

PONÈNCIA

PARASITISMO DE INCUBACIÓN EN EL CRÍALO (*CLAMATOR GLANDARIUS*)

L. ARIAS DE REYNA: PRESENTADA AL MUSEU DE ZOOLOGIA DE BARCELONA (27-IV-84)

Las especies de aves llamadas parásitas de incubación, están distribuidas en cinco familias: cucúlidos, ictéridos, plocéidos, indicatóridos y anátidos. Estas especies se caracterizan por depositar sus huevos en nidos de otras aves, dejando al llamado hospedador, la tarea de incubar y alimentar a sus pollos hasta que puedan volar. Desde un punto de vista evolutivo, podemos clasificar a los parásitos de incubación en parásitos "generalistas", y en parásitos "especialistas". En los primeros cada pareja parasita a varias especies hospedadoras al mismo tiempo, pudiendo ser éstas distintas de un año a otro. El segundo grupo en cambio, generalmente siempre parasita a una misma especie.

Las posibles fluctuaciones en la densidad del hospedador, que puede llegar incluso a desaparecer, así como la tendencia de toda especie a maximizar el aprovechamiento de los recursos disponibles, hacen que los parásitos especialistas tiendan a ampliar el número de especies parasitadas.

El Críalo (*Clamator glandarius*), perteneciente a la familia de los cucúlidos, ha sido tradicionalmente considerado como un parásito especialista, siendo la Urraca (*Pica pica*), en nuestras latitudes, su principal hospedador. Actualmente se está notando en la especie una cierta tendencia expansiva, tanto hacia nuevas áreas como hacia la utilización de nuevas especies hospedadoras. En este trabajo, y a través del estudio de las interrelaciones entre la biología de ambas especies, parásita y hospedadora, se pretende aportar una posible hipótesis explicativa de esta expansión.

Trabajos de campo en zonas determinadas, así como la realización de análisis histológicos, han permitido detectar en el Críalo tres series o períodos de puesta dentro de un

mismo ciclo reproductor. En cada una de estas series se ponen seis huevos, aproximadamente, en días alternos. Entre cada dos períodos de puesta existen períodos de descanso de 4-6 días, por lo que el período completo podemos considerarlo de unos 45 días, el cual resulta comparativamente largo en relación con el del resto de aves.

El Críalo parasita en nuestra zona de estudio a la Urraca, depositando un huevo en cada nido. Para que cada hembra pueda poner su puesta completa necesita por tanto, en condiciones óptimas, alrededor de unos 18 nidos. Existen citas de distintos ornitólogos en las que se controlan entre dos y cinco huevos de Críalo en un mismo nido, información que no coincide con la afirmación anteriormente espuesta. Esta contradicción será aclarada más adelante.

Una vez puesto el huevo del parásito en el nido del hospedador, pasarán entre 11 y 14 días de incubación hasta que eclosionen. La Urraca necesita unos 18 días. Esto implica que el parásito nacerá entre 4-6 días antes que las Urracas. Los propietarios del nido alimentarán a los polluelos recién eclosionados, olvidándose del resto de los huevos, que en general no eclosionan. Ésta es una de las técnicas por las que el parásito queda solo en el nido sin ninguna competencia por el alimento que aportan los "padres adoptivos".

El tiempo de desarrollo del pollo de Críalo hasta abandonar el nido es variable, pero nunca más de 18 días, dándose casos de tan sólo 14 días. La Urraca necesita para poder abandonar el nido entre 20-24 días. Así tenemos que si los pollos de Urraca llegasen a nacer, estarían en clara desventaja frente al Críalo, el cual siempre tendrá una mayor probabilidad de supervivencia. La realización de diversos experimentos apoya

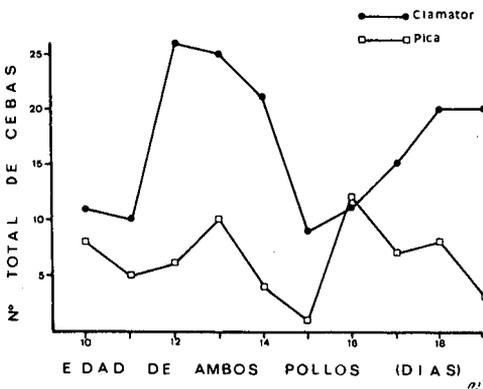


Fig. 1. Número de cebas recibidas por pollos de *Clamator glandarius* y *Pica pica* según la edad.

Number of feedings received by chicks of Clamator glandarius and Pica pica according to their age.

esta afirmación: introduciendo en un nido de Urraca un pollo de Críalo de la misma edad que los pollos del hospedador, y cuantificando el número de cebas que reciben los pollos de ambas especies, se observó (fig. 1) que el parásito conseguía mayor número de cebas, gracias a un comportamiento especial petitorio más efectivo que el de su hospedador, lo cual implica la obtención de más alimento y por tanto un más rápido desarrollo y posibilidad de abandonar antes el nido. Es más, introducido un pollo de Críalo de la mitad de edad de los de Urraca, también consigue suficientes cebas para sobrevivir.

En el caso de pollos de igual edad observamos que el Críalo abandonó el nido con 19 días y los "padres adoptivos" dejaron de acudir a éste, de modo que siguió recibiendo cebas fuera del nido y quedándose con todo el alimento aportado por las Urracas adultas.

Es interesante destacar aquí otros aspectos de comportamiento, en este caso de defensa, por parte de la Urraca frente al parasitismo de incubación. Para ello colocamos pieles cerca del nido de la Urraca, a la misma altura y distancia; estas pieles pertenecían a tres especies distintas: Críalo, Cuco común y Tórtola.

Anotamos tanto el primer ataque como

los que se producían hasta 30 segundos después de éste, sobre las distintas pieles. Comprobamos (fig. 2) que había una diferencia estadísticamente significativa en el número de ataques a la piel de Críalo, y también a la de Cuco común frente a la de Tórtola.

Podemos interpretar de este experimento que nuestra especie hospedadora, la Urraca, es capaz de conocer no sólo a su parásito especialista, sino también a otros parásitos de incubación, en este caso el Cuco común. Ello nos induce a pensar en la existencia de alguna característica general, dentro de los parásitos de incubación, por lo menos en la familia de los Cucúlidos, por la que son reconocibles como posibles parásitos.

Reconsideremos ahora cual es la situación general del fenómeno que comentamos.

Hemos visto que el Críalo tiene unas características de puesta determinadas, que es parásito especialista y que tiene un deter-

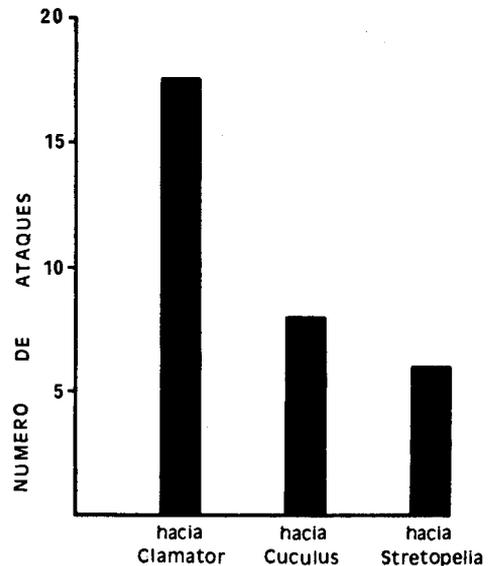


Fig. 2. Número de ataques realizados por parejas de *Pica pica* hacia pieles de *Clamator glandarius*, *Cuculus canorus* o *Streptopelia turtur*, colocados junto a su nido.

Number of attacks performed by Pica pica pairs to models of Clamator glandarius, Cuculus canorus and Streptopelia turtur, placed close to the nest.

minado impacto sobre el hospedador, el cual se defiende por medio de ataques.

Por los datos de campo sabemos que el impacto de parasitación medio es del 19% en nuestras zonas de estudio, tanto en el Coto de Doñana como en Sierra Morena Central, siendo confirmados estos resultados por gran parte de los datos aportados por otros autores recogidos en la bibliografía; es decir, existen 19 nidos parasitados por cada 100 del hospedador. Sin embargo, en conjunto la bibliografía aporta valores muy dispares, desde el 2% hasta el 55%, lo que quizás se pueda explicar por la existencia de una selección de hábitat en favor de las zonas de bosque. Lo que confirman nuestros datos, ya que en zonas boscosas, como pueden ser los pinares del Coto de Doñana o encinares de Sierra Morena, el impacto de parasitación alcanza hasta un 30%, mientras que en zonas de praderas la parasitación es muchísimo menor, del orden del 2%. En general la incidencia de la parasitación es muy baja, comparada con la predación o las inclemencias del tiempo que pueden causar mucho mayor daño sobre el éxito reproductor de la Urraca, lo que nos confirma que su efecto sobre la población de éstas no es tan fuerte como para producir una disminución sustancial de su número.

¿Qué más se conoce del Críalo?; podemos hacer una revisión de su comportamiento desde la llegada migratoria hasta el regreso.

Su llegada en febrero es puesta de manifiesto claramente por un reclamo característico mientras vuela cerca de las Urracas, quienes lo persiguen insistentemente. Al poco, su canto se hace mucho menos frecuente para, al cabo de los tres meses de estancia, prácticamente desaparecer. Vuelven dos o tres meses más tarde y forman grupos de individuos maduros y jóvenes para dirigirse a África a pasar el invierno.

La información dada por ornitólogos, pone de manifiesto un hecho importante: el Críalo está ampliando su área de distribución. Además, si revisando los datos aportados por la bibliografía, vemos que, además de la Urraca, también hay otras especies como la

Grajilla, la Corneja, la Chova, etc. que con relativa frecuencia son parasitadas. Incluso se han encontrado sus huevos en nidos de Milanos. Es raro que se encuentren huevos en tantas especies distintas, siendo un parásito especialista, por lo que hay que buscar una posible explicación a este suceso.

Hasta aquí prácticamente llegaban los conocimientos que teníamos sobre el Críalo en 1979. Era necesario pues, explicar dos fenómenos importantes: el aumento del área de distribución y el mecanismo por el cual se amplía el número de especies parasitadas.

Observamos que una de las vías más importantes para la explicación del primer fenómeno es la territorialidad. Lo que nos llevó a preguntarnos: ¿Existe o no territorialidad en esta especie?. La mayor parte de la bibliografía consultada nos había informado de que no es territorial. Sin embargo pensamos que esta debería ser la forma adecuada de explicar este fenómeno.

Desgraciadamente, dada la escasez de individuos de esta especie en España, además de la dificultad inherente a ser capturado para su marcaje, se tenía que desarrollar una técnica para determinar la existencia del territorio, sin reconocimiento de los individuos.

Tras un prolongado tiempo de intensos debates entre los miembros del grupo de investigación, pudimos desarrollar unas técnicas basadas en el uso de las probabilidades condicionadas, de paso de cada unidad del área a todas las demás y su comparación con las observadas, para, mediante técnicas multivariantes, llegar a demostrar la existencia del territorio.

La toma de datos fué ardua, se requería una extensa área continuamente vigilada y largas jornadas de observación atenta, durante todo el período de estancia del Críalo en España, es decir desde febrero a agosto.

Gracias a que formamos un equipo suficientemente numeroso, observábamos en días alternos durante cuatro horas por la mañana y otras tantas por la tarde, alargando estos períodos de observación para aprovechar

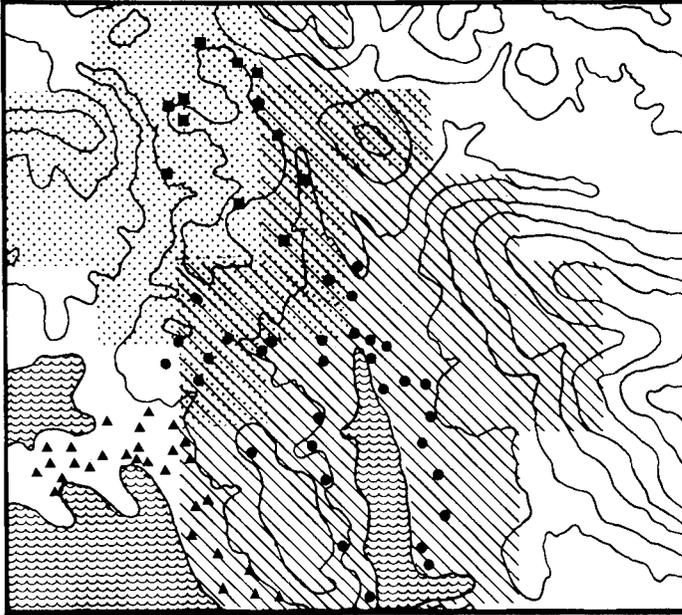


Fig. 3. Area de estudio. En punteado y rayado los territorios de dos *Clamator glandarius*. ■ ● ▲ Nidos de *Pica pica* de tres colonias.

Study area. Different Clamator glandarius territories in dotted and striped. ■ ● ▲ Nests of Pica pica of three different colonies.

todas las horas de luz.

Todo ello nos llevó a determinar, como veremos a continuación, la existencia de territorios para el Críalo así como algunas de las características que poseen: su superficie, número de nidos del hospedador dentro de estos, etc.

Nuestra zona de estudio, en Sierra Morena, era de 2,5 km² (fig. 3). Se delimitaron dos áreas usadas cada una por una pareja de Críalos. En la zona de solapación observamos contactos agresivos, es decir, había defensa activa de los límites, por lo que pudimos comprobar que eran verdaderos territorios.

Estudiando las características de estos territorios, determinamos que el impacto de parasitación en ellos era del 20%, mientras que en la zona de pradera, donde no hay territorios establecidos, era de un 2%.

En general los nidos parasitados lo son con un solo huevo, aunque encontramos nidos con más de uno (fig. 4). Vimos que en 5 de los nidos de Urraca de la zona limítrofe entre los dos territorios aparecía este caso.

Para diferenciar los huevos utilizamos la relación: Eje Mayor/Eje Menor, que para el

huevo del Críalo es $\bar{x} = 1,28$, mientras que para el de Urraca es $\bar{x} = 1,42$, existiendo diferencias estadísticamente dignificativas.

Necesitábamos saber si estos nidos que se encontraban doblemente parasitados, lo eran por una misma hembra de Críalo o por más, con objeto de determinar la zona de solapación de territorios.

Si los huevos de Críalo de un mismo nido, fueran suficientemente diferentes, obviamente podríamos pensar que son de hembras distintas. Una primera observación nos muestra que su pigmentación y su tamaño eran totalmente diferentes, pero para demostrarlo matemáticamente, utilizamos la relación Eje Mayor/Eje Menor entre los huevos de Críalo del mismo nido. Su comparación evidenció diferencias importantes. Además, los huevos de cada uno de los territorios que se solapaban, poseían valores de relación Eje Mayor/Eje Menor diferentes (fig. 5). Sin embargo, podría ocurrir que una hembra pusiera en un mismo nido un huevo al principio de la puesta y otro huevo al final de ésta y que éstos, avanzada la puesta, aumentaran o decrecieran en tamaño. Cuando ordenamos los distintos huevos según las fechas en que

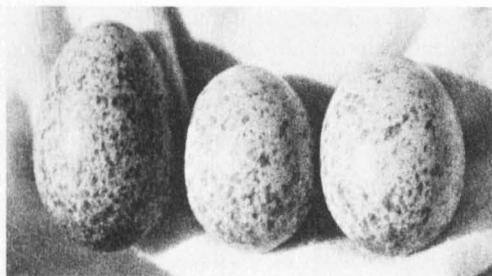


Fig. 4. Huevos de *Pica pica* (izquierda) y *Clamator glandarius* (centro y derecha).

Eggs of *Pica pica* (left) and *Clamator glandarius* (center and right).

se pusieron pudimos comprobar que esto no sucedía así. Es decir, se demostró sin ninguna duda que eran huevos de distintas hembras los puestos en nidos doblemente parasitados.

En resumen pues, tenemos en nuestra zona de estudio dos áreas separadas, el territorio del Norte y el del Sur, quedando de esta forma demostrada la existencia del mecanismo necesario para la colonización de nuevas áreas, y explicado el primer interrogante que habíamos formulado sobre el aumento del área de distribución del Críalo.

Sobre la segunda cuestión, el aumento del número de especies parasitadas en áreas ya colonizadas, veamos cual era la situación que teníamos según los datos aportados por la bibliografía, en cuanto al número de especies que parasita el Críalo desde la zona de invernada, en el centro de África, hasta Europa.

En la zona de África parasita aproximadamente a 12 especies, mientras que en Centro y Norte de África a unas seis y por último, en España, prácticamente a una especie, aunque muy posiblemente sean tres.

Por lo tanto, existe una disminución del número de especies parasitadas a medida que va colonizando su área de distribución. Mientras más lejos se encuentre de su punto de origen, menor es el número de especies que parasita.

Estas informaciones, junto al conocimien-

to que ya teníamos de su biología de reproducción, nos permitieron especular sobre cuál podría ser el mecanismo que utiliza el Críalo para la parasitación de nuevas especies.

Es lógico pensar que el parásito de incubación utilice a una especie como guía para ir avanzando en la colonización de nuevas áreas hasta alcanzar la misma distribución que el hospedador, y varias especies para aumentar la explotación del área o la explotación de sus recursos, que en este caso es la especie que parasita. Posteriormente estas otras especies parasitadas le permitirán seguir aumentando su área de distribución.

¿Cómo podemos explicar el posible mecanismo por el cual se sucede el paso de la parasitación de una especie a otra?

Sabemos que cada especie hospedadora, por ejemplo la Urraca en este caso, tiene

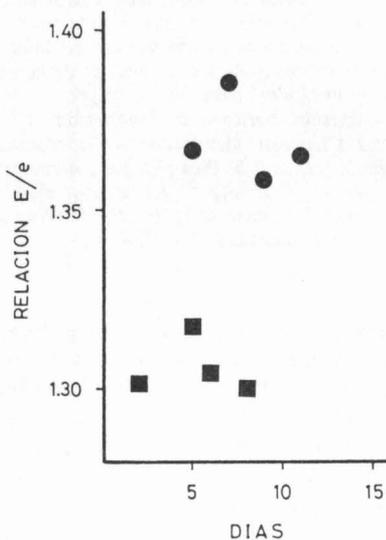


Fig. 5. Relación eje mayor/eje menor para los huevos de *Clamator glandarius* de nidos de *Pica pica* con doble parasitación, con respecto a la fecha. ● Huevos de *Clamator glandarius* de tamaño grande; ■ huevos de *Clamator glandarius* de tamaño pequeño.

Larger axis/shorter axis relationship for *Clamator glandarius* from nests of *Pica pica* with double parasitism, in relation to date. ● Big eggs of *Clamator glandarius*; ■ small eggs of *Clamator glandarius*.

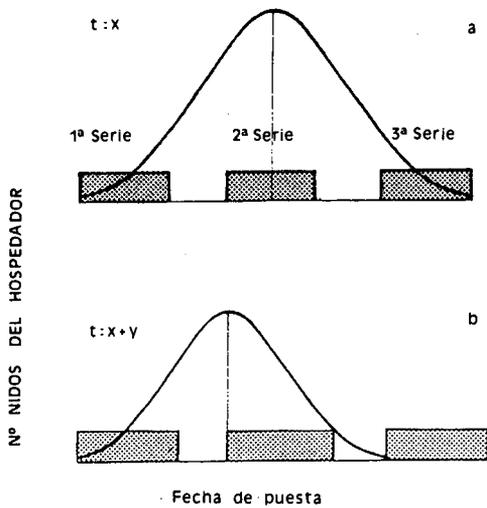


Fig. 6. Relación entre el período de puesta de *Pica pica* y de *Clamator glandarius*: a. Sincronización con la puesta del hospedador; b. Cuando el hospedador (*Pica pica*) ha sufrido una sincronización en el período de puesta por efecto de la parasitación y por tanto existe un desfase de la tercera serie de la puesta del parásito.

Relationship between laying periods of Pica pica and Clamator glandarius: a. Synchronization with the lodger lay; b. Pica pica has synchronized its laying period as an effect of Clamator glandarius parasitism and because of it, the third laying series of Clamator glandarius is out of phase.

un período de puesta que, en general, se puede considerar que sigue una distribución normal (fig. 6 a); la puesta del Críalo según, datos bibliográficos, no comienza hasta que no existe en la zona algún nido con huevos, lo cual, no solo es cierto para el Críalo, sino para gran parte de cucúlidos y de otros parásitos de incubación, puesto que la parasitación se desencadena a la vista de huevos en nidos del hospedador.

Esto no contradice los datos bibliográficos que citan casos de puesta de huevos de Críalo en nidos en los que ésta aún no ha empezado, ya que si una determinada pareja de hospedadores pone huevos mucho antes que los otros de su población, y ello es controlado por el parásito, determina el comienzo de su proceso fisiológico de pue-

ta, que no puede ser detenido. Y si no hay suficientes nidos con huevos, ponen en nidos vacíos.

Para la primera serie de puesta del Críalo existen pocos nidos con huevos, es decir, con posibilidad de ser parasitados; lo que implica que prácticamente todos los que contengan huevos del hospedador se parasitarán (fig. 6).

Sin embargo, la segunda serie se pone cuando existen ya muchos hospedadores en fase de puesta. Lo que es lo mismo que decir que la proporción de nidos que se parasitan del total de hospedadores en esta fase, es pequeño.

La duración de los períodos de puesta total del Críalo y de la Urraca, son prácticamente iguales, por tanto la tercera serie coincide también con el final del período de reproducción del hospedador por lo que, como ocurría durante la primera serie, casi todos los nidos serán parasitados.

Si suponemos que ser ponedoras tempranas o tardías es un carácter hereditario, al cabo del tiempo deben dejar de existir individuos que posean este carácter; es decir, el hospedador sincronizará su puesta por efecto de la parasitación.

Como se ve en la figura 6b, al sincronizarse el hospedador, los huevos de la tercera serie del parásito no tendrán nidos de su hospedador donde puedan ser puestos, por lo que tienen que ser utilizados otros nidos, lo que implica la parasitación múltiple de hasta cinco huevos que ya se comentó, o bien pondrán sobre nidos de otras especies que habiten en la misma zona.

Obviamente deben de ser especies parecidas a su hospedador habitual. Como en nuestra área parasitan córvidos, probablemente serán estos los más propicios y en su defecto cualquier otra especie que esté en fase de puesta en esa época.

El territorio del Críalo en nuestra zona contiene una media de 40 a 42 nidos de su hospedador. Si se le acaban estos nidos debido a la sincronización del hospedador deberá buscar en otras zonas, lo que determina que en esta última fase de período de puesta, desaparecen los límites de los territorios,

algo que también fue corroborado en nuestro trabajo.

Esta hipótesis ha sido simulada en nuestro laboratorio mediante ordenador, confirmando nuestras predicciones y apuntándonos nuevos trabajos para su comprobación.

¿Qué debe ocurrir con estos huevos puestos en otras especies y con los pollos de ellos nacidos, para que llegue a ser esta nueva especie realmente una "Nueva Especie Hospedadora"?

Si los huevos son aceptados y nacen los pollos llegando a volar, en su retorno el año siguiente estos individuos deberán poner sus huevos en los nidos de la especie que fue su hospedador. Es decir, se hace necesario un reconocimiento de tal especie como hospedadora.

Uno de nuestros trabajos se ha centrado en demostrarlo. Para ello cogimos huevos de Críalo y parasitamos artificialmente al Rabilargo. Una vez fueron aceptados y llegaron a abandonar el nido, cogimos a los pollos y los pusimos en un aviario junto a pollos criados en nidos de Urraca, simulando su natural unión anterior al viaje migratorio para la invernada. En este aviario pasaron dos meses, momento en el cual hicimos una serie de tests para ver si reconocían a sus hospedadores. Comprobamos estadísticamente que sí existe reconocimiento de hospedadores. Pero ha de cumplirse algo más basado en el comportamiento de las parejas de Críalo para que puedan parasitar a la nueva especie potencialmente hospedadora. Para parasitar el nido de Urraca (en nuestro caso), existe una táctica encaminada a evitar la fuerte defensa del hospedador que habíamos comentado al principio.

La cooperación entre los miembros de la pareja para la parasitación es como sigue: la hembra anda sigilosamente, a veces con cortos vuelos a ras de suelo, acercándose silenciosamente al lugar del nido. Una vez

la hembra está cerca de éste, el macho vuela haciéndose muy visible y emitiendo fuertes reclamos, con lo que consigue ser atacado por los miembros de la pareja hospedadora. Mientras se efectúa el ataque, la hembra pone su huevo en el nido y se marcha, lo que dura unos dos segundos. Una vez ha puesto el huevo sale del nido, volando y haciéndose visible llama la atención de los hospedadores con lo que el macho que era perseguido puede también escapar.

¿Pero qué ocurre en caso de parasitación de una nueva especie?

En este caso debe formarse una pareja entre individuos que parasitan a un mismo hospedador. Imaginemos por ejemplo al macho intentando parasitar a un Rabilargo y a la hembra parasitar a una Urraca. La táctica de parasitación fracasaría.

Debe existir un mecanismo por el que se consiga, mientras el pollo está en el nido, aprender algo que después pueda ser utilizado para la formación de la pareja. Suponemos que es el canto. Parece ser que el canto de los pollos criados por distintas especies hospedadoras es distinto, lo que aún no ha sido demostrado aunque nuestra experiencia personal así nos lo hace creer. Este es un trabajo que en breve realizaremos y será objeto de una tesis doctoral.

Véase que esta formación de parejas entre individuos criados por una determinada especie puede considerarse como una barrera etológica que favorezca la separación en taxones distintos dentro de un breve plazo evolutivo.

Quedan sin embargo muchos aspectos que o no han sido aquí tratados o lo han sido de forma muy somera. Espero no obstante haberles podido ser útil al exponer aquí una de las líneas de investigación que realizamos en el laboratorio de Etología en la Facultad de Ciencias de Córdoba.

Gracias por su atención e interés.

Arias de Reyna, L., 1984. Ponencia de: Parasitismo de incubación en el Críalo (*Clamator glandarius*). *Misc. Zool.*, 9: 419-425.

L. Arias de Reyna, *Lab. de Etología, Cat. de Fisiología Animal, Fac. de Ciencias, Univ. de Córdoba, Córdoba, España.*