

Prov. T. 14/87

T  
15  
13

UNIVERSIDAD DE GRANADA

FACULTAD DE CIENCIAS

Departamento de Biología Animal y Ecología

RELACIONES ENTRE EL CRIALO (*Clamator  
glandarius*) Y LA URRACA (*Pica pica*) EN  
LA HOYA DE GUADIX

TESIS DOCTORAL

BIBLIOTECA	UNIVERSITARIA
GRANADA	
Nº Documento	4965684
Nº Copia	21216216

JUAN GABRIEL MARTINEZ SUAREZ

GRANADA, 1994

UNIVERSIDAD DE GRANADA

FACULTAD DE CIENCIAS

UNIVERSIDAD DE GRANADA  
Facultad de Ciencias  
Fecha 11-11-94  
ENTRADA NUM. 266

Departamento de Biología Animal y Ecología

RELACIONES ENTRE EL CRIALO (*Clamator glandarius*) Y LA URRACA (*Pica pica*) EN LA HOYA DE GUADIX

Memoria presentada por Juan Gabriel Martínez Suarez para optar al Grado de Doctor en Ciencias Biológicas por la Universidad de Granada.

El Director



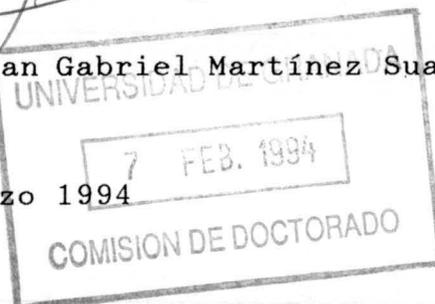
Fdo. Manuel Soler Cruz

El Doctorando



Fdo. Juan Gabriel Martínez Suarez

Granada, Marzo 1994



Esta memoria está dedicada a Mari Lola,  
por aguantarme y apoyarme todos estos años

"...nena, como contarte, que el cielo está en el suelo,  
nena, como decirte, que el alquitrán del camino  
embriaga más que el suave vino de Laujar..."

(Adaptado de una canción de J. Sabina)

## AGRADECIMIENTOS

Muchas son las personas a las que debo algo después de estos 4 años como becario realizando mi tesis, gente que me ha ayudado directamente con el trabajo y gente con la que he pasado los ratos que no estaba trabajando. Sin pretender nombrar a todo el mundo, seguro que se me escapa alguien, me gustaría mostrar mi agradecimiento al siguiente personal: En primer lugar, y sin que el orden tenga ninguna importancia, al Ministerio de Educación y Ciencia que me concedió una beca de Formación de Personal Investigador que me permitió dedicarme a esto. También al Dr. Felipe Pascual Torres, Director del Departamento de Biología Animal y Ecología, por permitir mi incorporación al Departamento y el uso de su material e instalaciones. Dentro del Departamento he compartido buenos ratos con mucha gente a los que considero compañeros y amigos. Gracias a José Antonio Hódar por su apoyo y sus comentarios siempre acertados y a Paco Sánchez Piñero por contagiarme en muchas ocasiones su irrefrenable entusiasmo por las "cosas" vivas. También gracias por la compañía y el interés a Alberto Tinaut y con él los "hormigólogos" (Paqui, Ignacio, Miguel, Pepe), son todos una gente estupenda; Miguel y Pepe me ayudaron in extremis con las gráficas. Al resto de la gente del Departamento, por supuesto, gracias por la ayuda y los consejos.

Mariano Paracuellos y Jesús Sanchez (Lechu) pasaron una inolvidable primavera del 89 conmigo, cuando empezábamos y no teníamos ni idea pero lo pasábamos pipa. Realizaron buena parte del trabajo de uno de los manuscritos de la tesis.

Los compañeros del grupo de investigación han realizado tareas diversas: Tomás y Eduardo me acompañaron al campo en varias ocasiones y me echaron una mano en lo que han podido. Manolo Martín-Vivaldi es compañero de cueva y campo, nos ayudó en el trabajo siempre que se lo pedimos y además leyó el manuscrito y lo comentó. Javi Palomino también ha leído el manuscrito y ha

venido al campo a ayudarme muchas veces. También tengo que agradecerle que haya hecho de copiloto cuando se lo he pedido y que haya aguantado sin rechistar todo el "bakalao" que puedo bailar en una noche. Antonio Sanchez Cano, almeriense de pro como yo, me ayudó a pasar una agradable temporada de campo en 1993

Varias personas revisaron los manuscritos que componen esta tesis: Staffan Ulfstrand, Tim Birkhead, Tomás Redondo, Juan Moreno y Anders Møller. Anders especialmente ha aportado miles de sabrosas sugerencias y acertadas correcciones y comentarios, además de compartir con nosotros muy buenos ratos.

Los compañeros del Departamento de Edafología me permitieron usar siempre que se lo pedí su balanza de precisión.

Tengo un montón de amigos no relacionados directamente con la Facultad a los que agradecer su interés, su apoyo, soportar mis charlas sobre el tema y pasar tan buenos ratos conmigo. Imposible que estén todos: Pepe Jiménez (compartió una semana maravillosa en Doñana conmigo), Ignacio Melero (por ser él y ellos), Eduardo Martínez (por los buenos tiempos), todos los compañeros del Mesón Clemente, por los buenos ratos de basket y las cañas (Joaquín, Lules, Paco, Pepe, Agustín, Hanek, José, Javi (que me ayudó con alguna gráfica) y Eva....(todos)... y por supuesto Clemente).

No puedo dejar de nombrar a las gentes de Guadix, en especial de La Calahorra, por ayudarnos, respetar nuestro trabajo y sufrir nuestras incursiones en sus campos y sobre sus almendros en busca de los nidos.

Mi familia, aún preocupada porque esto no parecía acabarse nunca, me ha apoyado y animado muchísimo: Juan y Lola, Andre, Loli, Lola, Ginés y Pepa, José María (también leyó una parte del manuscrito) y Javi. El Andre, personaje singular donde los halla, se encargó del apoyo técnico-informático-moral-cervecerero. Y, claro, Mari Lola, que ha hecho algunas correcciones, y Paula, que ha llegado a tiempo para verlo.

Las dos personas que más han hecho por esta tesis y a las que nunca podré agradecer todo lo que he aprendido de ellas comparten apellidos. El Dr. Manuel Soler es mi tutor, el director de esta tesis y mi amigo. Manolo me aceptó como alumno interno del Departamento y desde entonces me ha contagiado (dentro de los límites de mi vaguedad natural) de su increíble capacidad de trabajo, ha aguantado todas mis torpezas y despistes y me ha dado responsabilidades que me han motivado mucho. El Dr. Juan Soler es mi compañero y mi amigo; me ha enseñado mucho de lo que he aprendido estos años en todos los aspectos. Le debo el descubrimiento de la difícil belleza de los llanos y de la geografía accitana, así como de su deliciosa gastronomía. Hemos pasado muuuuuuchas horas juntos en el campo y lejos de él, y nunca olvidaré la santa paciencia que ha tenido conmigo. Los dos han permitido que hiciera de un proyecto por el que sienten una gran ilusión y cariño mi tesis doctoral.

A todos, GRACIAS.

## INDICE

I. Introducción.....	1
El parasitismo de cría como estrategia reproductora.....	2
Especies objeto de estudio. Antecedentes.....	7
Objetivos y estructura de la tesis.....	10
II. Area de estudio.....	13
III. Metodología general.....	17
IV. Exito reproductor de un parásito de cría, el críalo, y su principal hospedador, la urraca, en un área de reciente simpatria.....	22
Introducción.....	23
Métodos y área de estudio.....	23
Resultados y discusión.....	25
Incidencia del parasitismo.....	25
Parasitismo en relación con la fenología de puesta.....	27
Comportamiento de las hembras de críalo al poner.....	29
Número de huevos de críalo por nido.....	31
Efecto del número de huevos de críalo por nido en el éxito reproductor de críalos y urracas.....	33
Número de hembras de críalo poniendo en el mismo nido.....	35
Parasitismo en relación con la secuencia de puesta de la urraca.....	36
Exito reproductor de críalo y urraca en función del momento en que se produjo el parasitismo en la secuencia de puesta de la urraca.....	37
Respuestas de las urracas al parasitismo.....	39

Exito reproductor del críalo.....	41
Exito reproductor de la urraca.....	43
V. Organización espacial y temporal en los nidos de urraca como defensa frente al parasitismo de cría.....	46
Introducción.....	47
Material y Métodos.....	48
Resultados.....	51
Organización espacial y temporal de las urracas.....	51
Defensa de los nidos frente a los críalos.....	52
Proximidad espacial y temporal y tasa de parasitismo.....	53
Exito reproductor de la urraca.....	55
Discusión.....	56
Organización espacial y temporal de las urracas.....	56
Proximidad espacial y temporal y tasa de parasitismo.....	57
VI. Alimentación ofrecida por las urracas a sus pollos y a los parásitos. Mecanismos que determinan su distribución.....	61
Introducción.....	62
Métodos.....	64
Obtención de las muestras de alimentación.....	65
Tratamiento de los resultados.....	65
Resultados.....	69
1. Alimentación de los pollos de urraca en nidos sin parasitar.....	69
Disponibilidad.....	69
Grupos taxonómicos.....	69
Tamaño de presa.....	70

Dieta.....	70
Análisis global y fracción vegetal.....	70
Fracción Animal.....	71
Variación de la Dieta.....	72
Tamaño de presa.....	73
Selección de presa.....	76
Grupos taxonómicos.....	76
Tamaño de presa.....	77
2. Alimentación de los pollos en nidos parasitados.....	80
¿Reciben los críalos una dieta similar a la de las urracas?.....	80
¿Reciben los críalos una mayor cantidad de alimento que las urracas.....	80
3. ¿Porqué recibieron los críalos más comida que las urracas?.....	84
Discusión.....	86
1. Alimentación de los pollos en nidos sin parasitar.....	86
Análisis global y fracción vegetal.....	86
Fracción Animal.....	86
Selección de presa.....	88
2. Alimentación de los pollos en nidos parasitados.....	89
Dieta de los pollos en nidos parasitados.....	89
¿Porqué reciben los críalos más comida que las urracas?.....	90
Apéndice.....	93

VII. Reconocimiento y aceptación de pollos de críalo por parte de las urracas: un estudio experimental.....	94
--	----

Introducción.....	95
Hipótesis y predicciones.....	96
Material y Métodos.....	97
Resultados.....	99
Discusión.....	103
VIII. Conclusiones.....	108
IX. Bibliografía.....	113

**CAPITULO I. INTRODUCCION.**

### **El parasitismo de cría como estrategia reproductora**

Las últimas décadas han traído notables avances en el estudio de la reproducción de las aves, especialmente en temas como estrategias reproductoras, selección sexual y cuidados parentales. Uno de los aspectos que ha recibido primordial atención y se ha afianzado con trabajos teóricos y experimentales es la idea de los individuos como unidades sobre cuyos genotipos actúa directamente la selección natural (Dawkins 1982, 1988). Individuos que adoptan diferentes estrategias para reproducirse, transmiten de generación en generación un número diferente de copias de sus genes, por lo que los genotipos de los individuos con mayor éxito reproductor o eficacia biológica se ven favorecidos por efecto de la reproducción diferencial. Las estrategias reproductoras están a su vez moldeadas por otras cuestiones tales como la filogenia y los factores ecológicos a los que se ven sujetos los individuos.

Todos los individuos se enfrentan a una decisión básica a la hora de reproducirse: cuanta energía dedicar a ello y como repartirla. La energía a gastar en cada intento de cría está limitada de varias formas, y una de las más importantes es la necesidad de cuidados parentales. Estos se pueden definir como cualquier forma de comportamiento de los padres que incremente la eficacia biológica de su descendencia, es decir la supervivencia y capacidad de reproducción en el futuro (Clutton-Brock 1991). Los cuidados parentales son casi universales entre los animales en mayor o menor grado, e incluyen en su sentido más amplio desde la producción y provisionamiento de huevos con reservas hasta el cuidado de los jóvenes desde su nacimiento hasta su total independencia alimentaria, pasando por la construcción de nidos, alimentación, defensa, etc (Clutton-Brock 1991). Entre las aves, y especialmente los paseriformes, podemos considerar la construcción del nido,

la incubación, el cuidado y alimentación de los pollos dentro y fuera del nido hasta que se independizan, como las tareas fundamentales relacionadas con el cuidado parental. En las aves (y en los endotermos en general) el cuidado de la progenie hace a los padres enfrentar un gasto energético próximo al máximo posible, y su capacidad para conseguir alimento normalmente limita el número de jóvenes que pueden criar (Lack 1968, Clutton-Brock 1991).

Por lo tanto dentro de un marco de equilibrio dinámico entre costes y beneficios, una estrategia reproductora que disminuya el gasto energético eliminando la mayor parte de los cuidados parentales normales permitiría aumentar la inversión de energía en el número de descendientes. Esto no es posible en la mayoría de las especies de aves, ya que la supresión de algún tipo de cuidado, como la incubación o la alimentación de los pollos, en condiciones normales llevaría a un fracaso total de la reproducción. Sin embargo, existe un grupo de especies de aves que han optado por esta estrategia y no realizan cuidados parentales, excepto la formación y puesta de los huevos: los parásitos de cría (Lack 1968, Payne 1977, Rothstein 1990). Para ello interfieren en el flujo energético que va de padres a hijos en forma de cuidados parentales en otras especies, manipulándolo a su favor, es decir parasitan los cuidados parentales realizados por otras especies. A estas especies que son parasitadas se las denominan hospedadoras, y se encargan de la incubación y cría de huevos y pollos de las especies parásitas, normalmente en detrimento de su propia capacidad reproductora (Payne 1977, Rothstein 1990). El ahorro energético que representa esta estrategia permite invertir en mayor número de huevos. Así, el número de huevos por temporada en Cucúlidos parásitos es mayor que en los Cucúlidos no parásitos (Payne 1977).

El fenómeno del parasitismo de cría se ha descrito fundamentalmente en aves e himenópteros sociales (Payne 1977, Davies et al. 1989). Entre las aves se da en las familias Cuculidae, Viduinae, Indicatoridae, Icterinae y Anatidae

(una sola especie), un total de unas 80 especies, lo que supone un 1% del total de las especies de aves (Payne 1977, Rothstein 1990). Todas estas especies no han recibido el mismo grado de atención. Mientras que de algunas prácticamente se desconoce su biología y ecología reproductora, de otras existe un elevado número de estudios. Las especies mejor estudiadas son el cuco común Cuculus canorus, los parásitos del género Molothrus y los del género Vidua (ver revisión en Payne 1977 y Rothstein 1990).

Las cuestiones mejor estudiadas en las especies parásitas conocidas son la tasa de parasitismo y las pérdidas ocasionadas por el parásito en el hospedador. Los distintos sistemas parásito-hospedador son muy variables en la forma y extensión en que el parásito reduce el éxito reproductor del hospedador. Generalmente se ve afectado por dos mecanismos distintos. En primer lugar el comportamiento de los parásitos adultos (normalmente de la hembra), que suelen reducir el éxito de eclosión de los huevos del hospedador al poner, retirando uno de los huevos o dañándolos de formas diversas (ver revisión en Sealy 1992). En segundo lugar, el comportamiento de los pollos parásitos, que pueden eliminar a sus competidores en el nido de forma directa, arrojándolos del nido o matándolos, o de forma indirecta sometiéndolos a una competencia por el alimento que desemboque en la muerte por inanición. Por lo tanto hay dos estrategias diferentes entre los pollos de aves parásitas: (1) quedar solos en el nido para monopolizar los cuidados parentales ofrecidos por los padres adoptivos, o (2) compartir el nido y los cuidados parentales con los pollos del hospedador. Dentro del primer tipo se encuentra el cuco común, que expulsa a los huevos o pollos del hospedador después de eclosionar (Wyllie 1981). De la misma forma actúan los pollos de las especies del género Chrysococcyx (Lack 1968). En otras especies los pollos consiguen quedarse solos matando a sus acompañantes en el nido, como ocurre en los parásitos de los géneros Tapera y Protodiscus, donde los pollos nacen con una especie de

estilete en su pico con el que pinchan a los otros pollos, mediándolas (Rothstein 1990). Al segundo tipo corresponden los géneros Clamator (Gaston 1976, Soler 1990) y Vidua (Payne 1977). En algunos casos el parasitismo no causa un marcado efecto negativo en el hospedador (familia Viduinae, Payne 1977), y se ha descrito un caso en el que el parasitismo puede llegar a ser beneficioso. Los pollos de Scaphydura oryzivora, aunque disminuyen el éxito de su hospedador, eliminan del cuerpo de los pollos del hospedador unas larvas de moscas parásitas, haciendo su supervivencia mayor que en nidos no parasitados (Smith 1968).

El parasitismo proporciona un excelente medio para el estudio de coevolución. Los procesos coevolutivos ocurren cuando una especie cambia en respuesta a presiones selectivas provenientes de otra(s) especie(s), y cuando esta(s) especie(s) cambia a su vez como resultado de los cambios en la primera especie. Se ha estudiado coevolución en sistemas parásito-hospedador, predador-presa y polinizadores-plantas, pero no se ha podido demostrar aún ningún caso claro de coevolución debido a que las interacciones normalmente incluyen a más de dos especies, lo que limita las posibilidades de coevolución. El parasitismo de cría constituye un sistema especialmente adecuado para estudios coevolutivos debido a que muchas especies de hospedador son parasitadas por una única especie de parásito (Rothstein 1990). Esto puede proporcionar ejemplos claros de relaciones coevolutivas. El coste debido al parasitismo en el hospedador suele ser muy alto, como ya se ha comentado, por lo que hay una fuerte selección en los hospedadores para la evolución de características discriminatorias que reduzcan el efecto del parasitismo o lo eviten por completo. Bajo estas circunstancias se producirá una carrera de armamentos evolutiva entre el parásito y el hospedador (Dawkins y Krebs 1979), que presumiblemente provocará rápidos procesos coevolutivos.

La hipótesis de la carrera de armamentos entre parásitos y hospedadores

se ve apoyada por diversos hechos, entre ellos el que el mimetismo de los huevos de cuco esté directamente relacionado con la capacidad de discriminación de éstos por parte de los hospedadores (Brooke y Davies 1988) y las fuertes respuestas anti-parásito de los hospedadores en comparación con especies no hospedadoras (Davies y Brooke 1989). Si las respuestas anti-parásito dependen de la exposición previa a las presiones selectivas procedentes del parasitismo, estas respuestas deben variar en función del tiempo de duración de la simpatría entre parásito y hospedador. Esta idea se ha comprobado experimentalmente (Soler y Møller 1990, Briskie et al 1992).

Existen dos cuestiones de difícil explicación referentes al parasitismo de cría: (1) Algunas especies hospedadoras no reconocen los huevos parásitos a pesar de estar sometidas a tasas de parasitismo elevadas y (2) la mayoría de las especies hospedadoras no reconocen como extraños a los pollos parásitos, incluso aquellas que poseen una buena capacidad de discriminación de huevos miméticos y no miméticos. Estas dos cuestiones se han intentado explicar desde dos puntos de vista, (a) retraso evolutivo y (b) situación de equilibrio evolutivo.

(a) En el primer caso se asume que parásito y hospedador están en medio de una carrera de armamentos y las adaptaciones tardan un tiempo en aparecer, tiempo durante el que una de las dos especies aventaja a la otra. Así la falta de determinados comportamientos que serían de esperar en los hospedadores (o en los parásitos) se atribuye a la ausencia de los variantes genéticos necesarios para desarrollar ese carácter, o a un retraso en la expansión de los genotipos en las poblaciones (Brooke y Davies 1988, Davies y Brooke 1989b, Rothstein 1990).

(b) Otros investigadores han sugerido la posibilidad de que en ocasiones este puede no ser el caso, y la interacción entre parásito y hospedador puede ser una situación de equilibrio evolutivo (Zahavi 1979, Rohwer y Spaw 1988).

Se ha sugerido, por ejemplo, que los pollos parásitos representan para los hospedadores un estímulo supernormal de cuya influencia no pueden liberarse (Dawkins y Krebs 1979), alcanzándose una situación de equilibrio evolutivo. Al margen de esta hipótesis, recientes trabajos han aportado datos en favor de los sistemas en equilibrio evolutivo, tanto en relación con la tasa de parasitismo como con el reconocimiento de pollos parásitos (Lotem et al 1991, Lotem 1993).

La hipótesis del estímulo supernormal o superestímulo se ha intentado comprobar en algunos sistemas (Davies y Brooke 1989b), aunque en general se puede decir que se ha prestado menor atención a las cuestiones relacionadas con los pollos parásitos, tanto esta falta de reconocimiento (Rothstein 1982, Payne 1982, Davies y Brooke 1988, 1989b) como la dieta de éstos (Gill 1982, Mason 1986, Brooke y Davies 1989).

#### **Especies objeto de estudio. Antecedentes.**

En esta tesis se aborda el estudio de dos especies íntimamente relacionadas: el Críalo, Clamator glandarius, y la Urraca, Pica pica. El críalo es un miembro de la familia Cuculidae, parcialmente migratorio, ya que parte de sus efectivos pasan todo el año en Africa, mientras que otra parte migra hasta el Sur de Europa en primavera para reproducirse (Cramp 1985). Esta especie parasita diferentes hospedadores, fundamentalmente córvidos, y en Europa su principal hospedador es la urraca (Valverde 1953, Jensen y Jensen 1969, Soler y Camacho 1983, Cramp 1985, Soler 1990).

La biología de la especie es relativamente bien conocida. La mayoría de los trabajos se dedican a la descripción de la biología reproductora de la especie (Mountford y Ferguson-Lees 1961, Valverde 1971, Alvarez y Arias de Reyna 1974, Arias de Reyna et al. 1982, 1987, Soler 1990, entre otros), aunque

también hay trabajos experimentales (Redondo y Arias de Reyna 1989, Soler 1990, Soler y Møller 1990). Como en otras especies se ha prestado especial atención a la incidencia del parasitismo: porcentaje de nidos parasitados y éxito reproductor del parásito y del hospedador en nidos parasitados y no parasitados (Valverde 1971, Alvarez y Arias de Reyna 1974, Arias de Reyna et al. 1982, Soler 1990). También existe información sobre las características de los huevos (Alvarez y Arias de Reyna 1974), los gritos de petición de alimento por parte de los pollos (Mundy 1973, Redondo y Arias de Reyna 1988) y el crecimiento de los pollos (Valverde 1971, Soler y Soler 1991a).

El críalo puede poner uno o varios huevos por nido. Normalmente, estos eclosionan unos días antes que los de urraca (Cramp 1985). Los pollos no arrojan fuera del nido los huevos del hospedador, sino que estos llegan a eclosionar, y los pollos de urraca tienen que competir por el alimento con el/los críalos, lo que los lleva en la mayoría de los casos a la muerte por inanición y a veces aplastamiento, ya que los críalos son más grandes y pesados y crecen más deprisa (Cramp 1985, Soler y Soler 1991a). En varios trabajos se han encontrado huevos de hospedador rotos en los nidos parasitados, debido a picotazos del parásito o a la caída de sus huevos sobre los del hospedador (Mountford y Ferguson-Lees 1961, Valverde 1971, Arias de Reyna et al. 1982).

La urraca es un miembro de la familia Corvidae que se encuentra distribuido por toda la región Paleártica, siendo común en toda clase de hábitats y especialmente en aquellos próximos al hombre (Coombs 1978). En la Península Ibérica se considera sedentaria (Fernández-Cruz et al. 1980) y común y abundante con la excepción del litoral entre Cádiz y Cataluña (De Juana 1980). Es un ave en general bien conocida debido a que ha sido objeto de numerosos estudios desde la mitad de los años 70 (Birkhead 1991). Estos estudios han dado lugar a una gran cantidad de información referente a todos

los aspectos de su biología: reproducción, relaciones jerárquicas, alimentación de adultos y pollos, etc. La mayoría de esta información se ha recogido recientemente en un libro (Birkhead 1991). Sus relaciones con el críalo han comenzado a estudiarse en profundidad desde diversos puntos de vista en los últimos años, en los trabajos mencionados antes y otros.

Muchos de los trabajos en los que se citan datos de tasa de parasitismo y éxito reproductor de críalo y urraca se han realizado en zonas donde la presencia del críalo es conocida desde antiguo, y en los que la tasa de parasitismo es relativamente baja. Sin embargo, el críalo está expandiendo su rango de distribución geográfica en las últimas décadas, extendiéndose por Europa de Sur a Norte (Cramp 1985). Así es posible encontrar poblaciones de hospedadores que se hayan visto sujetas a diferentes tiempos de exposición al parasitismo. Esta circunstancia es de especial interés, ya que la interacción parásito-hospedador puede ser muy diferente en zonas donde el tiempo de simpatria sea distinto, desde el punto de vista del éxito del parásito, la tasa de parasitismo o las respuestas del hospedador. Soler (1990), basándose en (1) que el críalo parasita regularmente otras tres especies de córvidos y (2) en que el número de huevos por nido y número de hembras poniendo en el mismo nido es mayor que en otras zonas, concluyó que la Hoya de Guadix era una zona que había sido colonizada por los críalos recientemente. Esta conclusión era apoyada por el hecho de que el primer críalo cazado en la región data de 1962 y, sobre todo, por un estudio experimental (Soler y Møller 1990) en el que se obtuvo que las urracas diferían en su capacidad de reconocimiento de los huevos de críalo en función del tiempo de exposición al parasitismo. En la Hoya de Guadix las urracas rechazaron un menor porcentaje de huevos miméticos que en una zona de antigua simpatria.

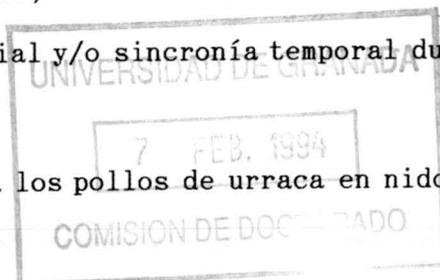
### Objetivos y estructura de la tesis.

La Hoya de Guadix, que será descrita con mayor profundidad en el siguiente capítulo, cuenta por tanto con varias características que la hacen especialmente apropiada para llevar a cabo un estudio en detalle sobre la relación existente entre el críalo y la urraca, su principal hospedador. Las más importantes son: (1) la densidad reproductora de las urracas es muy elevada, (2) también los críalos son muy abundantes, y (3) los nidos se localizan principalmente en almendros, siendo de fácil localización y acceso. Los objetivos que nos planteamos en esta tesis son los siguientes:

(1) Caracterizar los parámetros reproductores del críalo y de la urraca en un área de reciente simpatría, así como el efecto del parasitismo en la reproducción de la urraca, y compararlos con áreas de antigua simpatría. Este aspecto del trabajo no es algo novedoso, ya que se han publicado datos previamente (Soler 1990). Sin embargo, se han utilizado esos datos anteriores más los obtenidos durante los años 1990, 1991 y 1992 para, aumentando notablemente los tamaños de muestra, realizar los análisis que se llevaron a cabo en el trabajo anteriormente citado (Soler 1990) y otros nuevos, ampliando el conocimiento de la biología y ecología reproductora de esta especie. Estos datos constituyen uno de los capítulos de un libro sobre parasitismo de cría que se encuentra en prensa en estos momentos (The Ecology and Evolution of Brood Parasitism, SI Rothstein Ed.). Esta información se recoge en el Capítulo IV de la tesis.

(2) Comprobar si, como se ha descrito para otras especies de hospedadores, las urracas obtienen beneficios, en términos de una menor tasa de parasitismo, mediante su agrupación espacial y/o sincronía temporal durante la época de cría.

(3) Describir la dieta proporcionada a los pollos de urraca en nidos sin



parasitar.

(4) Describir la dieta proporcionada a los pollos parásitos y del hospedador en nidos parasitados, un aspecto del que existe poca información para la mayoría de las especies.

(5) Comprobar si los pollos de críalo reciben más alimento que los de urraca en nidos parasitados y por que motivo. Analizar experimentalmente los factores responsables del reparto preferencial de alimento a los pollos parásitos.

(6) Comprobar si las urracas adultas pueden reconocer a los pollos de críalo como extraños.

(7) Comprobar si los pollos parásitos representan un superestímulo para los hospedadores.

La estructura de esta tesis viene definida, además de por la incorporación de tres capítulos introductorios y generales (I, Introducción, II, Area de estudio y III, Metodología general), por la presentación de cinco capítulos estructurados como unidades independientes y manuscritos preparados para mandar a publicar, por lo que pueden leerse en cualquier orden. En el caso del capítulo VI, se han reunido dos manuscritos diferentes para evitar repeticiones que resultarían tediosas.

En el capítulo IV se aborda el estudio de la biología reproductora del críalo y la urraca en la Hoya de Guadix, la tasa de parasitismo, el comportamiento de puesta, número de huevos por nido, número de hembras poniendo en el mismo nido, los éxitos reproductores de críalo y urraca y las formas en que el críalo reduce el éxito de la urraca.

El capítulo V analiza el patrón de dispersión espacial y temporal de los nidos en las distintas zonas de nuestra área de estudio, y sus consecuencias sobre la tasa de parasitismo.

El capítulo VI incluye el análisis de la alimentación que las urracas

adultas proporcionan a los pollos, desde dos puntos de vista: una descripción de la dieta en nidos sin parasitar, analizando su variación según la edad de los pollos y la disponibilidad de presas en el medio, y por otro lado, la comparación de la dieta proporcionada a pollos de críalo y de urraca en nidos parasitados y el análisis experimental de las causas del reparto preferencial de cebas a los pollos parásitos. Se discute la hipótesis del superestímulo.

El capítulo VII recoge los resultados de un experimento en el que se pretende comprobar si las urracas tienen capacidad para reconocer o no a los pollos parásitos. Este experimento ofrece también datos para discutir la hipótesis del superestímulo.

En el capítulo VIII se resumen las conclusiones obtenidas en los distintos trabajos que componen la tesis, y finalmente en el capítulo IX se recogen todas las referencias bibliográficas citadas en los capítulos anteriores.

**CAPITULO II. AREA DE ESTUDIO**

El trabajo de campo se realizó en la Hoya de Guadix, una altiplanicie situada a una altitud media de 1000 metros s.n.m. en el Sur de España, provincia de Granada, UTM 30SVG683. Esta región está sujeta a un clima mesomediterráneo con ombroclima semiárido (Rivas Martínez 1981). Los materiales de la zona son blandos y conforman una llanura en la que los cursos de agua han ejercido una fuerte erosión que originó ramblas con marcadas pendientes. La vegetación es en general escasa y degradada. Los usos agrícolas y ganaderos y un fuerte proceso de deforestación han originado el paisaje actual en el que además de las ramblas destacan grandes extensiones desarboladas, cultivos de cereales de secano, barbechos y zonas removidas y abandonadas donde se asientan comunidades de plantas de escaso porte de carácter nitrófilo. Distribuidas por los llanos hay áreas arboladas más o menos aisladas, las mayores correspondientes a encinares muy aclarados, y otras en relación con asentamientos humanos (cortijos) y zonas cultivadas. Los llanos están limitados al Norte por la Sierra de Baza y al Sur por Sierra Nevada; es en las proximidades de estas sierras donde la vegetación se hace más densa y rica. En especial a los pies de Sierra Nevada, en el Marquesado del Zenete, el paisaje cambia para convertirse en Vega. En esta zona encontramos mayor cantidad y tipo de cultivos, con muchas parcelas dedicadas a los almendros (Prunus dulcis).

Críalos (Clamator glandarius) y urracas (Pica pica) son abundantes por toda la región en las áreas arboladas; Se ha trabajado en varios puntos diferentes dentro de la Hoya de Guadix (Figura 1), que hemos reunido en tres zonas principales por su situación geográfica y similaridad:

- Guadix. Denominamos así a las llanuras cerealistas próximas a la ciudad de Guadix, situadas a unos 1000 m s.n.m, y que presentan manchas de vegetación arbórea, fundamentalmente encinas (Quercus ilex) y almendros (Prunus dulcis) donde anidan las urracas. Aquí se incluye el encinar adhesionado

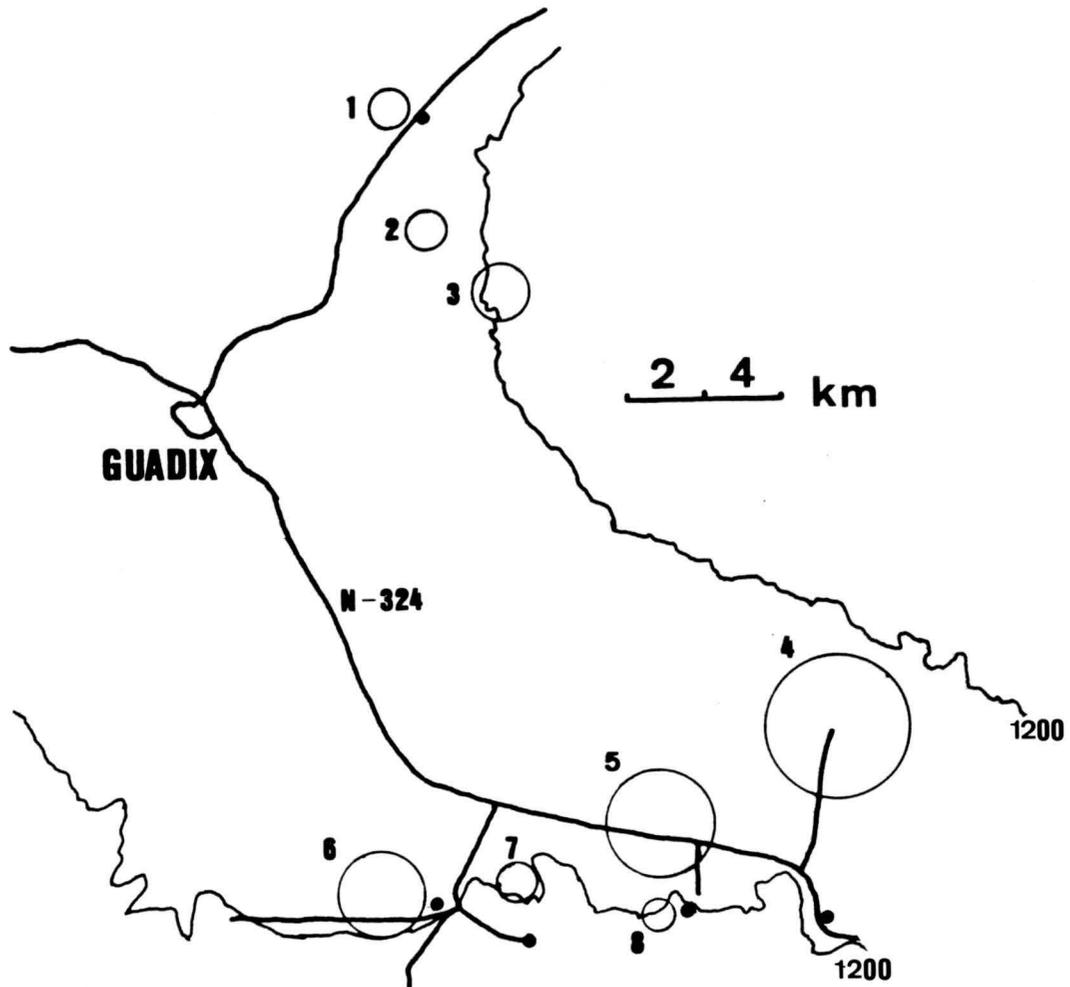


Figura 1: Situación de los principales puntos de estudio dentro de la Hoya de Guadix. 1- Hernán Valle, 2- Fuente Alamo, 3- Ladihonda, 4- Hueneja, 5- Carretera, 6- La Calahorra, 7- Ferreira, 8- Dolar. Se muestra la situación de la carretera N-324 y las curvas de nivel.

de Ladihonda y los cultivos y almendros de Fuente Alamo y Hernan Valle, situados en los inicios de la Sierra de Baza. Fuente Alamo es el principal punto de estudio dentro de esta zona; es una antigua cortijada situada en medio del llano, con cultivos de cereales de regadío y parcelas de almendros y con una cobertura de árboles muy pequeña, a pesar de lo cual las urracas son muy abundantes (ver Capítulo V).

- Hueneja. Esta zona se encuentra a una distancia entre 20 y 30 km de

Guadix, en dirección a Almería, y es una llanura cultivada con cereales de secano y barbechos, con almendros dispersos, junto a la estación de ferrocarril de Hueneja. Incluye también para los años 1991 al 1993 los campos que rodean la carretera N-324 (Guadix-Almería) entre los kilómetros 236 y 245, donde además de algunas plantaciones de almendros, hay árboles al borde de la carretera que las urracas utilizan con mucha frecuencia. Los dos puntos tienen una densidad de arbolado y de urracas similar (ver Capítulo V).

- La Calahorra. Zona situada entre Guadix y Hueneja, incluye tres puntos diferentes: las vegas de La Calahorra (años 1990-1993), Ferreira y Dolar (1992-1993), situadas al pie de Sierra Nevada. De ellos, el lugar más importante en este estudio es la vega que rodea el pueblo de La Calahorra, donde se ha realizado la mayor parte del trabajo. En estas vegas son comunes parcelas con almendros y los cultivos de regadío y secano. La estructura y uso del hábitat es similar en los tres puntos que además están muy próximos entre sí. La densidad de arbolado es en general mayor que en las otras zonas, y las urracas son muy abundantes (ver Capítulo V).

**CAPITULO III. METODOLOGIA GENERAL**

La base de esta Tesis es el trabajo con los nidos de urraca (Pica pica), ya que toda la información usada proviene de ellos. La temporada de cría de las urracas de la Hoya de Guadix comienza a finales de Marzo, y en esta época se realizaron las primeras visitas a las zonas de estudio para localizar los nidos. Se recorrían estas zonas revisando uno por uno los árboles, y una vez encontrado un nido se subía hasta él para comprobar si se trataba de un nido del año y en que estado estaba: en construcción o terminado, y más adelante si tenía huevos, pollos etc. La situación del nido se marcaba en un plano y cada árbol y nido se señalaban individualmente con una clave que recogía zona y número de nido. Los años 1992 y 1993 se utilizaron fotografías aéreas (escala 1:8000) para dibujar los planos y la situación de los nidos, de forma que se pudieran medir con exactitud las distancias entre nidos y las densidades. A partir de la aparición de los primeros nidos con huevos todos eran revisados al menos una vez por semana, aunque durante los períodos clave, como puesta, eclosión y abandono del nido, se visitaban cada dos días siempre que fuera posible. Durante estas visitas se recogía información referente a los siguientes parámetros: fecha de puesta, tamaño de puesta, si el nido estaba o no parasitado, fecha de eclosión, número de huevos eclosionados, etc. El día 1 de Abril se considera como el primer día de la temporada para asignar las fechas de puesta y de eclosión. La fecha de puesta es la fecha en que apareció el primer huevo en el nido, y se calculó con exactitud siempre que se encontró el nido en mitad de la puesta y teniendo en cuenta que la urraca pone un huevo cada día. La fecha de eclosión es la fecha en que eclosionó el primer huevo. Se consideraron parasitados todos aquellos nidos que tuvieron uno o más huevos de críalo en algún momento del período de cría. Al final del período de estancia en el nido los pollos eran anillados, pesados y medidos. El número de veces que se visitaba cada nido era variable, dependiendo del tipo de información a recoger o del experimento a realizar.

Las manipulaciones de los pollos necesarias para conseguir la información contenida en esta tesis estuvieron basadas fundamentalmente en la obtención de muestras alimenticias. Para ello se utilizó el método del collar o de la ligazón cervical (Kluijver 1933). Este método consiste en colocar alrededor del cuello de los pollos una ligazón (en nuestro caso un alambre recubierto con plástico de diversos colores que permitía identificar individualmente a los pollos) de forma que no puedan tragar la comida pero que no les impida respirar con normalidad. El collar se mantiene un tiempo variable y después se recoge el alimento. Métodos alternativos para obtener información sobre la dieta de los pollos son la observación directa, solo válida para presas de gran tamaño y que no es posible con la urraca, ya que la comida es transportada en la bolsa gular (Birkhead 1991), los contenidos estomacales, que necesitan sacrificar a los animales, y la administración de eméticos para producir regurgitación, que, además de no ser totalmente efectivos, pueden provocar trastornos en el ave (Henry 1982). También se han usado los excrementos (Davies y Brooke 1989), en los que la identificación de las presas es difícil.

Los collares permanecían puestos en los pollos durante un tiempo de entre 3 y 4 horas, el más adecuado para conseguir muestras según nuestra experiencia previa. La tasa de cebas en las urracas varía entre 0,7 y 1,5 visitas al nido por pollo y por hora (Buitron 1988), pero en nuestra zona de estudio los adultos tardan mucho en volver a los nidos tras la manipulación de los pollos (observación personal), de forma que una hora después pueden no haber regresado a cebar. Más de 4 horas podían producir que los pollos regurgitasen la comida. A veces se encontraban masas compactas de alimento en la taza del nido, producto de la regurgitación de algún pollo. Si había una sola masa de comida y un solo pollo con la boca vacía se consideraba que le pertenecía a él. Siempre que hubo más de una masa de alimento o pollo con la

boca vacía no se consideró la experiencia en los análisis. Las muestras de alimento de cada pollo se almacenaron en frascos con alcohol al 40%. Cada frasco llevaba una etiqueta donde se especificaba fecha, hora de puesta y retirada de los collares, peso y edad de los pollos. Los pollos eran pesados cuando se les colocaban los collares y al serles retirados.

El método por otro lado presentan grandes ventajas: resulta completamente inocuo para los pollos. Además de ello las presas se recogen en un estado excelente para su identificación y medida, haciendo posible cuantificar no solo la cantidad de comida aportada al nido en conjunto, sino también la aportada a cada pollo individualmente, punto este de primordial importancia en nuestros experimentos.

Cada muestra de alimento fue analizada bajo una lupa 7X12 y las diferentes presas fueron identificadas, hasta Familia siempre que fue posible (cada grano de cereal fue considerado una presa). Tras la identificación las presas se midieron individualmente con un calibre (precisión 0,01 mm). La biomasa se estimó como miligramos de peso seco para evitar errores debidos a diferentes niveles de secado de las muestras; para ello las muestras se colocaron en un sobre de papel de filtro y se secaron en una estufa hasta que alcanzaron peso constante a 60° centígrados, y posteriormente todas las presas fueron pesadas en una balanza de precisión (0,0001 gramos). La biomasa media de cada taxón se calculó reuniendo todos sus ejemplares, pesándolos y dividiendo el peso por el número de ejemplares.

El método concreto de cada uno de los estudios y de los experimentos se describirá detalladamente en el apartado de Métodos de cada capítulo.

Para los análisis estadísticos hemos seguido a Sokal y Rohlf (1979), Calvo (1979), Zar (1984) y, cuando eran necesarios tests no paramétricos, a Siegel (1988). En cada capítulo se encontrará una descripción más concreta del tratamiento estadístico. Los valores que se dan en el texto y las tablas son,

mientras no se indique lo contrario, la media más/menos el error estándar ( $x \pm ES$ ). Las tablas y figuras están numeradas independientemente para cada capítulo.

**CAPITULO IV. EXITO REPRODUCTOR DE UN PARASITO DE  
CRIA, EL CRIALO, Y SU PRINCIPAL HOSPEDADOR, LA  
URRACA, EN UN AREA DE RECIENTE SIMPATRIA**

## INTRODUCCION

Una de las cuestiones más interesantes en los estudios de las relaciones parásito-hospedador es la extensión en que el parásito reduce el éxito reproductor del hospedador, ya que es variable y en función de ella las presiones selectivas envueltas en los procesos coevolutivos que ocurren entre parásito y hospedador serán más o menos fuertes (ver Capítulo I). Las zonas de reciente simpatria son lugares de especial interés para el estudio de estas relaciones, ya que se ha comprobado que las respuestas de los hospedadores no están bien desarrolladas (Soler y Møller 1990) y que en estas zonas, altas tasas de parasitismo pueden ocasionar rápidos cambios en las respuestas por parte del hospedador (Nakamura 1990).

En este trabajo se utilizan datos recogidos entre 1982 y 1992, aunque básicamente en los tres últimos años, 1990 al 1992, en nuestra zona de estudio en Guadix y en otra zona cerca de Granada, Santa Fe, zona con un período de simpatria entre críalos y urracas más largo (Soler 1990, Soler y Møller 1990, pero ver Zuñiga y Redondo 1992). Con estos datos describiremos los principales aspectos de la biología reproductora del críalo en una zona de reciente simpatria, su influencia en el éxito reproductor de su hospedador, y las diferencias con áreas de antigua simpatria.

## MÉTODOS Y AREA DE ESTUDIO

El trabajo de campo se realizó fundamentalmente en los años 1990-1992, aunque se utilizan datos de años anteriores (1982-1989). El total de nidos encontrados en todo el período fue de 437, 244 de ellos parasitados, pero el tamaño de muestra es menor en los distintos análisis debido a que solo se utilizaron los nidos no experimentales y/o aquellos de los que se conocía toda

la información. Los nidos de urraca se localizaron y revisaron tal y como se indica en el capítulo III.

Para los análisis de cambio con la fenología se han considerado clases fenológicas de 10 días comenzando el 1 de Abril. Al revisar los nidos se examinaron los huevos detalladamente para comprobar su estado, y se marcaron cada uno con un número distinto. Aquellos que sufrían algún desperfecto eran clasificados como abollados, cuando presentaban uno o más bollos en la cáscara, agrietados, si se observaban grietas en su superficie, o picados, cuando la cáscara presentaba un agujero que pareciera producto claro de un picotazo. Si desaparecía algún huevo ya marcado y aparecían señales de yema en otros huevos o en el nido, se consideraba como huevo roto. El tamaño de puesta es el número de huevos en el nido transcurridos unos días desde el final del período de puesta, sin tener en cuenta los que desaparecieron después de marcarlos. Se visitaron los nidos en los días en los que los huevos debían eclosionar para saber cuantos pollos nacían, y unos días antes de que dejaran el nido para saber cuantos habían sobrevivido. Así se obtuvo la información para calcular el éxito reproductor, que se ha cuantificado con tres variables diferentes: éxito de eclosión, o porcentaje de huevos que eclosionan, éxito de cría, o porcentaje de pollos que sobreviven hasta dejar el nido, y éxito reproductor o porcentaje de huevos puestos que producen jóvenes que dejan el nido. En base a las características de forma y color de los huevos y de las fechas de puesta, se determinó cuantas hembras diferentes de críalo habían puesto en cada nido parasitado.

El trabajo de campo se llevó a cabo en 4 zonas diferentes, las 3 de la Hoya de Guadix consideradas en el capítulo II y Santa Fe, a 14 km de Granada y una altitud de 700-800 m s.n.m. Se trata también de una zona cerealista con bosquetes de tarajes (*Tamarix gallica*) y algunas encinas dispersas. Este area es de más antigua simpatria que Guadix (Soler 1990).

## RESULTADOS Y DISCUSION

## Incidencia del parasitismo

En la Hoya de Guadix se encuentran cinco especies de córvidos. Según Soler (1990), el Cuervo, Corvus corax, no ha sido parasitado (26 nidos), la Grajilla (Corvus monedula) y la Chova (Pyrrhocorax pyrrhocorax) solo esporádicamente (6/290 y 8/162 nidos respectivamente) y la Corneja, Corvus corone, lo es raramente (4/47). Por lo tanto la urraca debe ser considerada el principal hospedador del críalo, con un 55,8% de nidos parasitados (Tabla

Años	Guadix			Hueneja			La Calahorra			Hoya de Guadix			Santa Fe		
	T	P	%	T	P	%	T	P	%	T	P	%	T	P	%
1982	6	5	83,3	6	5	83,3	-	-	-	12	10	83,3	4	2	50,0
1983	28	9	32,1	10	3	30,0	-	-	-	38	12	31,6	8	4	50,0
1987-88	-	-	-	7	2	28,6	-	-	-	7	2	28,6	-	-	-
1989	21	5	23,8	13	6	50,0	-	-	-	34	11	32,4	26	5	19,2
1990	18	9	50,0	18	13	72,2	35	11	31,4	71	33	46,5	-	-	-
1991	19	10	52,6	40	31	77,5	52	24	46,2	111	65	58,6	-	-	-
1992	32	18	56,3	39	29	74,4	93	64	68,8	166	111	66,9	-	-	-
TOTAL	124	56	45,2	133	89	66,9	180	99	55,0	437	244	55,8	38	11	28,9

Tabla 1: Tasa de parasitismo por parte del críalo en nidos de urraca según la zona de estudio y el año. T= número total de nidos encontrados, P= número de nidos parasitados, %= porcentaje de nidos parasitados.

1).

La tasa de parasitismo varió con los años y las zonas. Hueneja es la

zona que presenta una mayor incidencia de parasitismo (66,9%), tasa que fue significativamente mayor que las de Guadix (45,2%,  $X^2= 12,35$ ,  $p= 0,0004$ ) y La Calahorra (55,0%,  $X^2= 4.51$ ,  $p= 0,03$ ). Esto podría ser una consecuencia de que las urracas en Hueneja ponen más tarde, al menos que en La Calahorra (Hueneja  $32,6 \pm 1,65$ ,  $n= 92$ ; La Calahorra  $27,2 \pm 0,92$ ,  $n= 140$ ;  $t= 3,04$ ,  $p= 0,003$ ). Sin embargo las diferencias con Guadix ( $30,9 \pm 1,36$ ,  $n= 93$ ) no fueron significativas ( $t= 0,75$ ,  $p= 0,45$ ). El retraso de una zona concreta podría hacer que al final de la temporada la disponibilidad de nidos fuese mayor que en las otras y por tanto la tasa de parasitismo más elevada. No obstante, la tasa de parasitismo también puede variar entre zonas en función de la organización espacial de las urracas en cada zona (ver Capítulo V), y esta puede ser otra explicación de las diferencias entre zonas.

El porcentaje de nidos parasitados también varió con los años (Tabla 1;  $X^2= 33,46$ ,  $g.l.= 6$ ,  $p < 0,0001$ ), y muestra una clara tendencia a aumentar en los últimos años de estudio, 1990, 1991 y 1992 (Tabla 1;  $X^2= 10,4$ ,  $g.l.= 2$ ,  $p= 0,006$ ).

La tasa de parasitismo es significativamente mayor en la Hoya de Guadix que en Santa Fe (Tabla 1;  $X^2= 10,17$ ,  $p= 0,0014$ ) y también que los porcentajes citados en la literatura: 6% (1/17, Valverde 1971), 2,4% (4/164, Alvarez y Aria de Reyna 1974) y 22,2% (14/63) y 19% (16/84) en 2 años diferentes (Arias de Reyna et al. 1982).

La mayor tasa de parasitismo en un área de reciente simpatria entre parásito y hospedador puede ser atribuida fundamentalmente a la falta de métodos de defensa del hospedador, tanto defensa directa del nido como el rechazo de huevos parásitos. También cabría la posibilidad de que las áreas de nueva simpatria fuesen áreas en las que los parásitos son mucho más abundantes, y su mayor tamaño poblacional se reflejase en una gran tasa de parasitismo.

## Parasitismo en relación con la fenología de puesta

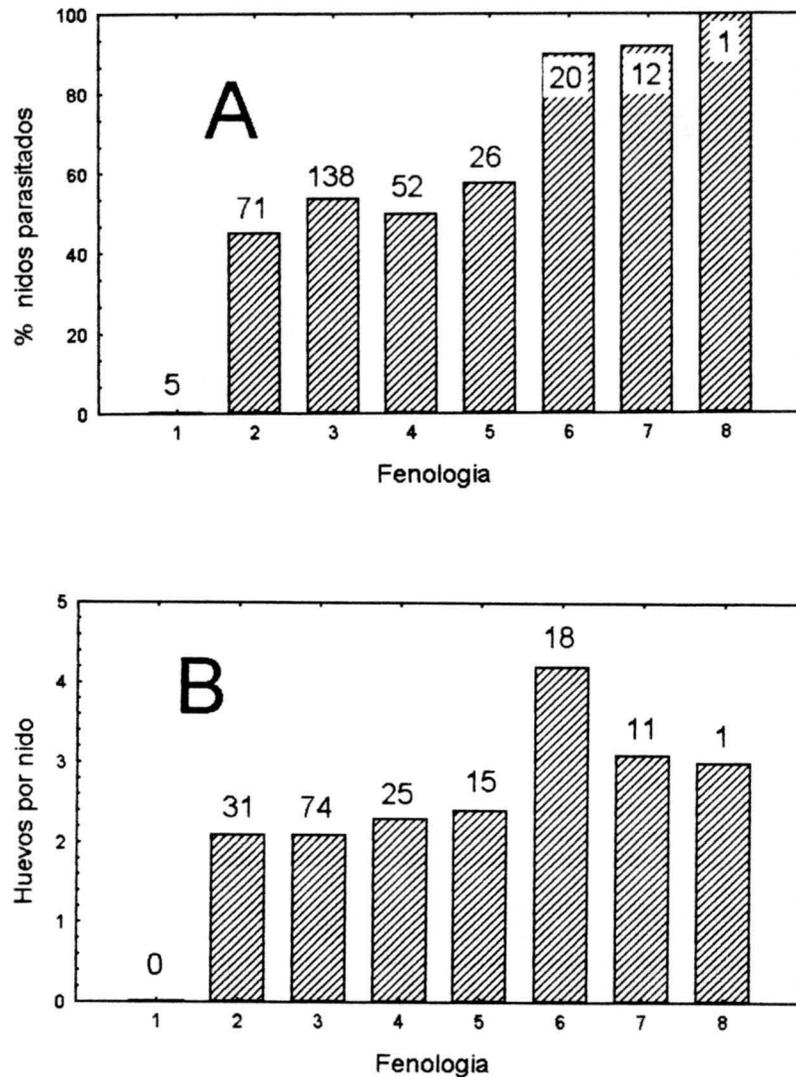


Figura 1: Porcentaje de nidos de urraca parasitados (A) y número de huevos de críalo (media) por nido parasitado (B) en períodos de 10 días. Las cifras sobre las barras son los tamaños de muestra.

El período de cría de las urracas en nuestra zona de estudio se extiende desde Abril hasta Junio, y la tasa de parasitismo aumenta con la fenología (Figura 1 A;  $r_s = 0,98$ ,  $p < 0,0001$ ,  $n = 8$ ). La tendencia no fue la misma para los tres años y las tres zonas principales de estudio, entre los que hubo diferencias en la tasa de parasitismo. Si consideramos cada una de las zonas por separado, en 1990 y 1991 no hubo diferencias significativas en la tasa de

parasitismo con la fenología, mientras que en 1992 solo existieron diferencias en La Calahorra ( $\chi^2 = 12,28$ , g.l. = 4,  $p = 0,02$ ). El mayor tamaño de muestra correspondiente a 1992 y La Calahorra hacen que la tendencia general de aumento de la tasa de parasitismo con la fenología sea significativa.

Una posible explicación al aumento del porcentaje de parasitismo con la fenología es que el críalo pone sus huevos en 3 series (Arias de Reyna et al. 1982), con lo cual la última serie coincide con el final del período de cría para las urracas, y la disponibilidad de nidos es más baja produciéndose así un aumento en el porcentaje de parasitismo (Figura 1 A). Apoyando esto se obtuvo una relación negativa entre disponibilidad y fenología en los tres años, considerando para cada clase fenológica los nidos disponibles por año y zona ( $r = -0,41$ ,  $p < 0,0001$ ,  $n = 158$ ).

Tampoco hubo diferencias entre el número de huevos parásitos por nido para cada clase fenológica (ANOVA de Kruskal-Wallis  $H(6,175) = 11,71$ ,  $p = 0,07$ ), aunque sí una tendencia a que aumentaran con la fenología (Figura 1, B;  $R_s = 0,88$ ,  $p = 0,04$ ,  $n = 8$ ). Esta tendencia se debe también a los resultados del año 1992, en el que sí fue significativa ( $r_s = 0,76$ ,  $p = 0,05$ ,  $n = 7$ ), mientras que no lo fue en 1990 y 1991 y puede ser explicada igualmente por la disminución en el número de nidos disponibles, ya que el número de huevos por nido estuvo negativamente relacionado con los nidos disponibles por año, zona y clase fenológica solo para 1992 ( $r = -0,23$ ,  $p = 0,03$ ,  $n = 94$ ), no habiendo relación significativa en los otros dos años.

Esta variación interanual en las tendencias de aumento de la tasa de parasitismo y el número de huevos por nido con la fenología puede ser debida a cambios en la distribución temporal de los nidos activos durante la temporada, a diferente número de hembras en el área cada año, o a variaciones en la organización social de las urracas (Capítulo V).

### Comportamiento de las hembras de críalo al poner

Los parásitos de cría normalmente pican o retiran al menos un huevo del hospedador al poner el suyo (Payne 1977, Wyllie 1981, Brooker et al. 1988). En el caso del críalo, algunos investigadores han encontrado huevos dañados o retirados del nido (Mountford y Fergusson-Less 1961, Valverde 1971), mientras que otros no (Alvarez y Arias de Reyna 1974, Arias de Reyna et al 1982).

En este estudio, el 68,45% de los nidos parasitados tenían algún huevo roto (n=206), pero ningún nido no parasitado los presentaba. De los nidos que tenían huevos rotos (n= 141), 40 de ellos (28,37%) tenían un solo huevo roto, mientras que 31 nidos tenían dos, 31 tres, 21 cuatro, nueve cinco, y otros nueve más de cinco.

La mayoría de los huevos rotos estaban abollados (48,1%, n= 214) o agrietados (43,1%). Los bollos se deben a la caída del huevo de críalo sobre los huevos de urraca, ya que el huevo de críalo es de cáscara más gruesa y resistente (Brichambaut 1973). Las grietas son la consecuencia de los choques que se producen entre los huevos al entrar y salir rápidamente la hembra de críalo del nido. Un 17,8% de los huevos rotos tenían señales claras de haber sido picados. Este comportamiento de destrucción de algunos huevos del hospedador al poner puede ser claramente beneficioso para el críalo al disminuir el número de futuros competidores para sus pollos.

La retirada de un huevo del hospedador es un comportamiento frecuente en los parásitos, realizado por las hembras al poner su huevo (Payne 1977, Brooker et al. 1988). Sin embargo, ni en este estudio ni en otros (Arias de Reyna et al. 1982) se ha observado en el críalo. Tampoco está citado en Clamator jacobinus (Liversidge 1971, Gaston 1976). La ausencia de este comportamiento en el género Clamator puede ser debida al hecho de que estas

especies utilizan como hospedadores aves de un tamaño normalmente superior al suyo. Esto puede hacer que los huevos del hospedador sean demasiado pesados y difíciles de retirar del nido, y además también puede influir el hecho de que se necesitaría mucho tiempo para hacerlo. Esto es muy arriesgado cuando el hospedador es de mayor tamaño, debido a la posibilidad de que descubra al parásito en el nido o sus cercanías y lo ataque.

Las abolladuras que presentan los huevos de urraca deben de ser fundamentalmente el resultado del golpe sufrido al caer sobre ellos el huevo de críalo, ya que las hembras ponen desde el borde del nido, sin llegar a echarse sobre la taza (Arias de Reyna et al. 1982). Aunque algunos autores han sugerido que también los huevos de críalo pueden verse dañados en este proceso (Gaston 1976, Arias de Reyna et al. 1982), no se ha encontrado ningún huevo de críalo bollado o agrietado en los 214 nidos parasitados en los que se ha registrado el número de huevos rotos y el tipo de rotura en este trabajo. Este resultado apoya la idea de que este tipo de comportamiento de puesta selecciona huevos de cáscara especialmente dura (Lack 1968, Brichambaut 1973). Además este comportamiento puede ser una estrategia indirecta para reducir el número de futuros competidores por el alimento con el pollo de críalo y ha sido también descrito para Clamator jacobinus (Gaston 1976). La puesta en el género Clamator resulta considerablemente más corta que en el cuco, Cuculus canorus, que utiliza unos 10 segundos (Wyllie 1981). El críalo no tarda más de 3 segundos según Arias de Reyna et al. (1982); nuestras observaciones de puesta son de un tiempo entre 1 y 3 segundos (7 ocasiones). Como ya se ha apuntado antes, una puesta lo más rápida posible es más ventajosa en Clamator debido a que el ser sorprendido en un nido por el hospedador sería mucho más costoso para estos parásitos (sus hospedadores son de mayor tamaño) que para los del género Cuculus (sus hospedadores son más pequeños).

Las urracas retiran del nido los huevos más dañados y por ello el tamaño

de puesta en nidos parasitados es más pequeño que en nidos sin parasitar (Soler 1990). En Guadix los nidos parasitados tuvieron un tamaño de puesta significativamente menor que los no parasitados ( $5,25 \pm 0,14$ ,  $n= 190$  y  $6,48 \pm 0,11$ ,  $n= 154$  respectivamente;  $t= 6,58$ ,  $p < 0,001$ ).

Si romper huevos de urraca en los nidos parasitados es ventajoso para los críalos, sería de esperar que conforme aumente el número de huevos de parásito por nido aumente también el número de huevos de urraca rotos. Como las urracas retiran los huevos más dañados, para comprobar esto hay que analizar la relación entre el número de huevos de críalo y el número de huevos de urraca no dañados. De acuerdo con la predicción anterior, existe una correlación negativa entre unos y otros ( $r_s = -0,26$ ,  $p = 0,0001$ ,  $n=202$ ).

#### Número de huevos de críalo por nido

En nuestra zona de estudio hubo normalmente más de un huevo de críalo por nido de urraca parasitado (Tabla 2). El 61,4% y el 30% de los nidos parasitados en la Hoya de Guadix y Santa Fe respectivamente tenían más de un huevo de críalo. Un 33,1% de los nidos parasitados tenían varios huevos de la misma hembra.

Las hembras de críalo y otras especies del género Clamator ponen más de un huevo en cada nido del hospedador (Rowan 1983). Según Soler (1990), de acuerdo con datos de trabajos anteriores el críalo pone una media de  $1,4 \pm 0,06$  ( $n=101$ ) huevos por nido. Esto es contrario a la norma general en parásitos de cría, un solo huevo por nido (Payne 1977), y puede estar en relación de nuevo con el tamaño relativo de los hospedadores del género Clamator. Al ser estas aves de mayor tamaño pueden ser capaces de criar más de un pollo parásito en cada nido.

En los tres años principales de estudio (1990 a 1992) en la Hoya de

Años	Numero de huevos de críalo por nido												n	X	SE	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12				
1982-88	6	8	7	-	1	-	-	-	-	-	-	-	22	2,2	0,21	
1989	7	3	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	11	1,5	0,21	
1990	11	6	2	2	1	4	-	1	2	-	1	1	31	3,7	0,58	
1991	27	17	11	3	1	1	1	-	-	-	-	-	61	2,0	0,17	
1992	39	34	12	8	9	3	1	1	-	1	-	-	108	2,4	0,17	
Zona																
Guadix	23	18	6	2	1	-	-	1	1	1	-	-	53	2,2	0,26	
Hueneja	26	22	19	7	2	5	1	1	1	-	1	1	86	2,8	0,24	
La Calahorra	41	28	8	4	9	3	1	-	-	-	-	-	94	2,2	0,16	
Hoya de Guadix	90	68	33	13	12	8	2	2	2	1	1	1	233	2,4	0,12	
(TOTAL)																
Santa Fe	7	1	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10	1,5	0,27	
(TOTAL)																

Tabla 2: Número de huevos de críalo por nido parasitado según año y zona.

Guadix, se han encontrado diferencias significativas para la interacción año y zona en el número de huevos por nido (ANOVA de dos vías  $F= 5,94$ , g.l.= 4,  $p= 0,0002$ ). Las diferencias fueron también significativas considerando solo los años ( $F= 7,92$ , g.l.= 2,  $p=0,0005$ ), como consecuencia de que en el año 1990 se registró un elevadísimo número de huevos por nido ( $3,7 \pm 0,58$ ; Tabla 2), y casi significativas considerando solo las zonas ( $F= 2,86$ , g.l.= 2,  $p= 0,06$ ), ya que Hueneja presentó un número de huevos por nido mayor que las otras dos zonas (Tabla 2), resultando las diferencias significativas: durante 1990 a 1992 la media para Hueneja fue de  $2,97 \pm 0,28$  ( $n= 70$ ), mientras que para las otras dos zonas conjuntamente fue de  $2,26 \pm 0,15$  ( $n=131$ ;  $t= 2,4$ ,  $p= 0,015$ ).

Hueneja por tanto es la zona de mayor tasa de parasitismo y donde el

número de huevos por nido es mayor. Estas diferencias entre áreas tan próximas en el mismo año y entre años consecutivos sugieren que el número de individuos que vuelven cada primavera es diferente, y que además su éxito parasitando en cada una de las zonas puede variar en función de alguna variable.

En Santa Fe se registró un promedio de 1,5 huevos de críalo por nido (Tabla 2), muy similar al ya citado de la literatura y significativamente menor al de la Hoya de Guadix ( $t= 3,1$ , g.l.= 241,  $p < 0,05$ ), al igual que ocurre con los datos de la literatura ( $t= 8,4$ , g.l.= 332,  $p < 0,05$ ).

Poner más huevos por nido es claramente ventajoso para el críalo en la Hoya de Guadix, ya que se encontró una correlación positiva entre el número de huevos puestos y el de huevos eclosionados ( $r= 0,80$ ,  $p < 0,0001$ ,  $n=125$ ) y también con el número de pollos que volaron por nido ( $r= 0,62$ ,  $p < 0,0001$ ,  $n= 125$ ).

#### Efecto del número de huevos de críalo por nido en el éxito reproductor de críalos y urracas

El número de huevos de críalo eclosionados y el de pollos de críalo volantes está positivamente correlacionado con el número de huevos puestos por nido (Ver apartado anterior). Sin embargo a partir de 4 huevos por nido disminuye el éxito de eclosión, el de pollos volantes y el éxito de cría, siendo significativamente menores que para 1 a 4 huevos por nido (Tabla 3;  $X^2= 12,04$ ,  $p < 0,001$ ;  $X^2= 34,02$ ,  $p < 0,001$ ;  $X^2= 38,80$ ,  $p < 0,001$ ; g.l.= 1, respectivamente). Esto es debido a que a partir de 4 huevos por nido el número de huevos que no eclosionan y la mortalidad de pollos son considerablemente mayores.

El número de huevos de críalo por nido también afecta al éxito reproductor de la urraca (Tabla 3). Existe una correlación negativa entre

Numero de huevos de crialo por nido	n	Huevos puestos	Huevos eclosionados (X ± ES)	Pollos volantones (X ± ES)	Exito de eclosión	Exito de cría	Exito reproductor
<u>Clamator glandarius</u>							
1	44	44	0,82 ± 0,06	0,82 ± 0,06	81,8	100	81,8
2	37	74	1,70 ± 0,10	1,57 ± 0,11	85,1	92,1	78,4
3	21	63	2,14 ± 0,17	1,90 ± 0,17	71,4	88,9	63,5
4	6	24	2,67 ± 0,49	2,33 ± 0,42	66,7	87,5	58,3
5	8	40	3,63 ± 0,53	2,25 ± 0,49	72,5	62,1	45,0
6	4	24	4,50 ± 1,50	1,75 ± 0,85	75,0	38,9	29,2
7-12	5	44	5,20 ± 0,97	3,60 ± 0,24	59,1	69,2	40,9
<u>Pica pica</u>							
1	39	233	1,69 ± 0,32	1,15 ± 0,25	28,3	68,2	19,3
2	34	185	0,94 ± 0,24	0,53 ± 0,19	17,3	56,3	9,7
3	17	92	0,35 ± 0,17	0,06 ± 0,06	6,5	16,7	1,1
4	6	33	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	00,0	00,0	00,0
5	7	39	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	00,0	00,0	00,0
6	3	17	0,33 ± 0,33	0,33 ± 0,33	5,9	100,0	5,9
7-12	2	10	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	00,0	00,0	00,0

Tabla 3: Exito reproductor de críalos y urracas en nidos parasitados, en relación con el número de huevos de crialo en el nido. n= número de nidos. Solo se han considerado nidos no experimentales y que no fueron abandonados ni depredados.

éstos y los huevos de urraca que eclosionan ( $r = -0,35$ ,  $p = 0,0002$ ,  $n = 108$ ) y los pollos que vuelan ( $r = -0,31$ ,  $p = 0,0012$ ,  $n = 108$ ).

Por lo tanto, el aumento en el número de huevos de crialo por nido en una zona de reciente simpatria lleva a un aumento en el éxito reproductor del parásito, y a una disminución en el éxito reproductor del hospedador.

## Número de hembras de críalo poniendo en el mismo nido

Años	Número de hembras poniendo en el mismo nido						n	X	ES
	1	2	3	4	5	6			
1982-83	19	5	1	-	-	-	25	1,28	0,11
1990	12	3	1	2	2	-	20	1,95	0,32
1991	26	11	1	-	-	-	38	1,34	0,09
1992	50	27	18	5	1	1	102	1,85	0,10
TOTAL	107	46	21	7	3	1	185	1,68	0,07

Tabla 4: Número de hembras de críalo poniendo en el mismo nido en cada uno de los años de estudio y para el total. n= número de nidos.

Se distinguieron huevos de más de una hembra en 78 nidos, un 42,16% del total de nidos parasitados (Tabla 4). Mountford y Ferguson-Lees (1961) y Arias de Reyna et al. (1982) también encontraron nidos con huevos de más de una hembra. Los últimos autores explicaron este hecho por (1) solapamiento de territorios entre hembras, (2) la falta de nidos en la fase de puesta de huevos, o (3) la escasez de nidos al final del período de cría. Las dos primeras hipótesis serían aplicables a estudios en los que el número de nidos con huevos de más de una hembra fuese pequeño (por ejemplo Arias de Reyna et al. 1982). Sin embargo los nidos con más de una hembra representan casi la mitad de los nidos parasitados en nuestra zona de estudio, como se ha visto antes. Si al final del período de cría hay menos nidos disponibles es de

suponer que tanto la tasa de parasitismo como el número de huevos por nido aumentarán con la fenología, y ya hemos visto que esto solo ocurrió significativamente en 1992. Por tanto, esta explicación podría ser válida para este año si el número de hembras también aumentara con la fenología. Sin embargo, no existieron diferencias en el número de hembras por nido en las distintas clases fenológicas (Kruskal-Wallis test  $H(6, 90) = 7,58$ ,  $p = 0,27$ ), y tampoco hubo diferencias para las frecuencias de nidos con huevos de una hembra o más de una hembra en las distintas clases fenológicas ( $\chi^2 = 6,9$ , g.l. = 6,  $p = 0,33$ ). Para que esta última comparación sea relevante hay que tomar por separado las tres zonas principales (Hueneja, Guadix y la Calahorra), pero aún así las proporciones de nidos con más de una hembra no varían con la fenología ( $\chi^2 = 8,5$ ,  $3,9$  y  $5,99$ , respectivamente;  $p > 0,20$ ).

Por lo tanto, la tercera hipótesis planteada para explicar la aparición de nidos con huevos de más de una hembra no parece válida tampoco, y deja abierta la posibilidad de que en nuestra área de estudio no existan territorios o al menos no estén tan definidos como en otras áreas. Esta característica puede ser más o menos típica de zonas de reciente simpatria y consecuencia de un elevado tamaño poblacional del parásito.

#### **Parasitismo en relación con la secuencia de puesta de la urraca**

Los críalos pusieron la mayoría de sus huevos durante el período de puesta de las urracas, en concreto el 71,34% ( $n=314$ ). 15 nidos fueron parasitados antes de que las urracas comenzasen a poner, con un total de 31 huevos (Tabla 5). En nidos multiparasitados los huevos segundo, tercero, y en adelante fueron puestos durante los últimos días del período de puesta de la urraca, y cuando la puesta estaba ya completa (Tabla 5).

De los 9 huevos de los que Arias de Reyna et al. (1982) conocían el

Numero de huevos ya puestos por la urraca	Primer huevo de crialo en el nido	20	30	40	50 y siguientes	TOTAL
0	15	(9)	(5)	(2)	-	15
1-3	29	7	5	3	1	45
4-7	28	21	13	4	7	73
Puesta	107	57	32	14	14	224
Puesta completa	27	21	9	8	10	75

Tabla 5: Momento de la puesta en la que los nidos fueron parasitados. "Puesta" incluye todos los huevos puestos por el críalo mientras las urracas estaban poniendo, es decir, los apartados "1-3" y "4-7" y aquellos de los que no se sabe con seguridad a cual de estos dos apartados pertenecen. Las cifras entre paréntesis lo están porque es posible que las urracas pusieran algún huevo que fue destruido por los críalos y posteriormente retirado del nido por las urracas. Por ello solo consideramos 15 huevos puestos antes de que las urracas iniciasen la puesta.

momento de la puesta, uno fue puesto antes de que el hospedador comenzara a poner y otro al día siguiente de que la puesta finalizara. En nuestro estudio un 23,89% de los huevos fue puesto cuando la urraca ya había finalizado, y con frecuencia 3, 4 o 5 días después del último huevo.

**Exito reproductor de críalo y urraca en función del momento en que se produjo el parasitismo en la secuencia de puesta de la urraca**

El momento de la secuencia de puesta en que se produjo el parasitismo influye en el éxito tanto del parásito como del hospedador (Tabla 6). De 15 nidos en los que los críalos pusieron antes que las urracas, 10 parejas desertaron. Los huevos de críalo puestos al comienzo del período de puesta (entre 1 y 3 huevos de urraca en el nido) no produjeron más pollos que aquellos puestos al final (entre el cuarto y el último huevo) ( $X^2 = 1,94$ ,  $p = 0,16$ ), aunque el éxito reproductor sí fue superior ( $X^2 = 4,16$ ,  $p = 0,04$ ). Los éxitos tanto de eclosión como reproductor fueron significativamente superiores para aquellos huevos puestos durante la puesta en comparación con aquellos

Número de huevos ya puestos por la urraca	Huevos puestos	Huevos eclosionados		Pollos volantes	
		n	%	n	%
<u>Clamator glandarius</u>					
0	9	1	0,1	1	0,1
1-3	19	18	94,7	18	94,7
4-7	31	25	80,6	22	71,0
Puesta	100	78	78,0	73	73,0
Puesta completa	37	19	51,4	17	45,9
<u>Pica pica</u>					
0	6	2	33,3	0	0
1-3	43	2	4,7	1	2,3
4-7	81	12	14,8	4	4,9
Puesta	254	31	12,2	16	6,3
Puesta completa	128	43	33,6	34	26,6

Tabla 6: Éxito reproductor de críalos y urracas en relación con el momento de la secuencia de puesta de la urraca en que se produjo el parasitismo. Solamente se consideran aquellos nidos que recibieron uno o más huevos parásitos solo en uno de los períodos establecidos. La secuencia de puesta se define como en la Tabla 5.

puestos una vez que la urraca había finalizado la puesta (Tabla 6;  $\chi^2 = 9,28$ ,  $p = 0,02$ , y  $\chi^2 = 8,77$ ,  $p = 0,003$ ). Estos datos indican claramente que poner lo antes posible dentro del período de puesta de la urraca es lo más beneficioso para el críalo, ya que no solo existen diferencias si consideramos huevos puestos ya muy tarde, sino que como ya se ha indicado las hay incluso en el éxito reproductor entre huevos puestos entre el primer y el tercer huevo de urraca y del cuarto al último.

Paralelamente, el éxito reproductor de la urraca aumenta cuanto más tarde pone el críalo (Tabla 6). El éxito de eclosión fue más bajo para nidos parasitados entre el primer y tercer huevo que para aquellos parasitados entre el cuarto y el último, aunque no significativamente ( $\chi^2 = 2,9$ ,  $p = 0,09$ ). Tampoco fueron significativas las diferencias en el éxito reproductor para

estos dos períodos; sin embargo tanto el éxito de eclosión como el éxito reproductor fueron significativamente mayores cuando el críalo puso sus huevos con la puesta completa que cuando los puso durante la puesta (Tabla 6;  $\chi^2=24,93$ ,  $p < 0,0001$ ,  $\chi^2=30,72$ ,  $p < 0,0001$ , respectivamente). En todos los nidos las pérdidas de huevos y de pollos son fuertes para la urraca, pero la diferencia entre el éxito de eclosión y el éxito reproductor es más pequeña en aquellos nidos parasitados una vez finalizada la puesta de la urraca (Tabla 6). En estos nidos el éxito de eclosión es bajo (33,6%), seguramente debido a los huevos rotos por el parásito al poner, pero el 79,1% de los huevos que eclosionan llegan a producir pollos volantones. Esto es debido a que en estos nidos los pollos de críalo pierden su ventaja a la hora de competir por el alimento, al eclosionar al mismo tiempo o unos días después que las urracas, y en estos casos normalmente sobreviven tanto el críalo como algunas urracas.

#### Respuestas de las urracas al parasitismo

El rechazo de huevos parásitos, arrojándolos fuera del nido, es la defensa más habitual de los hospedadores frente al parasitismo, y parece claro que la capacidad para reconocer huevos dentro de las aves ha evolucionado como respuesta a las presiones selectivas ejercidas por los parásitos de cría (Rothstein 1990). Las especies de hospedadores pueden ser consideradas como "rechazadoras" o "aceptadoras" de huevos extraños (Rothstein 1975a, b, 1990; Davies y Brooke 1989a). Las urracas son consideradas como "rechazadoras" (Alvarez et al. 1976) y las cornejas como "aceptadoras" (Yom-Tov 1976) de huevos no miméticos.

Soler (1990) aportó datos para las 5 especies de córvidos presentes en nuestra zona de estudio, y encontró que la única especie que rechazaba huevos era la urraca, mostrando una tasa de rechazo de huevos no miméticos del 78,3%,

valor más pequeño de lo que sería de esperar considerando que en otras áreas las urracas rechazan el 100% de los huevos no miméticos (Arias de Reyna y Hidalgo 1982). El rechazo tirando los huevos extraños del nido fue la única respuesta encontrada. Las urracas nunca tiraron uno de sus propios huevos. Con respecto a los huevos de críalo auténticos, las otras 4 especies de córvidos tampoco mostraron rechazo. En Santa Fe, las urracas presentaron una tasa de rechazo del 27,3%, similar a la registrada por Arias de Reyna et al. (1982) de un 25%. Teniendo en cuenta que las urracas rechazan huevos no miméticos, estas tasas de rechazo apoyan la idea de que el mimetismo es necesario para evitar el reconocimiento de los huevos (Payne 1977, Mason 1986).

En la Hoya de Guadix solo en 7 nidos ( 2,9%; n= 244 nidos parasitados para el total del período de estudio, Tabla 1) fueron expulsados del nido los huevos de críalo, representando una tasa de rechazo mucho más baja que la obtenida en la zona de antigua simpatria (Santa Fe,  $X^2= 13,48$ ,  $p= 0,0002$ ) y en el trabajo de Arias de Reyna et al (1982) ( $X^2= 8,25$ ,  $p= 0,0041$ ). Se han descrito otros mecanismos de defensa frente a huevos parásitos: (1) abandono del nido, (2) picar los huevos parásitos y (3) colocar material del nido sobre ellos enterrándolos y comenzar una nueva puesta (Davies y Brooke 1989a). Estas respuestas defensivas también han sido encontradas en la urraca en este estudio: el abandono de nidos ocurrió en 7 ocasiones, en 2 de ellas los huevos fueron puestos antes de que la urraca comenzase a poner. También se observaron huevos enterrados debajo de la taza del nido en 3 ocasiones, en las que los huevos habían sido puestos antes de que la urraca iniciase su puesta. En un total de 15 nidos en los que los críalos pusieron antes que las urracas, 4 fueron abandonados, 3 enterraron los huevos, dos parejas expulsaron el huevo del nido, otra lo picó y abandonó y en cinco casos lo aceptaron e incubaron con normalidad.

En el contexto de los sistemas parásito-hospedador se ha sugerido la

existencia de una carrera de armamentos entre ambos en el desarrollo de defensas y contradefensas, siendo el ejemplo más claro de esta carrera el rechazo de huevos en los hospedadores y la evolución de huevos miméticos en los parásitos (ver Capítulo I). La tasa de rechazo de huevos en el caso de la urraca es más pequeña en nuestra zona de estudio que en zonas de más antigua simpatria. El estudio de Soler y Møller (1990) comprobó experimentalmente que la tasa de rechazo en una población concreta de urracas depende del tiempo de simpatria de esa población con el críalo. En la Hoya de Guadix las urracas presentaban una tasa de expulsión intermedia entre la obtenida en una zona de simpatria antigua (Santa Fe) y otra donde no existe el parásito (Uppsala, Suecia). Por tanto, se puede decir que en la Hoya de Guadix las urracas se encuentran en la fase inicial de la carrera de armamentos con el críalo, que goza de una ventaja inicial.

#### Éxito reproductor del críalo

Un promedio de 1,52 pollos de críalo volaron en cada nido parasitado (Tabla 7). Las pérdidas fueron mayores en la eclosión, ya que eclosionaron el 74,4% de los huevos, mientras que el 81,97% de los pollos eclosionados llegaron a abandonar el nido.

Hay pocos datos acerca del éxito reproductor del críalo en otras zonas. Arias de Reyna et al. (1982) presentan información similar a la nuestra, pero con un éxito de eclosión más bajo (56,0% y 42,1% en dos años distintos) debido al rechazo de huevos por parte de la urraca.

El trabajo más reciente publicado con datos de éxito reproductor se ha realizado en una amplia zona próxima a Chimeneas (Granada) que los autores llaman Santa Fe (Zuñiga y Redondo 1992). En este trabajo se ofrecen datos muy similares a los obtenidos por nosotros en este estudio para la Hoya de Guadix.

	n	X	ES
Huevos eclosionados	144	1,95	0,13
Huevos no eclosionados	142	0,54	0,09
Pollos volantes	135	1,52	0,08
Pollos muertos	128	0,30	0,08
Exito de eclosión	313	74,44%	
Exito de cría	233	81,97%	
Exito reproductor	313	61,02%	

Tabla 7: Exito reproductor del críalo en nidos de urraca. n= número de nidos en la parte superior de la tabla, y de huevos o pollos en la parte inferior. En el éxito de eclosión, de cría, y reproductor solo se han considerado nidos en los que se conocía toda la información (n=125).

No existen diferencias significativas en la tasa de parasitismo (55,8% en Guadix, 60,7% en Santa Fe), número de huevos por nido (2,40 y 2,44 respectivamente), porcentaje de nidos con más de un huevo de críalo (61,4% y 62,6% respectivamente), número de pollos de críalo que vuelan por nido (1,52 y 1,34 respectivamente), o éxito reproductor (61,0% y 54,9% respectivamente). Varían significativamente tres parámetros: el número de nidos con más de un huevo de la misma hembra es mayor en Santa Fe (83,1%) que en Guadix (33,13%;  $X^2 = 54,7$ ,  $p < 0,0001$ ), mientras que el número de hembras por nido es mayor en Guadix (1,68) que en Santa Fe (1,45;  $t = 31,08$ ,  $p < 0,05$ ) y también lo es el porcentaje de nidos con huevos de más de una hembra (42,2% y 27,9% respectivamente;  $X^2 = 7,3$ ,  $p = 0,007$ ). Estos datos no pueden ser utilizados para discutir el efecto del tiempo de duración de simpatria (aunque los autores lo

hacen), ya que según nuestra información se trata de una zona recientemente colonizada por las urracas, y por tanto por los críalos.

Secuencia de puesta	Huevos	Huevos eclosionados		Pollos volantes	
		n	%	n	%
1	125	113	90,4	113	90,4
2	81	64	79,0	55	67,9
3	44	25	56,8	16	36,4
4	23	14	60,9	6	26,1
5	17	8	47,1	1	5,9
6	9	5	55,6	0	0
7	6	3	50,0	0	0
8-12	9	1	11,1	0	0

Tabla 8: Exito de los huevos de críalo en relación con su secuencia de puesta.

Si analizamos el éxito de los huevos de acuerdo con la secuencia de puesta (Tabla 8), se observa que hay una correlación negativa entre la secuencia de puesta y el éxito de eclosión y de cría de los huevos de críalo ( $R_s = -0,90$ ,  $p = 0,002$ , y  $R_s = -0,98$ ,  $p < 0,001$ , respectivamente;  $n=8$ ). A partir del sexto huevo no se produce ningún joven, como resultado de su muerte debido a la competencia con los pollos eclosionados antes.

#### Exito reproductor de la urraca

La tasa de depredación fue similar en los nidos parasitados y sin parasitar (22,01%,  $n = 209$  y 28,74%,  $n = 174$  respectivamente,  $X^2 = 2,29$ , g.l. = 1,  $p = 0,13$ ). En ninguno de los 3 años principales de estudio (1990-1992) hubo

diferencias en la tasa de predación entre nidos parasitados y no parasitados, pero si hubo diferencias entre años tanto para el total de nidos (30%, n= 50, 31,25%, n= 96 y 14%, n= 156, para 1990, 1991 y 1992 respectivamente;  $X^2= 12,24$ , g.l.= 2, p= 0,002) como para nidos parasitados y no parasitados considerados por separado (nidos parasitados  $X^2= 6,8$ , g.l.= 2, p= 0,03; nidos sin parasitar  $X^2= 6,8$ , g.l.= 2, p= 0.034). Estas diferencias entre años se deben al año 1992, que presentó una tasa de predación más baja. Por lo tanto la tasa de predación no parece verse afectada por el parasitismo del críalo.

El parasitismo influye de forma decisiva en las variables reproductoras de la urraca, ya que todas fueron significativamente diferentes entre nidos parasitados y no parasitados (Tabla 9). El éxito reproductor de la urraca en nidos parasitados fue muy bajo, consiguiendo criar jóvenes solo en el 22.56% de los 133 nidos considerados en la Tabla 9, produciendo 0,52 pollos por nido, muchos menos que en los nidos no parasitados (3,28, Tabla 9).

En los nidos parasitados el número de huevos eclosionados fue menor que en nidos no parasitados, pero el número de pollos que murieron también lo fue. Eclosionan pocos huevos debido a la destrucción de huevos por parte de los críalos adultos (ver arriba) o a falta de incubación en los últimos días, cuando ya han eclosionado los críalos, mientras que el número de pollos que murieron fue menor debido a que eclosionaron pocos huevos, y además, en la urraca la eclosión es asincrónica y se produce una reducción de pollada por competencia entre hermanos. Por lo tanto, el factor fundamental que afecta al éxito de cría en nidos parasitados es la reducción en el número de huevos que eclosionan. También hay que tener en cuenta que en los pocos nidos parasitados en los que vuelan urracas, estas pesan menos que los volantones procedentes de nidos sin parasitar (Soler y Soler 1991a), por lo que esto hace suponer un éxito aun menor para estos nidos debido a una menor esperanza de supervivencia

	Nidos parasitados			Nidos no parasitados		
	n	X	ES	n	X	ES
Huevos eclosionados	133	0,91	0,13	93	4,33	0,21 **
Huevos no eclosionados	124	4,40	0,17	90	2,44	0,21 **
Pollos volantones	133	0,52	0,10	95	3,28	0,17 **
Pollos muertos	120	0,39	0,07	78	0,94	0,14 **
Exito de eclosión	633	16,59%		513	62,96% **	
Exito de cría	105	61,90%		323	74,92% *	
Exito reproductor	633	10,27%		513	47,17% **	

Tabla 9: Exito reproductor de la urraca en nidos parasitados y no parasitados. n= número de nidos en la parte superior de la tabla, y de huevos o pollos en la parte inferior. En el éxito de eclosión, de cría y reproductor solo se han considerado aquellos nidos en los que se conocía toda la información (112 nidos parasitados y 77 nidos sin parasitar). \*=  $p < 0,05$ ; \*\*=  $p < 0,001$ .

en el futuro para estos pollos.

CAPITULO V. ORGANIZACION ESPACIAL Y TEMPORAL EN  
LOS NIDOS DE URRACA COMO DEFENSA FRENTE AL  
PARASITISMO DE CRIA

## INTRODUCCION

Muchas especies de aves mantienen territorios de cría de un tamaño variable que dan lugar a una distribución espacial uniforme de los nidos, mientras que muchas otras especies crían en colonias densas (Lack 1968). La organización social, y en especial el modelo de espaciado de los nidos dentro de un hábitat concreto, es uno de los factores que pueden influir en el éxito reproductor de las aves. Los modelos de dispersión espacial de los nidos pueden verse afectados por tres presiones de selección diferentes: disponibilidad de alimento, disponibilidad de lugares apropiados para anidar y depredación (Lack 1968, Krebs 1974). El parasitismo de cría puede, como un tipo especial de depredación, influir también en la densidad y distribución de los nidos en especies hospedadoras de parásitos de cría (Clark y Robertson 1979) y se ha sugerido que los hospedadores pueden evitar el parasitismo nidificando en agrupaciones densas (Freeman et al. 1990, Rothstein 1990). Los beneficios de una elevada densidad reproductora pueden venir de una defensa en grupo de los nidos, o en general una defensa más efectiva (Freeman et al. 1990), o de un efecto de dilución del parasitismo al ser el parásito incapaz de parasitar muchos nidos si estos están disponibles todos al mismo tiempo (Clark y Robertson 1979).

Las urracas (Pica pica) muestran una gran variabilidad en su organización espacial; son aves territoriales, pero la naturaleza de sus territorios es diferente entre poblaciones (Birkhead 1991). Las urracas del norte de Europa defienden territorios relativamente grandes (unas 5 ha), anidando normalmente en bajas densidades (Vines 1981, Baeyens 1981, Birkhead 1991), mientras que en Norteamérica defienden espacios muy pequeños alrededor del nido, anidando en agrupaciones muy densas con los nidos muy próximos entre sí (Reese y Kadlec 1985, Birkhead 1991, Dhindsa y Boag 1992). Los datos que se tienen de las

urracas del Sur de España y Norte de Africa apuntan que la densidad de cría es alta y que la distribución es agregada (Arias de Reyna et al. 1984), Birkhead 1991); este modelo es más parecido al de las urracas norteamericanas que al de las urracas del Norte de Europa. Las diferencias en la organización espacial y territorial de las urracas europeas pueden ser explicadas en base a factores ecológicos, como la disponibilidad de alimento y de lugares para nidificar (Birkhead 1991). Sin embargo, deberían de considerarse otros factores. Las poblaciones de urracas del Sur de Europa han estado expuestas al parasitismo por parte del críalo (Clamator glandarius) durante períodos de tiempo variables según las zonas, y hasta ahora no se conoce nada de la posible influencia de la organización social de las urracas en la tasa de parasitismo y viceversa.

Los objetivos de este trabajo son (a) describir la organización espacial y temporal de las urracas en distintas zonas de la Hoya de Guadix que registran diferentes tasas de parasitismo, y (b) comprobar dos predicciones de la hipótesis de que los hospedadores pueden beneficiarse criando en agrupaciones espaciales y temporales: (1) la tasa de parasitismo debería de ser menor en zonas de alta densidad y sincronía porque (i) la proximidad espacial permitiría una defensa más efectiva de los nidos y/o (ii) la sincronía incrementaría las posibilidades de evitar el parasitismo debido a que la mayoría de los nidos estarían disponibles al mismo tiempo, diluyendo así el efecto del parasitismo en la población. (2) Como consecuencia de una menor tasa de parasitismo las urracas deberían tener mayor éxito reproductor en las zonas de alta densidad.

## MATERIAL Y METODOS

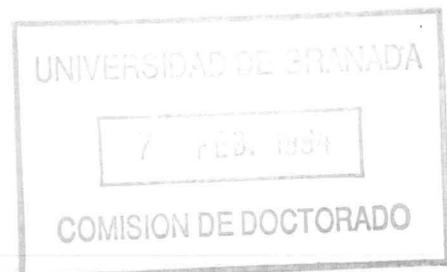
Se ha estudiado la relación entre densidad de cría y parasitismo en cinco de las zonas de la Hoya de Guadix: La Calahorra (3,01 km<sup>2</sup>), Fuente Alamo (0,82 km<sup>2</sup>), Ferreira (1,16 km<sup>2</sup>), Carretera (3,3 km<sup>2</sup>) y Hueneja (4,15 km<sup>2</sup>). La distancia entre las zonas de estudio varía entre 4 y 15 km.

El trabajo se realizó en las primaveras de 1992 y 1993, en las que se encontraron, en las 5 zonas de estudio, 131 y 157 nidos cada año, 87 y 88 de los cuales estaban parasitados (66,4% y 56,1%). Los nidos se controlaron tal y como se especifica en el capítulo III; su situación se anotó en planos obtenidos a partir de fotografías aéreas (1:8000) y a partir de ellos se calcularon para cada nido las distancias entre ese nido y el más cercano a él (distancia al vecino más próximo). La distancia al vecino más próximo, la densidad y la fecha media de puesta se han calculado utilizando solamente primeras puestas. Sobre las fotografías aéreas se estimó la densidad de árboles en cada una de las zonas de estudio, contando el número de árboles en 30 cuadrículas de 80x80 metros escogidas al azar. Durante el trabajo de campo, mientras se buscaban y controlaban los nidos se anotó cada vez que se veía un críalo, especificando si era atacado o perseguido por urracas y cuantas lo seguían. Se ha utilizado el número de críalos vistos por hora en cada zona como una estima de la abundancia de éstos. Este método es similar a los transectos lineales, que dan una estima relativa adecuada de la abundancia de aves (Järvinen y Väisänen 1975). Para calcular el éxito reproductor (tal y como se indica en el capítulo IV) de las urracas se han utilizado nidos control y no experimentales.

La sincronía de cría en cada zona se ha medido con la desviación estándar (SD) de la fecha media de puesta. Sin embargo, para cuantificar el grado de sincronía para cada nido se ha usado el número de vecinos temporales,

una variable que mide para cada nido el número de parejas de su zona que empiezan a poner 5 días antes o después de la fecha de inicio de puesta de ese nido (Westneat 1992). Esta variable no puede ser utilizada para medir la sincronía de cada zona, ya que su valor aumentará cuanto mayor sea el número de parejas de la zona, pero es adecuada para comprobar el efecto de la sincronía en la probabilidad de parasitismo, al dar una medida cuantitativa del número de nidos en cada zona que se encuentran en un estado reproductor (la puesta) similar, y así del número de nidos que el parásito encontrará disponibles al mismo tiempo.

Se ha realizado una regresión logística para analizar si la proximidad espacial y temporal a otros nidos tiene algún efecto en la probabilidad de que un nido sea parasitado. Este es un método adecuado para análisis en los que se utilizan una variable dependiente dicotómica y varias variables independientes continuas (Everitt 1992). Se halló un modelo logístico con el método de máxima probabilidad y todas las variables consideradas, y se calculó el valor de deviance (2xlog-likelihood) para ese modelo. Después se examinaron los efectos de omitir cada una de las variables en el modelo, calculando un nuevo modelo y su valor de 2xlog-likelihood. Aquellas variables cuya omisión no produjera cambios significativos en el valor de 2xlog-likelihood eran eliminadas del modelo. El modelo final fue identificado cuando la omisión de cualquier variable causara un incremento significativo en el valor de deviance.



## RESULTADOS

## Organización espacial y temporal de las urracas

La distancia al vecino más próximo varió entre las distintas zonas los dos años de estudio (Tabla 1; ANOVA  $F_{4, 101} = 7,4$ ,  $p < 0,001$  en 1992, y  $F_{4, 130} = 12,4$ ,  $p < 0,001$  en 1993). Un test a posteriori mostró que las diferencias no eran significativas entre La Calahorra, Fuente Alamo y Ferreira por un lado y Carretera y Hueneja por otro (test de Tukey,  $p > 0,05$  en los dos años de estudio). Por lo tanto se pueden considerar tres zonas de alta densidad (Tabla 1, más de 15 parejas/km<sup>2</sup>) y dos zonas de baja densidad (Tabla 1, menos de 10 parejas/km<sup>2</sup>), que difieren significativamente en las distancias entre nidos ( $141,9 \pm 11,7$  metros y  $300,7 \pm 41,1$  metros,  $t = 5,04$ , g.l. = 104,  $p < 0,001$ , en 1992;  $133,3 \pm 8,4$  metros y  $293,2 \pm 29,9$ ,  $t = 7,09$ , g.l. = 133,  $p < 0,001$ , en 1993).

La disponibilidad de lugares para anidar, medida como densidad de árboles, varió entre zonas ( $F_{4, 145} = 11,9$ ,  $p < 0,001$ ). Ferreira es la zona de más denso arbolado ( $29,9 \pm 2,87$  árboles por cuadrado,  $n = 30$ ) mientras que Fuente Alamo es la zona donde los árboles son más escasos ( $3,6 \pm 0,83$  árboles por cuadrado,  $n = 30$ ). Entre las otras tres zonas no hay diferencias significativas ( $14,2 \pm 2,08$ ,  $19,4 \pm 4,28$  y  $14,2 \pm 2,62$  árboles por cuadrado,  $n = 30$  para La Calahorra, Carretera y Hueneja respectivamente;  $F_{2, 87} = 0,9$ ,  $p = 0,40$ ).

La fecha media de puesta es significativamente diferente entre zonas en los dos años (Tabla 1,  $F_{4, 102} = 5,2$ ,  $p < 0,001$  en 1992, y  $F_{4, 88} = 3,5$ ,  $p = 0,01$  en 1993). Sin embargo, no hay diferencias en la fecha de puesta si consideramos por un lado las zonas de alta densidad y por otro las de baja densidad ( $27,9 \pm 0,9$  y  $27,1 \pm 2,2$  respectivamente,  $t = 0,4$ ,  $p = 0,69$ , g.l. = 105 en 1992;  $24,3 \pm 1,2$  y  $23,0 \pm 2,9$  respectivamente,  $t = 0,5$ ,  $p = 0,63$ , g.l. = 91 en 1993). A

pesar de ello la varianza de la fecha de puesta sí es diferente entre los dos tipos de zonas, siendo más baja en las zonas de alta densidad (SD= 7,7 y SD= 12,8 respectivamente, F= 2,75, p= 0,003 en 1992; SD= 9,9 y SD= 14,8 respectivamente, F= 2,25, p= 0,009 en 1993). Por lo tanto en las zonas de alta densidad las urracas realizan la puesta de forma más sincrónica que en las zonas de baja densidad.

	La Calahorra		Fuente Alamo		Ferreira		Carretera		Hueneja	
	1992	1993	1992	1993	1992	1993	1992	1993	1992	1993
Distancia media al nido más próximo	150,3±7,9 (n= 42)	133,3±5,8 (n= 54)	85,6±12,6 (n= 17)	127,1±18,9 (n= 17)	175,6±43,2 (n= 18)	136,9±24,4 (n= 30)	287,4±56,8 (n= 14)	285,5±43,0 (n= 22)	313,1±61,0 (n= 15)	307,3±33,0 (n= 12)
Densidad (nidos/km <sup>2</sup> )	15,3	19,6	20,7	20,7	23,3	25,9	5,5	7,6	4,3	3,1
Fecha media de puesta	31,2±1,1 (n= 44)	28,4±1,5 (n= 38)	23,3±1,5 (n= 14)	16,8±1,5 (n= 12)	22,3±0,9 (n= 15)	20,4±2,4 (n= 17)	23,8±3,7 (n= 17)	23,3±3,7 (n= 17)	30,4±2,2 (n= 17)	22,6±4,8 (n= 9)
Abundancia de críalos	0,2	0,7	0,4	0,8	0,9	1,1	0,6	0,3	0,3	0,4
Frecuencia de ataques (%)	12,0 (n= 25)	18,8 (n= 32)	5,0 (n= 20)	6,7 (n= 30)	5,0 (n= 20)	2,6 (n= 39)	7,5 (n= 40)	5,0 (n= 20)	6,6 (n= 15)	0,0 (n= 8)
Tasa de parasitismo (%)	56,6	27,9	61,1	55,6	80,9	72,7	65,0	69,2	84,2	85,7
Numero de huevos de críalo por nido	2,0±0,2 (n= 29)	1,9±0,2 (n= 23)	3,3±0,9 (n= 11)	1,6±0,3 (n= 10)	2,6±0,3 (n= 17)	2,8±0,3 (n= 24)	2,2±0,5 (n= 12)	2,1±0,3 (n= 16)	2,4±0,2 (n= 16)	2,5±0,6 (n= 11)

Tabla 1. Distancia media al nido más próximo, densidad, fecha media de puesta, abundancia de críalos, frecuencia de ataques, tasa de parasitismo y número medio de huevos de críalo por nido parasitado para cada una de los años y zonas de estudio.

### Defensa de los nidos frente a los críalos

La defensa de los nidos frente a los críalos es muy poco frecuente en el área de estudio. Se observaron urracas atacando o persiguiendo críalos solo de forma ocasional en la mayoría de las zonas de estudio, y solo con cierta

frecuencia en La Calahorra (Tabla 1). Aunque las diferencias no son significativas, los ataques ocurrieron más frecuentemente en las zonas de alta densidad que en las de baja densidad (8,2% y 5,7% en 1992; 9,3% y 3,7% en 1993;  $\chi^2 = 0,19$  y  $\chi^2 = 1,00$  respectivamente,  $p > 0,05$ ). Nueve de los 19 ataques registrados se produjeron en La Calahorra. No se observaron nunca más de dos urracas persiguiendo a un críalo al mismo tiempo, por lo que se puede concluir que la defensa de nidos en grupos no existe.

Las estimas de la abundancia de críalos en cada una de las zonas están relacionadas con la densidad de urracas (Tabla 1;  $r_s = 0,69$ ,  $p = 0,03$ ,  $n = 10$ ) pero no con la frecuencia de ataques (Tabla 1;  $r_s = -0,19$ ,  $p = 0,58$ ,  $n = 10$ ) ni con la tasa de parasitismo (Tabla 1;  $r_s = -0,05$ ,  $p = 0,89$ ,  $n = 10$ ). Por lo tanto, y contrariamente a lo establecido en la primera parte de la primera predicción, la proximidad espacial no produce una defensa del nido más efectiva.

#### Proximidad espacial y temporal y tasa de parasitismo

Las zonas de alta densidad son más sincrónicas (ver arriba). De acuerdo con la primera predicción, las zonas sincrónicas y de alta densidad tienen una tasa de parasitismo más baja que las zonas de baja densidad (63% y 74,4% respectivamente en 1992, 49,6% y 75% respectivamente en 1993) pero las diferencias son significativas sólo en el año 1993 ( $\chi^2 = 7,8$ ,  $p < 0,005$ ). La falta de significación en 1992 puede deberse a que ese año la tasa de parasitismo fue la mayor registrada en todos los años de estudio (Capítulo IV, Tabla 1). Dentro de las zonas de alta densidad Ferreira resultó una excepción, ya que presentó una tasa de parasitismo muy alta los dos años (Tabla 1), y este hecho podría también explicar la ausencia de resultados significativos en 1992.

Los datos sugieren una relación entre proximidad espacial y temporal a otros nidos y la probabilidad de ser parasitado. La fecha de puesta también puede influir en la tasa de parasitismo, ya que el número de nidos disponibles varía a lo largo de la temporada (Capítulo IV). Para comprobar si estas tres variables tienen efecto en la probabilidad de que un nido sea parasitado, se realizó una regresión logística para cada año por separado con la variable parasitado (si o no) como variable dependiente y tres variables independientes: fecha de puesta, número de vecinos temporales y distancia al nido más próximo.

1992	Todas las variables en el modelo				Modelo final	
	S	P	D	P	S	P
Fecha de puesta	-0,02	0,39	0,74	0,39		
Numero de vecinos temporales	-0,07	0,01	7,12	0,007	-0,07	0,01
Distancia al nido más próximo	1,00	0,02	20,67	0,000	0,94	0,02
1993	Todas las variables en el modelo				Modelo final	
	S	P	D	P	S	P
Fecha de puesta	0,003	0,89	0,02	0,88		
Numero de vecinos temporales	-0,12	0,02	5,7	0,02	-0,12	0,02
Distancia al nido más próximo	0,35	0,33	11,7	0,000	0,34	0,33

Tabla 2: Resultados del análisis de regresión lineal. Estimaciones de los parámetros de las pendientes (S) y su nivel de significación (P) de cada variable para los modelos inicial (considerando las tres variables) y final y los dos años de estudio. Las diferencias del valor de  $2 \times \log$ -likelihood entre modelos con y sin cada variable (D) y su nivel de significación (P) son también presentadas.

La regresión logística mostró que el número de vecinos temporales y la distancia al nido más próximo tienen un efecto sobre la probabilidad de un nido de ser parasitado. Un modelo logístico incorporando estas dos variables

describe los datos tan bien como un modelo con las tres variables consideradas (Tabla 2). Por lo tanto la fecha de puesta no tiene un efecto significativo en la tasa de parasitismo. Los resultados son los mismos para los dos años de estudio. La sincronía está inversamente relacionada con la probabilidad de parasitismo y la proximidad espacial lo está de forma directa (Tabla 2). Estos resultados apoyan claramente la segunda parte de la primera predicción.

El número de huevos de críalo por nido parasitado no varió entre zonas (Tabla 1,  $F_{4, 80} = 1,4$ ,  $p = 0,23$  en 1992;  $F_{4, 79} = 2,1$ ,  $p = 0,08$  en 1993). Una regresión múltiple con el número de huevos por nido parasitado como variable dependiente y la fecha de puesta, número de vecinos temporales y distancia al nido más próximo como variables independientes muestra que solo la fecha de puesta tiene un efecto positivo y significativo en el número de huevos de críalo ( $R = 0,33$ ,  $p = 0,005$ ,  $n = 116$ ). Por lo tanto, la proximidad espacial y temporal a otros nidos está relacionada con la probabilidad de ser parasitado pero no con el número de huevos recibidos.

#### Exito reproductor de la urraca

De acuerdo con la segunda predicción, las urracas tienen un mayor éxito reproductor en las zonas de alta calidad en los dos años, aunque las diferencias resultan significativas solo para 1993 (Tabla 3,  $X^2 = 1,67$ ,  $p = 0,19$  en 1992,  $X^2 = 4,86$ ,  $p = 0,03$  en 1993). La producción de volantones es por tanto superior en las zonas de alta densidad, siendo las diferencias significativas también solo en 1993 (Tabla 3,  $t = 2,1$ ,  $p = 0,04$ , g.l. = 115).

	Huevos de urraca	Exito reproductor	Volantones de urraca por nido
1992			
Zonas de alta densidad	354 (n= 59)	19,5%	1,2±0,21 (n= 65)
Zonas de baja densidad	144 (n= 26)	14,6%	0,8±0,31 (n= 27)
1993			
Zonas de alta densidad	426 (n= 72)	26,3%	1,5±0,22 (n= 91)
Zonas de baja densidad	106 (n= 20)	16,0%	0,6±0,26 (n= 29)

Tabla 3: Número de huevos urraca (n= número de nidos), éxito reproductor (porcentaje de los huevos puestos que producen pollos volantones) y número de volantones por nido (n= número de nidos) en zonas de alta y baja densidad los dos años de estudio. Para calcular el éxito reproductor se han usado solo aquellos nidos de los que se tenía toda la información.

## DISCUSION

### Organización espacial y temporal de las urracas

El modelo de dispersión de los nidos varía entre zonas dentro de nuestra área de estudio. Este resultado está en consonancia con la variabilidad encontrada en los distintos trabajos realizados anteriormente (Birkhead et al. 1986, Birkhead 1991). Las diferencias pueden deberse principalmente a razones ecológicas. El tipo de hábitat es un factor importante en la densidad de nidificación en las urracas, ya que las praderas y zonas de cultivo tienen en general poblaciones menos densas que las granjas y zonas de pastos (Birkhead et al. 1986). Algo parecido ocurre en nuestra área de estudio, en la que las zonas de alta densidad son principalmente vega y cultivos de regadío, mientras

que las de baja densidad son cultivos de secano y barbechos, por lo que se puede suponer que existan diferencias en calidad como zonas de alimentación. La abundancia de recursos alimenticios se ha comprobado que juega un papel importante en la biología reproductora de las urracas (Knight 1988), y el aporte de comida extra puede tener un efecto de agregación en la distribución de los nidos (Stone y Trost 1991, pero ver Dhindsa y Boag 1992). La disponibilidad de árboles para anidar no explica estas diferencias en el modelo de dispersión entre zonas, ya que Fuente Alamo es la zona con menos densidad de arbolado y no existen diferencias entre La Calahorra y las dos zonas de baja densidad.

#### Proximidad espacial y temporal y tasa de parasitismo

La primera predicción de la hipótesis planteada fue que las zonas más densas y sincrónicas deberían de sufrir una menor tasa de parasitismo (i) porque la proximidad espacial podría facilitar una defensa en grupo, o más eficaz en general, de los nidos, y/o (ii) porque la sincronía incrementaría las posibilidades de evitar el parasitismo debido a que hay muchos nidos disponibles al mismo tiempo. Los resultados apoyan esta predicción:

(i) La proximidad de otros nidos podría facilitar la defensa en grupos de los nidos (Clark y Robertson 1979, Freeman et al. 1990). En las zonas de mayor densidad los hospedadores podrían detectar más fácilmente la presencia del parásito y atacarlo en grupos. Sin embargo, las urracas no mostraron defensa en grupo en nuestra área de estudio, y además los ataques a los críalos eran muy poco comunes. Esto puede ser un efecto del tiempo de simpatria entre críalo y urraca. Guadix es un área recientemente colonizada por los críalos (Soler 1990, Soler y Møller 1990, pero ver Zuñiga y Redondo 1992) y se sabe que las respuestas de los hospedadores frente a los parásitos

varían entre poblaciones con diferente tiempo de exposición al parasitismo (Soler y Møller 1990), incluyendo la defensa de los nidos mediante ataques y persecuciones a los críalos (Briskie et al. 1992). Las urracas atacan a los críalos frecuentemente en áreas de antigua simpatria (Alvarez y Arias de Reyna 1974). Aunque la discriminación de las urracas contra los críalos sea baja en Guadix, existe tal discriminación, ya que se han observado ataques, y más a menudo en las zonas de alta densidad. Esto puede ser debido a que los críalos parecen más abundantes en las zonas de alta densidad de urracas o a que el tamaño de territorio de las urracas sea menor en estas zonas. En otros trabajos se puede ver que en las poblaciones menos densas las urracas tienden a tener territorios más grandes, con la excepción de las urracas norteamericanas (Birkhead et al. 1986). Si las urracas de las zonas de alta densidad tienen territorios más pequeños (mejores), se podría esperar que dejaran la proximidad de sus nidos menos tiempo, o que se alejaran menos, que las urracas de zonas de baja densidad con peores (más grandes) territorios. Por ello descubrir un críalo cerca del nido y atacarlo sería más fácil en las zonas densas; por otro lado, parasitar un nido es seguramente más sencillo si las urracas no están cerca de él.

(ii) Las hembras de críalo ponen sus huevos en días alternos en tres series de 3-6 huevos, con algunos días de intervalo entre cada serie (Payne 1977, Arias de Reyna et al. 1982). Ponen los huevos principalmente durante el período de puesta de la urraca, aunque en ocasiones también cuando la puesta esta terminada o incluso antes de que empiecen a poner (Capítulo IV). Poniendo muy sincrónicamente las urracas diluirían el efecto del parasitismo por medio de lo que Clark y Robertson (1979) llaman el "efecto abrumador" ("swamping effect"), porque habría más nidos disponibles para ser parasitados al mismo tiempo de lo que los críalos serían capaces de parasitar. Al mismo tiempo, cuanto mayor sea la asincronía en la puesta de las urracas, más posibilidades

tendrá una hembra de críalo de estar lista para poner un huevo en el momento adecuado en cada nido.

La sincronía puede ser un efecto de que las hembras pongan al mismo tiempo para conseguir un beneficio de esa sincronía, como menores tasas de predación o mayor éxito reproductor (Robertson 1973, Westneat 1992), o una menor tasa de parasitismo (Clark y Robertson 1979), y puede también ser la consecuencia de que la mayoría de las hembras pongan durante un período de tiempo más o menos corto en el que las condiciones para criar son buenas (Lack 1968, Westneat 1992). Como ya se ha apuntado en otras especies, los individuos en zonas más densas deben estar en mejores condiciones para comprobar en que período reproductor se encuentran sus vecinos debido a la proximidad espacial. Los resultados de este trabajo apoyan esta idea, ya que las zonas de alta densidad fueron más sincrónicas que las de baja densidad.

Las diferencias en la tasa de parasitismo entre zonas podrían tener otras explicaciones alternativas: (1) en primer lugar, otras respuestas del hospedador, como el rechazo de huevos, podrían diferir entre zonas. Sin embargo, datos de experimentos de introducción de huevos miméticos en nuestra área de estudio muestran que no existen diferencias entre zonas (Soler et al., datos sin publicar). (2) En segundo lugar, el número de hembras poniendo en cada zona podría ser diferente. Las estimas de abundancia de los críalos no apoyan esta idea, ya que parece haber más críalos en las zonas de alta densidad (Tabla 1), contrariamente a lo que sería de esperar. Esto, sin embargo, puede dar una explicación a las elevadas tasas de parasitismo registradas en Ferreira, el lugar donde los críalos fueron más abundantes los dos años. Si el número de hembras de críalo en una zona es lo bastante grande, podrían invalidar el efecto "abrumador" de la sincronía, dando lugar a una tasa de parasitismo elevada. Esto sugiere que la relación entre densidad de críalos y de urracas es importante para determinar la tasa de parasitismo en

una zona concreta.

Los resultados también están de acuerdo con la segunda predicción de la hipótesis. El éxito reproductor y la producción de volantones son mayores en las zonas de alta densidad. Esto puede ser un factor importante para explicar las diferencias en los modelos de dispersión espacial de las urracas del Norte y Sur de Europa. Debido a la ventaja que suponen la densidad y la sincronía, sería de esperar que las urracas anidaran cada vez más cerca y más sincronicamente en zonas de simpatria con los críalos. Sin embargo, la densidad de nidificación debe estar a su vez limitada por otros factores ecológicos, como la disponibilidad de alimento. En las zonas de baja densidad la densidad parece estar limitada por la calidad de los territorios y/o la abundancia de alimento, y el bajo éxito reproductor debido al parasitismo podría llevar a una disminución progresiva de la densidad de la población. Las urracas podrían anidar en altas densidades solamente en zonas ricas en comida y lugares de nidificación, pero entonces deberían de enfrentarse a otros riesgos potenciales como la competición por el alimento, o la probabilidad de cópulas extramatrimoniales.

CAPITULO VI. ALIMENTACION OFRECIDA POR LAS  
URRACAS (Pica pica) A SUS POLLOS Y A LOS  
PARASITOS. MECANISMOS QUE DETERMINAN SU  
DISTRIBUCION.

## INTRODUCCION

Los pollos de especies nidícolas, incluyendo aquellas hospedadoras de aves parásitas, eclosionan en un estado de desarrollo que solo les permite pedir alimento y necesitan un tiempo variable de estancia en el nido y cuidados parentales para alcanzar el grado de desarrollo que les permita valerse por sí mismos. Por lo tanto la alimentación de los pollos, principal cuidado parental durante la estancia en el nido, es uno de los problemas básicos para las aves durante la crianza de su descendencia (Hussell 1991). El desarrollo de los pollos en el nido requiere más energía de la que necesita el mantenimiento de los adultos (Ricklefs 1968). El hecho de estar criando a los pollos implica una gran actividad de búsqueda de presas por parte de los adultos, hasta el punto de que el éxito reproductor va a depender de la cantidad de alimento disponible (Drent y Daan 1980, Martin 1987) y de la habilidad de los adultos para proveer de alimento a los pollos (Nur 1984).

La búsqueda de alimento por parte de las aves está marcada por la constante toma de decisiones entre diversas opciones. Tienen que seleccionar entre hábitats, entre zonas dentro de un hábitat y también tienen que seleccionar las presas a capturar entre las disponibles (Stephens y Krebs 1986). La selección de presa sigue un modelo que tiende a maximizar a largo plazo la proporción de energía neta ingerida, y este modelo, se basa en las 4 variables que caracterizan cada tipo de presa: (1) tiempo necesario para su manipulación, (2) energía neta que proporciona, (3) proporción con que se encuentra ese tipo de presa y (4) probabilidad con que esa presa será atacada. (Schoener 1971, Charnov 1976).

La alimentación de los pollos incluye tanto el aporte de la comida necesaria y adecuada como su reparto entre los ocupantes del nido (Hussell 1991). Pocos estudios han analizado el comportamiento parental de los

hospedadores, a pesar de que tiene un efecto importante y cuantificable sobre los parásitos (Mason 1986). Por ejemplo, Gill (1982) encontró que la crianza de un joven parásito de Crysococcyx lucidus requería menos esfuerzo parental para su hospedador, Gerygone igata, en términos de número de visitas para cebar, que criar una pollada de varios pollos propios. Brooke y Davies (1989) encontraron que los carriceros comunes Acrocephalus scirpaceus alimentan a los pollos del cuco Cuculus canorus y a sus propias polladas con una dieta y tasas de ceba similares. En estas dos especies de cuco los pollos cuando eclosionan matan a los huevos o pollos del hospedador y se quedan solos en el nido. El reparto de las cebas es de especial importancia en sistemas parásito-hospedador en los casos en que los pollos parásitos comparten nido con los del hospedador; de este tipo de sistemas solo hay información de una especie (Mason 1986), limitada a la calidad de la dieta con que diferentes hospedadores alimentaban pollos de Molothrus bonariensis.

En este trabajo vamos a usar al críalo (Clamator glandarius) y la urraca (Pica pica), un sistema en el que los pollos parásitos comparten nido con los del hospedador durante un período de tiempo variable, normalmente corto, ya que los parásitos por regla general eclosionan unos días antes que los pollos de hospedador, lo que provoca una desigual competencia por el alimento que lleva a los pollos de urraca a la muerte (Cramp 1985, Soler y Soler 1991a).

La hipótesis del estímulo supernormal o superestímulo (Dawkins y Krebs 1979) sugiere que los pollos de cuco representan para los hospedadores un superestímulo que asegura que son alimentados preferencialmente. Si el pollo de críalo actúa como superestímulo para sus padres adoptivos podríamos esperar que la cantidad de comida aportada a nidos parasitados fuese mayor que la aportada a nidos sin parasitar. Alternativamente, se propone otra hipótesis en este trabajo, la hipótesis de la superadaptación, que sugiere que el pollo parásito obtiene más comida porque reúne una serie de adaptaciones que lo

hacen muy efectivo solicitando y consiguiendo cuidados parentales. Las más importantes de estas adaptaciones son: (a) mayor tamaño, en virtud de la ventaja que proporciona eclosionar unos días antes, (b) una cavidad bucal con unas llamativas papilas en el paladar y (c) una intensidad de petición mayor que la de las urracas (Soler et al., en preparación). Estas tres adaptaciones y quizás alguna otra, como el rápido desarrollo (Soler y Soler 1991a) y un mayor nivel de actividad que las urracas (Soler et al., en preparación), operando todas juntas constituyen lo que aquí se llama superadaptación. La hipótesis predice que la desaparición de alguna de las adaptaciones individuales producirá una disminución en la efectividad del pollo de críalo recibiendo cuidados parentales.

Los objetivos de este trabajo son: (1) estudiar la dieta dada por las urracas a sus pollos en nidos sin parasitar según la edad de los pollos y la fenología, comparándola con la disponibilidad de presas en el medio, lo que permitirá analizar la selección de presa de las urracas adultas, (2) comprobar si las urracas ceban con una dieta similar a sus pollos y a los de críalo, y si los parásitos reciben una cantidad de alimento mayor que los pollos de hospedador, y, (3) analizar experimentalmente el efecto en el reparto de las cebas por parte de las urracas adultas de dos de las adaptaciones citadas anteriormente, el tamaño del pollo y el color y diseño de la cavidad bucal.

## METODOS

El trabajo de campo se llevó a cabo en la Hoya de Guadix (Granada, Sureste de España), en concreto en Fuente Alamo y La Calahorra, zonas con cultivos de regadío de cereales y parcelas con almendros (Prunus dulcis). Las muestras se tomaron entre 1989 y 1992.

### Obtención de las muestras de alimentación

El método utilizado para conseguir las muestras de alimentación de los pollos fue el del collar (Kluijver 1933, ver Capítulo III). Los pollos de críalo y de urraca tienen una capacidad similar de almacenar alimento cuando tienen colocados los collares. Sin embargo, el esófago de las urracas es relativamente largo, mientras que el de los críalos es más ancho (observación personal). Se colocaron collares a todos los pollos en 28 nidos sin parasitar, en 10 nidos naturalmente parasitados y en 16 nidos parasitados experimentalmente por nosotros introduciendo un pollo de críalo. En los dos tipos de nidos parasitados había un solo pollo de críalo y varios de urraca.

### Tratamiento de los resultados

El trabajo presenta tres apartados diferentes que se corresponden con los tres objetivos ya citados, cuyos resultados se han elaborado de la siguiente forma:

(1) Para analizar la dieta en nidos sin parasitar se han empleado 4 índices: porcentaje de frecuencia (%F), porcentaje de presencia (%P), porcentaje de biomasa (%B) y el índice global de importancia relativa (IG). %P y %F permiten caracterizar adecuadamente el régimen alimenticio de una especie, al expresar la frecuencia relativa y la regularidad con que es consumido un elemento. El %B es el más importante de los tres, ya que indica la biomasa que aporta cada elemento individualmente. Sin embargo, al ser el IG un índice que relaciona los tres anteriores, es un indicador objetivo de la importancia de cada tipo de presa. Se define como:  $IG = (\%F + \%B) * FA$ , siendo FA la frecuencia de aparición de cada taxón en tanto por uno (McEachran et al 1976).

Se han considerado 4 clases de edad: desde 1 hasta 5 días (E1), de 6 a 10 (E2), de 11 a 15 (E3) y de 16 a 20 (E4). También se ha dividido el período de recogida de datos, desde el 15 de Mayo al 15 de Julio, en 4 clases fenológicas de 15 días (F1, F2, F3, y F4). En cada una de ellas se realizó un muestreo de disponibilidad de artrópodos. De E1 sólo hay datos de las dos primeras fenologías ya que en las dos últimas no había nidos con pollos entre 1 y 5 días; por el mismo motivo de E3 y E4 no hay datos correspondientes a F1. Debido a que existen diferencias significativas entre edades y entre fenologías considerándolas por separado, el análisis de la variación según edades se realizará usando clases mixtas de edad y fenología dentro de cada edad. En las comparaciones se utilizaron los principales tipos de presa (según sus valores de IG) y el resto se agrupó bajo el término "Otros". Para estudiar la disponibilidad de artrópodos se han utilizado baterías de trampas de caída, constituidas por 3 filas de 3 trampas equidistantes 2 metros entre sí, de manera que el conjunto forma un cuadrado. Seis trampas se llenaron en un tercio de su capacidad con agua y 3 con líquido atrayente (1 litro de cerveza, 25 ml de ácido láctico, 25 ml de ácido acético y 10 ml de formol; González 1987). Cinco de ellas (3 de las que contenían agua y 2 de las que contenían líquido atrayente) se cubrieron con piedras. De esta forma se muestrearon los dos hábitats más frecuentados por las urracas para buscar el alimento: el borde de una parcela de cebada y una llanura pedregosa con Artemisa borrelieri y gramíneas silvestres. El sistema de trampas se instaló 4 veces, coincidiendo con las 4 clases fenológicas consideradas. Las trampas se recolectaban a las 48 horas. Se recogieron un total de 877 presas.

A pesar del carácter selectivo de estas trampas hacia grupos concretos, a veces no propios de la entomofauna del suelo (por ejemplo dípteros), y de que ciertos taxones que sí son abundantes en el suelo como ácaros y miriápodos no lo eran tanto en las trampas, se ha comprobado que éste es un método

adecuado para estudiar la entomofauna del suelo (González 1987).

(2) Para analizar la dieta en nidos parasitados y comprobar si existían diferencias entre la dieta de los pollos de críalo y los de urraca, se ha utilizado cada nido como una observación independiente. Se calculó: (a) el número total de presas llevadas al nido, (b) el porcentaje correspondiente a cada tipo y (c) como estos porcentajes fueron distribuidos entre los pollos y el porcentaje medio de cada tipo de presa para cada especie (críalo/urraca) en cada nido. Las dos últimas variables fueron usadas para comprobar si el número de distintos tipos de presas aportadas por los adultos a los pollos de críalo y urraca eran significativamente diferentes usando el test para muestras apareadas de Wilcoxon. Para comparar la frecuencia de cada tipo de presa considerada en la dieta de los pollos de críalo y urraca se utilizó un test de Chi cuadrado. En estas comparaciones se usaron los principales tipos de presa (en número y biomasa) agrupando los grupos menos importantes bajo el término "Otros". Para cuantificar la comida recibida por cada pollo se han utilizado las muestras usadas para el análisis de la dieta, tanto en nidos parasitados como sin parasitar, más 7 recogidas en nidos naturalmente parasitados que contenían solamente un pollo de críalo. Los pollos en los nidos parasitados tenían entre 5 y 15 días de edad. En un análisis previo se consideraron dos clases de edad (5-10 y 11-15 días), y no se obtuvieron diferencias significativas, por lo que se han empleado todos los datos mezclados.

La cantidad media de alimento recibida por los pollos de urraca fue calculada sin tener en cuenta los pollos que no fueron alimentados. En los nidos experimentalmente parasitados se colocó un pollo de críalo en un nido originalmente sin parasitar. El críalo era aproximadamente 3 días mayor que la urraca mayor en el nido ( $3,24 \pm 1,18$ ,  $n= 17$ ). En los nidos naturalmente parasitados que contenían urracas y un críalo, la diferencia de edad era menor

( $0,38 \pm 0,71$ ,  $n = 8$ ) pero no significativamente diferente (U de Mann-Whitney = 44,  $p = 0,16$ ).

(3) Para comprobar la importancia del tamaño del pollo de críalo se parasitaron experimentalmente 10 nidos más con un pollo de críalo que era aproximadamente 7 días más joven que la urraca mayor en el nido y se obtuvieron muestras alimenticias. Cada nido fue probado una sola vez. Para comprobar el papel de las papilas y el color de la cavidad bucal se realizó otro experimento. Se utilizaron los mismos nidos de urraca sin parasitar dos días consecutivos, a la misma hora y durante el mismo tiempo. Uno de los dos días, escogido al azar, se introdujo un pollo de críalo cuya cavidad bucal se había pintado de rojo, de forma que las papilas quedaran enmascaradas y simulara el color de la cavidad bucal de las urracas. El otro día se usó el mismo pollo sin pintar su cavidad bucal. La manipulación se realizó justo antes de dejar el pollo en el nido utilizando un colorante alimenticio no tóxico. Los ensayos en los que las urracas no cebaron a ningún pollo se eliminaron de los análisis. En total realizamos 15 ensayos válidos. Además de ello, y para detectar algún posible efecto del colorante se realizó un control en el que se introdujo un pollo de urraca, tomado de otro nido, en un nido sin parasitar, pintando su cavidad bucal un día si y otro no, al igual que en el experimento. En el control se llevaron a cabo 8 experiencias.

## RESULTADOS

## 1. Alimentación de los pollos de urraca en nidos sin parasitar

## Disponibilidad

Grupos taxonómicos. En los 4 muestreos realizados (uno en cada fenología considerada, ver Material y Métodos), los grupos más abundantes fueron himenópteros, coleópteros y dípteros (Tabla 1). Los artrópodos capturados en los 4 muestreos se pueden considerar provenientes de la misma población ( $\chi^2$  de Friedman= 6,45,  $P > 0,05$ ), es decir, que no se produjeron cambios

---

	F1	F2	F3	F4	TOTAL
ARANEIDOS	0,9	0,7	0,0	1,7	1,0
ORTOPTEROS	0,0	0,0	0,0	0,3	0,1
DIPTEROS	0,9	16,8	72,7	5,5	19,6
LEPIDOPTEROS	0,0	0,0	0,0	0,6	0,2
HIMENOPTEROS	56,8	33,5	13,7	54,2	39,6
COLEOPTEROS	37,0	11,2	10,8	17,7	16,8
LARVAS	3,4	2,0	0,0	3,8	2,6
OTROS	0,9	35,8	2,8	16,2	20,1

---

Tabla 1: Porcentaje de frecuencia (%F) correspondiente a la disponibilidad de los principales grupos de presas en cada uno de los períodos de tiempo considerados y para el total. F1= del 15 al 31 de Mayo, F2= del 1 al 15 de Junio, F3= del 16 al 30 de Junio y F4= del 1 al 15 de Julio.

---

significativos en el orden de importancia de las presas animales disponibles durante el período de estudio.

Tamaño de presa. Las presas disponibles presentaron un tamaño medio de  $7,7 \pm 0,3$  mm. Debido al predominio de himenópteros y dípteros, casi el 50% de las presas no sobrepasaban los 5 mm. Los dípteros fueron el grupo de menor tamaño ( $3,8 \pm 0,1$ ), seguidos de himenópteros ( $4,8 \pm 0,2$ ), araneidos ( $5,4 \pm 1,3$ ) y larvas ( $9,1 \pm 1,4$ ), siendo los coleópteros los mayores ( $11,9 \pm 0,6$ ).

### Dieta

Análisis Global y Fracción Vegetal. El 88,3% (n= 1244) de las presas dadas por las urracas a sus pollos eran de origen animal y representaron el 88,9% del total de la biomasa. Presas de origen vegetal aparecieron en el 27,7% de las muestras. La fracción animal fue considerablemente más importante que la vegetal (IG= 167,9 y 6,3 respectivamente).

La fracción vegetal estuvo constituida casi exclusivamente por granos de cebada (97,9% de los elementos vegetales); excluyendo éstos sólo se encontraron tres fragmentos de fruta, seguramente restos de consumo humano.

Los pollos más pequeños (E1) nunca fueron alimentados con cebada. En la clase de edad 2 la cebada apareció en las fenologías F2 (IG= 4,38) y F4 (IG= 18,04), aumentando significativamente conforme avanzaba la estación reproductora ( $G= 23,2$ ,  $p < 0,05$ , g.l.= 3). En los pollos de E3 la importancia de la cebada aumentó también de F2 (IG= 3,51) a F3 (IG= 22,57;  $G= 9,2$ ,  $p < 0,05$ , g.l.= 1) para después, de F3 a F4 (IG= 11,29) no cambiar significativamente ( $G= 0,7$ ,  $p > 0,05$ , g.l.= 1). Por último en la clase de edad 4 la cebada siguió la misma tendencia que en E3, aumentó de F2 (IG= 12,78) a F3 (IG= 30,4) y disminuyó de F3 a F4 (IG= 5,29), en ambos casos de forma significativa ( $G= 6,45$  y  $9,65$  respectivamente,  $p < 0,05$ , g.l.=1).

En general, la importancia de la fracción vegetal en la dieta de los pollos aumentó significativamente con la edad de éstos ( $r$  de Spearman= 0,67;

P= 0,02; n= 12).

Fracción Animal. La dieta de origen animal estaba constituida mayoritariamente por artrópodos. Sólo aparecieron unos pocos grupos de invertebrados no artrópodos y vertebrados, éstos últimos eran todos reptiles

	N	%F	%P	%B	IG
ARANEIDOS	118	9,5	33,5	4,0	4,5
ORTOPTEROS	106	8,5	36,8	10,6	7,0
DIPTEROS	48	3,9	15,5	2,2	0,9
LEPIDOPTEROS	53	4,3	18,1	7,9	2,2
HIMENOPTEROS	97	7,8	25,8	4,2	4,5
COLEOPTEROS	356	28,6	63,9	30,6	37,8
LARVAS-PUPAS	216	17,4	42,6	20,7	16,2
OTROS	105	8,4	31,0	8,7	5,3
VEGETAL	145	11,7	27,7	11,1	6,3

Tabla 2: Dieta de los pollos de urraca durante el período de desarrollo en el nido. N= número de presas, %F= porcentaje de frecuencia, %P= porcentaje de presencia, %B= porcentaje de biomasa, IG= Índice Global de Importancia Relativa.

(lacértidos). Las presas más utilizadas para cebar a los pollos fueron, por orden de importancia: coleópteros, larvas-pupas, ortópteros, araneidos, himenópteros, lepidópteros y dípteros (Tabla 2). Los valores relativamente bajos del IG (este índice puede llegar a un máximo de IG= 200) que se pueden observar en el Tabla 2 indican que no existen unos componentes claramente dominantes en la dieta, aunque se pone de manifiesto que las presas más importantes eran coleópteros y larvas.

Dentro de los coleópteros, la familia que presentó un mayor IG fueron

los rutélidos (representada por una sola especie, Anisoplia floricola) debido a sus altos valores de %F y %P (Apéndice 1). La importancia de las larvas se debe sobre todo a su gran aportación de biomasa. Del resto de las presas destacaron ortópteros (tetigónidos y acrídidos, de los que el 63% eran ninfas) por el elevado %B que suponían y los araneidos e himenópteros (formícidos) porque ambos, aunque representaron un porcentaje pequeño de la biomasa eran capturados con regularidad (Apéndice 1).

Variación de la dieta. El resultado del test de independencia en una tabla trifactorial nos indica que hemos de estudiar este apartado usando clases mixtas de edad y fenología, ya que la dieta no es independiente de la fenología ( $G= 327,0$ ; g.l.= 21;  $p < 0,05$ ), ni de la edad de los pollos ( $G= 147,0$ ; g.l.= 21;  $p < 0,05$ ) y la interacción entre edad, fenología y dieta es estadísticamente significativa ( $G= 1578,9$ ; g.l.= 114;  $p < 0,05$ ). Así, en la primera clase de edad (E1), los dos componentes mayoritarios eran los coleópteros (rutélidos y cetónidos) y los ortópteros. Existieron diferencias significativas entre las dos fenologías estudiadas (Figura 1;  $G= 48,54$ ,  $p= 0,05$ , g.l.= 7) debido a que en la primera predominaron coleópteros y ortópteros, y en la segunda himenópteros, larvas y "Otros" (lacértidos). En E2 predominaban larvas y coleópteros (rutélidos), tanto en el total como en F1 y F2. Las diferencias entre fenologías resultaron estadísticamente significativas ( $G= 234,4$ ,  $p < 0,05$ , g.l.= 21) debido al aumento de araneidos y ortópteros conforme avanzaba el período de estudio, y a la aparición de forma irregular de otros grupos como dípteros y lepidópteros (Figura 1). En E3 destacaron coleópteros seguidos de ortópteros y larvas. Las diferencias entre fenologías eran significativas ( $G= 55,11$ ,  $p < 0,05$ , g.l.= 14), ya que larvas, ortópteros y araneidos aumentaron su importancia conforme avanzaba la estación reproductora (Figura 1). En E4 capturaron fundamentalmente larvas y coleópteros, y con menor importancia presas del grupo "Otros". Las diferencias

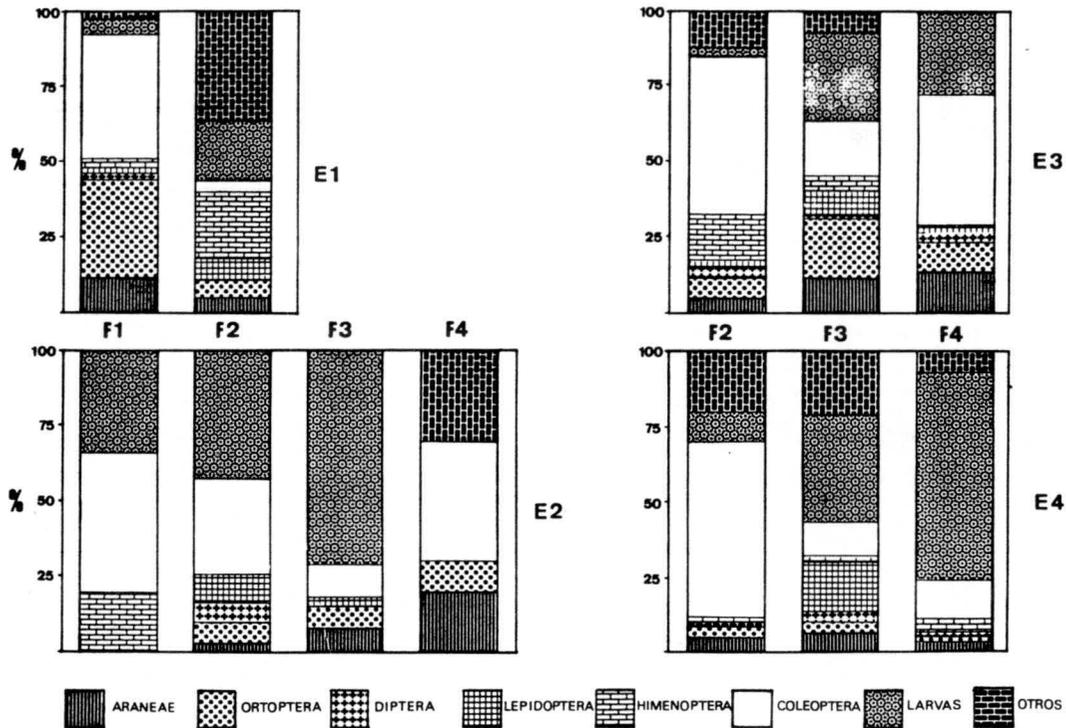


Figura 1: Porcentaje del valor de IG para cada uno de los grupos principales de presas. E1= Pollos entre 1 y 5 días de edad, E2= entre 6 y 10 días, E3= entre 11 y 15, E4= entre 16 y 20 días. F1= Del 15 al 31 de Mayo, F2= del 1 al 15 de Junio, F3= del 16 al 30 de Junio y F4= del 1 al 15 de Julio.

entre fenologías también resultaron estadísticamente significativas ( $G=103,66$ ,  $p < 0,05$ , g.l.= 14), destacando el aumento de la importancia de las larvas en las sucesivas fenologías (Figura 1).

Tamaño de presa. Para analizar el tamaño de presa, de la misma forma que en apartado anterior, hemos usado clases mixtas de edad y fenología. Sólo se han utilizado los componentes animales, puesto que el tamaño de los granos de cebada es muy uniforme. El tamaño medio obtenido en 1989 fue de 12,24 mm (SE= 0,28;  $n= 796$ ). El valor máximo fue de 57 mm y correspondió a un ejemplar de lacértido, que fue dado íntegro a un pollo de edad 3. La mayor parte de las presas (68%) tenían un tamaño comprendido entre 5,1 y 15 mm. Dentro de estos

límites se encontraban las dimensiones de coleópteros (rutélidos, carábidos), araneidos y formícidos.

En la Tabla 3 se recogen los tamaños medios de presa para cada clase

	E1	E2	E3	E4	TOTAL
F1	8,4 ± 0,64 N=46	9,8 ± 1,41 N=5			8,5 ± 0,59 N=51
F2	11,4 ± 2,02 N=14	12,2 ± 1,29 N=8	11,5 ± 0,45 N=263	12,1 ± 1,27 N=55	11,6 ± 0,41 N=340
F3		13,3 ± 0,92 N=66	12,7 ± 0,96 N=88	17,1 ± 1,07 N=80	14,4 ± 0,59 N=234
F4		18,6 ± 4,03 N=12	11,9 ± 0,70 N=116	9,2 ± 0,39 N=42	11,7 ± 0,58 N=171
TOTAL	9,1 ± 0,69 N=60	13,7 ± 0,87 N=91	11,8 ± 0,35 N=467	13,7 ± 0,67 N=178	N=796

Tabla 3: Tamaño medio de presa ( $\bar{x} \pm SE$ ) para cada clase mixta Edad-Fenología y para el total.

mixta de edad y fenología, así como para los totales. En E1 y E2 la fenología no afectó significativamente ( $F= 1,87$  y  $1,91$ ; g.l.= 59 y g.l.= 3, 87 respectivamente;  $p > 0,05$ ). Tampoco hubo diferencias significativas entre fenologías en E3 ( $F= 0,9$ ; g.l.= 2, 464;  $p > 0,05$ ), mientras que en E4 el tamaño de presa varió con la fenología ( $F= 13,89$ ; g.l.= 2, 175;  $p < 0,05$ ), aunque aumentó de F2 a F3 ( $t= 3$ ; g.l.= 134;  $p < 0,05$ ), mientras disminuyó de F3 a F4 ( $t= 5,3$ ; g.l.= 122;  $p < 0,05$ ).

Si analizamos la tendencia de cambio con la edad dentro de cada clase fenológica vemos que se produjeron cambios significativos en F3, donde hubo un aumento ( $F= 5,9$ ; g.l.= 2, 231;  $p < 0,05$ ), y en F4, en la que se produjo una disminución ( $F= 7,9$ ; g.l.= 2, 168;  $p < 0,05$ ). Por tanto, no se observa una

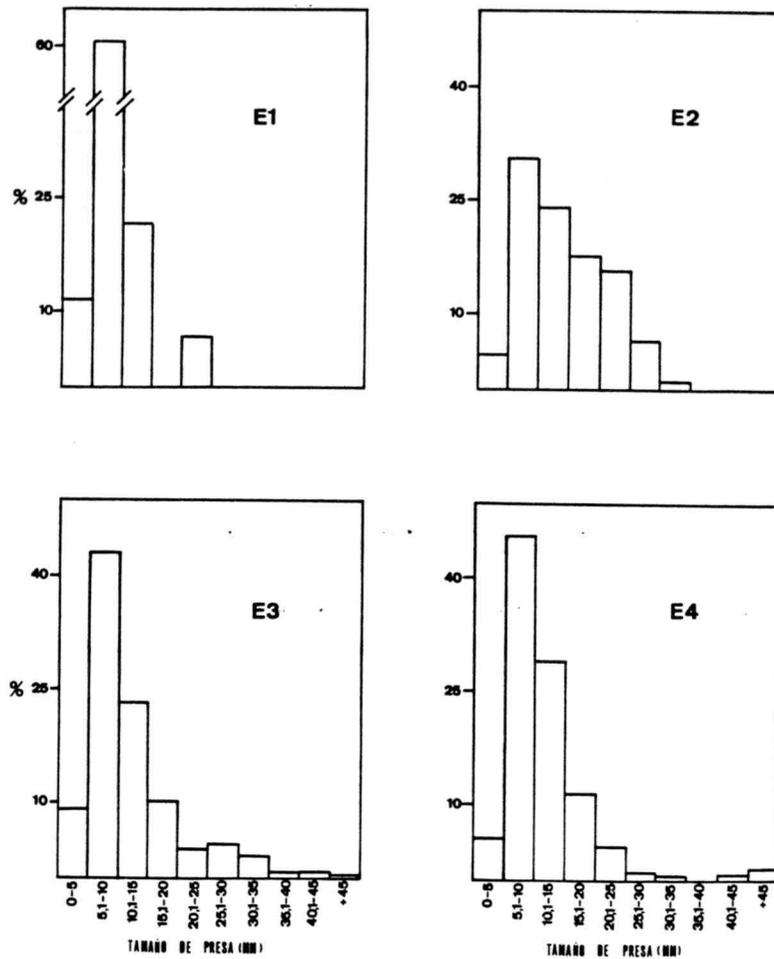


Figura 2: Distribución de frecuencias del tamaño de presas dadas a los pollos según edad, agrupadas en clases de 5 mm. Abreviaciones como en Fig. 1.

tendencia clara de cambio considerando la edad o la fenología, pero los pollos mayores recibieron más presas de gran tamaño, como puede verse en los histogramas de la distribución de frecuencias para cada clase de edad, que difieren significativamente ( $X^2 = 79,69$ ;  $p < 0,001$ ; Figura 2). Los pollos de E1 y E2 fueron cebados con presas de un tamaño poco variable, mientras que los pollos de más de 10 días de edad recibieron unas presas de tamaño mucho más heterogéneo.

## Selección de presa

Grupos taxonómicos. En la Tabla 4 se presentan los valores del %F de las distintas presas en la dieta y en los trameos de disponibilidad. Los taxones

	LV	ARA	DIP	ORT	LEP	HIM	COL	OTR	CORRELACION	R	P
F1E1	8,6	19,0	1,7	22,4	1,7	5,2	32,8	6,9	F1E1-D1	0,17	0,69
F1E2	25,0	0,0	0,0	0,0	0,0	25,0	50,0	0,0	F1E2-D1	0,85	0,01
F2E1	13,6	9,1	0,0	9,1	9,1	36,4	9,1	13,6	F2E1-D2	0,42	0,29
F2E2	30,0	10,0	10,0	10,0	10,0	0,0	30,0	0,0	F2E2-D2	0,46	0,24
F2E3	4,1	8,5	9,3	6,3	3,0	21,1	37,4	10,4	F2E3-D2	0,74	0,03
F2E4	13,3	10,0	1,7	8,3	0,0	3,3	36,7	26,7	F2E4-D2	0,32	0,43
F3E2	52,9	14,7	0,0	10,3	5,9	0,0	14,7	1,5	F3E2-D3	0,69	0,06
F3E3	26,4	20,9	2,2	12,1	6,6	7,7	16,5	7,7	F3E3-D3	0,53	0,17
F3E4	30,1	6,0	8,4	4,8	12,0	7,2	10,8	20,5	F3E4-D3	0,04	0,92
F4E2	0,0	16,7	0,0	16,7	0,0	0,0	41,7	25,0	F4E2-D4	0,14	0,74
F4E3	20,9	21,7	1,7	15,7	0,0	1,7	36,5	1,7	F4E3-D4	0,07	0,86
F4E4	69,1	4,8	2,4	2,4	0,0	4,8	11,9	4,8	F4E4-D4	0,51	0,19

Tabla 4: Importancia (%F) de los principales grupos de presas en la dieta de los pollos en cada una de las clases mixtas edad-fenología. Correlación (r de Spearman) entre estos valores y los obtenidos para disponibilidad (recogidos en Tabla 1).

están ordenados de menor a mayor dureza (según la cantidad de quitina), dejando el grupo "Otros" en último lugar. Sólo en dos casos, F1E2 y F2E3, existe una correlación significativa entre dieta y disponibilidad (Tabla 4), por lo que se puede concluir que las presas no han sido capturadas con una frecuencia similar a la que presentan en el medio, lo que podría indicar que las urracas realizan una selección entre las presas disponibles para alimentar a sus pollos.

En las 4 fenologías se seleccionaron especialmente las presas más blandas, concretamente los grupos larvas, ortópteros y araneidos, mientras que

fueron capturados con menor frecuencia de la que cabría esperar los dípteros y los himenópteros (Tabla 4). Lo observado para los dípteros se debe a una sobrevaloración de estos en los muestreos de disponibilidad, ya que el líquido de las trampas ejerce una especial atracción sobre ellos.

Tamaño de presa. Las urracas seleccionaron presas de mayor tamaño que la media disponible para cada grupo, resultando significativas las diferencias para cuatro de los grupos considerados (Tabla 5). Con los coleópteros ocurre lo contrario, el tamaño medio fue significativamente menor en la dieta que en la disponibilidad (Tabla 5). Esto es debido a la abundancia en la zona de estudio de tenebriónidos de gran tamaño y gran cantidad de quitina (sobre todo Pimelia), que sólo son dados a los pollos mayores.

Los dípteros más abundantes en las trampas pertenecen a las familias múscidos y drosofilidos, que son de tamaño pequeño, mientras que las urracas capturan solo los de un tamaño considerable (therévidos, asílidos). La mayoría de los himenópteros, tanto en la dieta como entre las presas disponibles, pertenecen a la Familia formícidos, seleccionando la urraca las especies de mayor tamaño (Tabla 5). Las larvas aparecieron en las trampas de forma ocasional y la mayoría son de díptero, lo que explica su pequeño tamaño comparado con el de las larvas que aparecen en la dieta. Estas son mayoritariamente de lepidóptero y, al ser en general defoliadoras, raramente se encuentran en el suelo y, además, no se ven atraídas por el líquido de las trampas.

En la figura 3 se presenta la distribución de frecuencias del tamaño de presa para cada fenología, especificando, por separado, presas disponibles y cada una de las clases de edad. En la fenología 1 las presas disponibles son mayores que las capturadas ( $t = 2,9$ ; g.l. = 112;  $p < 0,05$ ) como consecuencia de que en todos los casos se trata de pollos pequeños (E1 y E2). En las tres restantes son menores ( $t = 5,5$ , g.l. = 456;  $t = 8,1$ , g.l. = 349;  $t = 7,6$ , g.l. =

---

		N	X	SE	t	P
DIPTEROS	DT	46	13,7	0,77	13,00	<0,05
	D	49	3,8	0,14		
HIMENOPTEROS	DT	93	7,0	0,27	6,70	<0,05
	D	104	4,8	0,18		
COLEOPTEROS	DT	352	9,3	0,16	6,10	<0,05
	D	127	11,9	0,56		
LARVAS	DT	191	18,4	0,65	4,30	<0,05
	D	25	9,1	1,39		
OTROS	DT	98	14,3	1,26	4,60	<0,05
	D	51	5,9	0,77		

---

Tabla 5: Comparación (t) entre el tamaño de las presas aportadas a los pollos (DT=dieta) y el de las existentes en el medio (D= disponibilidad), para cada uno de los principales grupos.

348, respectivamente;  $p < 0,05$ ), por los mismos motivos comentados en el párrafo anterior.

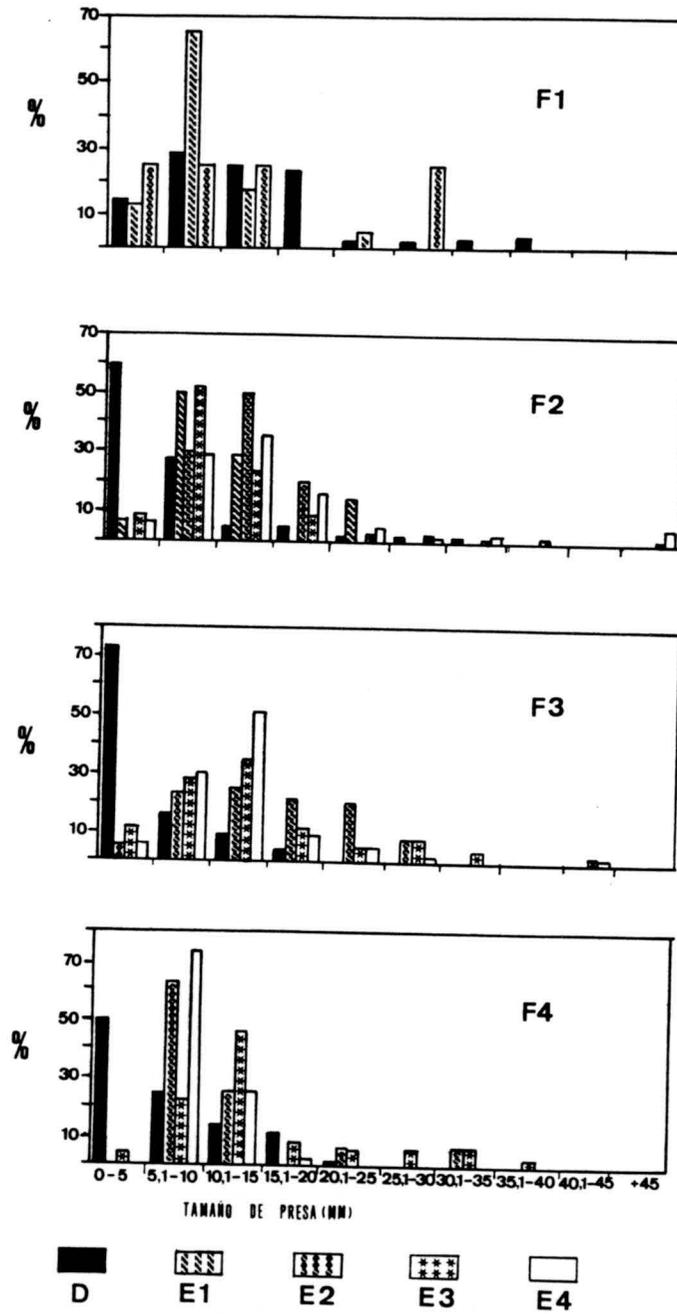


Figura 3: Distribución de frecuencias del tamaño de las presas disponibles (D) y las dadas a los pollos según fenología y edad (F y E, ver Fig. 1).

## 2. Alimentación de los pollos en nidos parasitados.

¿Reciben los críalos una dieta similar a la de las urracas?

Las urracas adultas aportaron en nidos naturalmente parasitados el mismo tipo de presas a críalos y a urracas (Tabla 6, porcentaje de nidos con cada tipo de presa, Chi cuadrado= 2,47, g.l.= 7, p= 0,93). Solo hubo diferencias en los Coleópteros, que fueron más abundantes en la dieta de los pollos de críalo que en la de los pollos de urraca (test de Wilcoxon  $z = 2,2$ ,  $n=10$ ,  $p= 0,03$ , Tabla 6). Este resultado puede ser una consecuencia del pequeño tamaño de muestra, ya que en nidos experimentalmente parasitados las diferencias no son significativas para ningún tipo de presa (Tabla 6), aunque se observa una tendencia similar a cebar preferencialmente a los críalos con presas más duras, con más quitina (Coleópteros y Ortópteros, Tabla 6), mientras las urracas reciben más larvas (Tabla 6). En los dos tipos de nidos comprobamos que la cebada forma parte de la dieta de críalos y urracas con una frecuencia similar. Aunque la comparación directa no es posible, ya que las muestras se recogieron en distinta zona y año, resulta evidente el parecido entre la dieta en nidos parasitados (Tabla 6) y la ya descrita para nidos sin parasitar (Tabla 2). En ambos casos las presas más importantes son las mismas: Coleópteros, Larvas y Ortópteros.

¿Reciben los críalos una mayor cantidad de alimento que las urracas?

En nidos sin parasitar la cantidad de comida llevada al nido por las urracas adultas esta positivamente correlacionada con la edad de los pollos ( $r = 0,51$ ,  $p = 0,0006$ ,  $n=28$ ) y, en cada clase de edad, la cantidad de comida esta positivamente correlacionada con el número de pollos en el nido ( $r_s =$

## NIDOS NATURALMENTE PARASITADOS

Media  $\pm$  ES del porcentaje medio de cada tipo de presa por nido

Tipo de presa	Críalos		Urracas		Test de muestras apareadas de Wilcoxon		Porcentaje de nidos con cada tipo de presa	
	media	ES	media	ES	z	p=	Críalos	Urracas
Araneae	0,7 $\pm$ 0,7		0,3 $\pm$ 0,48		0,0	1	10,0% (1/10)	10,0% (1/10)
Ortoptera	25,4 $\pm$ 12,9		2,7 $\pm$ 0,34		1,5	0,13	50,0% (5/10)	40,0% (4/10)
Himenoptera	6,4 $\pm$ 4,9		0,2 $\pm$ 0,32		1,6	0,11	30,0% (3/10)	10,0% (1/10)
Coleoptera	21,3 $\pm$ 10,0		1,2 $\pm$ 0,63		2,0	0,04	50,0% (5/10)	20,0% (2/10)
Larvas (Lepidopt.,)	6,4 $\pm$ 4,9		3,8 $\pm$ 0,31		0,0	1	30,0% (3/10)	20,0% (2/10)
Otros	5,0 $\pm$ 5,0		-		0,0	1	10,0% (1/10)	0% (0/10)
Carroña	11,4 $\pm$ 6,4		2,0 $\pm$ 1,43		1,2	0,23	40,0% (4/10)	20,0% (2/10)
Cereal (Cebada)	0,2 $\pm$ 0,2		0,9 $\pm$ 0,16		1,1	0,29	10,0% (1/10)	20,0% (2/10)
Numero de nidos	10		10				CHI-CUADRADO= 2,50, g.l.= 7, p= 0,92	

## NIDOS EXPERIMENTALMENTE PARASITADOS

Media  $\pm$  ES del porcentaje medio de cada tipo de presa por nido

Tipo de presa	Críalos		Urracas		Test de muestras apareadas de Wilcoxon		Porcentaje de nidos con cada tipo de presa	
	Media	ES	Media	ES	z	p=	Críalos	Urracas
Isopoda	4,1 $\pm$ 3,7		0,8 $\pm$ 0,6		0,4	0,72	12,5% (2/16)	18,8% (3/16)
Araneae	4,6 $\pm$ 1,4		2,5 $\pm$ 0,7		0,9	0,40	56,3% (9/16)	68,8% (11/16)
Ortoptera	5,6 $\pm$ 2,2		4,1 $\pm$ 2,4		0,5	0,60	37,5% (6/16)	68,8% (11/16)
Dermaptera	2,2 $\pm$ 1,8		0,3 $\pm$ 0,3		0,7	0,47	12,5% (2/16)	12,5% (2/16)
Himenoptera	1,8 $\pm$ 1,4		2,3 $\pm$ 1,3		0,3	0,74	12,5% (2/16)	31,3% (5/16)
Coleoptera	14,6 $\pm$ 5,1		4,4 $\pm$ 0,9		0,5	0,12	50,0% (8/16)	68,8% (11/16)
Larvas (Lepidopt.,)	0,4 $\pm$ 0,4		1,3 $\pm$ 0,6		1,4	0,18	6,3% (1/16)	37,5% (6/16)
Otros	7,3 $\pm$ 3,1		3,1 $\pm$ 1,8		0,7	0,47	56,3% (9/16)	50,0% (8/16)
Carroña	-		0,4 $\pm$ 0,2		0,8	0,07	0% (0/16)	31,3% (5/16)
Cereal (Cebada)	1,9 $\pm$ 1,2		1,3 $\pm$ 1,3		0,4	0,72	18,8% (3/16)	6,3% (1/16)
Numero de nidos	16		16				CHI-CUADRADO= 9,44, g.l.= 9, p= 0,40	

Tabla 6: Dieta de los pollos de críalo y de urraca en nidos natural y experimentalmente parasitados

0,75,  $p= 0,003$ ,  $n= 13$  y  $r_s= 0,55$ ,  $p= 0,03$ ,  $n= 15$ , para nidos en los que el pollo mayor tenía entre 5 y 10 días y entre 11 y 15 días respectivamente).

Tanto en nidos parasitados naturalmente como experimentalmente, el pollo de críalo recibió más alimento (miligramos por hora) que los pollos de urraca en el mismo nido (Tabla 7, test de Wilcoxon  $T= 4$ ,  $p= 0,001$ ,  $n= 8$ , y  $T= 7$ ,  $p= 0,05$ ,  $n= 17$ , respectivamente para nidos parasitados natural y experimentalmente). Sin embargo los críalos de nidos naturalmente parasitados acapararon un mayor porcentaje de la comida total transportada al nido ( $74,4 \pm 11,1$ ,  $n= 8$ ) que los críalos experimentalmente introducidos en los nidos ( $50,0 \pm 6,9$ ,  $n= 17$ ; U de Mann-Whitney= 34,5,  $p= 0,05$ ).

La cantidad total de comida transportada al nido por hora no difirió significativamente entre nidos sin parasitar ( $142,5 \pm 31,0$  mg/h,  $n=28$ ) y nidos parasitados, considerando juntos a los nidos natural y experimentalmente parasitados ( $107,8 \pm 22,7$  mg/h,  $n=25$ , U= 313,  $p= 0,51$ ). Aunque las diferencias no han resultado significativas, la tendencia es que los nidos sin parasitar reciban mayor cantidad de comida. El número de pollos no difirió tampoco entre nidos ( $4,1 \pm 0,3$  en nidos sin parasitar y  $4,0 \pm 0,3$  en nidos parasitados). Sin embargo, la cantidad de comida aportada a nidos sin parasitar fue mucho mayor que la que recibieron los críalos que se encontraban solos en nidos naturalmente parasitados (Tabla 7,  $20,6 \pm 8,1$  mg/h,  $n= 7$ , U= 2,91,  $p<0,005$ ). Estos pollos recibían a su vez menos alimento que los críalos que compartían nido con urracas, tanto de forma natural como experimental (Tabla 7). Esta diferencia puede ser debida a que los críalos que estaban solos en el nido habrían recibido toda la comida que sus padres fuesen capaces de transportar al nido antes de que les fueran colocados los collares (normalmente una o dos horas después de la salida del sol), por lo que debían de estar más saciados que los que compartían nido con urracas, que debían de compartir las cebas. Igualmente los críalos introducidos experimentalmente en los nidos podían

---

	Cantidad de comida recibida (mg/h)	
	(media $\pm$ S.E. (tamaño de muestra))	
	Nidos naturalmente parasitados	Nidos experimentalmente parasitados
Críalo	87,2 $\pm$ 39,0 (8)	49,7 $\pm$ 11,4 (17)
Urracas	9,1 $\pm$ 4,7 (8)	19,3 $\pm$ 5,3 (17)
Pollo de urraca mayor en el nido	11,5 $\pm$ 8,0 (8)	29,7 $\pm$ 10,3 (17)
Cantidad total de comida llevada al nido	105,6 $\pm$ 36,7 (8)	108,9 $\pm$ 29,4 (17)
Cantidad total de comida llevada a nidos parasitados con solo un pollo de crialo	20,6 $\pm$ 8,1 (7)	

Tabla 7: Cantidad de comida llevada al nido y recibida por los pollos de urraca y críalo en nidos natural y experimentalmente parasitados.

---

estar más hambrientos al haber estado sin comer durante un tiempo variable, desde que fueron sacados de su nido hasta que se introdujeron en el nido experimental.

La cantidad promedio de comida aportada a cada pollo tendía a ser mayor en nidos sin parasitar que nidos parasitados, siendo las diferencias casi significativas, tanto cuando consideramos todos los pollos presentes en el nido ( $36,8 \pm 7,1$  mg/h,  $n=28$  y  $21,8 \pm 4,5$  mg/h,  $n=25$  respectivamente,  $t= 1,73$ ,  $p= 0,09$ ) como cuando consideramos solo los que recibieron alimento ( $42,5 \pm 7,3$  mg/h,  $n= 28$  y  $25,6 \pm 4,6$  mg/h,  $n= 25$  respectivamente,  $t= 1,89$ ,  $p= 0,06$ ). Se

puede concluir claramente que las urracas no transportaron más comida a nidos parasitados que a nidos sin parasitar, sino que en cualquier caso la tendencia fue la opuesta.

### 3. ¿Porque recibieron los críalos más comida que las urracas?

Se ha considerado el posible efecto en el reparto de las cebas de dos características de los pollos de críalo: su tamaño, normalmente mayor que el de los pollos de urraca, y las papilas de su cavidad bucal. Para ello se realizaron dos experimentos:

#### (1) Importancia del tamaño corporal

Cuando se introdujo un pollo de críalo de 6-8 días de edad en un nido sin parasitar con pollos de 12-15 días de edad, el críalo recibía mayor cantidad de alimento pero las diferencias ya no eran significativas, tanto considerando el promedio de comida recibida por la urracas (críalo:  $76,4 \pm 19,2$  mg/h,  $n=10$ , urracas:  $43,3 \pm 7,2$  mg/h,  $n=10$ , Wilcoxon  $T= 20$ ,  $p=0,44$ ) como cuando consideramos la urraca mayor del nido ( $59,4 \pm 12,9$  mg/h,  $n= 10$ ,  $T= 13$ ,  $p= 0,14$ ,  $n= 10$ ).

#### (2) Importancia de las papilas

Cuando se parasitaron experimentalmente nidos que no estaban parasitados con pollos de críalo cuya cavidad bucal había sido pintada para simular la de las urracas (ver Metodos, procedimiento experimental), el críalo no recibía más comida que el promedio para los pollos de urraca o que el pollo mayor del nido (Tabla 8). El críalo recibía además menos alimento con la cavidad bucal pintada que cuando no lo estaba (Tabla 8, Wilcoxon  $T= 12$ ,  $p= 0,006$ ,  $n= 15$ ). Cuando la cavidad bucal no fue manipulada el críalo recibió más comida en 13 de los 15 ensayos y acaparó un mayor porcentaje de la comida aportada por las urracas adultas ( $44,0 \pm 7,5$  %) que cuando había sido pintado ( $25,7 \pm 7,9$  %,

---

Cantidad de comida recibida (mg/h)		
Media $\pm$ S.E. (tamaño de muestra)		
	Críalo con la cavidad bucal pintada	Críalo con la cavidad bucal sin pintar
Críalo	29,8 $\pm$ 11,2 (15)	87,9 $\pm$ 20,6 (15)
Urracas (media)	32,3 $\pm$ 5,4 (15)	45,9 $\pm$ 11,8 (15)
Pollo de urraca mayor en el nido	35,9 $\pm$ 9,0 (15)	45,5 $\pm$ 16,9 (15)
Cantidad total de comida		
llevada al nido	101,9 $\pm$ 18,6 (15)	204,2 $\pm$ 46,6 (15)

Tabla 8: Cantidad de comida recibida por los pollos de críalo y de urraca o llevada al nido cuando la cavidad bucal del críalo era pintada eliminando las papilas y cuando no lo era.

---

T=18, p= 0,03, n=15). La cantidad total de comida aportada al nido fue mayor cuando el críalo no estaba manipulado (Tabla 8, T= 16, p= 0,01, n=15).

El tratamiento experimental no afectó los resultados obtenidos, ya que al repetir el experimento usando un pollo de urraca de otro nido (Control) en lugar de un pollo de críalo, este recibió una cantidad de comida similar cuando fue pintado (76,5  $\pm$  28,1 mg/h, n= 8), que cuando no lo fue (87,8  $\pm$  33,8, n= 8, T= 12, p= 0,4), y la cantidad total de comida aportada al nido fue también similar (247,1  $\pm$  85,7 mg/h y 248,4  $\pm$  49,9 mg/h respectivamente; T= 17, p= 0,88, n= 8).

## DISCUSION

### 1. Alimentación de los pollos en nidos sin parasitar.

#### Análisis Global y Fracción Vegetal

La urraca, al igual que la mayoría de las aves, ceba a sus pollos con alimento de origen animal debido a que el crecimiento de éstos necesita de gran cantidad de proteínas. El hecho de que aporte también granos de cereal coincide con lo citado para otras especies de córvidos como la graja (Corvus frugileus; Lockie 1959), la corneja (Corvus corone; Yom-Tov 1975), la grajilla (Corvus monedula; Kaminski 1985) y también para la propia urraca (Tatner 1983).

El hecho de que en este estudio sólo hayan usado cebada para alimentar a los pollos se debe a que era el único cereal cultivado existente en las proximidades de los nidos. Este cereal sólo era dado a los pollos grandes, hecho que también ha sido constatado para la graja (Lockie 1959) y la grajilla (Kaminski 1985). Esto es lógico debido a que los pollos pequeños tienen más necesidades de proteínas como consecuencia de que en esta primera fase del desarrollo el crecimiento es muy rápido (Soler y Soler 1991a), y también porque los granos de cereales son más difíciles de digerir y se necesitaría un sistema digestivo bien desarrollado que solo existe durante la segunda mitad de la estancia en el nido (Lilja 1982).

#### Fracción Animal

La alimentación dada por las urracas a los pollos es bastante similar en los distintos trabajos donde se ha analizado. Casi siempre predominan

larvas y coleópteros seguidos de araneidos y dípteros (Owen 1956, Högstedt 1980, Tatner 1983, Balança 1984). Nuestros resultados son similares a los de estos trabajos, aunque los dípteros son consumidos sólo esporádicamente, mientras que los ortópteros, que no se citan como importantes en otras latitudes, son consumidos con regularidad en nuestra zona de estudio. Esto seguramente es debido a que los ortópteros son insectos más abundantes en áreas meridionales como la Península Ibérica que en el centro y Norte de Europa (Gangwere y Morales Agacino, 1970). Los ortópteros y otras presas grandes o con apéndices duros son preparadas por las urracas antes de cebar a los pollos; este comportamiento presenta importantes ventajas, como facilitar la ingestión, evitar que el digestivo tenga que procesar partes duras e indigeribles y evitar el riesgo de que alguna estructura dura y puntiaguda pueda dañar el tubo digestivo (Martínez et al 1990).

Los únicos vertebrados que han sido dados a los pollos han sido lacértidos, grupo que nunca antes había sido citado como presa de este córvido salvo en nuestra zona de estudio (Soler y Soler 1991b). Owen (1956) no encuentra ningún vertebrado en la dieta de los pollos de la urraca, y Tatner (1983) y Balança (1984) coinciden en que el consumo de vertebrados se produce de forma irregular y oportunista, no siendo común en la dieta de los pollos.

En general, en aves, se ha puesto de manifiesto que conforme los pollos crecen, sus mayores demandas metabólicas deben ser cubiertas incrementando la cantidad de alimento (Petersen y Best 1986). Los adultos pueden incrementar la frecuencia de las cebas (Royama 1966, Robins 1971, Johnson y Best 1982) o llevar tipos de presa distintos, más aprovechables o más grandes (Betts 1955, Pitts 1978, Johnson et al 1980). En urraca, Tatner (1983) hace referencia a que durante los primeros 9 días de vida los pollos son alimentados con presas más pequeñas y blandas (araneidos, dípteros y larvas) aumentando posteriormente la cantidad de coleópteros, himenópteros, restos de

vertebrados, etc.

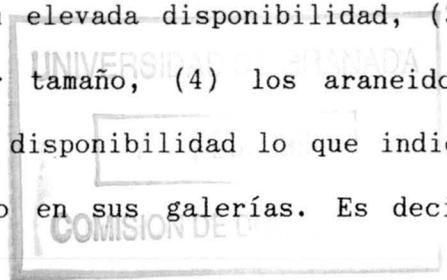
Normalmente, el tamaño de presa tiende a aumentar con la edad, como resultado de un ajuste de los tipos de presa con los cambios en las necesidades nutritivas de los pollos (Petersen y Best 1986), pero además de esto, se considera que los pollos más jóvenes no pueden comer presas grandes simplemente porque les resultarían difíciles de tragar (Meunier y Bedard 1984).

A pesar de lo comentado anteriormente, en el presente estudio se observan las tendencias mencionadas, pero no de forma significativa, ni en los tipos de presa ni en el tamaño de éstas con la edad de los pollos. Este resultado junto con los bajos valores de IG calculados para todos los grupos, ratifican la idea de una dieta poco especializada de este córvido, que mantiene siempre un amplio espectro de presas.

#### Selección de presa

Según la teoría de la selección de presa óptima, las aves tienden a maximizar la proporción de energía neta conseguida (Pike et al 1977; Krebs 1978). Los resultados de los trampeos de disponibilidad muestran que no existe una relación clara entre las presas más frecuentes en el suelo y las presas más abundantes en la dieta de los pollos en la mayoría de las clases de edad-fenología. La selección de presas que realiza la urraca se caracteriza por:

(1) Las larvas son preferidas especialmente sobre otros artrópodos, (2) los tenebriónidos sólo son proporcionados a pollos de más de 10 días de edad, y en pequeñas cantidades, a pesar de su elevada disponibilidad, (3) los formícidos capturados son los de mayor tamaño, (4) los araneidos son capturados por encima de sus niveles de disponibilidad lo que indica que serían buscados debajo de las piedras o en sus galerías. Es decir, se



desestiman las presas muy pequeñas y las grandes pero con gran cantidad de quitina (tenebriónidos como Pimelia), mientras que se prefieren presas menos abundantes, como larvas y araneidos, que son mucho más aprovechables. Los ortópteros son abundantes y la mayoría de los capturados por las urracas son ninfas, que reúnen dos características especiales para ser preferidas: son más blandas y son más fáciles de capturar al no tener alas.

## 2. Alimentación de los pollos en nidos parasitados.

### Dieta de los pollos en nidos parasitados

La dieta que reciben los pollos parásitos es un aspecto fundamental de la calidad del hospedador. Es importante por ello determinar si las presas que reciben los críalos son distintas (más sencillas de capturar, subóptimas) a las que reciben las urracas. Había sido sugerido anteriormente que los pollos de críalo solo reciben insectos porque rechazan otros tipos de comida, como granos de cereal, carroña y vertebrados (Valverde 1953, Di Carlo 1971, Cramp 1985). Sin embargo, se han encontrado granos de cebada y carroña entre las presas con que fueron cebados los críalos, y también una gran proporción de presas subóptimas, de alto contenido en quitina (Coleópteros) (Tabla 6). No parece probable que las urracas escojan las mejores presas para sus propios pollos, ya que el éxito de los pollos de urraca en nidos parasitados es muy bajo (Soler 1990, Capítulo IV). Pero, por otro lado, Brooke y Davies (1989) encontraron algo parecido en un estudio de la dieta aportada por carriceros comunes a pollos de cuco, en el que un 82,6% de los excrementos de cuco contenían restos de coleopteros, mientras que solo los había en el 33,9% de los excrementos de pollos de carricero. Esto parece sugerir que la aparición de presas subóptimas puede ser el resultado de la necesidad de satisfacer el

voraz apetito del pollo parásito.

¿Por qué reciben los críalos más comida que las urracas?

Nuestros resultados no apoyan la hipótesis del superestímulo (Dawkins y Krebs 1979). Aunque los críalos eran alimentados preferencialmente, ya que recibían más comida que las urracas (Tabla 7) y además crecen más rápido que estas, tanto en nidos parasitados como sin parasitar (Soler y Soler 1991), la cantidad de comida llevada al nido por los adultos no difería significativamente entre nidos parasitados y nidos sin parasitar. Estos resultados son consistentes con otro estudio experimental en el que críalos introducidos en nidos sin parasitar no eran alimentados con mayor frecuencia que urracas introducidas en nidos parasitados (Capítulo VII). Otros estudios tampoco han encontrado apoyo a la hipótesis del superestímulo en otras especies parásitas (Gill 1982, Davies y Brooke 1988).

No obstante, y aún no constituyendo un superestímulo, los resultados muestran claramente que los críalos son cebados preferencialmente por las urracas adultas. En este trabajo se sugiere que los pollos de críalo explotan un conjunto de adaptaciones muy efectivas solicitando el cuidado parental, lo que se ha llamado hipótesis de la superadaptación. Según la teoría del conflicto paterno filial (Trivers 1974) los jóvenes son seleccionados para solicitar de sus padres más comida de la que los padres a su vez están seleccionados para aportar. Cuando padres e hijos están muy próximos genéticamente, lo cual es normal en cualquier camada o pollada no sujeta a parasitismo, el comportamiento egoísta entre hermanos se ve limitado (Trivers 1974, Nur 1984, Godfray 1991). Esta situación es completamente diferente en polladas con un parásito. Se puede esperar una demanda de alimento mucho más intensa por parte de éste ya que no guarda ninguna relación genética con sus

compañeros de nido, y no reduce su propia eficacia biológica aunque provoque la muerte de todos los pollos del hospedador, e incluso de los propios adultos (Davies y Brooke 1989).

Existen una serie de reglas que regulan el reparto de alimento a los pollos en especies nidícolas. Explotar todas estas reglas con un conjunto de adaptaciones operando todas al mismo tiempo, una superadaptación, haría a los pollos parásitos muy efectivos solicitando los cuidados paternos, consiguiendo así una cantidad desproporcionada de alimento. En este trabajo se han analizado dos de estas adaptaciones:

(1) Los pollos de críalo normalmente tienen una ventaja en la competencia por las cebas por el hecho de eclosionar unos días antes que las urracas. Se sabe que en muchas especies los pollos mejor situados en el nido, que reaccionan antes y que levantan su cabeza más alto son los que reciben más cebas (Lockie 1955, Lohrl 1968, Rydén y Bengtsson 1980, Bengtsson y Rydén 1981). El críalo al ser mayor dispone de ventaja en todos estos aspectos. De acuerdo con esta idea, cuando el pollo de críalo era más pequeño que las urracas las diferencias en la cantidad de alimento recibido no fueron significativas, a pesar de que recibió más comida que estas, lo que pudo deberse al efecto de otros factores como las papilas de la cavidad bucal, la intensidad de petición, etc.

(2) Los pollos de críalo se parecen mucho a los de urraca en su aspecto durante los primeros días de vida (Lack 1968) y también mimetizan sus gritos de petición (Mundy 1973, Redondo y Arias de Reyna 1988). Sin embargo, la cavidad bucal no se puede considerar mimética de la de las urracas, siendo ésta más ancha y de un rojo más intenso, y la del críalo de un rojo más suave y con dos papilas más claras y conspicuas en el paladar (Mundy y Cook 1977, Cramp 1985, obs. pers.). Algunos autores han sugerido que las papilas podrían estimular la ceba preferente de los pollos de críalo (Mundy y Cook 1977, Cramp

1985, Fry et al 1988). Los resultados de nuestro experimento apoyan esta idea (Tabla 8).

Hay una importante diferencia entre la hipótesis del superestímulo (Dawkins y Krebs 1979) y la nueva hipótesis de la superadaptación aquí planteada. La primera implica un resultado estable en la carrera de armamentos entre parásito y hospedador, es un modelo de equilibrio evolutivo, mientras que nuestra hipótesis no lo es. Siguiendo la teoría del conflicto paterno filial (Trivers 1974), debe haber una presión selectiva que lleve a los padres a contrarrestar cualquier sobreexplotación por parte de su progenie que produzca una reducción en su éxito reproductor en el futuro. Así sería de esperar que los hospedadores contrarrestaran con nuevas adaptaciones, como un posible cambio en las reglas de reparto del alimento o el reconocimiento de los pollos parásitos como extraños, la sobreexplotación a que se ven sometidos por parte de los pollos parásitos. Esto solo podría ser posible en condiciones en las que la presión selectiva en este sentido fuese muy fuerte, por ejemplo bajo tasas de parasitismo muy altas y en sistemas parásito-hospedador en los que los pollos de las dos especies comparten nido.

	N	%F	%P	%B	IG		N	%F	%P	%B	IG
ANIMAL											
LUMBRICIDAE	5	0,4	2,6	0,4	0,0	TABANIDAE	2	0,2	1,3	0,1	0,0
HIRUDINEA	2	0,2	1,3	0,2	0,0	LONCHAENIDAE	1	0,1	0,6	0,0	0,0
GASTEROPODA	16	1,3	4,5	0,5	0,1	MUSCIDAE	1	0,1	0,6	0,0	0,0
ARMADILLIDAE	9	0,7	2,6	0,9	0,0	ASILIDAE	7	1,4	5,2	1,3	0,1
SCOLEPENDRIDAE	3	0,2	1,3	0,6	0,0	S. I.	2	0,2	1,3	0,2	0,0
ACARINA	2	0,2	0,6	0,5	0,0	LEPIDOPTERA					
ARANEAE						NOCTUIDAE	47	3,8	14,8	7,5	1,7
THOMISIDAE	13	1,0	7,7	0,5	0,1	PSYCHIDAE	2	0,2	1,3	0,1	0,0
PISAUROIDAE	19	1,5	5,8	0,5	0,1	TINEIDAE	2	0,2	1,3	0,2	0,0
ZORIDAE	1	0,1	0,6	0,0	0,0	S. I.	2	0,2	1,3	0,0	0,0
ZOROPSIDAE	3	0,2	0,6	0,1	0,0	HIMENOPTERA					
LINIPHIIDAE	22	1,8	9,0	0,3	0,2	APIIDAE	4	0,3	1,3	0,1	0,0
SALTICIDAE	3	0,2	1,9	0,0	0,0	ICNEUMONIDAE	7	0,6	4,5	0,4	0,0
OXIOPIDAE	10	0,8	4,5	0,2	0,0	MUTILLIDAE	3	0,2	1,9	0,3	0,0
SPARASSIDAE	2	0,2	1,3	0,3	0,0	VESPIDAE	1	0,1	0,6	0,1	0,0
CTENIZIDAE	2	0,2	0,6	0,0	0,0	MEGACHILIDAE	1	0,1	0,6	0,0	0,0
LYCOSIDAE	4	0,3	2,6	0,2	0,0	FORMICIDAE	81	6,5	20,6	3,3	2,0
PHOLCIDAE	3	0,2	1,9	0,0	0,0	COLEOPTERA					
PHILODROMIDAE	5	0,4	1,9	0,0	0,0	RUTELIDAE	124	9,9	28,4	6,7	4,8
ARGIOPIDAE	2	0,2	1,3	0,0	0,0	CETONIDAE	32	2,6	11,0	9,4	1,3
ATIPIDAE	1	0,1	0,6	1,2	0,0	MELOLONTIDAE	10	0,8	5,2	2,8	0,2
ULOBORIDAE	1	0,1	0,6	0,0	0,0	CARABIDAE	46	3,7	12,9	1,3	0,6
PUESTA	6	0,5	3,2	0,1	0,0	CRISOMELIDAE	16	1,3	3,9	0,9	0,1
S. I.	21	1,7	11,0	0,5	0,2	TENEBRIONIDAE	22	1,8	6,4	5,6	0,5
CALOPTERIGIDAE	3	0,2	1,9	0,1	0,0	SILPHIDAE	4	0,3	2,6	0,1	0,0
ORTOPTERA						BUPRESTIDAE	8	0,6	4,5	0,5	0,0
TETTIGONIIDAE	51	4,1	20,0	4,6	1,7	HISTERIDAE	2	0,2	1,3	0,0	0,0
GRYLLIDAE	2	0,2	1,3	1,2	0,0	LAGRIDAE	38	3,0	5,2	0,7	0,2
ACRIDIDAE	44	3,5	18,1	4,0	1,4	ANOBIIDAE	8	0,6	1,9	0,4	0,0
PYRGOMORPHIDAE	5	0,4	2,6	0,6	0,0	ELATERIDAE	14	1,1	5,2	0,1	0,1
S. I.	4	0,3	2,6	0,1	0,0	ALLECULIDAE	1	0,1	0,6	0,0	0,0
EMBIIDAE	13	1,0	5,2	0,2	0,1	CURCULIONIDAE	4	0,3	1,3	0,2	0,0
FORFICULIDAE	20	1,6	4,5	0,4	0,1	S. I.	27	2,2	13,5	1,1	0,4
DICTIOPTERA	5	0,4	1,3	0,6	0,0	LARVAS					
EMPUSIDAE	2	0,2	1,3	0,4	0,0	NEUROPTERA	2	0,2	1,3	0,1	0,0
MANTIDAE	3	0,2	0,6	0,3	0,0	DIPTERA	18	1,4	3,2	0,6	0,1
HETEROPTERA	17	1,4	8,4	1,3	0,2	LEPIDOPTERA	138	11,1	29,0	17,2	8,2
PENTATOMIDAE	3	0,2	1,3	0,3	0,0	COLEOPTERA	32	2,6	8,4	2,1	0,4
SCUTELLERIDAE	7	0,6	3,9	0,6	0,0	S. I.	1	0,1	0,6	0,0	0,0
MESOVELLIDAE	3	0,2	1,9	0,1	0,0	PUPAS					
COREIDAE	1	0,1	0,6	0,0	0,0	DIPTERA	2	0,2	1,3	0,1	0,0
S. I.	3	0,2	1,9	0,3	0,0	LEPIDOPTERA	4	0,3	1,9	0,5	0,0
HOMOPTERA	2	0,2	0,6	1,4	0,0	FORMICIDAE	19	1,5	6,4	0,2	0,1
DIPTERA						INSECTO S. I.	4	0,3	2,6	0,2	0,0
THEREVIDAE	20	1,6	7,7	0,4	0,2	LACERTIDAE	4	0,3	2,6	1,5	0,0
BOMBILIDAE	1	0,1	0,6	0,1	0,0	VEGETAL					
SARCOPHAGIDAE	4	0,3	1,9	0,1	0,0	FRUTA	3	0,2	1,9	0,9	0,0
						CEBADA	142	11,4	26,4	10,2	5,7

APENDICE 1: Presas utilizadas por la urraca para cebar a sus pollos.

Abreviaciones como en Tabla 2.

**CAPITULO VII. RECONOCIMIENTO Y ACEPTACION DE  
POLLOS DE CRIALO POR PARTE DE LAS URRACAS: UN  
ESTUDIO EXPERIMENTAL**

## INTRODUCCION

Las relaciones entre los parásitos de cría y sus hospedadores se describen normalmente como ejemplos de coevolución y carrera de armamentos (Capítulo I). El reconocimiento y rechazo de los huevos parásitos por parte de algunos hospedadores, y la evolución de huevos miméticos en los parásitos es uno de los ejemplos más claros de estos fenómenos (Brooke y Davies 1988, Davies y Brooke 1989a,b, Moksnes y Røskft 1989, Soler y Møller 1990, Briskie et al 1992). Sin embargo la capacidad de discriminación de los pollos parásitos está muy poco extendida, incluso entre aquellas especies que reconocen y rechazan huevos miméticos, y a pesar de que los pollos parásitos son normalmente muy diferentes de los del hospedador en apariencia y comportamiento (Davies y Brooke 1988, Rothstein 1990). Esta ausencia de reconocimiento de los pollos se ha interpretado desde dos puntos de vista: la hipótesis del retraso evolutivo y la hipótesis del estímulo supernormal (Capítulo I), y recientemente se ha propuesto un modelo teórico que sugiere que el reconocer a los pollos parásitos puede no ser adaptativo en el caso de los hospedadores del cuco común (Cuculus canorus; Lotem 1993).

En el cuco la ausencia de mimetismo en los pollos sugiere la falta de reconocimiento, como de hecho ocurre, incluso en hospedadores que rechazan huevos (Davies y Brooke 1988). No obstante, el hecho de que el pollo de cuco destruya todos los huevos del hospedador reduce mucho los posibles beneficios de la evolución del reconocimiento de pollos (Davies y Brooke 1988). Por otro lado, los pollos de críalo sí mimetizan a los de urraca en apariencia, antes del desarrollo de las plumas (Lack 1968), y en sus gritos de petición (Mundy 1973, Redondo y Arias de Reyna 1988). Esto sugiere que las urracas podrían ser capaces de reconocer a los pollos de críalo, teniendo en cuenta además que el reconocimiento de pollos existe en el único sistema con pollos miméticos, las

especies parásitas de Viduinae y sus hospedadores de la familia Estrildidae (Nicolai 1964). El hecho de que el críalo no tire del nido la descendencia de su hospedador (Soler y Soler 1991, Capítulo 1) aumenta los beneficios del reconocimiento ya que todavía sería posible criar con éxito alguno de los pollos de urraca.

Aunque reconocer huevos es adaptativo para los hospedadores del cuco, reconocer pollos podría no serlo, debido a que el coste en que incurriría un hospedador que aprendiese a reconocer los pollos de cuco como propios por error en su primer intento de cría excedería los beneficios de un aprendizaje correcto (Lotem 1993). El modelo propuesto por Lotem predice que en un sistema en el que los pollos del parásito y del hospedador compartan nido durante un período de tiempo, aprender a reconocer pollos debería ser adaptativo.

En este trabajo presentamos un análisis experimental sobre reconocimiento de pollos en un sistema parásito-hospedador en el que los pollos comparten el nido, con el objetivo de comprobar si los hospedadores son realmente incapaces de discriminar entre pollos parásitos y propios.

### **Hipótesis y predicciones**

(A) La presión selectiva que favorezca la discriminación de pollos extraños debería de ser mayor cuando los pollos del parásito comparten nido con los del hospedador, debido a que los beneficios de un posible reconocimiento del parásito serían mayores en este caso que en aquellos en los que el pollo parásito se queda solo en el nido. De acuerdo con esto, las urracas deberían mostrar una mayor capacidad de reconocimiento de pollos de críalo que los hospedadores del cuco con los pollos de éste, porque el mimetismo en los pollos de críalo sugiere de forma indirecta que, al menos previamente, ha existido alguna capacidad de reconocimiento por parte de sus

hospedadores.

(B) Los críalos podrían explotar la regla "alimentar cualquier pollo dentro del nido". Si esto fuera así, se podría predecir que ante un pollo propio y otro extraño situados fuera del nido las urracas mejorarían su capacidad de reconocimiento.

(C) Dawkins y Krebs (1979) sugirieron que los pollos de cuco pueden representar un superestímulo para los hospedadores. En este caso sería de esperar: 1) en primer lugar, que en experimentos de elección un pollo de críalo extraño fuese alimentado más a menudo que un pollo de urraca extraño (experimento 2, ver Material y Métodos), y, 2) en segundo lugar, que un pollo de críalo introducido en un nido sin parasitar (con pollos de urraca) fuese alimentado más frecuentemente que un pollo de urraca introducido en un nido parasitado (con pollos de críalo).

(D) La presencia de un pollo de críalo en un nido puede hacer más fácil para las urracas el reconocimiento, ya que les permite comparar su aspecto con el de sus propios pollos. En este caso se podría predecir que la habilidad para discriminar entre pollos debería ser más alta en nidos parasitados que en nidos sin parasitar.

(E) Las urracas pueden aprender a reconocer como pollos propios aquellos que están presentes en su nido, y la comparación entre ellos y un pollo extraño introducido experimentalmente en el nido sería la base de la discriminación. Si este fuese el caso la capacidad para distinguir a los pollos de críalo sería mejor en nidos sin parasitar que en nidos parasitados.

## MATERIAL Y METODOS

El trabajo se realizó en la Hoya de Guadix. Se llevaron a cabo 3 series de experimentos durante los años 1990 al 1992, período en el que encontramos

un total de 350 nidos de urraca, 59,7% de los cuales estaban parasitados (Capítulo IV). Los nidos se encontraron y revisaron tal y como se indica en el capítulo III. Los métodos empleados fueron los siguientes en cada experimento:

Experimento 1. Para comprobar si las urracas son capaces de distinguir a un pollo de críalo, se cambiaron pollos parásitos de sus nidos originales a otros sin parasitar. Para comprobar si eran alimentados colocamos collares en el pollo de críalo y los de urraca, tal y como se explica en los Capítulos III y VI. Solo se ha realizado una experiencia en cada nido, excluyendo aquellos en los que las urracas no habían aportado ninguna ceiba. Se consideraron 3 estadios de desarrollo diferentes tanto en críalos como en urracas: (1) pollos con los ojos aún cerrados, (2) pollos con los ojos abiertos pero sin plumas, (3) pollos con plumas. Se registraron 3 tipos de respuesta de las urracas con respecto al pollo de críalo introducido en el nido: a) alimentado, b) no alimentado y c) rechazado, es decir, atacado y/o expulsado del nido, cuando el pollo presentaba señales de haber sido picado o cuando no se encontraba dentro del nido. El número de pollos en el nido en los diferentes estadios de desarrollo no influía en el resultado del experimento (regresión logística, método de máxima probabilidad: primer estadio  $X^2= 1,69$ ,  $n= 12$ , g.l.= 1,  $p= 0,19$ ; segundo estadio  $X^2= 2,60$ ,  $n= 11$ , g.l.= 1,  $p= 0,11$ ; tercer estadio  $X^2= 1,67$ ,  $n= 7$ , g.l.= 1,  $p= 0,20$ ). Por lo tanto, se han mezclado los datos correspondientes a cada estadio de desarrollo. Se realizaron un total de 39 experiencias.

Experimento 2. En este experimento se comprobó la respuesta de las urracas a un pollo extraño situado fuera del nido. El pollo extraño era un pollo de críalo en nidos sin parasitar y un pollo de urraca en nidos parasitados. Se situaba junto a uno de los pollos del nido experimental, sobre una base de madera y a menos de 20 centímetros de distancia. La base de madera

se situaba cerca del nido, fija a las ramas del árbol. El experimento se realizaba con pollos ya próximos a dejar el nido. La reacción de las urracas se registraba desde un hide a unos 100 metros de distancia y durante una hora. Las respuestas consideradas fueron también: alimentar al pollo extraño, no alimentarlo y muestras de agresividad o ataques. Se realizaron 28 experiencias.

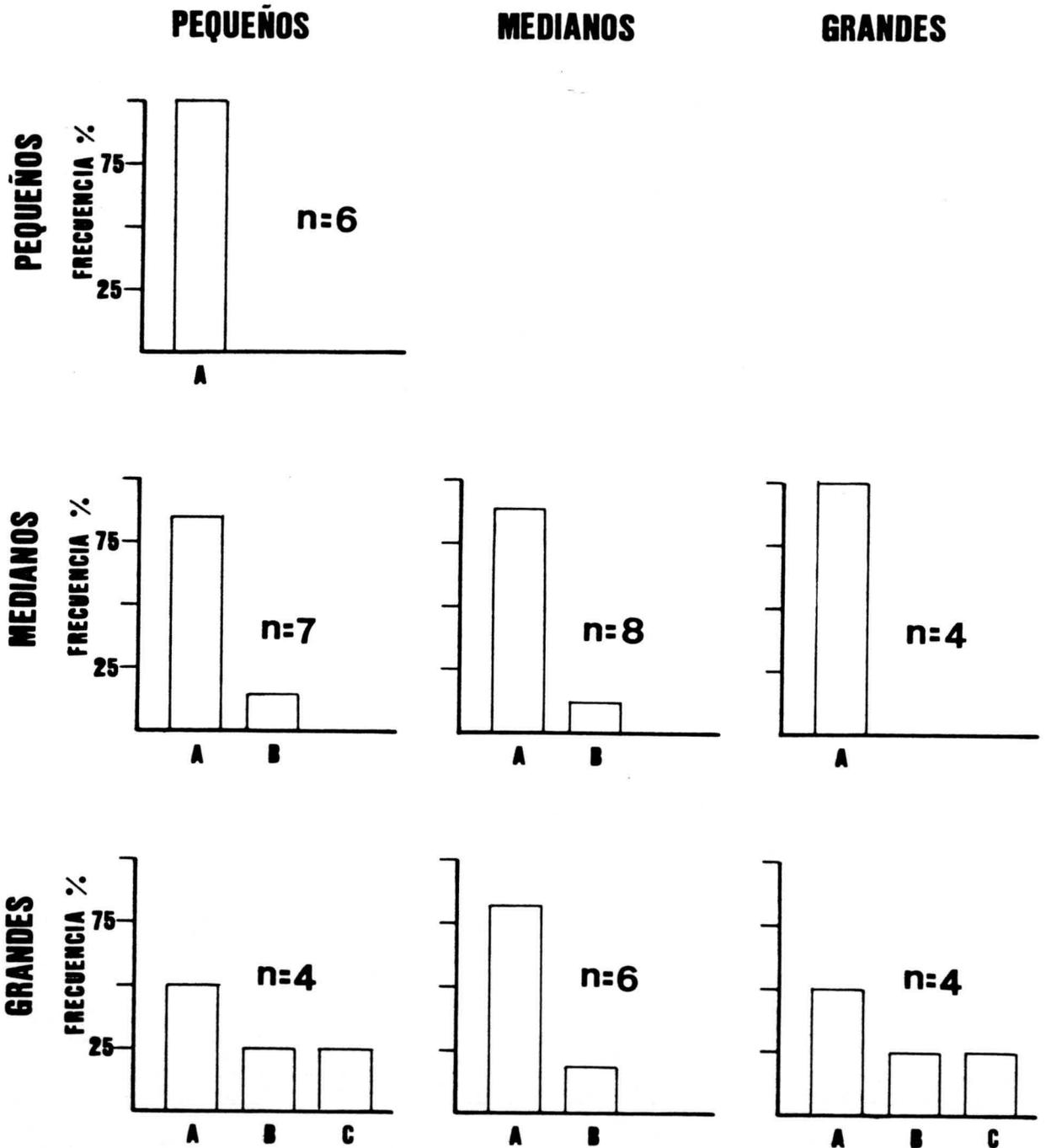
Experimento 3. El procedimiento en este experimento es igual al del experimento 1, pero se utilizaron solo pollos y nidos del tercer estadio de desarrollo considerado. Se introdujeron pollos de críalo en nidos sin parasitar (9 ensayos) y en nidos parasitados (8 ensayos); además se introdujeron pollos de urraca en nidos parasitados como control del experimento (12 experiencias).

## RESULTADOS

Los resultados muestran que las urracas tienen capacidad para distinguir entre sus pollos y los de críalo. Aunque la mayoría de los pollos de críalo introducidos en nidos sin parasitar fueron alimentados, 5 no lo fueron y 2 fueron atacados y/o tirados fuera del nido (Figura 1). No hubo reconocimiento en el caso de pollos sin plumas. El reconocimiento (pollos no alimentados y atacados o expulsados del nido) aumentó con la edad de los pollos (utilizando solo experiencias con los pollos de críalo y de urraca en el mismo estadio de desarrollo, regresión logística  $r = 0,50$ ,  $n = 18$ ; modelo de máxima probabilidad,  $X^2 = 4,46$ ,  $n = 18$ , g.l. = 1,  $p = 0,035$ ). Estos resultados apoyan la primera hipótesis planteada en este trabajo y demuestran que las urracas adultas poseen capacidad de discriminación entre sus pollos y los parásitos, especialmente cuando eran introducidos los pollos más grandes y menos parecidos a los de urraca.

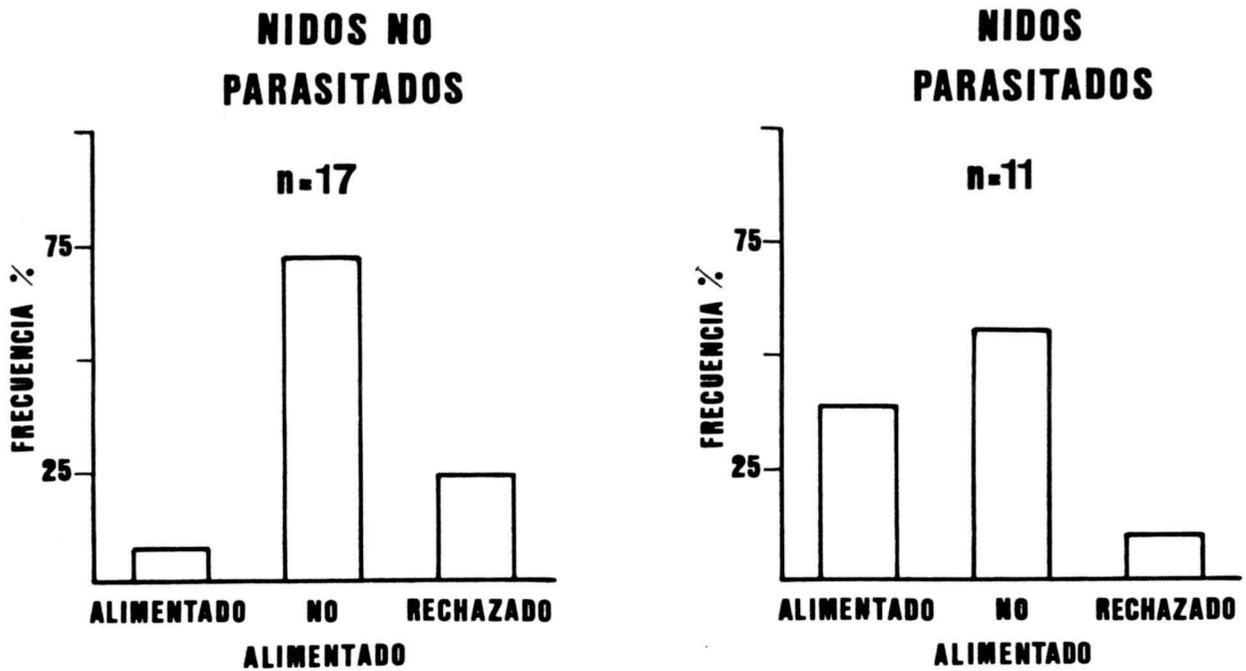
ESTADIO DE DESARROLLO DE LOS POLLOS DE CRIALO

ESTADIO DE DESARROLLO DE LOS POLLOS DE URRACA



RESPUESTA DE LA URRACA

Figura 1: Respuesta de las urracas a pollos de crialo introducidos experimentalmente en su nido. A= alimentado, B= no alimentado, C= rechazado. Ver texto.



### RESPUESTA DE LA URRACA

Figura 2: Resultados de los experimentos en los que se presentaron a las urracas un pollo de críalo y otro de urraca fuera del nido. Ver texto.

Las respuestas negativas (no alimentados, atacados y/o expulsados) frente a los críalos experimentales fueron significativamente más frecuentes cuando estos fueron presentados fuera del nido (94%, Figura 2) que cuando estos eran situados en el nido (56%, Figura 3; log-likelihood test  $X^2= 5,01$ , g.l.= 1,  $p < 0,03$ ). Los pollos de urraca experimentales fueron rechazados (no alimentados, atacados y/o expulsados) en el 64% de las experiencias fuera del nido, y solo el 12% de los casos dentro del nido (Figura 3; log-likelihood test  $X^2= 5,04$ , g.l.= 1,  $p < 0,03$ ). Estos resultados sugieren que las urracas toleran más fácilmente un pollo extraño dentro del nido que fuera del nido y apoyan la idea de que sigan la regla "alimentar cualquier pollo dentro del nido" (hipótesis B).

La capacidad discriminadora fue mayor cuando el pollo extraño era un pollo de críalo (94%) que cuando era una urraca (64%, Figura 2, log-likelihood

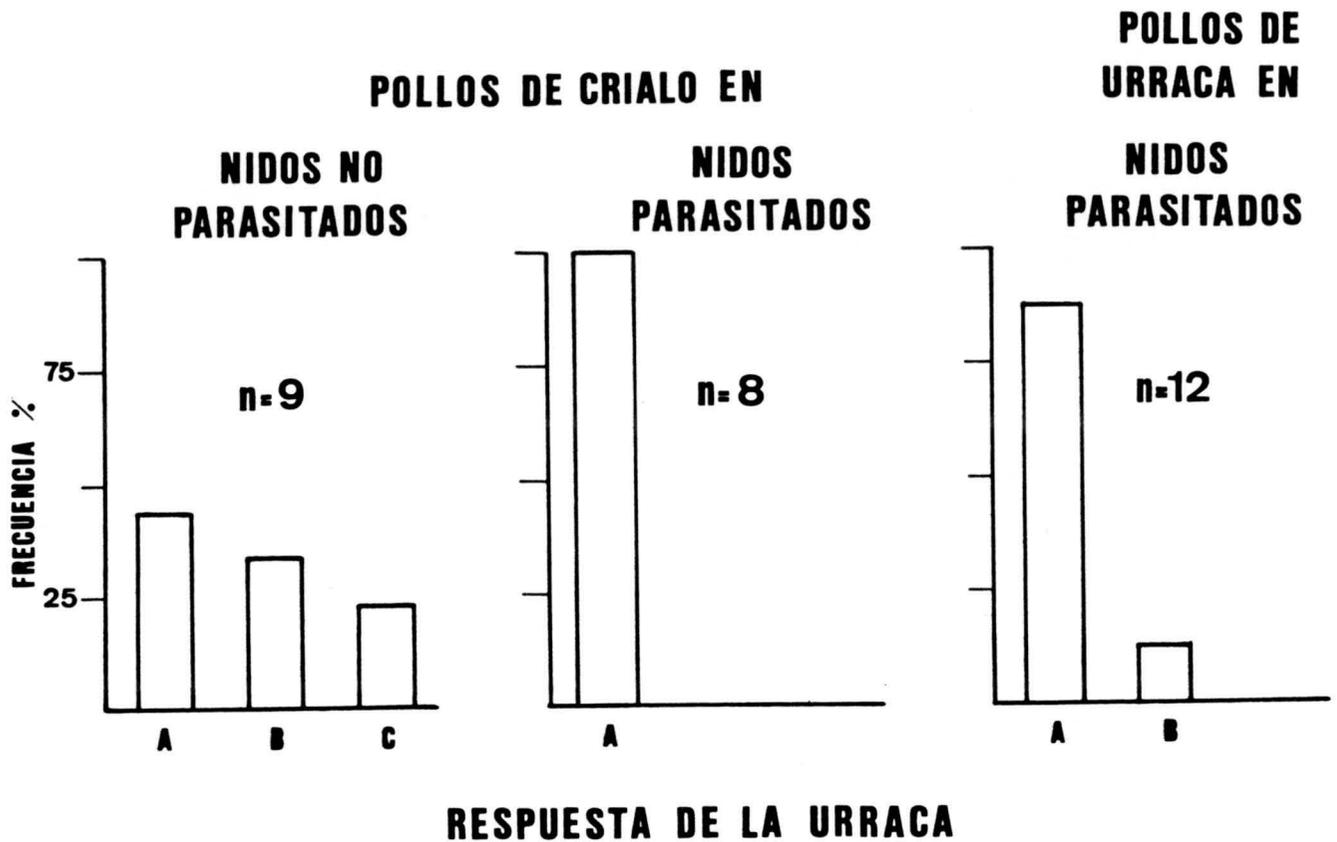


Figura 3: Respuesta de las urracas a pollos de críalo introducidos tanto en nidos sin parasitar como parasitados, y respuesta frente a pollos de urraca introducidos en nidos parasitados. A= alimentado, B= no alimentado, C= rechazado. Ver texto.

test  $X^2 = 3,82$ , g.l.= 1,  $p = 0,05$ ). La urraca fue alimentada más a menudo (37% de los casos) que el críalo (6%, Figura 2, log-likelihood test  $X^2 = 4,09$ , g.l.= 1,  $p < 0,05$ ). Este resultado es contrario a lo predecible en base a la hipótesis del superestímulo (hipótesis C, predicción 1). También de forma opuesta a la segunda predicción de esta hipótesis, los críalos experimentales tendían a ser alimentados en nidos sin parasitar con una frecuencia más baja de lo que lo eran las urracas experimentales en nidos parasitados (44% y 88% de los casos respectivamente; log-likelihood test  $X^2 = 3,23$ , g.l.= 1,  $p = 0,07$ ).

En el tercer experimento (Figura 3) se obtuvo que los pollos de críalo introducidos experimentalmente en los nidos eran alimentados más frecuentemente si eran situados en nidos parasitados (100%) que si eran introducidos en nidos sin parasitar (44%, log-likelihood test  $X^2 = 6,07$ , g.l.=

1,  $p < 0,02$ ), y por otro lado eran rechazados menos frecuentemente en nidos parasitados (0%) que en nidos sin parasitar (56%, log-likelihood test  $\chi^2 = 6,07$ , g.l. = 1,  $p < 0,02$ ). Este resultado es el opuesto al esperado en la hipótesis D y esta de acuerdo con la hipótesis E, lo que apunta que la comparación entre pollos de críalo y de urraca es la base para el reconocimiento (en seis de ocho casos solo había críalos en el nido, con lo que no era posible comparar entre la apariencia de pollos de críalo y urraca).

## DISCUSION

Los hospedadores que crían pollos no miméticos se comportan de forma no adaptativa. Sin embargo aprender a reconocer pollos puede no ser adaptativo en sistemas parásito-hospedador en los que el pollo parásito se queda solo en el nido (Lotem 1993). Sin embargo, el reconocimiento de pollos es adaptativo en sistemas en los que los pollos de las dos especies comparten el nido (Lotem 1993) y se ha encontrado de hecho en varios casos (Davies y Brooke 1988). De acuerdo con esto, en este trabajo se ha mostrado experimentalmente que en el sistema urraca-críalo las urracas pueden reconocer a los pollos de críalo.

No hubo reconocimiento cuando el grado de mimetismo es mayor, con pollos sin plumas; sin embargo las urracas no reconocen pollos sin plumas de otras especies a pesar de no ser miméticos (Alvarez et al 1976). El mimetismo en los pollos de críalo puede ser debido a que filogenéticamente el pollo de críalo haya sido siempre similar en apariencia a los pollos de urraca.

La ausencia de discriminación contra pollos pequeños, sin plumas, podría deberse a que en condiciones normales, cuando no hay parasitismo, no tiene ningún valor discriminar contra pollos diferentes y la regla de alimentar cualquier pollo dentro del nido debería de ser adaptativa, ya que evita posibles errores de reconocimiento.

Con respecto a la hipótesis del superestímulo, los resultados fueron

opuestos a las dos predicciones planteadas por la hipótesis, y por tanto se concluye que los críalos no representan tal tipo de estímulo para las urracas. En el cuco tampoco se ha encontrado evidencia de superestímulo, tanto analizando tasas de ceba en nidos parasitados y sin parasitar (Davies y Brooke 1989), como en experimentos de elección entre pollos de cuco y otros de varias especies no parásitas (Davies y Brooke 1988).

El reconocimiento de pollos de críalo como extraños fue mejor en nidos sin parasitar que en nidos parasitados (Figura 3). Este resultado apoya claramente la idea de que las urracas aprenden durante la estancia de los pollos en el nido su apariencia externa, de forma que la comparación entre ellos y el pollo introducido en el nido es la base para el reconocimiento, no aceptando un pollo diferente de los que hay dentro del nido. El grado de diferencia entre pollos es importante ya que la capacidad para reconocer a los críalos fue mayor cuando (a) introducíamos un pollo de críalo con plumas en nidos con pollos de urraca sin plumas y (b) cuando tanto críalos como urracas tenían plumas bien desarrolladas (Figura 1). En el primer caso la diferencia de tamaño puede ser la responsable de la discriminación, pero en el segundo caso se trataría de la apariencia general del pollo. Teniendo en cuenta que muchos experimentos han mostrado que los padres aprenden normalmente los rasgos externos de los jóvenes al final de su período de estancia en el nido, poco antes de dejarlo (Beecher et al 1981, Beecher 1988, Lessells et al 1991, Medvin et al 1993), podríamos haber esperado una tasa de reconocimiento aún mayor en este segundo caso.

La capacidad de reconocimiento de los pollos propios por parte de los padres se desarrolla en aquellas especies en las que existe un riesgo potencial de confundirlos, como en el caso de aves coloniales (Stoddard y Beecher 1983, Medvin y Beecher 1986). La urraca, sin embargo, es un ave solitaria y que durante la época de cría mantiene y defiende un territorio, dentro del que alimenta a sus jóvenes una vez que dejan el nido (Birkhead

1991). Por ello parece claro que la presión selectiva responsable de la aparición del reconocimiento debe ser el parasitismo por parte del críalo. Esta conclusión se ve apoyada por el hecho de que la capacidad discriminatoria era mayor hacia los pollos de críalo que hacia los de urraca (Figuras 1 y 2).

En condiciones naturales no hemos observado nunca la desaparición de pollos de críalo de los nidos ( $n= 357$  nidos parasitados entre 1982 y 1993), excepto aquellos que murieron por falta de alimento, lo cual solo ocurre en unos pocos nidos multiparasitados (Soler 1990, Capítulo IV). Por lo tanto en condiciones normales las urracas no reconocen como extraños a los pollos de críalo, ni siquiera cuando dejan el nido, cuando su apariencia es muy similar a un críalo adulto. Esta falta de reconocimiento en condiciones naturales quizás ocurre porque las urracas aprenden los rasgos de todos los pollos dentro del nido conforme estos van creciendo. Por otro lado, las urracas podrían reconocer a los pollos de críalo pero verse forzadas por los parásitos adultos a aceptarlos y criarlos (Zahavi 1979). Los críalos pueden forzar a las urracas a aceptar e incubar sus huevos en nuestra área de estudio, depredando aquellos nidos en los que los huevos parásitos desaparecen (hipótesis de la "mafia", Soler et al. enviado). Este comportamiento haría más costosa la discriminación de los pollos de críalo. Por lo tanto, el críalo tiene una ventaja en la carrera de armamentos frente a la urraca que es muy difícil de contrarrestar.

En los casos en que parásitos y hospedadores son criados juntos en el nido hay otros dos factores que dificultan la evolución del reconocimiento: a) la tasa de parasitismo, ya que conforme esta se hace mayor el tiempo necesario para la expansión de la capacidad de reconocimiento en la población del hospedador se hace más corto, y b) la frecuencia con la cual los hospedadores consiguen criar pollos propios, ya que si esta es muy baja, los costes de errores de reconocimiento pueden sobrepasar los beneficios de un aprendizaje correcto (Lotem 1993). En nuestra zona de estudio, una media de

0,32 (n= 133) pollos de urraca sobrevivieron en nidos parasitados (Soler 1990, Capítulo IV). Incluso aunque la tasa de parasitismo es muy alta, mayor del 50% (Capítulo IV), la tasa de supervivencia de pollos no parece lo bastante alta para esperar una rápida aparición de la capacidad de reconocimiento. Las urracas no reconocen y rechazan los pollos de críalo por dos motivos: (1) el comportamiento "mafioso" de los críalos adultos que fuerzan la aceptación en las urracas, y (2) el reconocimiento de pollos se ha encontrado en sistemas parásito-hospedador en los que el parasitismo causa una mortalidad muy baja o nula entre los pollos del hospedador (Rothstein 1990, Lotem 1993).

Se ha sugerido que parásitos y hospedadores mantienen una continua carrera de armamentos (Davies y Brooke 1989). En este caso sería de esperar que evolucionase el reconocimiento de los pollos al comienzo del período de estancia en el nido, ya que después los costes derivados de los posibles errores serían mayores. La capacidad de discriminación del hospedador también puede depender del nivel de mimetismo alcanzado por los pollos parásitos como consecuencia del reconocimiento de los hospedadores (ver arriba). El mimetismo de los pollos de críalo va disminuyendo conforme estos crecen (obs. pers.). Al eliminar la posibilidad de aprender los fenotipos de los críalos a las urracas adultas (experimentos 1 y 2) se produce un aumento de la capacidad de reconocimiento con la edad de los pollos de críalo. Durante los años de estudio se han introducido experimentalmente pollos de urraca en nidos parasitados y sin parasitar con pollos de una edad similar (n= 35) y en ningún caso se ha registrado el rechazo de estos pollos. Por lo tanto, los críalos están explotando los efectos del aprendizaje de las características externas de sus pollos por parte de las urracas adultas, y el comportamiento "mafioso" puede retrasar simultáneamente la evolución del rechazo de los pollos parásitos. Esto puede explicar porque no se han registrado casos de rechazo en condiciones naturales.

En conclusión, los resultados de este trabajo muestran que los críalos

no representan un superestímulo para las urracas, y que estas son capaces de reconocer pollos de críalo introducidos en sus nidos. Los críalos explotan a su favor la regla de las urracas de alimentar cualquier pollo que se encuentre dentro del nido y del que haya aprendido sus rasgos externos.

CAPITULO VIII. CONCLUSIONES

Las conclusiones finales obtenidas en este trabajo son:

A: RESPECTO AL EXITO REPRODUCTOR DEL PARASITO Y DEL HOSPEDADOR EN UN AREA DE RECIENTE SIMPATRIA:

1) La tasa de parasitismo es muy alta y superior a las encontradas en zonas de más antigua simpatría. Esto es una consecuencia de la poca efectividad de los mecanismos de defensa de la urraca frente al críalo, y quizás de un elevado tamaño poblacional de éste.

2) El número de huevos de parásito por nido parasitado es superior al registrado en otros estudios. Además, hay un gran porcentaje de nidos parasitados que contienen huevos de más de una hembra de críalo. Estos resultados unidos a que el número de hembras que ponen por nido no varíe ni entre zonas ni a lo largo del período de puesta sugieren la ausencia de territorialidad, contrariamente a lo que establecido en una zona de mayor duración de simpatría.

3) Un elevado porcentaje de los nidos parasitados tenían varios huevos de la misma hembra de críalo. Esto puede ser una estrategia para explotar la capacidad de un hospedador como la urraca capaz de criar varios pollos, ya que existe una correlación positiva entre el número de huevos puestos por nido y el número de volantones que dejan el nido.

4) Los huevos de urraca en nidos parasitados frecuentemente presentan abolladuras, grietas y/o picotazos debidos al comportamiento de la hembra parásita al poner los huevos. Este comportamiento es beneficioso para el parásito, ya que disminuye el número de futuros competidores para sus pollos.

5) El éxito reproductor del críalo es mayor que en zonas de antigua simpatría, lo que pone a éste en una situación de ventaja frente a las urracas en la carrera coevolutiva de armamentos que mantienen parásitos y hospedadores. Este elevado éxito reproductor es consecuencia de una elevada tasa de parasitismo y de la poca efectividad de mecanismos de defensa tales

como la expulsión de huevos parásitos.

B: RESPECTO A LA RELACION ENTRE LA TASA DE PARASITISMO Y LA ORGANIZACION ESPACIAL Y TEMPORAL DE LOS NIDOS DE URRACA.

1) La proximidad espacial y temporal tiene un efecto en la probabilidad de que un nido sea parasitado: las zonas de alta densidad sufren una menor tasa de parasitismo, principalmente debido a que en estas zonas la mayoría de los nidos están disponibles simultáneamente.

2) Como consecuencia de la menor tasa de parasitismo, las urracas tienen un mayor éxito reproductor en las zonas de alta densidad. Esto podría explicar en parte el que la densidad de cría de las urracas sea mayor en el Sur de Europa.

C: RESPECTO A LA ALIMENTACION DE LOS POLLOS DE URRACA Y DE CRIALO.

1) La dieta de los pollos de urraca en nidos sin parasitar se caracteriza por estar muy poco especializada, siendo los principales grupos consumidos los coleópteros y las larvas de lepidóptero. Los pollos mayores recibieron también, aunque en pequeña cantidad, granos de cebada.

2) Las presas aportadas a los pollos en nidos sin parasitar son seleccionadas de entre las disponibles en el medio, presentado un tamaño medio mayor al de las presas disponibles. Los pollos pequeños reciben presas más blandas, con un bajo contenido en quitina, y pequeñas (arañas, ninfas de ortóptero), reservándose las más duras y grandes para los pollos de mayor edad.

3) No existen diferencias significativas entre la dieta recibida por los pollos de críalo y los de urraca en nidos parasitados, aunque hay una tendencia a que los críalos reciban una proporción mayor de coleópteros.

4) Los pollos de críalo reciben significativamente más alimento que los de urraca, tanto en nidos naturalmente parasitados como en experimentalmente

parasitados. Sin embargo, la cantidad de comida aportada al nido no difiere entre nidos parasitados y nidos sin parasitar, lo que está en contra de la hipótesis del superestímulo.

5) El mayor tamaño de los críalos habitualmente les da una ventaja en la competencia por las cebas, ya que pollos de críalo experimentalmente introducidos en nidos con pollos de urraca de mayor tamaño no recibieron significativamente mayor cantidad de alimento.

6) El diseño de la cavidad bucal de los pollos de críalo influye en el reparto de las cebas. Los pollos con la cavidad bucal manipulada (imitando la de las urracas) recibieron significativamente menos alimento que los mismos pollos con la cavidad bucal sin manipular.

#### D: RESPECTO AL RECONOCIMIENTO DE POLLOS PARASITOS

1) Las urracas tienen una cierta capacidad para reconocer pollos de críalo. Esta capacidad es mayor cuando los pollos ya tienen plumas y son más diferentes de los pollos de urraca.

2) El reconocimiento fue más común cuando los pollos se encontraban fuera del nido, lo que apoya la hipótesis de que las urracas utilizan la regla "alimentar cualquier pollo dentro del nido".

3) El reconocimiento fue mejor cuando los pollos eran introducidos experimentalmente en nidos sin parasitar que cuando lo eran en nidos parasitados, lo que indica la importancia de que las urracas comparen con lo que ya han fijado como sus pollos.

4) Los resultados de los experimentos de elección no apoyan la hipótesis del superestímulo, ya que los pollos de críalo no fueron alimentados con preferencia a los pollos de urraca.

5) La ausencia de reconocimiento en condiciones naturales puede deberse: (a) a que las urracas aprenden los rasgos de los pollos en el nido y los identifican como propios, (b) a que los críalos adultos fuercen a las urracas

a aceptar sus huevos y pollos y (c) la tasa de supervivencia de los pollos de urraca en nidos parasitados es demasiado baja para permitir la aparición de la capacidad de reconocimiento.

CAPITULO IX. BIBLIOGRAFIA

- Alvarez, F. y Arias de Reyna, L. (1974). Mecanismos de parasitización por Clamator glandarius y defensa por Pica pica. Doñana, Acta Vert. 1: 43-65.
- Alvarez, F., Arias-de-Reyna, L. and Segura, M. (1976). Experimental brood parasitism of the magpie (Pica pica). Anim. Behav. 24: 907-916.
- Arias-de-Reyna, L. y Hidalgo, S. (1982). An investigation into egg-acceptance by azure-winged magpies and host-recognition by great spotted cuckoo chicks. Anim. Behav. 30: 819-823.
- Arias de Reyna, L., Recuerda, P., Corvillo, M. y Aguilar, I. (1982). Reproducción del críalo (Clamator glandarius) en Sierra Morena Central. Doñana, Acta Vert. 9: 177-193.
- Arias de Reyna, L., Recuerda, P., Corvillo, M. y Cruz, A. (1984). Reproducción de la urraca (Pica pica) en Sierra Morena (Andalucía). Doñana, Acta Vert. 11: 79-92.
- Arias de Reyna, L., Recuerda, P., Corvillo, M. y Cruz, A. (1987). Territory in the great spotted cuckoo (Clamator glandarius). Journal für Ornithologie. 128: 231- 239.
- Baeyens, G. (1981). Functional aspects of serial monogamy: the Magpie pair-bond in relation to its territorial system. Ardea 69: 145-166.
- Balança, G. (1984). Le Régime alimentaire d'une population de pies bavardes (Pica pica). Gibier Faune Sauvage 3: 37-61.
- Beecher, M.D. (1988). Kin recognition in birds. Behavior Genetics 18:465-482.
- Beecher, M.D., Beecher, I., y Hahn, S. (1981). Parent-offspring recognition in bank swallows. II Development and acoustic basis. Anim. Behav. 29:95-101.
- Bengtsson, H. y Rydén, O. (1981). Development of parent-young interaction in asynchronously hatched broods of altricial birds. Z. Tierpsychol. 56: 255-272.
- Betts, M.M. (1955). The food of titmice in oak woodland. J. Anim. Ecol. 24:

282-323.

- Birkhead, T.R. (1991). The Magpies. The Ecology and Behaviour of Black-billed and Yellow-billed Magpies. T & A D Poyser. London.
- Birkhead, T.R., Eden, S.F., Clarkson, K., Goodburn, S.F. y Pellat, J. (1986). Social organization of a population of magpies Pica pica. Ardea 74: 59-68.
- Brichambaut, J. (1973). Contribution de l'écologie à la connaissance de la biologie du coucou-geai Clamator glandarius. Alauda 41: 353-361.
- Briskie, J.V., Sealy, S.G. y Hobson, K.A. (1992). Behavioral defenses against avian brood parasitism in sympatric and allopatric host populations. Evolution 46: 334-340.
- Brooke, M. de L. y Davies, N.B. (1988). Egg mimicry by cuckoos in relation to discrimination by hosts. Nature 335: 630-632.
- Brooke, M. de L. y Davies, N.B. (1989). Provisioning of nestling Cuckoos Cuculus canorus by Reed Warbler Acrocephalus scirpaceus hosts. Ibis 131: 250-256.
- Brooker, M.G., Brooker, L.C and Rowley, I. (1988). Egg deposition by the bronze cuckoos Chrysococcyx basalis and Ch. lucidus. Emu 88: 107-108.
- Buitron, D. (1988). Female and male specialization in parental care and its consequences in black-billed magpies. Condor 90: 29-39.
- Calvo, F. (1979). Estadística aplicada. Deusto S.A. Bilbao.
- Charnov, E.L. (1976). Optimal foraging: attack strategy of a mantid. Am. Nat. 110: 141-151.
- Clark, K.L. y Robertson, R.J. (1979). Spatial and temporal multispecies nesting aggregations in birds as anti-parasite and anti-predator defenses. Behav. Ecol. Sociobiol. 5: 359-371.
- Clutton-Brock, T.H. (1991). The Evolution of Parental Care. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- Coombs, F. (1978). The Crows. A study of corvids of Europe. Redwood burn

- limited trowbeidge and esther. London.
- Cramp, S. (ed) (1985). The birds of the Western Palearctic Vol. IV. Oxford University Press. Oxford.
- Davies, N.B., Bourke, A.F.G. y Brooke, M. de L. (1989). Cuckoos and parasitic ants: interspecific brood parasitism as an evolutionary arms race. Trends Ecol. Evol. 4: 274-278.
- Davies, N.B. y Brooke M. de L. (1988). Cuckoos versus reed warblers: adaptations and counteradaptations. Anim. Behav. 36: 262-284.
- Davies, N.B. y Brooke, M. de L. (1989a). An experimental study of coevolution between the cuckoo, Cuculus canorus, and its hosts. I. Host egg discrimination. J. Anim. Ecol. 58: 207-224.
- Davies, N.B. y Brooke, M. de L. (1989b). An experimental study of coevolution between the cuckoo, Cuculus canorus, and its hosts. II. Host egg markings, chick discrimination and general discussion. J. Anim. Ecol. 58: 225-236.
- Dawkins, R. (1982). The extended phenotype. Oxford University Press. Oxford.
- Dawkins, R. (1988). El gen egoísta. Salvat Editores S.A. Barcelona.
- Dawkins, R. y Krebs, J.R. (1979). Arms races between and within species. Proc. R. Soc. Lond. B 205: 489-511.
- De Juana, E. (1980). Atlas ornitológico de la Rioja. Inst. de Estudios Riojanos, Logroño.
- Di Carlo, E.A. (1971). Appunti sulla biologia del cuculo dal ciuffo (Clamator glandarius). Rivista Ital. Orn. 41: 86-107.
- Dhindsa, M.S. y Boag, D.A. (1990). The effect of food supplementation on the reproductive success of Black-billed Magpies Pica pica. Ibis 132: 595-602.
- Dhindsa, M.S. y Boag, D.A. (1992). Patterns of nest site, territory, and mate switching in black-billed magpies (Pica pica). Can. J. Zool. 70: 633-640.

- Drent, R.H. y Daan, S. (1980). The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. Ardea 68: 225-252.
- Everitt, B.S. (1992). The analysis of contingency tables. Chapman & Hall. London.
- Fernandez-Cruz, M. y Araujo, J. (eds.) (1980). Situación de la avifauna española. C.O.D.A. Madrid.
- Freeman, S., Gori, D.F. y Rohwer, S. (1990). Red-winged blackbirds and brown-headed cowbirds: some aspects of a host-parasite relationship. Condor 92: 336-40.
- Fry, C.H., Keith, S. y Urban, E.K. (1988). The birds of Africa. Volume III. Academic Press, London.
- Gangwere, S.K. y Morales Agacino, E. (1970). The biogeography of iberian orthopteroids. Miscelania Zoologica 2: 9-75.
- Gaston, A.J. (1976). Brood parasitism by the pied crested cuckoo (Clamator jacobinus). J. Anim. Ecol. 45: 331-348.
- Gill, B.J. (1982). The grey warbler's care of nestlings: a comparison between unparasitized broods and those comprising a shining bronze-cuckoo. Emu 82: 177-181.
- Godfray, H.C.J. (1991). Signalling of need by offspring to their parents. Nature 352: 328-330.
- Gonzalez, A.L. (1987). Dinámica temporal de la artropodocenosis en un bosque caducifolio de Sierra Nevada. Memoria de Licenciatura, Dept. de Biología Animal, Ecología y Genética. Universidad de Granada.
- Graham, D.S. (1988). Responses of five host species to cowbird parasitism. Condor 90: 588-591.
- Henry, C. (1982). Etude du régime alimentaire des passereaux par la méthode des colliers. Alauda 50: 92-107.
- Högstedt, G. (1980). Resource partitioning in Magpie Pica pica and Jackdaw Corvus monedula during the breeding season. Ornis Scand. 11: 110-115.

- Hussell, D.J. (1991). Regulation of food provisioning in broods of altricial birds. Acta XX Congressus Internationalis Ornithologici: 946-960.
- Järvinen, O., y Väisänen, R.A. (1975). Estimating relative densities of breeding birds by the line transect method. Oikos 26: 316-322.
- Jensen, R.A.C. y Jensen, M.K. (1969). On the breeding biology of southern African Cuckoos. Ostrich 40: 237-246.
- Johnson, E.J. y Best, L.B. (1982). Factors affecting feeding and brooding of Gray Catbird nestlings. Auk 99: 148-156.
- Johnson, E.J., Best, L.B. y Heagy P.A. (1980). Food sampling biases associated with the "ligature method". Condor 82: 186-192.
- Kaminski, P. (1985). The food of the jackdaw during nest development. Zesz. nauk. Filii UW, 48, Biol. 10: 91-98.
- Kluijver, H.N. (1933). Bijdrage tot de biologie en de ecologie van den spreeuw (Sturnus vulgaris L.) gedurende zijn voortplantingstijd. Versl. Meded. Plantenziekt. Wageningen 69: 1-145.
- Knight, R.L. (1988). Effects of supplemental food on the breeding biology of the black-billed magpie. Condor 90: 956-958.
- Krebs, J.R. (1974). Colonial nesting and social feeding as strategies for exploiting food resources in the great blue heron (Ardea herodias). Behaviour 51: 99-131.
- Krebs, J.R. (1978). Optimal foraging: decision rules for predators. In: Behavioural Ecology (Edit. by Krebs, J.R. and Davies, N.B.) pp. 23-63. Oxford: Blackwell.
- Lack, D. (1968). Ecological adaptations for breeding birds. Methuen. London.
- Lessells, C.M., Coulthard, N.D., Hodgson, P.J., y Krebs, J.R. (1991). Chick recognition in European bee-eaters: acoustic playback experiments. Anim. Behav. 42:1031-1033.
- Lilja, C. (1982). Postnatal growth and organ development in the fieldfare and the jackdaw (Turdus pilaris and Corvus monedula). Growth 46: 367-387.

- Liverdsidge, R. (1971). The biology of the Jacobin Cuckoo (Clamatorjacobinus). Proceeding 32d. Ornithological Congress, Ostrich Supplement 8: 177-237.
- Lockie, J.D. (1955). The breeding and feeding of jakdaws and rooks with notes on carrion crows and other Corvidae. Ibis 97: 341-369.
- Lockie, J.D. (1959). The food of nestlings Rooks near Oxford. Brit. Birds 52: 332-334.
- Löhrl, H. (1968). Das Nesthäkchen als biologisches Problem. J. Orn. 109: 383-395.
- Lotem, A., Nakamura, H. y Zahavi, A. (1991). Rejection of cuckoo eggs in relation to host age: a possible evolutionary equilibrium. Behavioral Ecology 3: 128-132.
- Lotem, A. (1993). Learning to recognize nestlings is maladaptive for cuckoo Cuculus canorus hosts. Nature 362: 743-744.
- Macnair, M.R. y Parker, G.A. (1979). Models of parent-offspring conflict. III. Intra-brood conflict. Anim. Behav. 27: 1202-1209.
- Martin, T.E. (1987). Food as a limit on breeding birds: a life history perspective. Ann. Rev. Ecol. Syst. 18: 453-487.
- Martinez, J.G., Soler J.J., y Soler M. (1990). Factores que afectan al tratamiento dado por las urracas (Pica pica) a las presas capturadas antes de ofrecerselas a los pollos. Tercer Cong. Nac. de Etología. León. pp. 87-94.
- Mason, P. y Rothstein, S.I. (1987). Crypsis versus mimicry and the color of shiny cowbird eggs. Am. Nat. 130: 161-167.
- Mason, P. (1986). Brood parasitism in a host generalist, the shiny cowbird: I. The quality of different species as hosts. Auk 103: 52-60.
- McEachran, J.D., Boesch, D.F. y Musick, J.A. (1976). Food division within two sympatric species pairs of sketes (Piscea: Rajidae). Marine Biology 35: 301-317.
- Medvin, M.B. y Beecher, M.D. (1986). Parent-offspring recognition in the barn

- swallow. Anim. Behav. 34:1627-1639.
- Medvin, M.B., Stoddard, P.K. y Beecher, M.D. (1993). Signals for parent-offspring recognition: a comparative analysis of the begging calls of cliff swallows and barn swallows. Anim. Behav. 45: 841-850.
- Meunier, M. y Bedard, J. (1984). Nestling foods of the Savannah Sparrow. Can. J. Zool. 62: 23-27.
- Moksnes, A. y Røskoft, E. (1989). Adaptations of meadow pipits to parasitism by the common cuckoo. Behav. Ecol. Sociobiol. 24:25-30.
- Mountford, G. y Ferguson-Lees, I. (1961). The birds of the Coto Doñana. Ibis 103a: 86-109.
- Mundy, P.J. (1973). Vocal mimicry of their hosts by nestlings of the great spotted cuckoo and striped crested cuckoo. Ibis 115: 602-604.
- Mundy, P.J. y Cook, A.W. (1977). Observations on the breeding of the pied crow and great spotted cuckoo in Northern Nigeria. Ostrich 48: 72-84.
- Nakamura, H. (1990). Brood parasitism by the cuckoo Cuculus canorus in Japan and the start of new parasitism on the azure-winged magpie Cyanopica cyanea. Jap. J. Ornithol. 39: 1-8.
- Nicolai J (1964). Der brutparasitismus der viduinae als ethologisches problem. Z. Tierpsychol. 21:129-204.
- Nur, N. (1984). The consequences of brood size for breeding blue tits. 2. Nestling weight, offspring survival and optimal brood size. J. Anim. Ecol. 53: 497-517.
- Owen, D.F. (1956). The food of nestlings Jays and Magpies. Bird Study 3: 257-265.
- Payne, R.B. (1977). The Ecology of brood parasitism in birds. Ann. Rev. Ecol. Syst. 8: 1-28.
- Payne, R.B. (1982). Species limits in the indigobirds (Ploceidae, Vidua) of West Africa: mouth mimicry, song mimicry, and description of new species. Misc. Publ. Univ. Mich. Museum Zool. 102.

- Petersen, K.L. y Best, L.B. (1986). Diets of nestling Sage Sparrows and Brewer's Sparrows in an Idaho sagebrush community. J. Field Ornithol. 57: 283-294.
- Pike, G.H., Pulliam, H.R. y Charnov, E.L. (1977). Optimal foraging: a selective review of theory and test. Q. Rev. Biol. 52: 137-154.
- Pitts, T.D. (1978). Foods of Eastern Bluebird nestlings in northwest Tennessee. J. Tenn. Acad. Sci. 53: 136-139.
- Redondo, T. y Arias de Reyna, L. (1988). Vocal mimicry of hosts by great spotted cuckoos: further evidence. Ibis 130: 540-544.
- Redondo, T. y Arias de Reyna, L. (1989). High breeding success in experimentally parasitized broods of azure-winged magpies (Cyanopica cyana). Le Gerfaut 79: 149-152.
- Reese, K.P. y Kadlec, J.A. (1985). Influence of high density and parental age on the habitat selection and reproduction of black-billed magpies. Condor 87: 96-105.
- Ricklefs, R.E. (1968). Patterns of growth in birds. Ibis 110: 419-451.
- Rivas-Martínez, S. (1981). Les étages bioclimatiques de la végétation de la Péninsule Ibérique. Anales Jard. Bot. Madrid 37: 251-268.
- Robertson, R.J. (1973). Optimal niche space of the red-winged blackbird: spatial and temporal patterns of nesting activity and success. Ecology 54: 1085-1093.
- Robins, J.D. (1971). Differential niche utilization in a grassland sparrow. Ecology 52: 1065-1070.
- Rohwer, S. y Spaw, C.D. (1988). Evolutionary lag versus bill-size constraints: a comparative study of the acceptance of cowbirds eggs by old hosts. Evol. Ecol. 2: 27-36.
- Rothstein, S.I. (1975a). An experimental and teleonomic investigation of avian brood parasitism. Condor 77: 250-271.
- Rothstein, S.I. (1975b). Evolutionary rates and host defenses against avian

- brood parasitism. Am. Nat. 109: 161-176.
- Rothstein, S.I. (1982). Successes and failures in avian egg recognition with comments on the utility of optimality reasoning. Am. Zool. 22: 547-560.
- Rothstein, S.I. (1990). A model system for coevolution: avian brood parasitism. An. Rev. Ecol. Syst. 21: 481-508.
- Rowan, M.K. (1983). The doves, Parrots, Louries and Cuckoos of Southern Africa. David Philip. Cape Town.
- Royama, T. (1966). Factors governing feeding rate, food requirement and brood size of nestling Great Tits (Parus major). Ibis 108: 313-347.
- Rydén, O. y Bengtsson, H. (1980). Differential begging and locomotory behaviour by early and late hatched nestlings affecting the distribution of food in asynchronously hatched broods of altricial birds. Z. Tierpsychol. 53: 209-224.
- Schoener, T.W. (1971). Theory of feeding strategies. Ann. Rev. Ecol. Syst. 2: 369-404.
- Sealy, S.G. (1992). Removal of yellow warbler eggs in association with cowbird parasitism. Condor 94: 40-54
- Siegel, S. (1988). Estadística no paramétrica aplicada a las ciencias de la conducta. Ed. Trillas S.A. Mexico.
- Smith, N.G. (1968). The advantage of being parasitized. Nature 219: 690-694.
- Sokal, R.R. y Rohlf F.J. (1979). Biometría. Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica. Blume. Madrid.
- Soler, M. (1990). Relationships between the Great Spotted Cuckoo Clamator glandarius and its corvid hosts in a recently colonized area. Ornis Scand. 21: 212-223.
- Soler, M. y Camacho, I. (1983). Datos previos sobre la biología reproductora del Críalo Clamator glandarius. VII Jornadas Ornitológicas Españolas. Gandario (La Coruña)
- Soler, M. y Møller, A.P. (1990). Duration of sympatry and coevolution between

- the great spotted cuckoo and its magpie host. Nature 343: 748-750
- Soler, M. y Soler, J.J. (1991a). Growth and development of Great Spotted Cuckoos and their Magpie host. Condor 93: 49-54.
- Soler M., Soler, J.J., Martinez, J.G. y Møller, A.P. Mafia cuckoos: enforcement of parasitism on magpie hosts by great spotted cuckoos. Evolution (enviado).
- Soler, J.J. y Soler, M. (1991b). Análisis comparado del régimen alimenticio durante el período otoño-invierno de tres especies de córvidos en un área de simpatria. Ardeola 38: 69-89.
- Stephens, D.W. y Krebs, J.R. (1986). Foraging Theory. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- Stoddard, P.K. y Beecher, M.D. (1983). Parental recognition of offspring in the cliff swallow. Auk 100:795-799.
- Stone, E. y Trost, C.H. (1991). The effects of supplemental food on nest dispersion in black-billed magpies. Condor 93: 452-454.
- Tatner, P. (1983). The diet of urban Magpies Pica pica. Ibis 125: 90-107.
- Trivers, R.L. (1974). Parent-offspring conflict. Amer. Zool. 14: 177-192.
- Valverde, J.A. (1953). Contribution a la biologie du coucou-geai, Clamator glandarius L. I. Notes sur le coucou-geai en Castille. Oiseaux et R.F.O. 23: 288-296.
- Valverde, J.A. (1971). Notas sobre la biología reproductora del Críalo (Clamator glandarius). Ardeola, volumen especial: 591-647.
- Veillard, J. (1973). Remarques sur l'adaptation du parasitisme chez le Coucou-geai. Alauda 41: 362-364.
- Vines, G. (1981). A socio-ecology of magpies Pica pica. Ibis 123: 190-202.
- Westneat, D.F. (1992). Nesting synchrony by female red-winged blackbirds: effects on predation and breeding success. Ecology 73: 2284-2294.
- Wyllie, I. (1981). The Cuckoo.- Batsford. London.
- Yom-Tov, Y. (1975). Food of nestling Crows in northeast Scotland. Bird Study

22: 47-51.

Yom-Tov, Y. (1976). Recognition of eggs and young by the carrion crow (Corvus corone). Behaviour 59: 247-251.

Zahavi, A. (1979). Parasitism and nest predation in parasitic cuckoos. Am. Nat. 113: 157-159.

Zar, J. (1984). Biostatistical analysis. Irwin, Illinois.

Zuñiga, J.M. y Redondo, T. (1992). No evidence for variable duration of sympatry between the great spotted cuckoo and its magpie host. Nature 359: 410-411.