

Focus

Ecología y evolución de las interacciones parásito de cría- hospedador: un estudio longitudinal con individuos marcados

Mercedes Molina-Morales, Juan Gabriel Martínez, Jesús M. Avilés

Ecology and evolution of brood parasite-host interactions: a longitudinal study using marked individuals

Avian brood parasites and their hosts provide an ideal system for studying coevolution. The system consisting of Great Spotted Cuckoos *Clamator glandarius* and their Magpie *Pica pica* host provides clear support for the effect of brood parasitism on the reproductive success of hosts and on the evolution of host defensive mechanisms designed to counteract the negative effects of parasitism. However, long-term studies using marked birds addressing issues related to patterns of host use by parasites and defense mechanisms in hosts are still very scarce. Here, we use cross-sectional and longitudinal studies to review the evolution of defensive mechanisms against parasitism and patterns of parasitism in a population of Magpies and Great Spotted Cuckoos. Our results show the importance of long-term studies of individual birds when attempting to characterize patterns of parasitism and the expression of phenotypic traits and defensive behavior at population level. Our findings suggest that brood parasitism can be structured within host populations, and provide support for the possible influence of external abiotic factors as potential elements determining the co-evolutionary dynamics of parasite-host interactions. In addition, we demonstrate that ontogeny may play a key role in the expression of host defenses. In conclusion, the study of structured parasitism, climatic factors and ontogeny, whose importance can only be quantified by performing individual-based, long-term studies, provides intriguing and deeper perspectives for understanding the ecology and evolution of avian brood parasites and their hosts.

Key words: Magpie, Great Spotted Cuckoo, longitudinal studies, wild population, ontogeny, structured parasitism, phenological mismatch.

Mercedes Molina-Morales* & Juan Gabriel Martínez, *Departamento de Zoología, Universidad de Granada, E-18071 Granada, Spain.*

Jesús M. Avilés, *Departamento de Ecología Funcional y Evolutiva, Estación Experimental de Zonas Áridas (CSIC), Ctra. de Sacramento S/N, E-04120 Almería, Spain.*

*Corresponding author: merche@ugr.es

Received: 23.09.15; Accepted: 13.10.15 / Edited by O. Gordo

El parasitismo de cría en las aves

El parasitismo es un tipo de interacción biológica entre dos organismos, en la cual uno de ellos, el parásito, obtiene beneficios del otro, el hospedador, que a su vez se ve perjudicado. En la mayoría de los casos el beneficio que obtiene

el parásito del hospedador es alimento, o bien cuidados parentales para su descendencia, lo que se denomina específicamente parasitismo de cría. El parasitismo trae consigo una reducción del crecimiento, la supervivencia y el éxito reproductivo de los hospedadores (Clayton & Moore 1997, Davies 2000, Payne 2005), y es,

por tanto, un potencial agente selectivo sobre los rasgos biológicos del hospedador. De hecho, los rasgos de historia vital de muchas especies de hospedadores están mediados por la acción de los parásitos, siendo su expresión el resultado evolutivo de una variedad de respuestas para reducir sus efectos negativos (Clayton & Moore 1997, Feeny *et al.* 2013).

El parasitismo de cría ha evolucionado en una gran variedad de taxones, tanto en vertebrados (aves: Payne 2005, Davies 2000; peces: Taborsky 2001, Ota *et al.* 2010), como en artrópodos (Libersat *et al.* 2009, González-Megías & Sánchez Piñero 2003), siendo una estrategia reproductiva frecuente en aves y en himenópteros, principalmente en hormigas (Wilson 1971) y abejas del género *Psytirus* (Williams 1998, 2008; Kilner & Langmore 2011). Dentro de las aves se caracteriza porque la especie parásita pone sus huevos en el nido de la especie hospedadora, que será la que lleve a cabo el cuidado parental desde la incubación a la alimentación de los pollos. El parasitismo de cría en aves puede ser tanto intra- como inter-específico, dependiendo de si los huevos del parásito son puestos en nidos de individuos de la misma (Yom-Tov 2001, Eadie & Lyon 2011) o distinta especie (Davies 2000, Payne 2005), respectivamente. En ambos casos, el parasitismo puede ser facultativo, cuando el parásito además de criar su propia descendencia parasita a otros individuos (Amat 1991, 1993; Payne 2005), u obligado, cuando los parásitos no hacen nidos y ponen sus huevos siempre en nidos de otros individuos (Payne 2005). El parasitismo de cría inter-específico obligado se da casi exclusivamente en aves nidícolas o altriciales, aunque también aparece esporádicamente entre algunas especies de aves nidífugas como el Pato rinconero, *Heteronetta atricapilla*, que parasita a otras anátidas (Eadie *et al.* 1988).

El parasitismo de cría inter-específico ha evolucionado en linajes de aves que hacen nido y proporcionan cuidados parentales, y su origen evolutivo ha sido explicado fundamentalmente mediante dos hipótesis (revisado en Davies 2000). En primer lugar, se ha sugerido que podría originarse a partir del parasitismo intra-específico en situaciones en las que la falta de nidos de conspecíficos que parasitar favorecería el uso de nidos de otras especies para poner huevos (Hamilton & Orians 1965, Payne 1977). Alternativamente, puesto que

muchas especies de aves usan nidos viejos de otras especies o crían en cavidades con poca luz, podría darse el caso que un parásito primigenio pusiese por error sus huevos en nidos en los que aún estuviesen los huevos del propietario. Si el propietario expulsara a la hembra parásita los huevos de ésta podrían ser incubados con los huevos del propietario, originándose el parasitismo de cría inter-específico (Davies 2000). En este sentido, se ha sugerido que el parasitismo de puesta inter-específico podría haber evolucionado directamente a partir de especies de mayor tamaño y con periodos de incubación más cortos, que comenzarían a explotar por error a otras especies de menor tamaño y con tiempos de incubación más prolongados, de modo que los pollos parásitos se beneficiarían de su mayor tamaño, ya que los padres hospedadores los alimentarían preferentemente (Slagsvold 1998).

El parasitismo de cría inter-específico ha evolucionado, al menos, siete veces distintas en varios clados dentro de la Clase Aves: una vez en los Indicadores de la miel (Familia *Indicatoridae*, 17 especies), en una especie de anátida (*Heteronetta atricapilla*, de Sur América), tres orígenes independientes en cucos del Viejo y Nuevo Mundo, (Subfamilia *Cuculinae*, 57 especies) y dos orígenes independientes en passeriformes, incluyendo los tordos americanos (Familia *Icteridae*, 5 especies) y los pinzones africanos (Género *Vidua* y *Anomalospiza*, 20 especies) (Sorenson & Payne 2002).

Costes del parasitismo de cría

Los parásitos de cría pueden reducir el éxito reproductivo de sus hospedadores principalmente de tres maneras. La primera durante la fase de la puesta. Se ha descrito que en muchas especies parásitas la hembra suele retirar un huevo del hospedador al poner el suyo, como en el Cuco común *Cuculus canorus*, o incluso en visitas previas a poner su huevo, como es el caso del tordo cabecipardo *Molothrus ater* (Sealy 1992, Payne 2005, Davies 2000). En otras especies parásitas donde la hembra no retira huevos, la hembra parásita puede romper los huevos hospedadores cuando pone los suyos desde el borde del nido, gracias a que sus huevos tienen una cáscara más resistente, (p.e., género *Clamator*, Soler *et al.* 1997b, Soler & Martínez 2000, Hoover 2003; Indicador grande *Indicator indicator*, Spot-

tiswoode & Colebrook-Rodjent 2007) o bien picándolos para conocer su estado embrionario y así ajustar el momento de parasitismo (p.ej., Tordo renegrido *Molothrus bonariensis*, Massoni & Reboreda 1999, 2002).

Un segundo coste es debido a que el parasitismo a menudo reduce el éxito de eclosión del hospedador (Rothstein 1990), ya que el periodo de incubación de los huevos parásitos suele ser más corto y la hembra hospedadora deja de incubar para alimentar a los pollos recién eclosionados (Payne 2005).

Finalmente, un último coste se manifiesta tras la eclosión de los huevos parásitos, ya que los pollos parásitos acaparan los cuidados parentales. Por ejemplo, al eclosionar los pollos del Cuco común expulsan del nido los huevos y pollos hospedadores evitando la competencia por el alimento (Davies 2000, Payne 2005). El pollo parásito de los indicadores de la miel lacera con su pico y mata a los pollos del hospedador a las pocas horas de haber eclosionado (Spottiswoode & Koorebaar 2012). En otras especies parásitas como el Críalo *Clamator glandarius* o el Tordo cabecipardo, los pollos parásitos y los hospedadores comparten el nido, si bien los primeros son preferentemente alimentados por sus padres putativos debido a que, al eclosionar antes, son de mayor tamaño (Soler & Soler 1991) y presentan una mayor intensidad petitoria que los pollos hospedadores (Redondo & Zúñiga 2002, Soler *et al.* 1999e, Kilner & Davies 1999, Hauber & Ramsey 2003, Rivers 2007). Debido a ello, en algunas especies los pollos parásitos acaban por monopolizar el alimento y, en consecuencia, los pollos hospedadores mueren de hambre, quedando solos en el nido (Soler 1990, Soler *et al.* 1995c, Davies 2000).

Carreras coevolutivas de armamentos

El parasitismo de cría aviar es un sistema ideal para el estudio de los procesos coevolutivos porque involucra, en la mayoría de los casos, la interacción de dos especies en simpatría y porque muchas de las adaptaciones relacionadas con la interacción se manifiestan en el nido y, por tanto, se pueden estudiar fácilmente (Rothstein 1990).

En general, los parásitos de cría infligen grandes costes reproductivos a sus hospedadores, por lo que existe una fuerte presión selectiva

en los mismos para el desarrollo de estrategias de defensa que minimicen los efectos negativos del parasitismo. La evolución de mecanismos de defensa anti-parásito en los hospedadores selecciona contra-defensas adaptativas en los parásitos que permitan seguir explotando al hospedador, lo que da lugar a una carrera de armamentos coevolutiva (Davies 2000).

La evolución de adaptaciones y contra-adaptaciones en los mecanismos de defensa y contra-defensa se da en diferentes estadios del periodo reproductor (Krüger 2007, Soler 2014). La búsqueda o selección de nidos por parte del parásito se realiza antes de que el hospedador comience la puesta de sus huevos. La hembra parásita dedica un tiempo considerable a observar nidos desde un emplazamiento oculto, y la respuesta adaptativa por parte del hospedador es criar en lugares alejados de las perchas de los parásitos, lo que reduciría la probabilidad de ser parasitados (Álvarez 1993, Øien *et al.* 1996, Clotfelter 1998, Moskat & Honza 2000, Hauber 2001). Además en los hospedadores se da el ocultamiento de los nidos (Moskat & Honza 2000) y un comportamiento sigiloso (Banks & Martin 2001), que hacen que la puesta del hospedador sea impredecible para el parásito (ver revisión en Davies 2011). Una vez que el parásito se acerca al nido, la primera respuesta del hospedador es la defensa directa del mismo mediante el ataque al parásito (Mokness *et al.* 1991, Røskaft *et al.* 2002b). Estudios experimentales han mostrado que los hospedadores son capaces de discriminar entre depredadores y parásitos de cría (Welbergen & Davies 2008) y que la defensa del nido es efectiva y disminuye el parasitismo (Welbergen & Davies 2009). Criar cerca de vecinos también puede ser ventajoso para un hospedador al reducir la probabilidad de ser parasitado por un efecto dilución o a través de una defensa colectiva (Martínez *et al.* 1996, 1998b, Welbergen & Davies 2009, Jélinek *et al.* 2014). Todos estos factores, a su vez, actuarían como una presión selectiva sobre el parásito que va a evolucionar hacia un comportamiento más reservado y sigiloso para evitar ser visto mientras pone sus huevos, o bien, hacia plumajes que confundan a los hospedadores, como por ejemplo el parecido en el plumaje entre cucos y gavilanes que reduciría el hostigamiento hacia los parásitos al confundirse con un potencial depredador (Davies & Welbergen 2008, Davies 2011).

Muchos de los estudios sobre la evolución de las adaptaciones y contra-adaptaciones en el sistema parásito de cría-hospedador se han centrado en el rechazo de los huevos parásitos por parte de los hospedadores. El hospedador, ya sea mediante aprendizaje o discordancia (basándose en la comparación de características como tamaño, coloración, y/o patrón de motas, entre sus propios huevos y los huevos parásitos), reconoce y expulsa el huevo parásito del nido (Victoria 1972, Rothstein 1975, Lotem *et al.* 1992, 1995; Davies & Brooke 1988, Marchetti 2000). Se ha sugerido que el rechazo lo lleva a cabo el sexo responsable de la incubación, frecuentemente las hembras, pero en algunos casos también rechazan los machos (Soler *et al.* 2002). El comportamiento de rechazo a veces simplemente consiste en abandonar las puestas parasitadas o bien construir un nido nuevo sobre el anterior sepultando el huevo parásito. Estas estrategias suelen ser consecuencia de las limitaciones en la capacidad de los hospedadores para retirar los huevos parásitos del interior del nido (Hill & Sealy 1994). El rechazo de huevos, a su vez, ha seleccionado en algunos parásitos la evolución de huevos miméticos con apariencia similar al de los hospedadores (Davies & Brooke 1988, Langmore *et al.* 2003, Avilés 2008), y con cáscaras más fuertes y gruesas que los de éstos (Brooker & Brooker 1991, Davies 2000, Payne 2005, Antonov *et al.* 2009) que tenderían a minimizar los efectos del rechazo. Una vez que en los parásitos han evolucionado huevos miméticos para dificultar el reconocimiento, la selección favorece en los hospedadores, a su vez, la evolución de puestas muy homogéneas en apariencia para mejorar la distinción de rasgos extraños en los huevos. De hecho, se ha comprobado que las especies y/o poblaciones de aves que sufren parasitismo muestran menor variación intrapuesta en la apariencia de sus huevos y, como consecuencia, mayor variación entre puestas de diferentes hembras que las especies y/o poblaciones no parasitadas (Øien *et al.* 1995, Soler & Møller 1996a, Stokke *et al.* 2002, Avilés & Møller 2003). Además, dentro de algunas poblaciones hospedadoras se ha comprobado que los rechazadores tienen menor variación intra-puesta en la apariencia de sus huevos (p.ej. Stokke *et al.* 1999, Moskat *et al.* 2008), confirmando la ventaja en términos de reconocimiento de tener una alta homogeneidad

en la apariencia de los huevos. No obstante, existirían numerosas excepciones a esta regla (p.ej., Avilés *et al.* 2004).

Los efectos de la carrera de armamentos también son patentes una vez que han eclosionado los pollos. Los pollos parásitos presentan adaptaciones que facilitan la explotación de los hospedadores como son un rápido desarrollo embrionario, un comportamiento petitorio exagerado, o comportamientos de expulsión o eliminación de huevos o pollos parásitos (ver revisión en Krüger 2007 y Soler 2009). En los hospedadores, por su parte, se ha descrito el reconocimiento y rechazo de pollos mediante el abandono del pollo en el nido, o incluso picándolo y tirándolo fuera del mismo (Langmore *et al.* 2003, Sato *et al.* 2010, Tokue & Ueda, 2010, Delhey *et al.* 2011). El reconocimiento de pollos ha generado la evolución de mimetismo visual (Langmore *et al.* 2011) y vocal en algunas especies parásitas para combatir este rechazo (Payne & Payne 1998, Langmore *et al.* 2008, Anderson *et al.* 2009, ver revisión en Soler 2009 y Davies 2011).

Uno de los mayores enigmas es intentar entender por qué muchas especies (tanto hospedadoras como parásitas) no han desarrollado defensas o contra-defensas cuando éstas parecen, *a priori*, tan ventajosas. En el caso del comportamiento de expulsión de huevos parásitos, por ejemplo, la ausencia de rechazo ha sido explicada mediante tres hipótesis evolutivas no excluyentes. La hipótesis del retraso evolutivo atribuye la ausencia de rechazo a un retardo en la evolución de los mecanismos de defensa en el hospedador debido a la ausencia de variantes genéticas o del tiempo suficiente para que esas variantes se expandan en las poblaciones hospedadoras (Rothstein 1975, Davies & Brooke 1988, Hoover 2003). La hipótesis del equilibrio evolutivo, por su parte, sugiere que dadas las restricciones cognitivas y fisiológicas que podrían afectar a la expresión del comportamiento de expulsión de huevos, la ventaja de expresarla sería dependiente del contexto. Así, los hospedadores aceptarían el parasitismo cuando los costes de expulsión excedieran los beneficios de aceptarlo (Rohwer & Spaw 1988, Lotem *et al.* 1992, Avilés *et al.* 2005, Krüger 2011). Finalmente, la hipótesis de la transmisión horizontal limitada sugiere que la existencia de parasitismo estructurado espacialmente en una población y/o entre poblaciones puede también conducir a una ausencia de

defensas aparentemente maladaptativa desde un punto de vista poblacional (Hauber *et al.* 2004, Hoover *et al.* 2006). En este sentido, el hecho de que un individuo tenga significativamente más probabilidad de ser parasitado a lo largo de su vida que otros de la población, se ha considerado como un caso particular de transmisión horizontal (Galvani 2003). Se ha sugerido que la transmisión horizontal limitada del parasitismo enlentecería la evolución de la resistencia en el hospedador (Hauber 2001).

Una laguna fundamental para la evaluación exhaustiva de estas tres hipótesis es la escasez de estudios a largo plazo y a nivel individual, lo que impide conocer el papel de la ontogenia y el sexo en la evolución de las defensas contra el parasitismo, y cómo la estructura de edades en la poblaciones hospedadoras puede afectar tanto a la probabilidad de parasitismo como al desarrollo de las estrategias de defensa que se dan en las poblaciones de hospedadores.

El caso de los críalos y las urracas

Uno de los sistemas donde mejor se han estudiado los efectos del parasitismo de cría en la evolución de defensas es la interacción entre críalos y urracas *Pica pica*, donde además se han descrito un gran número de adaptaciones y contra-adaptaciones, que en algunos casos podrían sugerir la existencia de un proceso coevolutivo (Soler & Soler 2000, Møller & Soler 2012). En este sistema el proceso de parasitismo comienza con la observación, por parte de las hembras de Críalo, de la actividad de construcción de nidos en la Urraca. Las urracas, como aves territoriales, defienden su nido de intrusos y de depredadores (Birkhead 1991), pero además, identifican al Críalo como una amenaza y cuando una hembra de Críalo se acerca al nido, sus ocupantes intentan expulsarla (Álvarez & Arias de Reyna 1974). Este sería el primer mecanismo de defensa de la Urraca contra el parasitismo durante el ciclo reproductivo. Por su parte, los machos de Críalo despliegan una estrategia de atracción y distracción de las urracas, consistente en un ruidoso y conspicuo vuelo, mientras que la hembra de Críalo accede al nido sin defensas para poner su huevo (Álvarez & Arias de Reyna 1974). Se ha sugerido que este comportamiento sería una

contradefensa adaptativa para evitar el acoso por parte de las urracas (Soler *et al.* 1999c, Soler & Soler 2000). Sin embargo, se ha observado que dentro de una población de urracas no todas las parejas muestran el mismo grado de defensa del nido. Se ha propuesto que estas diferencias entre parejas podrían deberse a una expresión antagonista de la defensa del nido con otros comportamientos defensivos, como la expulsión de huevos (Soler *et al.* 1999c).

La elección de hospedador se puede llevar a cabo mediante varias estrategias: parasitando al azar todos los nidos disponibles, o, si la calidad de los hospedadores es variable dentro de una población, mediante la selección de rasgos del hospedador que indiquen una ventaja para el parásito. La selección natural favorecerá a aquellos parásitos que maximicen su éxito reproductivo y una manera de hacerlo es eligiendo hospedadores de alta calidad. Por ejemplo, los críalos seleccionan a las parejas de Urraca que tienen nidos más grandes, y se ha sugerido que el tamaño del nido es un indicador de calidad fenotípica en la Urraca (Soler *et al.* 2001a, de Neve *et al.* 2002). De hecho, esto concuerda con el hecho de que es precisamente en los nidos grandes de Urraca donde los pollos de Críalo tienen más probabilidades de volar (Soler *et al.* 1995a). En este sentido, se ha sugerido que el menor tamaño del nido de Urraca en poblaciones simpátricas con el Críalo es la respuesta adaptativa a esta presión selectiva del parásito (Soler *et al.* 1999a). Se desconoce, sin embargo, si las estrategias de elección de los parásitos (elección al azar *versus* elección por calidad) podrían variar dentro de una misma población y entre años distintos en relación con las condiciones ambientales (disponibilidad de hospedadores).

El parasitismo del Críalo impone costes reproductivos a las urracas. La hembra de Críalo cuando pone su huevo lo deja caer desde el borde del nido, abollando y agrietando los huevos de Urraca (Soler *et al.* 1997b). Además el periodo de incubación de los huevos de Críalo es más corto que en la Urraca por lo que sus pollos eclosionan antes deteniendo la incubación de algunos huevos de Urraca y haciendo que no eclosionen (Soler *et al.* 1997a). Se ha sugerido que una manera de contrarrestar la pérdida o rotura de los huevos es incrementar el tamaño de puesta y, de hecho, las poblaciones parasitadas

de Urraca presentan mayores tamaños de puesta que las no parasitadas (Soler *et al.* 2001). No obstante, la principal defensa que exhiben las urracas en respuesta al parasitismo del Críalo es el reconocimiento y rechazo de sus huevos (Soler & Møller 1990). Se ha encontrado que el reconocimiento y rechazo de huevos parásitos depende de la presión de parasitismo y que varía entre poblaciones en relación, entre otros factores, con el tiempo de simpatria entre Críalo y Urraca (Soler & Møller 1990) y con las distancias geográficas y genéticas entre poblaciones (Soler *et al.* 1999d, Soler *et al.* 2001). Una condición indispensable para que se considere que un comportamiento haya evolucionado como respuesta adaptativa es que tiene que ser heredable y, por tanto, tener una base genética. Martín-Gálvez y colaboradores evidenciaron diferencias en las frecuencias alélicas para el marcador microsatélite Ase64 entre volantones hijos de aceptores y volantones hijos de rechazadores de Urraca, pudiéndose considerar ese microsatélite como un marcador asociado al comportamiento de rechazo de huevos parásitos (Martín-Gálvez *et al.* 2006, 2007). Los huevos de Críalo no mimetizan a los huevos de sus hospedadores debido a que no existe variación entre los huevos del parásito puestos en nidos de distintas especies (Soler *et al.* 2003). Sin embargo, una posible contra-adaptación frente al rechazo podría ser el comportamiento “vengativo” o “mafioso” descrito por Soler *et al.* (1995b). Los críalos vuelven a visitar los nidos parasitados y destruyen la puesta del hospedador si éste rechaza el huevo parásito, con el fin de provocar una puesta de reposición en un nuevo nido y, de esta manera, incrementar la posibilidad de parasitismo. Además, este comportamiento parece inducir en los hospedadores un cambio en la respuesta al huevo parásito, aceptándolo en la segunda puesta (Soler *et al.* 1999).

Los pollos de Críalo cuentan con una serie de características que pueden considerarse adaptaciones a la forma de vida parásita, como un comportamiento petitorio exagerado y unas papilas muy conspicuas en la cavidad bucal que propician una alimentación preferente por parte de los adultos de Urraca (Soler *et al.* 1995c). La posible existencia de mecanismos de defensa durante la fase de pollo en el nido en este sistema no ha sido verificada (ver por ejemplo Soler *et al.* 1995d, Soler 2009, pero ver también Soler

2008). Finalmente, estudios recientes sugieren que el olor fétido de los excrementos de los pollos de Críalo podría ser una adaptación para evitar la depredación, que favoreciera la aceptación del parasitismo cuando el Críalo comparte nido con pollos a los que no es capaz de aventajar en tamaño durante el desarrollo (Canestrari *et al.* 2014).

Estudio a largo plazo con marcaje individual del sistema Críalo-Urraca

La mayoría de los trabajos sobre interacciones parásito de cría - hospedador se han hecho desde un punto de vista poblacional, involucrando una o varias poblaciones y frecuentemente a corto plazo, con datos sobre aspectos de la interacción tomados en una o pocas temporadas de cría (p.ej., Krüger 2007, Stokke *et al.* 2008, Avilés *et al.* 2012). Los estudios longitudinales, es decir, estudios sobre características o comportamientos concretos a lo largo de la vida de un mismo individuo, representan una aproximación alternativa a los estudios poblacionales en ecología y biología evolutiva (Clutton-Brock & Sheldon 2010). Tienen, al menos, seis ventajas: 1) el análisis de la estructura de edad de la población; 2) la posibilidad de relacionar distintos estadios de las historias vitales; 3) la cuantificación de la estructura social de la población; 4) la cuantificación del éxito reproductivo a lo largo de toda la vida del individuo; 5) la posibilidad de replicar estimas de selección; y 6) la posibilidad de relacionar distintas generaciones (Clutton-Brock & Sheldon 2010). En el marco de los trabajos de parasitismo de cría, el estudio con hospedadores marcados individualmente, permite discriminar si los patrones de parasitismo y comportamentales que se dan a nivel poblacional, vienen determinados por diferencias entre individuos o porque los individuos modifican esos comportamientos a lo largo de su vida. El seguimiento continuado de individuos permite acometer también cuestiones poco estudiadas en el sistema parásito de cría hospedador, como el rol de los sexos en la evolución de los mecanismos de defensa o la consistencia de los distintos comportamientos a lo largo de la vida de esos individuos, permitiendo delimitar el papel de la ontogenia en la interacción, además de propor-

cionar un escenario ideal para estimar el grado de plasticidad fenotípica en rasgos defensivos y de contra-defensa (Clutton-Brock & Sheldon 2010). En este sentido, es fundamental poder determinar la consistencia de una determinada conducta en los individuos porque el grado de ésta marcará el potencial para que se produzca la evolución (Boake 1989).

Dadas las ventajas de los estudios a largo plazo con individuos marcados, decidimos poner en marcha un estudio de estas características en la población nidificante de críalos y urracas de La Calahorra, municipio localizado en la Hoya de Guadix, provincia de Granada, entre los años 2005 y 2013 (Figura 1). El área de estudio tiene una superficie de unos 12 km², y es un hábitat antropizado donde predomina el cultivo de cereal y de almendro, árbol en el que principalmente nidifican las urracas, si bien también se han encontrado en moreras, álamos, olivos, y arbustos como el rosal silvestre y la retama. El número de parejas reproductoras osciló entre 60 y 90

parejas, según los años, lo que dió una densidad promedio de nidos de Urraca de 6.25 parejas/km², aunque su distribución no fue uniforme. El porcentaje de nidos parasitados por críalos también mostró fuertes variaciones entre años, pudiendo ir del 16 al 66% (Figura 2).

Los nidos de Urraca se controlaron desde principios de marzo hasta principios de julio (periodo reproductor) todos los años del estudio. Tras búsquedas exhaustivas, una vez que un nido era detectado, se registraban sus coordenadas mediante un GPS, y se efectuaban observaciones con telescopio y/o prismáticos durante la fase de construcción del nido para identificar a los individuos, si éstos estaban marcados. Luego, hicimos visitas periódicas al nido para determinar la fecha de puesta y ver, además, si estaba parasitado o no. Consideramos que el nido estaba parasitado si había, al menos, un huevo de Críalo. Cuando la puesta estuvo completa, contamos el número de huevos de Urraca y Críalo, e hicimos una foto de la puesta completa para conocer la apariencia



Figura 1. Esta foto representa el área donde se llevó a cabo el estudio. Se trata de un hábitat antropizado donde predomina el cultivo de cereal y el cultivo de almendros, árbol en el que preferentemente crían las urracas. El área de estudio está ubicada en La Calahorra (Granada).
A photograph of the study area (La Calahorra, Granada province) and its landscape mosaic of cereal crops, meadows and almond groves (Prunus dulcis) in which Magpies generally choose to build their nests.

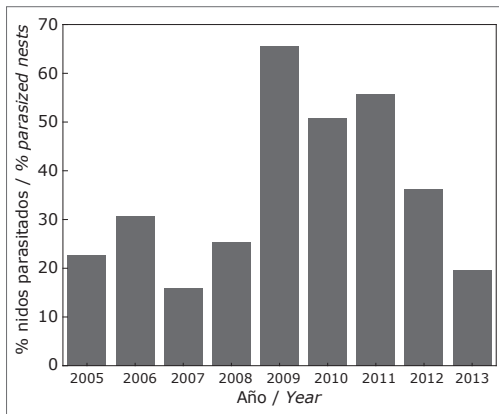


Figura 2. Porcentaje anual de nidos de Urraca parasitados por críalos en La Calahorra.
Annual percentage of Magpie nests parasitized by Great Spotted Cuckoos in La Calahorra.

de los huevos de cada hembra. Todos los pollos fueron marcados en el nido con una combinación única de anillas de colores. También marcamos del mismo modo todos los individuos reproductores, los cuales fueron capturados durante el periodo de construcción de los nidos mediante trampas que usaron una Urraca viva como señuelo (Figura 3). Tanto a adultos como a pollos se les tomó una muestra de sangre para extraer su ADN y, posteriormente, sexar y genotipar a los individuos. El genotipo de los individuos nos permitió realizar el seguimiento a lo largo de los años de aquéllos que no estaban anillados mediante análisis de parentesco. Este método consiste en comparar el genotipo de los pollos (familia) de cada nido concreto con los genotipos de los pollos de todos los nidos de otros años. Aquellos que se relacionaban con éstos como hermanos completos, fueron considerados como los hijos de la misma pareja. Por tanto, esos dos nidos correspondían a dos intentos de cría de la misma pareja de urracas (Figura 4; ver Molina-Morales *et al.* 2012).

¿Por qué varía la probabilidad de parasitismo de cría en las poblaciones de Urraca?

La mayoría de los estudios que han investigado los patrones de uso de los hospedadores por parte de los parásitos de cría han encontrado eviden-

cias de que el parasitismo no se da al azar. Ese patrón puede surgir de una selección activa por parte del parásito de rasgos del hospedador que revelen la calidad parental de éste, como podría suceder con el tamaño de los nidos (Parejo & Avilés 2007, Soler *et al.* 1995). Alternativamente, este patrón no aleatorio podría surgir como una consecuencia de las condiciones ecológicas del entorno y, por tanto, que sería independiente de los rasgos individuales del hospedador (Øien *et al.* 1996, Moskat & Honza 2000, Roskaft *et al.* 2002, Antonov 2007, Begum 2011). Por ejemplo, la hipótesis de la estructura espacial del hábitat planteada por Roskaft y colaboradores (2002) argumenta que la dinámica de la interacción entre los cucos y sus hospedadores se aceleraría en los bordes de los bosques o en árboles cercanos al bosque donde los parásitos encuentran más posaderos desde donde localizar los nidos de sus hospedadores. Por otro lado, también se ha propuesto que la disponibilidad espacio-temporal de nidos del hospedador y la abundancia de parásitos podrían ser los que determinan el patrón observado de parasitismo (Débarre *et al.* 2012, Soler *et al.* 2013).

Para resolver esta cuestión en nuestra población de urracas parasitada por críalos, usamos herramientas de Sistemas de Información Geográfica (SIG) para determinar las características del hábitat de cada nido que habíamos encontrado y georeferenciado a lo largo de los ocho años de estudio. Encontramos que la probabilidad de que un nido estuviera parasitado en la población fue mayor en áreas donde había una proporción mayor de nidos parasitados alrededor. La probabilidad también fue mayor conforme avanzó la estación de cría y en hábitats donde la superficie de arbolado fue menor. Sin embargo, no se encontró una relación entre el tamaño del nido y la probabilidad de ser parasitado, como se había mostrado anteriormente en este sistema (Soler *et al.* 1995b). Estos patrones no difirieron entre años. Respecto a la intensidad del parasitismo por parte de los críalos, hallamos que los nidos parasitados fueron más frecuentemente multiparasitados (contenían más de un huevo de Críalo) en los años con mayor tasa de parasitismo en la población y cuando el número de nidos disponibles cerca del nido focal fue menor.

Nuestros hallazgos sugieren que el patrón de parasitismo respondería a un proceso no aleatorio basado en la disponibilidad espacio-temporal



Figura 3. Métodos de captura. A) Trampa con señuelo (Urraca) en su interior y B) redes japonesas. C) Adultos capturados y D) pollos en el nido, marcados con una combinación de anillas de colores individual.
Capture methods. A) Trap with decoy (Magpie) and B) mist nets. C) Captured adults and D) nestlings marked in the nest with a unique combination of colour rings.

de nidos de hospedador. El patrón de parasitismo estaría influido por algunas características particulares del hábitat, como una mayor densidad de nidos, bien porque los críalos prefieran zonas concretas, o bien porque los nidos de Urraca sean más difícil de detectar en determinadas zonas. Los resultados no sugieren que el patrón de parasitismo dependa de la selección por los críalos de rasgos del hospedador que reflejen calidad parental, como el tamaño del nido o fechas de puestas tempranas. Además este patrón es consistente a lo largo de los años.

Efectos climáticos y desajuste fenológico en la interacción Urraca-Críalo

Un gran número de estudios han sugerido que el clima afecta a la fenología y expresión de

rasgos en la interacción entre parásitos de cría y sus hospedadores tanto a escala local (Avilés *et al.* 2007) como continental (Avilés *et al.* 2012, Saino *et al.* 2009, Douglas *et al.* 2010, Møller *et al.* 2011). Así, recientemente se ha demostrado que el clima podría estar influyendo en el desajuste fenológico existente entre especies migradoras como el Cuco común y algunos de sus hospedadores en Europa, que en algunos casos ha derivado en un desacople reproductivo entre las especies implicadas (Saino *et al.* 2009, Møller *et al.* 2011). Estos desajustes podrían ser el resultado de un proceso microevolutivo debido a cambios en la frecuencia alélica de hospedadores y/o de los cucos mediante procesos de selección natural dentro de la población y/o de flujo génico por dispersión de individuos adaptados a criar en otras fechas (Przybylo *et al.* 2000). El desajuste también podría surgir si hospedadores y parásitos tienen distintos grados de plasticidad

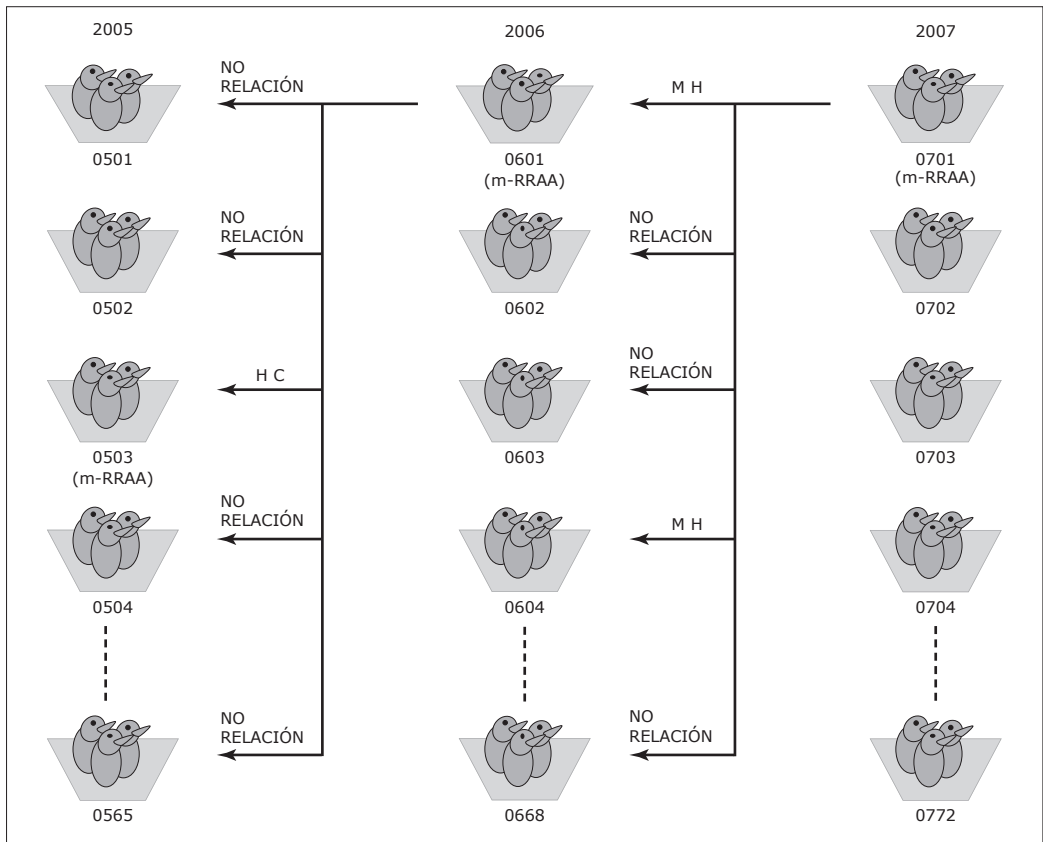


Figura 4. Ejemplos de emparejamiento de familia/nido siguiendo el análisis de parentesco. Todos los pollos en el nido '0601' del año 2006 fueron hermanos completos (HC) de todos los pollos del nido '0503' del año 2005. Por tanto, podemos concluir que los dos nidos correspondieron a la misma pareja de urracas. Por otro lado, los pollos del nido '0701' del año 2007 fueron medio hermanos (MH) de los pollos en dos nidos de 2006, el '0601' y el '0604'. En 2007, conseguimos capturar el macho del nido '0701', que tenía la anilla 'RRAA'. El análisis de paternidad verificó, además, que el macho 'RRAA' era el padre de todos los pollos en ese nido '0701'. Además, el análisis de paternidad nos mostró que 'RRAA' fue el padre de pollos en el nido 0601 y 0503 (m-RRAA). Cuando ponemos todos estos datos juntos, sabemos que el macho 'RRAA' crió en el nido 0503 y 0601 con la misma hembra, que desgraciadamente no teníamos identificada por no estar marcada, y en el nido 0701 con otra hembra, que fue la misma que había estado criando en el nido 0604. (Redibujado de Molina-Morales et al. 2012). *An example of nest/family matching derived from a relationship analysis. All the chicks in nest 0601 were found to be full siblings of all the chicks in nest 0503 and so we conclude that nests 0503 and 0601 correspond to the same Magpie pair. Chicks in nest 0701 were found to be half siblings of chicks in two 2006 nests, 0601 and 0604. We captured male RRAA at nest 0701 and paternity analyses showed that he was the father of all the chicks in that nest and also of the chicks from nests 0601 and 0503 (shown with m-RRAA in parentheses). These data suggest that RRAA bred in nests 0503 and 0601 with the same unmarked female and in nest 0701 with another female, and that this latter female also bred in nest 0604 in 2006. NO RELACIÓN: unrelated; MH: half siblings; HC: full siblings. (Adapted from Molina-Morales et al. 2012).*

fenotípica ante una misma señal ambiental y/o sus respuestas plásticas dependen de diferentes señales ambientales (Charmantier et al. 2008, Brommer et al. 2008, Porlier et al. 2012).

Gracias a nuestro estudio a largo plazo, pudimos estudiar la influencia del clima en el acople fenológico entre urracas y crías, así como el

papel de la plasticidad fenotípica que tienen las urracas en la fecha de puesta, mediante estudios transversales y longitudinales. Para investigar el efecto del clima tuvimos en cuenta tanto las condiciones a nivel local, considerando temperaturas y precipitación en la Hoya de Guadix entre enero y abril, como regional gracias a la Oscilación del

Atlántico Norte (NAO). La NAO es un índice climático que explica en gran parte la variabilidad del clima invernal en la región del Atlántico Norte. Los valores negativos de la NAO están asociados con el incremento de la precipitación en la región Mediterránea, incluyendo la Península Ibérica (Gordo *et al.* 2011). Para comprobar si las urracas mostraron plasticidad fenotípica en su fenología de puesta usamos aquellas hembras que criaron dos o más años durante el periodo de nuestro estudio (en total 157 casos pertenecientes a 58 hembras).

Los resultados de los modelos estadísticos mostraron efectos independientes y contrarios de la temperatura de invierno y de primavera en la fenología de puesta. Las urracas criaron antes aquellos años con febreros fríos y abrilés cálidos. El grado anual de desajuste fenológico entre críalos y urracas estuvo relacionado con las condiciones climáticas tanto regionales como locales: Los críalos retrasaron más su momento de criar en relación a las urracas aquellos años con un alto índice de la NAO y con alta temperatura de enero (Avilés *et al.* 2014).

Cuando se tuvo en cuenta la identidad de las hembras, encontramos que había hembras que criaban sistemáticamente pronto y otras que lo hacían sistemáticamente tarde durante los ocho años de estudio. O sea, se puede hablar de hembras de fenotipo temprano y hembras de fenotipo tardío, siendo dicho fenotipo fijo dentro del individuo. En ningún caso se observó una interacción entre los factores climáticos y la identidad de la hembra, lo que descartaría que haya plasticidad fenotípica en la fecha de puesta de la Urraca en relación a las variables climáticas estudiadas (Avilés *et al.* 2014).

Estos resultados pusieron de manifiesto que las urracas a nivel de población respondieron fenológicamente al clima, sin embargo, las hembras estudiadas en particular tuvieron fechas de puesta prácticamente invariables a lo largo de su vida con independencia del clima reinante. La explicación más plausible para este desacuerdo entre la respuestas a nivel poblacional e individual a la variación ambiental podría estar relacionada con la alta conectividad genética y migratoria de la población de estudio con otras circundantes que son ecológicamente diferentes, y con la baja previsibilidad de las condiciones climáticas en la Hoya de Guadix, lo que podría favorecer que la selección actuara más sobre

la dispersión a corta distancia que sobre la plasticidad en la fecha de puesta en respuesta a cambios climáticos. En cualquier caso, nuestros resultados sugieren un papel fundamental de los factores abióticos en la dinámica temporal de la interacción entre el Críalo y la Urraca.

El desacople reproductivo en la fecha de puesta entre el Críalo y la Urraca, promovido por factores climáticos, proporciona una explicación más a la variación anual en la probabilidad de parasitismo basada en la dinámica temporal de disponibilidad potencial de nidos de hospedador. Si las urracas y los críalos difieren en su sensibilidad a la temperatura las urracas podrían estar expuestas a los críalos antes o después en la estación como respuesta a cambios en el clima lo que implicaría consecuencias potenciales para la dinámica de la interacción. Criar tarde supondría una penalización en el éxito reproductivo de ambas especies, ya que las urracas que crían al final de la estación de cría presentan menor éxito reproductivo (Avilés *et al.* 2014).

Parasitismo estructurado en urracas a nivel individual

Una de las hipótesis evolutivas que explican la ausencia de defensas es la transmisión limitada del parasitismo debido a que el parasitismo muestre algún grado de estructuración espacial entre poblaciones y/o dentro de una población (Hauber *et al.* 2004, Hoover *et al.* 2006). Hasta la fecha, sólo se ha detectado en hospedadores del Tordo cabecipardo una mayor probabilidad de parasitismo para individuos que habían estado parasitados anteriormente (Hauber *et al.* 2004, Hoover *et al.* 2006, Hoover & Hauber 2007). Sin embargo serían necesarios más estudios en diferentes sistemas parásito de cría- hospedador para establecer una tendencia general sobre el grado de estructuración espacial del parasitismo y su papel en la evolución de las defensas (Molina-Morales *et al.* 2013). Con este objeto, analizamos si las hembras tuvieron distinta probabilidad de ser parasitadas a lo largo de su vida, lo que sugeriría que el parasitismo está estructurado individualmente. Para 53 hembras con dos o más registros de reproducción en nuestra población (promedio 2.41, rango 2-5), encontramos que el 11% siempre fueron parasitadas, el 60% cambiaron el estatus de parasitismo, y el

28% nunca fueron parasitadas. Mediante simulaciones de Montecarlo, descubrimos que este patrón difícilmente podría ser esperable por azar, lo que sugeriría una estructuración individual del parasitismo.

Otro objetivo era identificar los rasgos fenotípicos de las hembras y de sus territorios que expliquen las diferencias en la probabilidad de parasitismo y examinar la relación entre el parasitismo repetido y el nivel de defensas de las urracas. De entre los rasgos analizados (fecha de puesta, volumen medio de los huevos, volumen de nido, variación intrapuesta en la apariencia de los huevos, respuesta a huevos miméticos de crío, densidad de hospedador, distancia de dispersión reproductiva, información espacial del nido y biometría de los individuos), la relación entre el tamaño del nido y la fecha de puesta fue diferente para las hembras parasitadas (incluyendo las que fueron parasitadas siempre y alguna vez) y las nunca parasitadas. Las hembras parasitadas presentaron mayor tamaño de nido conforme avanzó la temporada de cría mientras que en las nunca parasitadas el tamaño del nido fue similar durante toda la estación. Las urracas nunca parasitadas criaron en áreas con un mayor porcentaje de superficie arbolada al principio de la estación de cría, mientras que aquellas que criaron más tarde lo hicieron en zonas más abiertas. Las hembras nunca parasitadas y las parasitadas también difirieron en sus distancias de dispersión reproductiva. Las urracas que nunca fueron parasitadas se movieron menos que aquellas que sufrieron el parasitismo. Además las hembras que nunca fueron parasitadas produjeron más volantones en cada intento de cría que las hembras que fueron ocasionalmente o siempre parasitadas. Las hembras parasitadas y no parasitadas no difirieron ni en la variación intra-puesta en la apariencia de los huevos ni en su capacidad de rechazar huevos modelo (Molina-Morales *et al.* 2013).

El estudio de los mismos individuos en distintas temporadas puso de manifiesto la existencia de un patrón de parasitismo estructurado moderado, con hembras que consiguen evitar el parasitismo a lo largo de su vida, hembras que son parasitadas reiteradamente y otras que fueron parasitadas solamente algunas veces. Esto supone la existencia de una transmisión horizontal limitada del parasitismo (*sensu* Kilner 2005, Hoover *et al.* 2006), implicando que la selección

a favor de las defensas de los hospedadores no es uniforme dentro de la población. La selección natural estaría favoreciendo a las hembras que no fueron nunca parasitadas, ya que éstas tienen mucho más éxito reproductivo que aquellas parasitadas. Como las hembras no parasitadas se podían caracterizar en función del tipo de hábitat que usaban, de la fecha de puesta y del tamaño de su nido, podemos decir que los individuos que presenten esas características serán seleccionados positivamente. No obstante, debido a la interacción entre hábitat y tamaño del nido con la fecha de puesta, se favorecería una selección diversificadora: dependiendo de cuando críen, es más ventajosa un área u otra o tener nidos más grandes o más pequeños. Por otro lado, no existe una diferencia entre las capacidades defensivas entre las hembras nunca parasitadas y aquellas que lo fueron a veces o siempre.

La multidimensionalidad de los mecanismos de defensa contra los parásitos de cría

Numerosos estudios empíricos han mostrado que dentro de la misma población hospedadora pueden aparecer simultáneamente varios mecanismos de defensa contra los parásitos de cría (Welbergen & Davies 2009). La existencia de diferentes comportamientos de defensa en una población puede ser el resultado de que unos individuos expresen una defensa y otros otra, o bien deberse a que un grupo de individuos en la población muestren todos los comportamientos de defensa y otro grupo de individuos no muestre defensas, bien porque las defensas estén correlacionadas en los individuos formando un síndrome defensivo (*sensu* Sih *et al.* 2004), o porque los individuos muestren una condición similar de dependencia en su expresión haciendo que estén correlacionados en el mismo momento (Dingemanse & Dochtermann 2013). Hasta la fecha muy pocos trabajos han demostrado la posibilidad de que los comportamientos defensivos pudieran formar parte de un síndrome comportamental defensivo que predeciría la existencia de una relación positiva entre la expresión de esos comportamientos. Además, muy pocos estudios han considerado el papel de los sexos en la expresión de los comportamientos defensivos, pese al hecho que, el que sea un

sexo o los dos los portadores de la información genética que codifica para los comportamientos defensivos, podría determinar la velocidad a la que se producen las adaptaciones de los comportamientos defensivos (Liang *et al.* 2012). Dado que los costes del parasitismo podrían diferir para ambos sexos, ya que los machos podrán reducir sus costes llevando a cabo paternidad extra pareja, se podría esperar que la respuesta de las hembras frente al parasitismo fuera más intensa que la de los machos.

Para medir el comportamiento defensivo de las urracas llevamos a cabo un experimento en que simulamos la presencia cerca del nido de un Críalo o una Abubilla *Upupa epops* cantando. Ambas réplicas fueron presentadas en el mismo día con, al menos, dos horas entre la exposición de uno y otro y siguiendo un orden asignado al azar. Observamos el comportamiento de las urracas durante media hora después de detectar la llegada de la primera Urraca a las cercanías del nido. Las variables que se registraron fueron: el acercamiento de la Urraca al nido, el tiempo que tardó en llegar cada miembro de la pareja, la distancia mínima a la que se aproximaron, y el número de veces que se aproximaron a menos de 10 m del modelo.

Además hicimos un segundo experimento de discriminación y rechazo de huevos de Críalo por parte de las urracas. Para ello usamos huevos de escayola que imitaron los huevos de Críalo en

aparición, tamaño y peso (Figura 5). El huevo modelo se introdujo en el nido cuando las urracas ya habían empezado a poner. El nido se volvió a visitar entre 5 y 7 días después de haber metido el modelo, cuando la puesta de la Urraca había finalizado. Si el modelo había desaparecido del nido, se consideró como un rechazo, pero si el modelo permaneció en el nido, siendo por tanto incubado, se consideró que se había aceptado.

Cuando comparamos los resultados de ambos experimentos, observamos que los machos defendieron sus nidos más intensamente en aquellos nidos en los que los modelos de huevo de Críalo fueron rechazados. Sin embargo, las diferencias en la intensidad de acoso de las hembras no varió entre nidos. Además, nuestras observaciones demostraron que tanto machos como hembras aparecieron más frecuentemente en sus nidos cuando se simuló la presencia de un Críalo, que cuando se simuló la de una Abubilla, y que las hembras defendieron más intensamente sus nidos en presencia del falso Críalo (Avilés *et al.* 2014a).

La expresión de las defensas varía con la presión de parasitismo, tanto entre poblaciones como dentro de una misma población (Thorogood & Davies 2013). Las defensas que han evolucionado en las urracas y en otras especies hospedadoras para contrarrestar los efectos del parasitismo son, principalmente, la defensa de nidos frente a parásitos antes de que estos pon-



Figura 5. Puesta de Urraca parasitada por Críalo y un ejemplo del modelo mimético de huevo de Críalo. Los huevos del 1 al 6 son de Urraca, mientras que los huevos del 7 al 11 son de Críalo; el 12 es el modelo mimético de Críalo.

Magpie clutches parasitized by Great Spotted Cuckoos and an example of a model cuckoo egg. Eggs 1-6 are Magpie eggs, 7-11 are parasitic Great Spotted Cuckoo eggs, and egg number 12 is a model egg.

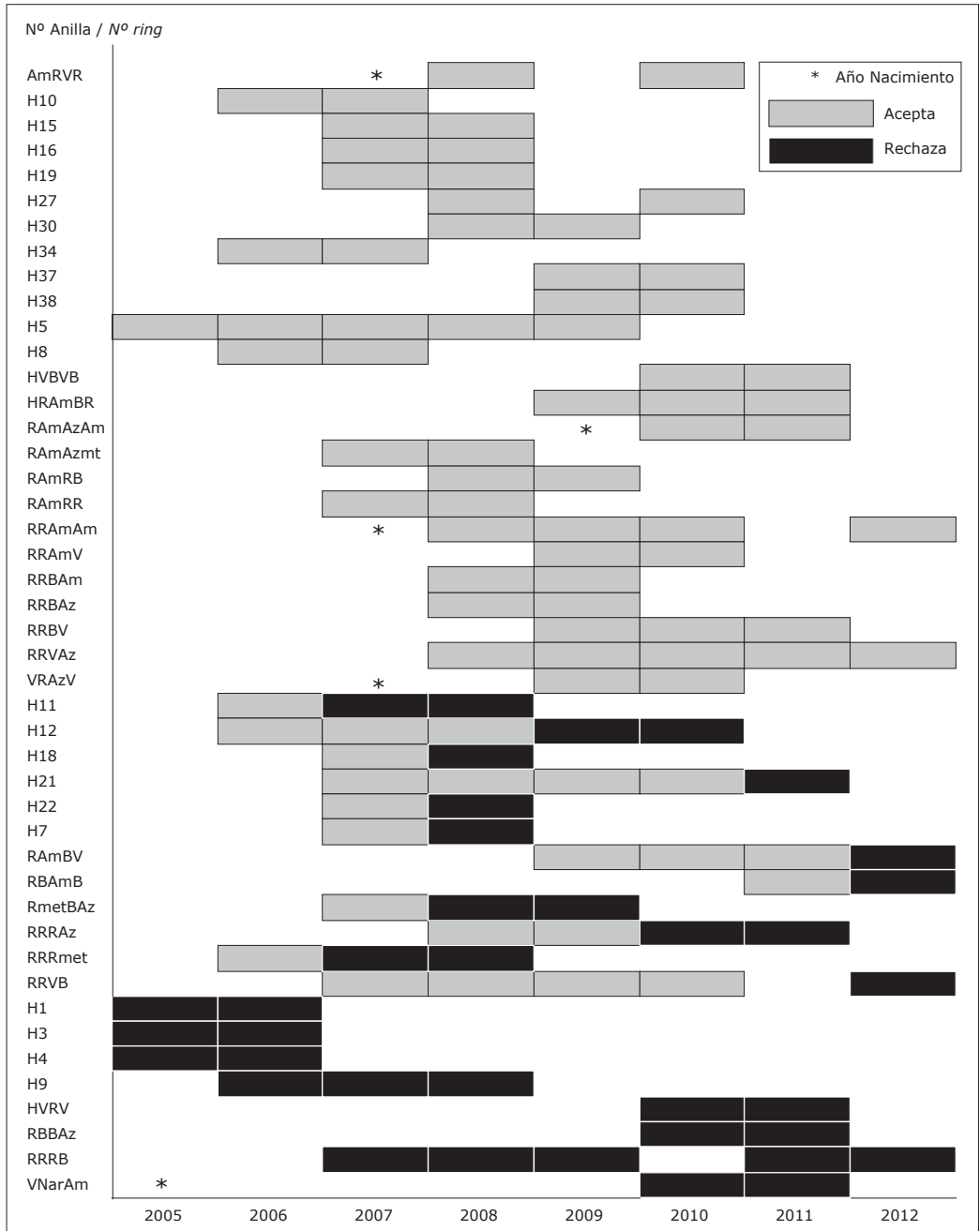


Figura 6. Resultados de los experimentos de rechazo de huevos en hembras llevados a cabo entre los años 2005 y 2012. Los cuadros grises y negros representan ensayos en los que los modelos de huevos de Críalo fueron aceptados o rechazados, respectivamente. El año de nacimiento está indicado para aquellas hembras que fueron anilladas como volantones y que posteriormente fueron encontradas criando en la población. (Rebujado de Molina-Morales et al. 2014).

Results of egg rejection experiments in individual females conducted in 2005–2012. The grey and black squares represent trials in which model Great Spotted Cuckoo eggs were accepted or rejected, respectively. The birth year is indicated for those females that were ringed as fledglings and found subsequently to be breeding in the population. (Adapted from Molina-Morales et al. 2014).

gan sus huevos y, cuando esta primera barrera defensiva falla, el reconocimiento y rechazo de huevos extraños (Moksnes *et al.* 1991, Soler *et al.* 1999, Roskaft *et al.* 2002, Davies *et al.* 2003, Welbergen & Davies 2008). Existe muy poca información, sin embargo, de cómo se expresan estos comportamientos a nivel individual y de su posible covariación entre individuos pese a que estudios teóricos recientes han sugerido la posibilidad de que los parásitos de cría pudieran seleccionar grupos de comportamientos defensivos (síndromes *sensu* Sih *et al.* 2004) en sus hospedadores (Avilés & Parejo 2011). En nuestra población de estudio se han encontrado diferencias entre las parejas en relación a la intensidad de defensa del nido y la propensión a acudir al nido en presencia de un intruso potencial, así como una relación entre el comportamiento de rechazo de huevos y el comportamiento de defensa del nido. En concreto, el rechazo de huevos se correlacionó con una tendencia general en los machos a ser más agresivos. Si fuera solamente la hembra la que rechaza el huevo parásito, estos resultados podrían explicarse por un apareamiento sesgado, mostrando las hembras rechazadoras predilección por los machos más agresivos. Sin embargo, si fueran los machos los que rechazaran, los resultados se podrán explicar por la existencia de un síndrome comportamental en la defensa frente al parásito.

Las urracas cambian de aceptar a rechazar los huevos de Críalo a lo largo de su vida

La mayoría de los estudios teóricos y empíricos acerca de la evolución del reconocimiento de huevos están basados en la asunción de que los individuos hospedadores son rechazadores o aceptores de huevos parásitos (Davies & Brooke 1988, 1989; Rothstein 1990, Servedio & Lande 2003, Hauber *et al.* 2004). El potencial para que se produzca la evolución de la capacidad de rechazo dependerá en gran medida de que esta asunción se cumpla, y por tanto el comprender la consistencia del comportamiento de expulsión es fundamental. Para algunos hospedadores existen pruebas de que los reproductores de primer año presentan mayor probabilidad de aceptar huevos parásitos que los adultos (Rothstein 1978, Davies & Brooke 1988, Lotem *et al.* 1992, 1995; Hauber

et al. 2004). Otros estudios, además, han demostrado que la probabilidad de expulsión aumenta en función del riesgo de parasitismo percibido y de la experiencia previa con el parasitismo (Davies & Brooke 1988, Moksnes *et al.* 1991, Briskie *et al.* 1992, Soler *et al.* 2012, Thorogood & Davies 2013). Los escasos estudios realizados sobre la consistencia de la expulsión se han llevado a cabo en lapsos de tiempo pequeños, mostrando alta consistencia en el comportamiento de rechazo en el mismo intento de cría (Honza *et al.* 2007, Peer & Rothstein 2010, Samas *et al.* 2011) y entre distintos intentos de cría en el mismo año (Lotem *et al.* 1995, Álvarez 1996). Sin embargo, en el Alzacola *Cercotrichas galactotes* se ha detectado una baja consistencia en la expulsión entre intentos de cría en años consecutivos (Palomino *et al.* 1998, Soler *et al.* 2000b). Por tanto, parece obvio que es necesario estudiar la consistencia de este comportamiento a lo largo de toda la vida de la hembra y estudiar la influencia de los factores que se han propuesto sobre el comportamiento de rechazo en este sistema.

Para abordar esta cuestión hicimos un experimento a largo plazo de discriminación y rechazo de huevos de Críalo por parte de las urracas usando huevos modelo de escayola (Molina-Morales *et al.* 2015). Este experimento se realizó en todos los nidos de la población durante los años en los que se llevó a cabo el estudio. Como ya se ha descrito anteriormente, los huevos falsos se añadieron durante la fase de puesta y al cabo de unos días volvimos a los nidos para ver lo que había pasado con ellos (rechazado o aceptado). Al cabo de ocho años, dispusimos de información sobre la respuesta a un huevo modelo mimético para 45 hembras que fueron muestreadas entre 2 y 5 veces. De las hembras muestreadas aproximadamente el 55% siempre aceptaron los modelos, casi el 18% siempre rechazaron y aproximadamente el 27% modificaron su respuesta a lo largo del tiempo, pasando siempre de aceptar a rechazar (Molina-Morales *et al.* 2015).

Durante el estudio se reclutaron en la población 11 hembras que se reprodujeron por primera vez y que se habían anillado como pollos. El rechazo de huevos se testó la primera vez que ellas criaban, y todas aceptaron el modelo. Se observó que el porcentaje de aceptación en los individuos de primer año fue mayor en compara-

ción al porcentaje de aceptación de la población en todos los años de estudio. Gracias a conocer el parentesco de los individuos de nuestra población, pudimos comparar el comportamiento de madres e hijas. Aunque sólo tuvimos datos para 8 casos madre-hija, se observó que las hijas siempre aceptaron los modelos en su primer intento de cría, incluso cuando fueron hijas de madres rechazadoras.

Para conocer qué factores explicaban la probabilidad de rechazo de un individuo a lo largo de los distintos eventos en los que fue estudiado, se analizó la tasa de parasitismo en la población de cada año (Figura 2), la edad relativa de la hembra, el número de años que cada hembra fue estudiada, el estado de parasitismo en cada evento y el tamaño de puesta, así como la interacción entre la edad relativa con las demás variables. Los resultados mostraron que sólo fue la edad relativa de las hembras la que determinó la probabilidad de parasitismo, corregido por el número de años que se había muestreado cada hembra (Molina-Morales *et al.* 2015). Las hembras relativamente más viejas son las que tienen mayor probabilidad de ser rechazadoras de huevos (Figura 5).

El mecanismo de defensa contra el parasitismo más extendido entre los hospedadores de los parásitos de cría es el reconocimiento y rechazo de huevos (Rothstein 1990, Davies 2000, Soler 2014). Uno de los principales enigmas en los estudios de las interacciones entre parásitos de cría y sus hospedadores es conocer por qué algunos hospedadores aceptan los huevos parásitos, a pesar del severo coste que suponen, ya que reducen drásticamente su éxito reproductivo (Stokke *et al.* 2005). El estudio de la consistencia de ese comportamiento a lo largo de la vida del individuo nos ofrece importantes indicios para resolver esta pregunta. Nuestros resultados muestran que el 53% de las hembras que fueron muestreadas durante tres años o más cambiaron su respuesta a los huevos miméticos, y siempre lo hicieron siguiendo un patrón fijo: durante los primeros años aceptaban y cambiaron a rechazar. Esto indicaría que el cambio está relacionado con la edad, siendo las hembras más viejas las que han desarrollado las habilidades cognitivas necesarias para el reconocimiento y rechazo. No encontramos relación entre el cambio en la respuesta al huevo mimético y el riesgo de parasitismo en la población o la experiencia de parasitismo, por

lo que la plasticidad fenotípica no parece jugar un papel importante. Los resultados mostraron, además, que las hembras en su primer intento de cría siempre aceptan, por lo que la fracción de hembras muestreadas que siempre rechazó, fue muy probablemente un grupo de hembras de cierta edad, que ya habría cambiado de aceptar a rechazar en alguna temporada de cría previa en que no se las pudo muestrear. Podemos concluir que no habría rechazadores puros en la población.

Nuestros ocho años de estudio de la misma población ponen de manifiesto la importancia de muestrear a los individuos a lo largo de su vida, al menos, en especies de vida moderadamente larga como las urracas, para obtener una evaluación fiable de sus capacidades defensivas contra los parásitos, ya que las hembras pueden necesitar varios años para desarrollar las habilidades necesarias para la discriminación y rechazo de huevos parásitos. En el contexto de las dinámicas coevolutivas de las interacciones parásito-hospedador nuestros resultados sugieren que la ontogenia puede jugar un papel fundamental en la expresión de la defensa, en particular para especies de larga vida. Además, estos resultados explicarían la coexistencia de rechazo y aceptación de huevos parásitos en una población en base a la estructura de edades de la población, sugiriendo un escenario de equilibrio evolutivo (Rothstein 1990, Davies 2000, Lotem *et al.* 1992). En trabajos anteriores se ha considerado que el equilibrio viene dado por el parasitismo diferencial de los hospedadores de primer año y adultos (p. ej., Lotem *et al.* 1992). Sin embargo, nuestros resultados sugieren que los parásitos podrían usar a los individuos de un rango de edades amplio, hasta la edad en la que se hubieran desarrollado las habilidades necesarias para el reconocimiento y rechazo de huevos. Por ello, entre otros motivos (relacionados con los factores que explican el riesgo de parasitismo, ver más arriba) no encontramos diferencias en la tasa de parasitismo entre individuos de primer año y adultos.

Factores que afectaron la dispersión natal y reproductiva

El fracaso en la reproducción, ya sea debido a la depredación o los efectos del ectoparasitismo

(p.ej., moscas, pulgas o ácaros), promueve, de manera general, la dispersión reproductiva (Lima 2009, Fitze *et al.* 2004). El parasitismo de cría también puede conllevar el fracaso de la reproducción en los hospedadores (Davies 2000, Payne 2005) y, sin embargo, hay pocos trabajos que hayan puesto de manifiesto cómo puede afectar a la dispersión. Sólo unos pocos estudios han mostrado que el parasitismo por parte del Tordo Cabecipardo puede influir potencialmente en la dispersión de algunos de sus hospedadores (Hoover 2003, Sedgwick 2004), desconociéndose la generalidad de estos patrones en otros sistemas hospedador-parásito. Se puede predecir que los individuos parasitados tenderán a ser menos fieles a sus territorios que aquellos no parasitados debido a que sufren una mayor probabilidad de perder toda su puesta.

Gracias a tener los individuos marcados y a haberles hecho un seguimiento durante varios años, pudimos estudiar los factores que podían influir en la distancia de dispersión reproductiva de las hembras (Molina-Morales *et al.* 2012). Encontramos que sólo la densidad (medida como la distancia a los dos nidos más cercanos) se relacionó con la distancia de dispersión reproductiva. Las hembras que criaron en áreas con más alta densidad se movieron menos al año siguiente que las que criaron en zonas de menor densidad. Sin embargo, no hubo efecto del parasitismo de los críalos sobre la distancia de dispersión reproductiva de las hembras. En los machos, la distancia de dispersión reproductiva dependió de la densidad en interacción con el parasitismo sufrido aquel año. Los machos cuyo nido fue parasitado se movieron menos al año siguiente cuando criaron en zonas con vecinos más cercanos. Para los machos que no fueron parasitados en ese año, sin embargo, se encontró la respuesta contraria: aquellos que habían criado en las cercanías de otras parejas se dispersaron más que aquellos que habían criado más lejos de otras parejas. Además, la cercanía a vecinos en el año siguiente también explicó la distancia de dispersión reproductiva sugiriendo que los individuos que se habían dispersado más lejos se fueron a criar en áreas más densamente pobladas. El análisis de la dispersión reproductiva en relación a los distintos estimadores del éxito reproductivo y la probabilidad de sufrir parasitismo al año siguiente, reveló que sólo el tamaño de puesta se relacionó con la dispersión.

Las hembras que criaron cerca de su anterior intento de cría pusieron puestas más grandes que aquellas que se alejaron más (Molina-Morales *et al.* 2012).

En este sistema no encontramos evidencias claras de que los hospedadores intenten minimizar los costes asociados al parasitismo a través de la dispersión reproductiva, tal y como se ha demostrado en otros sistemas (Sedgwick 2004). El efecto del parasitismo en la distancia de dispersión reproductiva estuvo mediado por la densidad de hospedadores, y fue sólo evidente en los machos. Los machos parasitados y las hembras mostraron un patrón similar de dispersión reproductiva dependiente de la densidad, se dispersaron menos cuando habían criado cerca de otras parejas. Este resultado contrasta con el hallado en el estudio a nivel individual, cuando se estudió la dispersión reproductiva en las hembras a largo plazo, entonces ésta sí que se relacionó con el parasitismo, con movimientos más cortos entre intentos de cría en hembras no parasitadas a lo largo de su vida (Molina-Morales *et al.* 2013).

Dinámicas a largo plazo de la interacción Críalo-Urraca

El estudio de los patrones de parasitismo desde la perspectiva poblacional e individual mostraría una gran importancia de las características del hábitat para explicar el parasitismo dentro de una población. Se han detectado, sin embargo, discrepancias en la importancia de los factores que operan en la población y sobre los individuos. La densidad de conespecíficos, sólo influyó a nivel individual, y en el momento central de la temporada de cría cuando la disponibilidad de nidos de urraca es mayor. Por su parte nuestro estudio basado en hembras sugiere que la relación parasitismo-tamaño de nido podría estar mediada por los cambios en la conspicuidad de los nidos a lo largo de la primavera, mientras que en la población el tamaño del nido explicaría la probabilidad de parasitismo cuando la ratio entre el número de nidos de hospedador y parásitos en la población es alta.

Además se encontró que dentro de la población estudiada los individuos tendrían una diferente probabilidad de ser parasitados a lo largo de su vida (parasitismo estructurado) sugiriendo

que las presiones selectivas para la evolución de las defensas variarían dentro de la población. Sin embargo no encontramos ninguna evidencia de que las defensas de la Urraca se estructuraran en relación al grado de parasitismo que sufren los individuos a lo largo de su vida, lo que podría explicarse por una categorización errónea de las hembras como rechazadoras o aceptoras debido a un muestreo insuficiente del comportamiento de expulsión a lo largo de su vida, o porque el grado de parasitismo estructurado encontrado no sea suficiente para seleccionar una estructuración en las defensas.

De este estudio se desprende que el clima es un factor fundamental para explicar la dinámica temporal de la interacción entre el Críalo y la Urraca. Encontramos que las urracas modificaron su fecha de puesta en respuesta al clima y que estos factores climáticos promovieron un desacople reproductivo en la fecha de puesta entre el Críalo y la Urraca en la población. Sin embargo, estas respuestas no se debieron a cambios en la fenología de los individuos, ya que la fecha de puesta a lo largo de la vida de las urracas varió mínimamente con independencia del clima.

De nuestro estudio se desprende además que distintos componentes de la defensa de los hospedadores podrían estar asociados formando síndromes comportamentales defensivos que habrían evolucionado en respuesta al parasitismo. Si bien nuestros resultados permiten explicaciones alternativas a esta posibilidad.

El estudio longitudinal y con animales marcados en este sistema aporta resultados que apoyarían las tres hipótesis evolutivas que explican la ausencia de defensas en los hospedadores de los parásitos de cría, la hipótesis del retraso evolutivo, la del equilibrio evolutivo y la transmisión limitada del parasitismo. Por un lado se ha mostrado que en la población de Urraca estudiada hay una moderada estructuración del parasitismo que apoyaría la hipótesis de la transmisión limitada del parasitismo. Sin embargo, el nivel de defensa no presentó ninguna estructura espacial. Una posible explicación es que el parasitismo estructurado sea algo que ha ocurrido recientemente y que, por tanto, la ausencia de defensas sea debido a un retraso evolutivo.

Por otro lado, encontramos que la expresión del rechazo de huevos era más frecuente en las hembras con edad relativa mayor, lo que sugiere que la estructura de edades de la población

podría explicar que se encontraran fenotipos aceptadores o rechazadores en la población. Por tanto, el equilibrio evolutivo podría darse, si el Críalo explotara a los individuos en los que aún no se haya desarrollado la expresión del rechazo. No obstante, no se han encontrado diferencias en la probabilidad de parasitismo entre los individuos que crían por primera vez y todos los demás. Por lo que es preciso un estudio detallado del parasitismo en relación a la edad real de los individuos.

El hecho de que se encuentren discrepancias entre los estudios poblacionales e individuales en diversos aspectos que intentan explicar la dinámica de la interacción, pone de manifiesto que son necesarios más estudios a nivel individual en parásitos de cría y hospedadores para conocer cuáles son los mecanismos que explicarían los patrones encontrados a nivel poblacional.

Agradecimientos

Agradecemos a Tomás Pérez-Contreras, Alfredo Sánchez, Marta Precioso, Vicente Serrano, Juan Salvador, Juan Rodríguez-Ruiz, Deseada Parejo, Luisa Amo y Eva Bootello por su ayuda durante el trabajo de campo. También agradecer a Andy Krupa, David Martín-Gálvez, Terry Burke y Deborah Dawson por su ayuda con el trabajo de laboratorio. El sexado de los individuos y la obtención de los genotipos se realizaron en NERC Biomolecular Analysis Facility Sheffield. Estos trabajos fueron financiados por la Junta de Andalucía (Proyecto P06-RNM-01862). Agradecer a Oscar Gordo por invitarnos a escribir este trabajo.

Resum

Ecologia i evolució de les interaccions paràsit de cria-hoste: un estudi longitudinal amb individus marcats

Les interaccions entre els paràsits de cria i els seus hostes proporcionen un sistema ideal per a l'estudi de la seva coevolució. En concret, el sistema que formen el Cucut reial *Clamator glandarius* i el seu principal hoste, la Garsa *Pica pica*, ha proporcionat evidències robustes sobre l'efecte del parasitisme de cria en l'èxit reproductor de l'hoste i l'evolució de mecanismes de defensa en l'hoste que contrasten aquest efecte. No obstant això, són molt escassos els estudis a llarg termini que abordin aspectes relacionats amb els patrons d'ús dels hostes per part dels paràsits, i els mecanismes de defensa des de la perspectiva individual de l'hoste. En aquest treball s'utilitza en sistema Cucut-Garsa

per abordar aquestes qüestions, mitjançant estudis poblacionals i longitudinals.

Els resultats mostren la importància de l'estudi dels patrons de parasitisme, expressió dels trets fenotípics i dels comportaments defensius al llarg dels anys i de la vida de l'individu. Els resultats també suggereixen la necessitat de considerar l'estructuració del parasitisme dins de les poblacions i la influència de factors abiòtics aliens a la interacció com a aspectes que podrien determinar la dinàmica coevolutiva de la interacció. Tanmateix, els resultats indiquen que l'ontogènia pot jugar un paper molt rellevant en l'expressió de les defenses. La consideració d'aquests aspectes (és a dir, parasitisme estructurat, clima i ontogènia), ofereixen noves perspectives per a la comprensió de les dinàmiques ecològiques i evolutives entre els paràsits de cria i els seus hostes en les aus.

Resumen

Ecología y evolución de las interacciones parásito de cría- hospedador: un estudio longitudinal con individuos marcados

Las interacciones entre los parásitos de cría aviar y sus hospedadores proporcionan un sistema ideal para el estudio de su coevolución. En concreto, el sistema que forman el Críalo europeo *Clamator glandarius* y su principal hospedador, la Urraca *Pica pica*, ha proporcionado evidencias robustas sobre el efecto del parasitismo de cría en el éxito reproductivo del hospedador y la evolución de mecanismos de defensa en el hospedador que contrarrestan estos efectos. Sin embargo, son muy escasos los estudios a largo plazo que aborden aspectos relacionados con los patrones de uso de los hospedadores por los parásitos, y los mecanismos de defensa desde la perspectiva individual del hospedador. En este trabajo se utiliza un sistema críalo-urraca para abordar estas cuestiones, mediante estudios poblacionales y longitudinales.

Los resultados muestran la importancia del estudio de los patrones de parasitismo, expresión de los rasgos fenotípicos y de los comportamientos defensivos a lo largo de los años y de la vida del individuo. Los hallazgos encontrados sugieren la necesidad de considerar la estructuración del parasitismo dentro de las poblaciones y la influencia de factores abiòticos ajenos a la interacción como aspectos que podrían determinar la dinàmica coevolutiva de la interacción. Asimismo, los resultados indican que la ontogènia puede jugar un papel muy relevante en la expresi3n de las defensas. La consideraci3n de estos aspectos (i.e., parasitismo estructurado, clima y ontogènia), ofrecen novedosas perspectivas para el entendimiento de las dinàmicas ecol3gicas y evolutivas entre los parásitos de cría aviar y sus hospedadores.

Referencias

- Amat, J.A.** 1991. Effects of Red-crested Pochard nest parasitism on Mallards. *Wilson Bull.* 103: 501–503.
- Amat, J.A.** 1993. Parasitic laying in Red-crested Pochard *Netta rufina* nests. *Ornis Scand.* 24: 65–70.
- Anderson, M.G., Ross, H.A., Brunton, D.H. & Hauber, M.E.** 2009. Begging call matching between a specialist brood parasite and its host: a comparative approach to detect coevolution. *Biol. J. Linn. Soc.* 98: 208–216.
- Antonov, A., Stokke, B.G., Moksnes, A. & Røskaft, E.** 2007. Factors influencing the risk of common cuckoo *Cuculus canorus* parasitism on marsh warblers *Acrocephalus palustris*. *J. Avian Biol.* 38: 390–393.
- Antonov, A., Stokke, B.G., Moksnes, A. & Røskaft, E.** 2009. Evidence for egg discrimination preceding failed rejection attempts in a small cuckoo host. *Biol. Lett.* 5: 169–171.
- Álvarez, F. & Arias de Reyna, L.** 1974. Mecanismos de parasitación por *Clamator glandarius* y defensa por *Pica pica*. L. *Doñana Acta Vertebrata* 1: 43–65.
- Álvarez, F.** 1993. Proximity of trees facilitates parasitism by cuckoos *Cuculus canorus* on rufous warblers *Cercotrichas galactotes*. *Ibis.* 135: 331.
- Avilés, J.M. & Møller, A.P.** 2003. Meadow pipit (*Anthus pratensis*) egg appearance in cuckoo (*Cuculus canorus*) sympatric and allopatric populations. *Biol. J. Linn. Soc.* 79: 543–549.
- Avilés, J.M., Soler, J.J., Soler, M. & Møller, A.P.** 2004. Rejection of parasitic eggs in relation to egg appearance in magpies. *Anim. Behav.* 67: 951–958.
- Avilés, J.M., Rutila, J. & Møller, A.P.** 2005. Should the redstart *Phoenicurus phoenicurus* accept or reject cuckoo *Cuculus canorus* eggs? *Behav. Ecol. Sociobiol.* 58: 608–617.
- Avilés, J.M., Stokke, B.G., Moksnes, A., Roskaft, E. & Møller, A.P.** 2007. Environmental conditions influence egg color of reed warblers *Acrocephalus scirpaceus* and their parasite, the common cuckoo *Cuculus canorus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 61: 475–485.
- Avilés, J.M.** 2008. Egg colour mimicry in the common cuckoo *Cuculus canorus* as revealed by modelling host retinal function. *Proc. R Soc. B.* 275: 2345–2352.
- Avilés, J.M. & Parejo, D.** 2011. Host personalities and the evolution of behavioural adaptations in brood parasitic-host systems. *Anim. Behav.* 82: 613–618.
- Avilés, J.M., Vikan, J.R., Fossøy, F., Antonov, A., Moksnes, A., Røskaft, E., Shykoff, J.A., Møller, A.P. & Stokke, B.G.** 2012. Egg phenotype matching by cuckoos in relation to discrimination by hosts and climatic conditions. *Proc. R Soc. B.* 279: 1967–1976.
- Avilés, J.M., Molina-Morales, M. & Martínez, J.G.** 2014. Climatic effects and phenological mismatch in cuckoo-host interactions: a role for host phenotypic plasticity in laying date? *Oikos* 123: 993–1002.
- Avilés, J.M., Bootello, E.V., Molina-Morales, M. & Martínez, J.G.** 2014a. The multidimensionality of behavioural defences against brood parasites: evidences for a behavioural syndrome in magpies? *Behav. Ecol. Sociobiol.* 68: 1287–1298.

- Banks, A.J. & Martin, T.E.** 2001. Host activity and the risk of nest parasitism by brown-headed cowbirds. *Behav. Ecol.* 12: 31–40.
- Birkhead, T.R.** 1991. *The Magpies. The Ecology and Behaviour of Black-Billed and Yellow-Billed Magpies.* T & AD Poyser: London.
- Boake, C.R.** 1989. Repeatability: its role in evolutionary studies of mating behavior. *Evol. Ecol.* 3: 173–182.
- Briskie J.V., Sealy S.G. & Hobson K.A.** 1992. Behavioral defenses against avian brood parasitism in sympatric and allopatric host populations. *Evolution* 46: 334–340.
- Brommer, J.E., Rattiste, K. & Wilson, A.J.** 2008. Exploring plasticity in the wild: laying date-temperature reaction norms in the common gull *Larus canus*. *Proc. R. Soc. B.* 275: 687–693.
- Brooker, M.G. & Brooker, L.C.** 1991. Eggshell strength in cuckoos and cowbirds. *Ibis* 133: 406–413.
- Canestrari, D., Bolopo, D., Turlings, T.C., Röder, G., Marcos, J.M. & Baglione, V.** 2014. From parasitism to mutualism: unexpected interactions between a cuckoo and its host. *Science* 343: 1350–1352.
- Charmantier, A., McCleery, R.H., Cole, L.R., Perrins, C., Kruuk, L.E.B. & Sheldon, B.C.** 2008. Adaptive phenotypic plasticity in response to climate change in a wild bird population. *Science* 320: 800–803.
- Clayton, D.H. & Moore, J.** 1997. *Host-parasite evolution: general principles and avian models.* Oxford: Oxford University Press.
- Clotfelter, E.D.** 1998. What cues do brown-headed cowbirds use to locate red-winged blackbird host nests? *Anim. Behav.* 55: 1181–1189.
- Clutton-Brock, T. & Sheldon, C.** 2010. Individuals and populations: the role of long-term, individual-based studies of animals in ecology and evolutionary biology. *Trends Ecol. Evol.* 25: 562–573.
- Davies, N.B.** 2000. *Cuckoos, Cowbirds and Other Cheats.* London: T. & AD. Poyser.
- Davies, N.B.** 2011. Cuckoo adaptations: trickery and tuning. *J. Zool.* 284: 1–14.
- Davies, N.B. & Brooke, M. de L.** 1988. Cuckoos versus reed warblers: adaptations and counter-adaptations. *Anim. Behav.* 36: 262–284.
- Davies, N.B. & Brooke, M.D.L.** 1989. An experimental study of co-evolution between the cuckoo, *Cuculus canorus*, and its hosts. I. Host egg discrimination. *J. Anim. Ecol.* 58: 207–224.
- Davies, N.B., Butchart, S.H.M., Burke, T.A., Chaline, N. & Stewart, I.R.K.** 2003. Reed warblers guard against cuckoos and cuckoldry. *Anim. Behav.* 65: 285–295.
- Davies, N.B. & Welbergen, J.A.** 2008. Cuckoo-hawk mimicry? An experimental test. *Proc. R. Soc. B.* 275: 1817–22.
- De Neve, L. & Soler, J.J.** 2002. Nest-building activity and laying date influence female reproductive investment in magpies: an experimental study. *Anim. Behav.* 63: 975–980.
- Delhey, K., Carrizo, M., Verniere, L., Mahler, B. & Peters, A.** 2011. Rejection of brood-parasitic shiny cowbird *Molothrus bonariensis* nestlings by the firewood gatherer *Anumbius annumbi*? *J. Avian Biol.* 42: 463–467.
- Dingemanse, N.J. & Dochtermann, N.A.** 2013. Quantifying individual variation in behaviour: mixed-effect modelling approaches. *J. Anim. Ecol.* 82:39–54.
- Douglas, D.J.T., Newson, S.E., Leech, D.I., Noble, D.G. & Robinson, R.A.** 2010. How important are climate-induced changes in host availability for population processes in an obligate brood parasite, the European cuckoo? *Oikos* 119: 1834–1840.
- Eadie, J.M., Kehoe, F.P. & Nudds, T.D.** 1988. Pre-hatch and post-hatch brood amalgamation in North American Anatidae: A review of hypotheses. *Can. J. Zool.* 66: 1701–1721.
- Eadie, J. & Lyon, B.E.** 2011. The relative role of relatives in conspecific brood parasitism. *Mol. Ecol.* 20: 5114–5118.
- Fitze, P.S., Tschirren, B. & Richner, H.** 2004. Life history and fitness consequences of ectoparasites. *J. Anim. Ecol.* 73: 216–226.
- Galvani, A.P.** 2003. Epidemiology meets evolutionary ecology. *Trends Ecol. Evol.* 18: 132–139.
- González-Megías, A. & Sánchez-Piñero, F.** 2003. Effects of brood parasitism on host reproductive success: evidence from larval interactions among dung beetles. *Oecologia* 134: 195–202.
- Gordo, O., Barriocanal, C. & Robson, D.** 2011. Ecological impacts of the North Atlantic Oscillation (NAO) in Mediterranean ecosystems. In Vicente-Serrano, S.M. & Trigo, R.M. (eds.): *Hydrological, Socioeconomic and Ecological Impacts of the North Atlantic Oscillation in the Mediterranean Region.* Pp. 153–170. Dordrecht: Springer.
- Hamilton, W.J. & Orians, G.H.** 1965. Evolution of brood parasitism in altricial birds. *Condor* 67: 361–382.
- Hauber, M.E.** 2001. Site selection and repeatability in brown headed cowbird (*Molothrus ater*) parasitism of eastern phoebe (*Sayornis phoebe*) nests. *Can. J. Zool.* 79: 1518–1523.
- Hauber, M.E. & Ramsey, C.K.** 2003. Honesty in host-parasite communication signals: the case for begging by fledgling brown-headed cowbirds *Molothrus ater*. *J. Avian Biol.* 34: 339–344.
- Hauber, M.E., Yeh, P.J. & Roberts, J.O.L.** 2004. Patterns and coevolutionary consequences of repeated brood parasitism. *Biol. Lett.* 271: S317–S320.
- Hill, D.P. & Sealy, S.G.** 1994. Desertion of nests parasitized by cowbirds: have clay-coloured sparrows evolved an anti-parasite defence? *Anim. Behav.* 48: 1063–1070.
- Honza, M., Pozgayová, M., Procházka, P. & Tkadlec, M.** 2007. Consistency in egg rejection behaviour: responses to repeated brood parasitism in the blackcap (*Sylvia atricapilla*). *Ethology* 113: 344–351.
- Hoover, J.P.** 2003. Decision rules for site fidelity in a migratory bird, the prothonotary warbler. *Ecology* 84: 416–430.
- Hoover, J.P., Yasukawa, K. & Hauber, M.E.** 2006. Spatially and temporally structured avian brood parasitism affects the fitness benefits of hosts rejection strategies. *Anim. Behav.* 72: 881–890.
- Hoover, J.P. & Hauber, M.E.** 2007. Individual patterns of habitat and nest-site use by hosts promote transgenerational transmission of avian brood parasitism status. *J. Anim. Ecol.* 76: 1208–1214.
- Kilner, R.M. & Davies, N.B.** 1999. How selfish is a cuckoo chick? *Anim. Behav.* 58: 797–808.
- Kilner, R.M.** 2005. The evolution of virulence in brood parasites. *Ornithol. Sci.* 4: 55–64.

- Kilner, R.M. & Langmore, N.E.** 2011. Cuckoos versus hosts in insects and birds: adaptations, counter-adaptations and outcomes. *Biol. Rev.* 86: 836–852.
- Krüger, O.** 2007. Cuckoos, cowbirds and hosts: adaptations, trade-offs and constraints. *Phil. Trans. R Soc.* 362: 1873–1886.
- Krüger, O.** 2011. Brood parasitism selects for no defence in a cuckoo host. *Proc. R Soc. B.* 278: 2777–2783.
- Langmore, N.E., Hunt, S. & Kilner, R.M.** 2003. Escalation of a coevolutionary arms race through host rejection of brood parasitic young. *Nature* 422: 157–160.
- Langmore, N.E., Maurer, G., Adcock, A.J. & Kilner, R.M.** 2008. Socially acquired host-specific mimicry and the evolution of host races in Horsfield's bronze-cuckoo *Chalcites basalis*. *Evolution* 62: 1689–1699.
- Langmore, N.E., Stevens, M., Maurer, G., Heinsohn, R., Hall, M.L., Peters, A. & Kilner, R.M.** 2011. Visual mimicry of host nestlings by cuckoos. *Proc. R Soc. B.* 278: 2455–2463.
- Liang, W., Yang, C., Antonov, A., Fossøy, F., Stokke, B. G., Moksnes, A. Roskfat E. Shykoff, A., Møller, A.P. & Takasu, F.** 2012. Sex roles in egg recognition and egg polymorphism in avian brood parasitism. *Behav. Ecol.* 23: 397–402.
- Libersat, F., Delago, A. & Gal, R.** 2009. Manipulation of host behavior by parasitic insects and insect parasites. *Annu. Rev. Entom.* 54: 189–207.
- Lima, S.L.** 2009. Predators and the breeding bird: behavioural and reproductive flexibility under the risk of predation. *Biol. Rev.* 84: 485–513.
- Lotem, A., Nakamura, H. & Zahavi, A.** 1992. Rejection of cuckoo eggs in relation to host age: a possible evolutionary equilibrium. *Behav. Ecol.* 3: 128–132.
- Lotem, A., Nakamura, H. & Zahavi, A.** 1995. Constraints on egg discrimination and cuckoo–host coevolution. *Anim. Behav.* 49: 1185–1209.
- Massoni, V. & Reboreda, J.C.** 1999. Egg puncture allows shiny cowbirds to assess host egg development and suitability for parasitism. *Proc. R Soc. B.* 266: 1871–1874.
- Massoni, V. & Reboreda, J.C.** 2002. A neglected cost of brood parasitism: egg punctures by Shiny Cowbirds during inspection of potential host nests. *Condor* 104: 407–412.
- Marchetti, K.** 2000. Egg rejection in a passerine bird: size does matter. *Anim. Behav.* 59: 877–883.
- Martínez, J.G., Soler, M. & Soler, J.J.** 1996. The effect of magpie breeding density and synchrony on brood parasitism by great spotted cuckoos. *Condor* 98: 272–278.
- Martínez, J.G., Soler, M. & Soler, J.J.** 1997. Urraca, *Pica pica*. In Purroy, F.J. (coord.): *Atlas de las Aves de España (1975–1995)*. Pp. 478–479. Barcelona: SEO/BirdLife - Lynx Edicions..
- Martínez, J.G., Soler, J.J., Soler, M. & Burke, T.A.** 1998b. Spatial patterns of egg laying and multiple parasitism in a brood parasite: a non-territorial system in the great spotted cuckoo *Clamator glandarius*. *Oecologia* 117: 286–294.
- Martínez, J.G., Soler, J.J., Soler, M., Møller, A.P. & Burke, T.** 1999. Comparative population structure and gene flow of a brood parasite, the great spotted cuckoo (*Clamator glandarius*), and its primary host, the magpie (*Pica pica*). *Evolution* 53: 269–278.
- Martín-Gálvez, D., Soler, J.J., Martínez, J.G., Krupa, A.P., Richard, M., Soler, M., Møller, A.P. & Burke, T.** 2006. Genetic basis for recognition of foreign eggs in the host of a brood parasite. *J. Evol. Biol.* 19: 543–550.
- Martín-Gálvez, D., Soler, J.J., Martínez, J.G., Krupa, A.P., Soler, M. & Burke, T.** 2007. Cuckoo parasitism and productivity in different magpie subpopulations predict frequencies of the 457bp allele: A mosaic of coevolution at a small geographic scale. *Evolution* 61: 2340–2348.
- Moksnes, A., Røskaft, E., Braa, A.T., Korsnes, L., Lampe, H.M. & Pedersen, H.C.** 1991. Behavioural responses of potential hosts towards artificial cuckoo eggs and dummies. *Behaviour* 116: 64–89.
- Molina-Morales, M., Martínez, J.G. & Avilés, J.M.** 2012. Factors affecting natal and breeding magpie dispersal in a population parasitized by the great spotted cuckoo. *Anim. Behav.* 83: 671–680.
- Molina-Morales, M., Martínez, J.G., Martín-Gálvez, D., Dawson, D.A., Rodríguez-Ruiz, J., Burke, T. & Avilés, J.M.** 2013. Evidence of long-term structured cuckoo parasitism on individual magpie hosts. *J. Anim. Ecol.* 82: 389–398.
- Molina-Morales, M., Martínez, J.G., Martín-Gálvez, D., Dawson, D.A., Burke, T. & Avilés, J.M.** 2014. Cuckoo hosts shift from accepting to rejecting parasitic eggs across their lifetime. *Evolution* 68: 3020–3029.
- Møller, A.P., Saino, N., Adamik, P., Ambrosini, R., Antonov, A., Campobello, D., Stokke, B.G., Fossoy, F., Lehikoinen, E., Martín-Vivaldi, M., Moksnes, A., Moskát, C., Røskaft, E., Rubolini, D., Schulze-Hagen, K., Soler, M. & Shykoff, J.A.** 2011. Rapid change in host use of the common cuckoo *Cuculus canorus* linked to climate change. *Proc. R Soc. B.* 278: 733–738.
- Møller, A.P. & Soler, J.J.** 2012. A coevolutionary framework based on temporal and spatial ecology of host-parasite interactions: A missing link in studies of brood parasitism. *Chinese Birds* 3: 259–273.
- Moskát, C. & Honza, M.** 2000. Effect of nest and nest site characteristics on the risk of cuckoo *Cuculus canorus* parasitism in the great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus*. *Ecography* 23: 335–341.
- Moskát, C., Avilés, J.M., Ban, M., Hargitai, R. & Zollei, A.** 2008. Experimental support for the use of egg uniformity in parasite egg discrimination by cuckoo hosts. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 62: 1885–1890.
- Øien, I.J., Moksnes, A. & Røskaft, E.** 1995. Evolution of variation in egg color and marking pattern in European passerines: adaptations in a coevolutionary arms race with the cuckoo *Cuculus canorus*. *Behav. Ecol.* 6: 166–174.
- Øien, I.J., Honza, M., Moksnes, A. & Røskaft, E.** 1996. The risk of parasitism in relation to the distance from reed warbler nests to cuckoo perches. *J. Anim. Ecol.* 65: 147–153.
- Ota, K., Kohda, M. & Sato, T.** 2010. Why are reproductively parasitic fish males so small?—influence of tactic-specific selection. *Naturwissenschaften*. 97: 1113–1116.
- Palomino J.J., Martín-Vivaldi M., Soler M. & Soler J.J.** 1998. Females are responsible for ejection of cuckoo eggs in the rufous bush robin. *Anim. Behav.* 56: 131–136.

- Parejo, D. & Avilés, J.M.** 2007. Do avian brood parasites eavesdrop on heterospecific sexual signals revealing host quality? A review of the evidence. *Anim. Cogn.* 10: 81–88.
- Payne, R.B.** 1977. The ecology of brood parasitism in birds. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 8: 1–28.
- Payne, R.B. & Payne, L.L.** 1998. Nestling eviction and vocal begging behaviors in the Australian glossy cuckoos *Chrysococcyx basalus* and *C. lucidus*. In Rothstein, S.I. & Robinson, S.K. (eds.): *Parasitic birds and their hosts*. Pp. 152–169. Oxford: Oxford University Press.
- Payne, R.B.** 2005. *The Cuckoos*. Oxford: Oxford University Press.
- Peer, B.D. & Rothstein S.I.** 2010. Phenotypic plasticity in common grackles (*Quiscalus quiscula*) in response to repeated brood parasitism. *Auk* 127: 293–299.
- Porlier, M., Charmantier, A., Bourgault, P., Perret, P., Blondel, J. & Garant, D.** 2012. Variation in phenotypic plasticity and selection patterns in blue tit breeding time: between- and within-population comparisons. *J. Anim. Ecol.* 81: 1041–1051.
- Przybylo, R., Sheldon, B.C. & Merilä, J.** 2000. Climatic effects on breeding and morphology: evidence for phenotypic plasticity. *J. Anim. Ecol.* 69: 395–403.
- Redondo, T. & Zúñiga, J.M.** 2002. Dishonest begging and host manipulation by *Clamator* cuckoos. In Wright, J. & Leonard, M.L. (eds.): *The evolution of begging: competition, cooperation and communication*. Pp. 1–20. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.
- Rivers, J.W.** 2007. Nest mate size, but not short-term need, influences begging behavior of a generalist brood parasite. *Behav. Ecol.* 18: 222–230.
- Rohwer, S. & Spaw, C.D.** 1988. Evolutionary lag versus bill-size constraints: a comparative study of the acceptance of cowbird eggs by old hosts. *Evol. Ecol.* 2: 27–36.
- Røskaft, E., Moksnes, A., Stokke, B. G., Moskát, C. & Honza, M.** 2002a. The spatial habitat structure of host populations explains the pattern of rejection behavior in hosts and parasitic adaptations in cuckoos. *Behav. Ecol.* 13: 163–168.
- Røskaft, E., Moksnes, A., Stokke, B.G., Bicik, V. & Moskát, C.** 2002b. Aggression to dummy cuckoos by potential European cuckoo hosts. *Behaviour* 139: 613–628.
- Rothstein, S.I.** 1975. Mechanisms of avian egg-recognition: Do birds know their own eggs? *Anim. Behav.* 23: 268–278.
- Rothstein, S.I.** 1990. A model system for coevolution: Avian brood parasitism. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 21: 481–508.
- Saino, N., Rubolini, D., Lehikoinen, E., Sokolov, L.V., Bonisoli-Alquati, A., Ambrosini, R., Boncoraglio, G. & Møller, A.P.** 2009. Climate change effects on migration phenology may mismatch brood parasitic cuckoos and their hosts. *Biol. Lett.* 5: 539–541.
- Samas P., Hauber M.E., Cassey P. & Grim, T.** 2011. Repeatability of foreign egg rejection: testing the assumptions of co-evolutionary theory. *Ethology* 117: 606–619.
- Sato, N.J., Tokue, K., Noske, R.A., Mikami, O.K. & Ueda, K.** 2010. Evicting cuckoo nestlings from the nest: a new anti-parasitism behaviour. *Biol. Lett.* 6: 67–69.
- Sedgwick, J.A.** 2004. Site fidelity, territory fidelity, and natal philopatry in Willow Flycatchers (*Empidonax traillii*). *Auk* 121: 1103–1121.
- Servedio M.R. & Lande R.** 2003. Coevolution of an avian host and its parasitic cuckoo. *Evolution.* 57: 1164–1175.
- Sih, A., Bell, A. & Johnson, J.C.** 2004. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends Ecol. Evol.* 19: 372–378.
- Slagsvold, T.** 1998. On the origin and rarity of interspecific nest parasitism in birds. *Am. Nat.* 152: 264–272.
- Soler, J.J., Soler, M., Møller, A.P. & Martínez, J.G.** 1995a. Does the great spotted cuckoo choose magpie hosts according to their parenting ability? *Behav. Ecol. Sociobiol.* 36: 201–206.
- Soler, J.J. & Møller, A.P.** 1996a. A comparative analysis of the evolution of variation in appearance of eggs of European passerines in relation to brood parasitism. *Behav. Ecol.* 7: 89–94.
- Soler, J.J., Soler, M. & Martínez, J.G.** 1997a. Críalo Europeo, *Clamator glandarius*. In Purroy, F.J. (coord.): *Atlas de las Aves de España (1975-1995)*. Pp. 250–251. Barcelona: SEO/BirdLife - Lynx Edicions.
- Soler, M., Soler, J.J. & Martínez, J.G.** 1997b. Great spotted cuckoos improve their reproductive success by damaging magpie host eggs. *Anim. Behav.* 54: 1227–1233.
- Soler, J.J., Sorci, G., Soler, M. & Møller, A.P.** 1999. Change in host rejection behavior mediated by the predatory behavior of its brood parasite. *Behav. Ecol.* 10: 275–280.
- Soler, J.J., Martínez, J.G., Soler, M. & Møller, A.P.** 1999a. Host sexual selection and cuckoo parasitism: an analysis of nest size in sympatric and allopatric magpie *Pica pica* populations parasitized by the great spotted cuckoo *Clamator glandarius*. *Proc. R Soc. B.* 266: 1765–1771.
- Soler, J.J., Soler, M., Pérez-Contreras, T., Aragón, S. & Møller, A.P.** 1999c. Antagonistic antiparasite defenses: nest defense and egg rejection in the magpie host of the great spotted cuckoo. *Behav. Ecol.* 10: 707–713.
- Soler, J.J., Martínez, J.G., Soler, M. & Møller, A.P.** 1999d. Genetic and geographic variation in rejection behavior of cuckoo eggs by European magpie populations: an experimental test of rejecter-gene flow. *Evolution* 53: 947–956.
- Soler, J.J. & Soler, M.** 2000. Brood-parasite interactions between great spotted cuckoos and magpies: a model system for studying coevolutionary relationships. *Oecologia* 125: 309–320.
- Soler, J.J., Martínez, J.G., Soler, M. & Møller, A.P.** 2001. Coevolutionary interactions in a host-parasite system. *Ecol. Lett.* 4: 470–476.
- Soler, J.J., de Neve, L., Martínez, J.G. & Soler, M.** 2001a. Nest size affects clutch size and the start of incubation in magpies: an experimental study. *Behav. Ecol.* 12: 301–307.
- Soler, J.J., Avilés, J.M., Soler, M. & Møller, A.P.** 2003. Evolution of host egg mimicry in a brood parasite, the great spotted cuckoo. *Biol. J. Linn. Soc.* 79: 551–563.
- 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. & Møller, A.P.** 1990. Duration of sympatry and coevolution between the great spotted cuckoo and its magpie host. *Nature* 343: 748–750.
- Soler, M. & Soler, J.J.** 1991. Growth and development of great spotted cuckoos and their magpie host. *Condor* 93: 49–54.
- Soler, M., Soler, J.J., Martínez, J.G. & Møller, A.P.** 1995b. Magpie host manipulation by great Spotted cuckoos: evidence for an avian mafia. *Evolution* 49: 770–775.
- Soler, M., Martínez, J.G., Soler, J.J. & Møller, A.P.** 1995c. Preferential allocation of food by magpies *Pica pica* to great spotted cuckoo *Clamator glandarius* chicks. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 37: 7–13.
- Soler, M., Soler, J.J. & Martínez, J.G.** 1995d. Chick recognition and acceptance: a weakness in magpies exploited by the parasitic great spotted cuckoo. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 37: 243–248.
- Soler, M., Soler, J.J. & Martínez, J.G.** 1997b. Great spotted cuckoos improve their reproductive success by damaging magpie host eggs. *Anim. Behav.* 54: 1227–1233.
- Soler, M. & Soler, J.J.** 1999. Innate versus learned recognition of conspecifics in great spotted cuckoos *Clamator glandarius*. *Anim. Cogn.* 2: 97–102.
- Soler, M., Soler, J.J., Martínez, J.G. & Moreno, J.** 1999e. Begging behaviour and its energetic cost in great spotted cuckoo and magpie host chicks. *Can. J. Zool.* 77: 1794–1800.
- Soler, M. & Martínez, J.G.** 2000. Is egg-damaging behavior by great spotted cuckoos an accident or an adaptation? *Behav. Ecol.* 11: 495–501.
- Soler, M., Palomino J.J., Martín-Vivaldi M. & Soler J.J.** 2000b. Lack of consistency in the response of Rufous tailed Scrub Robins *Cercotrichas galactotes* towards parasitic Common Cuckoo eggs. *Ibis* 142: 151–154.
- Soler, M., Martín-Vivaldi, M. & Pérez-Contreras, T.** 2002. Identification of the sex responsible for recognition and the method of ejection of parasitic eggs in some potential common cuckoo hosts. *Ethology* 108: 1093–1101.
- Soler, M.** 2008. Do hosts of interspecific brood parasites feed parasitic chicks with lower quality prey? *Anim. Behav.* 76: 1761–1763.
- Soler, M.** 2009. Co-evolutionary arms race between brood parasites and their hosts at the nestling stage. *J. Avian Biol.* 40: 237–240.
- Soler, M.** 2014. Long-term coevolution between avian brood parasites and their hosts. *Biol. Rev.* 89: 688–704.
- Sorenson, M.D. & Payne, R.B.** 2002. Molecular genetic perspectives on avian brood parasitism. *Integr. Comp. Biol.* 42: 388–400.
- Spottiswoode, C.N. & Colebrook-Robjent, J.F.R.** 2007. Egg puncturing by the brood parasitic Greater Honeyguide and potential host counteradaptations. *Behav. Ecol.* 18: 792–799.
- Spottiswoode, C.N. & Koorevaar, J.** 2012. A stab in the dark: chick killing by brood parasitic honeyguides. *Biol. Lett.* 82: 241–244.
- Stokke, B.G., Moksnes, A., Røskaft, E., Rudolfsen, S. & Honza, M.** 1999. Rejection of artificial cuckoo (*Cuculus canorus*) eggs in relation to variation in egg appearance among reed warblers *Acrocephalus scirpaceus*). *Proc. R Soc. B.* 266: 1483–1488.
- Stokke, B.G., Moksnes, A. & Røskaft, E.** 2002. Obligate brood parasites as selective agents for evolution of egg appearance in passerine birds. *Evolution* 56: 199–205.
- Stokke, B. G., Moksnes, A. & Røskaft, E.** 2005. The enigma of imperfect adaptations in hosts of avian brood parasites. *Ornithol. Sci.* 4: 17–29.
- Stokke, B.G., Hafstad, I., Rudolfsen, G., Moksnes, A., Møller, A.P., Røskaft, E. & Soler, M.** 2008. Predictors of resistance to brood parasitism within and among reed warbler populations. *Behav. Ecol.* 19: 612–620.
- Taborsky, M.** 2001. The evolution of bourgeois, parasitic, and cooperative reproductive behaviors in fishes. *J. Hered.* 92:100–110.
- Thompson, J.N.** 2006. *The Geographic Mosaic of Coevolution*. Chicago: University of Chicago Press.
- Thorogood, R. & Davies, N.B.** 2013. Reed warbler hosts fine-tune their defenses to track three decades of cuckoo decline. *Evolution.* 67: 3545–3555.
- Tokue, K. & Ueda, K.** 2010. Mangrove gerygones *Gerygone laevigaster* eject little bronze-cuckoo *Chalcites minutillus* hatchlings from parasitized nests. *Ibis* 152: 835–839.
- Victoria, J.K.** 1972. Clutch characteristics and egg discriminate ability of the African village weaverbird *Ploceus cucullatus*. *Ibis* 114: 367–376.
- Welbergen, J.A. & Davies, N.B.** 2008. Reed warblers discriminate cuckoos from sparrowhawks with graded alarm signals that attract mates and neighbours. *Anim. Behav.* 76: 811–822.
- Welbergen, J.A. & Davies, N.B.** 2009. Strategic variation in mobbing as a front line of defense against brood parasitism. *Curr. Biol.* 19: 235–240.
- Wilson, E.O.** 1971. *The Insect Societies*. Cambridge: Harvard University Press.
- Williams, P.H.** 1998. An annotated checklist of bumble bees with an analysis of patterns of description Hymenoptera: Apidae, (Bombini). *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Entomol.)* 67:79–152.
- Williams, P.H.** 2008. Do the parasitic Psithyrus resemble their host bumblebees in colour pattern? *Apidologie* 39: 637–649.
- Yom-Tov, Y.** 2001. An updated list and some comments on the occurrence of intraspecific nest parasitism in birds. *Ibis* 143: 133–143.