pichones y comportamientos de alimentación de los padres entre nidos infestados y no-infestados. Nosotros observamos un solo pichón que evitó ser parasitado. Otra evidencia experimental, como un estudio de remoción de parásitos, sería necesaria para determinar si se puede atribuir a compensación parental el hecho de que el efecto de las uras en el crecimiento de los pichones sea tan mínimo.

Uras y la condición de los pichones al volar

El peso al volar es importante y bien conocido como un determinante de supervivencia juvenil y entonces clave para la supervivencia de la descendencia en las aves (Lindén *et al.* 1992). La correlación negativa entre el número de uras y el peso al volar en los trepadores oscuros apoya la sugerencia de que el parasitismo representa un desafío en la supervivencia de los trepadores y tendría un rol importante en la evolución de la historia de vida de estos hospedadores tropicales. Si los patógenos o los parásitos son costos predecibles, entonces las especies hospedadoras deberían incrementar su fecundidad para diluir los efectos negativos del parasitismo entre más pichones, o incrementar la probabilidad de que un gen resistente aparezca en sus hijos (Gowaty 2008, Richner & Heeb 1995). Entonces, eventos sucesivos de parasitismo deberían incrementar la predicibilidad del riesgo de parasitismo e influir la decisiones reproductivas de los hospedadores en años subsecuentes (O'Brien & Dawson 2005). Uras eran el ectoparásito de pichones dominante en tres años (Cockle & Bodrati

2009, este estudio), sugiriendo que *Philornis* es un costo predecible para los trepadores oscuros. Nuestro resultado que el costo de parasitismo fue reducido en nidadas más grandes, sugiere que la compensación reproductiva sería una estrategia reproductiva efectiva contra los parásitos.

La alta prevalencia de los ectoparásitos que nosotros observamos (casi 100%) era comparable con otros estudios de hospedadores infestados por *Philornis* (Dudaniec & Kleindorfer 2006, Dudaniec *et al.* 2007). Sin embargo, observamos relativamente poca mortalidad de pichones como resultado de los parásitos (~8% de todos los pichones; Cockle & Bodrati 2009, este estudio). Esto es consistente con el resultado que las especies que anidan en huecos sufren menos mortalidad de pichones que las que anidan en tazas abiertas, pero inconsistente con el patrón de mayor mortalidad inducida por parásitos en zonas tropicales (Møller *et al.* 2009). Svensson & Råberg (2010) sugieren que el costo del parasitismo puede ser minimizado a pesar de alta prevalencia, si las especies han adaptado estrategias para tolerar los parásitos. Sugerimos que nuestro resultado de baja mortalidad de pichones a pesar de alta prevalencia de uras puede ser atribuido a la tolerancia de los parásitos por los trepadores (Møller *et al.* 2009).

Resistencia versus tolerancia

Bajo la hipótesis de la resistencia, diferencias en el número de parásitos son atribuidas a los fenotipos resistentes que minimizan la cantidad de parásitos y entonces consiguen mayor supervivencia de la descendencia (Svensson & Råberg 2010). Nuestro resultado en que el número de parásitos por pichón no variaba entre parejas (excepto un nido que tenía más parásitos que otros) sugiere que el rango de carga parasítica por pichón era comparable entre nidos, y que los padres no resistieron a los parásitos (Figura 1).

Además, si los pichones en nidadas más grandes tenían mayor inmunidad a los parásitos, entonces hubiésemos encontrado una correlación negativa entre carga de parásitos por nido y tamaño de la nidada, y ese no fue el caso ($R^2 = 0.16$, $df = 9$, $P = 0.22$). Sin embargo, somos reticentes a rechazar la hipótesis de resistencia por el pequeño tamaño de nuestro muestreo, que podría haber generado poco poder para detectar diferencias en la carga de parásitos entre los nidos.

Si los patógenos evolucionan más rápido que los hospedadores, entonces la tolerancia es una estrategia ideal para los hospedadores porque no induce una respuesta en los parásitos (Gowaty 2008). En nuestro estudio, un aumento en el tamaño de la nidada no influía negativamente en el número total de parásitos en los nidos. La correlación negativa entre carga de parásitos por pichón y la cantidad de pichones en el nido indica que los padres podrían ajustar la cantidad de huevos que ponen para minimizar los costos del parasitismo, apoyando la hipótesis de tolerancia por compensación reproductiva. Es importante hacer notar, sin embargo, que genes para la resistencia y tolerancia pueden estar presentes en las mismas poblaciones, y estas estrategias anti-parásitos no serían mutuamente exclusivas (Svensson & Råberg 2010). Tests empíricos a futuro del modelo de compensación reproductiva podrían ayudar a desenredar estas hipótesis y elucidar un mecanismo por el cual los trepadores toleran el parasitismo.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Marcos y Tadeo Debarba y sus familias por permitir este estudio de cajas de anidación en su selva, y a A Bodrati, J Segovia, A Fernández, E Jordan, N Fariña, K Palenque Nieto, C Ramón, M Debarba, y M Gómez por la ayuda en el campo. K Wiebe nos dió consejos útiles cuando planificábamos el proyecto. P

Turienzo y O Di Iorio identificaron los parásitos. D Cockle diseñó la cámara de monitoreo. ARN recibió becas de postgrado de NSERC y el programa de Forest Sciences. KC recibió Killam Predoctoral Scholarship, Donald S McPhee Fellowship, y Namkoong Family Scholarship in Forest Science. El trabajo de campo fue subsidiado por Environment Canada, NSERC Discovery Grant a KM, Columbus Zoo and Aquarium Conservation Fund, Lindbergh Foundation, Explorers' Club, y Rufford Small Grants Foundation. Equipos fueron donados o prestados de Idea Wild, Environment Canada, y el Area de Manejo Integral de la Reserva de Biósfera Yaboty. El estudio fue autorizado por el Ministerio de Ecología RNR y Turismo de la Provincia de Misiones y especialmente agradecemos a los guardaparques de Parque Provincial Cruce Caballero y Parque Provincial de la Araucaria. La calidad de este manuscrito fue mejorado mucho por un revisor anónimo.

LITERATURA CITADA

- ARENDR, W. J. 1985. *Philornis* ectoparasitism of pearly-eyed thrashers. II. Effects on adults and reproduction. *Auk*102:281-292.
- BODRATI, A., COCKLE, K., SEGOVIA, J. M., ROESLER, I., ARETA, J. I. & JORDAN, E.2010. La avifauna del Parque Provincial Cruce Caballero, Provincia de Misiones, Argentina. *Cotinga* 32: 41-64.
- BROWN, C. R. & BROWN, M. B. 1986. Ectoparasitism as a cost of coloniality in Cliff Swallows (*Hirundo pyrrhonota*). *Ecology*67:1206-1218.
- CABRERA, A. L. 1976. *Enciclopedia Argentina de agricultura y jardinería. Tomo II. Fascículo I. Regiones fitogeográficas Argentinas*. (Second edition). Editorial Acme S. A. C. I., Buenos Aires. 73 pp.
- COCKLE, K. L. & BODRATI, A. A. 2009. Nesting of the planalto woodcreeper (*Dendrocolaptes platyrostris*). *The Wilson Journal of Ornithology* 121:789-795.
- DI IORIO, O. & TURIENZO, P. 2009. Insects found in birds' nests from the Neotropical Region (except Argentina) and immigrant species of Neotropical origin in the Nearctic Region. *Zootaxa* 2187:1-144.
- DODGE, H. R. 1955. New muscid flies from Florida and the West Indies (Diptera: Muscidae). *Florida Entomologist*38:147-151.

- DODGE, H. R. 1971. Revisional studies of flies of the genus *Philornis* Meinert (Diptera, Muscidae). *Studia Entomologica* 14:458-459.
- DUDANIEC, R. Y. & KLEINDORFER, S. 2006. Effects of the parasitic flies of the genus *Philornis* (Diptera : Muscidae) on birds. *Emu* 106:13-20.
- 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* 139:325-332.
- DUDANIEC, R. Y., GARDNER, M. G. & KLEINDORFER, S. 2010. Offspring genetic structure reveals mating and nest infestation behaviour of an invasive parasitic fly (*Philornis downsi*) of Galapagos birds. *Biological Invasions* 12:581-592.
- FESSL, B. & S. TEBBICH. 2002. *Philornis downsi* – a recently discovered parasite on the Galápagos archipelago – a threat for Darwin's finches? *Ibis* 144:445-451.
- FESSL, B., SINCLAIR, B. J. & KLEINDORFER, S. 2006. The life-cycle of *Philornis downsi* (Diptera: Muscidae) parasitizing Darwin's finches and its impacts on nestling survival. *Parasitology* 133:739-747.
- GOWATY, P. A. 2008. Reproductive compensation. *Journal of Evolutionary Biology* 21:1189-1200.
- HEEB, P., WERNER, I., KÖLLIKER, M. & RICHNER, H. 1998. Benefits of induced host responses against an ectoparasite. *Proceedings of the Royal Society of London B* 265:51-56.
- IHAKA, R. & GENTLEMAN, R. 1996. R: a language for data analysis and graphics. *Journal of Computational and Graphical Statistics* 5:299-314.
- KRÜGER, O. 2007. Cuckoos, cowbirds and hosts: adaptations, trade-offs and constraints. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 362:1873-1886.
- LINDÉN, M., GUSTAFSSON, L. & PÄRT, T. 1992. Selection on fledgling mass in the collared flycatcher and the great tit. *Ecology* 73:336-343.
- MARANTZ, C. A., ALEIXO, A. BEVIER, L. R. & PATTEN, M. A. 2003. Family Dendrocolaptidae (Woodcreepers). Pp. 358-447 in del Hoyo, J., Elliott, A. & Christie, D. (eds.). *Handbook of the birds of the world, Volume 8. Broadbills to tapaculos*. Lynx Edicions, Barcelona. 845 pp.
- MARSHALL, A. G. 1981. *The ecology of ectoparasitic insects*. Academic Press, London. 459 pp.
- MØLLER, A. P. 1998. Evidence of larger impact of parasites on hosts in the tropics: Investment in immune function within and outside the tropics. *Oikos* 82:265-270.
- MØLLER, A. P. & ERRITZØE, J. 1996. Parasite virulence and host immune defense: host immune response is related to nest reuse in birds. *Evolution* 50:2066-2072.
- MØLLER, A. P., ALLANDER, K. & DUFVA, R. 1990. Fitness effects of parasites on passerine birds: a review. Pp. 269-280 in Blondel, J. Gosler, A., Lebreton, J. D. & McCleery, R. H. (eds.). *Population biology of passerine birds: an integrated approach*. Springer-Verlag, Berlin. 496 pp.
- MØLLER A. P., ARRIERO, E., LOBATO, E. & MERINO, S. 2009. A meta-analysis of parasite virulence in nestling birds. *Biological Reviews* 84:567-588.
- O'BRIEN, E. L. & DAWSON, R. D. 2005. Perceived risk of ectoparasitism reduces primary reproductive investment in tree swallows *Tachycineta bicolor*. *Journal of Avian Biology* 36:269-275.
- O'BRIEN, E. L. & DAWSON, R. D. 2008. Parasite-mediated growth patterns and nutritional constraints in a cavity-nesting bird. *Journal of Animal Ecology* 77:127-134.
- PINHEIRO, J. C. & BATES, D. M. 2000. *Mixed-effects models in S and S-Plus*. Springer-Verlag, New York. 528 pp.
- RÅBERG, L., SIM, D. & READ, A. F. 2007. Disentangling genetic variation for resistance and tolerance to infectious diseases in animals. *Science* 318:812-814.
- RICHNER, H., & HEEB, P. 1995. Are clutch and brood size patterns in birds shaped by ectoparasites? *Oikos* 73:435-441.
- SAINO, N., CALZA, S., NINNI, P. & MØLLER, A. P. 1999. Barn swallows trade survival against offspring condition and immunocompetence. *Journal of Animal Ecology* 68:999-1009.
- SIMMS, E. L. & TRIPLETT, J. 1994. Costs and benefits of plant-responses to disease: resistance and tolerance. *Evolution* 48:1973-1985.
- SKUTCH, A. F. 1969. Life histories of Central American birds III: families Cotingidae, Pipridae, Formicariidae, Furnariidae, Dendrocolaptidae, and Picidae. *Pacific Coast Avifauna* 35:1-580.
- SKUTCH, A. F. 1981. New studies of tropical American birds. *Publications of the Nuttall Ornithological Club* 19:1-281.
- SVENSSON, E. I. & RÅBERG, L. 2010. Resistance and tolerance in animal enemy-victim coevolution. *Trends in Ecology and Evolution* 25:267-274.
- TRIPET, F. & RICHNER, H. 1997. Host responses to ectoparasites: food compensation by parent blue tits. *Oikos* 78:557-561.
- WESOŁOWSKI, T. 2001. Host-parasite interactions in natural holes: marsh tits (*Parus palustris*) and blowflies (*Protocalliphora falcozi*). *Journal of Zoology, London* 255:495-503.
- WOOLHOUSE, M. E. J., WEBSTER, J. P., DOMINGO, E., CHARLESWORTH, B. & LEVIN, B. R. 2002. Biological and biomedical implications of the co-evolution of pathogens and their hosts. *Nature Genetics* 32:569-577.
- YOUNG, B. E. 1993. Effects of the parasitic botfly *Philornis carinatus* on nestling house wrens, *Troglodytes aedon*, in Costa Rica. *Oecologia* 93: 256-262.

Tabla 1. Resumen de la tasa de infestación por uras, edad y condición al volar, y éxito en volar, para pichones de trepador oscuro inmediatamente antes (0-2 días) de volar, de todos los nidos encontrados donde nacieron los pichones, en cajas nidos de dos parques y dos chacras en la selva Atlántica de Misiones, Argentina, 2006 a 2008. Reportamos promedio \pm desviación standard para cada tipo de bosque y tipo de sitio.

Tipo de bosque	Sitio	No. uras por pichón	Edad al volar (d)	Peso volantón (g)	Tamaño de nidada	No. volantones por nido	No. nidos
Primario	Parque	14 \pm 6	16 \pm 2	69.7 \pm 3.8	3.6 \pm 0.5	2.8 \pm 1.9	4
Secundario	Parque	9 \pm 7	15 \pm 1	66.7 \pm 7.6	3.5 \pm 0.5	3.1 \pm 0.8	9
Secundario	Chacra	14 \pm 8	15 \pm 2	70.0 \pm 5.1	2.5 \pm 0.5	1.6 \pm 1.5	5

Tabla 2. Hipótesis testeadas usando una serie de modelos lineales mixtos que examinaron correlaciones entre Peso de los pichones (M), Edad de los pichones (A), Número de uras (B), Tamaño de nidada (BS), Identidad del pichón (CI), Identidad del nido (NI), Peso al volar (FM), Largo de ala (W), Largo de cola (T), Sitio (S), y Año (Y), en 50 pichones y 30 a 33 casi-volantones (N), en 13 nidos, en cuatro sitios en Misiones, Argentina, 2006 a 2008. Para el modelo de Resistencia damos el parámetro $\hat{\beta}_{08PPA7}$ para el único nido (en PP de la Araucaria en 2008; 08PPA7) donde los pichones tenían significativamente diferente (mayor) número de uras comparado con otros nidos.

Hipótesis	Modelo	Slope \pm SE of fixed effects	N	Datos apoyan hipótesis?
Parásitos influyen el desarrollo de los pichones	$\ln(M) \sim A + B + BS + A \times B \mid$ random error (CI + NI)	$\hat{\beta}_A = 0.234 \pm 0.00545$ $\hat{\beta}_B = 0.0123 \pm 0.00475$ $\hat{\beta}_{A \times B} = -0.00145 \pm 0.000434$	230	No
Parásitos influyen la condición de los volantones	FM, W, T $\sim B \mid$ random error (A + S)	$\hat{\beta}_B = -0.0588 \pm 0.0266$	30	Sí
Resistencia	B \sim NI \mid random error (S + Y)	$\hat{\beta}_{08PPA7} = 16.7 \pm 6.83$	33	No
Tolerancia	B \sim BS \mid random error (S + NI)	$\hat{\beta}_{BS} = -6.56 \pm 2.27$	33	Sí