

Capítulo 30: EL CRÍALO, UNA ESPECIE DE AVE PARÁSITA DE CRÍA, ROMPE HUEVOS DE LA URRACA, SU ESPECIE HOSPEDADORA: ¿SE TRATA DE UNA ADAPTACIÓN O SIMPLEMENTE DE UN ACCIDENTE?

Manuel Soler

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA ANIMAL Y ECOLOGÍA. FACULTAD DE CIENCIAS. UNIVERSIDAD DE GRANADA.
18071-Granada. E-mail: msoler@goliat.ugr.es

Los críalos (*Clamator glandarius*), al poner sus huevos en los nidos de su especie hospedadora, la urraca (*Pica pica*), destruyen algunos de los huevos previamente puestos por el hospedador. A diferencia de otros parásitos de cría ni los retira ni se los come, sólo los destruye. Este comportamiento se puede explicar por dos hipótesis diferentes: (1) se trata de una adaptación del parásito, consecuencia directa de un proceso de selección natural (hipótesis de la adaptación) o, (2) romper huevos no es una adaptación, sino el resultado indirecto de realizar la puesta de una forma rápida como consecuencia de que el huevo parásito tiene una cáscara más dura que los huevos de urraca (hipótesis del accidente). Para comprobar cuál de estas hipótesis era la acertada realizamos una serie de experimentos en los que simulamos el comportamiento de puesta de los críalos y los resultados más importantes fueron los siguientes: (1) el número de huevos de urraca que se rompieron por nido en nuestras manipulaciones experimentales fue significativamente menor que en condiciones naturales, y (2) mientras que en condiciones experimentales el número de huevos que se rompían no dependía del número de huevos existentes en el nido, en condiciones naturales, el número de huevos rotos por los críalos aumentaba conforme mayor era el tamaño de puesta de la urraca. Estos resultados apoyan las predicciones de la hipótesis de la adaptación, lo que implica que la rotura de huevos no es un accidente sino una adaptación.

Introducción

Las aves parásitas de cría no construyen nido ni se encargan de criar a sus propios pollos. Lo que hacen es poner sus huevos en los nidos de otras especies, conocidas como hospedadoras, que son las que se ocupan de incubar los huevos parásitos y, posteriormente, de cuidar a los pollos. Se conocen algo más de un centenar de especies parásitas pertenecientes a cinco familias distintas. En Europa sólo existen dos especies, ambas pertenecientes a la familia Cuculidae: el cuco común (*Cuculus canorus*) y el críalo (*Clamator glandarius*). El comportamiento parásito del cuco ha sido ampliamente divulgado, sin embargo el del críalo es menos conocido y su estrategia es bastante diferente a la del cuco. El críalo utiliza como hospedadoras a especies de mayor tamaño que él, principalmente la urraca (*Pica pica*) y más raramente la corneja (*Corvus corone*) por lo que es considerado un parásito de cría especialista (Soler 1990). Las hembras de críalo ponen sus huevos con la colaboración del macho: mientras que él distrae a las urracas, la hembra realiza la puesta con una enorme rapidez, pone el huevo desde el borde del nido en sólo unos 3 segundos (Arias de Reyna et al. 1982). Una información detallada sobre la estrategia reproductora del críalo y sobre los procesos coevolutivos

que existen entre los críalos y las urracas puede ser consultada en Soler et al. (1998) y Soler y Soler (2000) (ver también Capítulo 12).

Las hembras de las especies parásitas de cría, frecuentemente suelen comer, retirar, o simplemente romper uno o más huevos del hospedador. Lo más habitual es retirar y comer un huevo del hospedador al poner el suyo como hacen las hembras del cuco (ver una revisión en Sealy 1992). Esto se ha interpretado como una adaptación, ya que consiguen recursos para la formación de los huevos siguientes; sin embargo, hay especies como el críalo, que sólo rompen los huevos, sin ingerirlos, y en este caso ya no está tan claro que sea una estrategia adaptativa ya que los beneficios no son tan evidentes.

Otro aspecto general que conviene destacar es que las aves parásitas de cría ponen huevos con una cáscara más gruesa y dura que las especies hospedadoras (Brooker y Brooker 1991), lo que se ha interpretado como una adaptación ya que aumentando la dureza de la cáscara del huevo parásito dificulta que éste pueda ser roto por los hospedadores (Spaw y Rohwer 1987). Los huevos de las especies del género *Clamator* son especialmente resistentes ya que su cáscara es más gruesa y más redondeada que la de sus especies hospedadoras (Gaston 1976, Brooker y Brooker 1991).



Figura 1. Huevo de críalo (a la izquierda), huevo de urraca "bollado" por la caída del huevo parásito (centro) y huevo de urraca picado por los críalos (derecha). Las grietas son casi siempre muy poco conspicuas por lo que prácticamente no se verían en la foto.

En este capítulo voy a presentar unos trabajos experimentales que llevamos a cabo para intentar contestar a la pregunta de por qué los críalos pican los huevos de sus hospedadores si no se los comen. Partíamos de la base de que se trataba de una adaptación, pero después obtuvimos resultados que no apoyaban el hecho de que se tratara de un comportamiento adaptativo, e incluso, otros que apoyaban la posibilidad contraria, que se tratara de un accidente, por lo que nos planteamos un estudio experimental para intentar contestar a la pregunta de si romper huevos es una adaptación o se trata simplemente de un accidente consecuencia de una puesta rápida del huevo parásito.

Este capítulo está basado en tres trabajos publicados previamente (Soler et al. 1997, Soler et al. 1999, Soler y Martínez 2000) que a su vez estaban basados tanto en estudios experimentales como en datos empíricos recogidos a lo largo de más de cinco años de trabajo de campo, con unos tamaños de muestra elevados de más de 300 nidos parasitados. Para intentar que la lectura de este capítulo no se haga excesivamente árida voy a evitar presentar los resultados de los numerosos análisis estadísticos realizados, sólo mencionaré los más importantes y si eran significativo o no, citando la fuente original.

Dstrucción de huevos de urraca por parte de los críalos

De 360 nidos de urraca parasitados que se estudiaron, aparecieron huevos rotos en 224 (62,2%) mientras que en los nidos no parasitados por los críalos no apareció ningún huevo roto (Soler et al. 1997). En el restante 37,8%

de los nidos parasitados no se encontraron huevos rotos, pero esto no quiere decir que no los hubiera ya que las urracas suelen expulsar los huevos más dañados (Soler 1990, Soler et al. 1999). De hecho, el tamaño de puesta en estos nidos fue significativamente menor que en los nidos no parasitados (Soler et al. 1997), lo que implica que algunos huevos rotos habían sido expulsados antes de que inspeccionáramos el nido. El 36,2% de los nidos (81) que presentaban huevos rotos tenían sólo uno, pero también había nidos con dos (55), tres (41), cuatro (27), cinco (11), seis (5) o más (4) huevos rotos (Soler et al. 1997).

En los nidos de las urracas se encuentran tres tipos de huevos rotos (Fig. 1): picados, que son los menos frecuentes (14,1%), bollados, que son los más abundantes (55,2%), y agrietados (30,7%). Estos datos se obtuvieron de un total de 157 nidos parasitados que contenían 241 huevos rotos (Soler et al. 1997). Estos tipos de roturas son la consecuencia de distintas actividades por parte de los críalos (Soler et al. 1999). Los huevos picados claramente han sido el resultado de una acción directa, con su pico, por parte de los críalos; por tanto, se trata de una rotura selectiva, es decir, estos huevos en ningún caso se rompen por accidente. Los huevos bollados son el resultado del choque del huevo de críalo sobre los de urraca, consecuencia de que las hembras parásitas ponen sus huevos desde el borde del nido, lo que supone una caída de más de 10 centímetros. Por último, también se encuentran huevos agrietados, estas grietas se producen bien como consecuencia de la caída del huevo de críalo sobre dos de los de urraca, o bien como consecuencia de golpear la hembra los huevos con sus patas al salir del nido

apresuradamente, ya que, como se ha mencionado anteriormente, las hembras de críalo pueden realizar la puesta de su huevo con mucha rapidez. Por tanto, estos dos últimos tipos de rotura podrían ser simplemente el resultado de una adaptación a una puesta rápida de los huevos y no la consecuencia de una estrategia adaptativa en sí misma. Esta posibilidad está apoyada por el hecho de que realizar la puesta del huevo parásito lo más rápido posible resulta una gran ventaja para las aves parásitas, ya que se ha demostrado experimentalmente que cuando la especie hospedadora observa a la hembra parásita en las proximidades del nido, aumentan las posibilidades de que el huevo parásito sea localizado y expulsado debido a que los propietarios del nido harían una revisión más exhaustiva (Davies y Brooke 1988, Moksnes y Røskoft 1989, Moksnes et al. 1993). Por otro lado, hay que tener en cuenta que si romper huevos implica un retraso en salir del nido, esto puede suponer un importante costo, además de por lo mencionado anteriormente, porque la urraca es un ave de mayor tamaño y más agresiva que el críalo, o sea, que si la hembra de críalo es sorprendida por los propietarios del nido durante la puesta de su huevo podría recibir heridas de variable consideración.

Evidencia a favor de que picar huevos es una adaptación

Evidencia observacional

El éxito reproductor de los huevos de críalo se ve afectado muy directamente por el número de huevos de urraca existente en el nido en el momento en que éste es parasitado. Cuando el huevo parásito es puesto durante el periodo de puesta de la urraca, suelen eclosionar el 100% de los huevos y sobrevivir el 100% de los pollos que eclosionan. Sin embargo, si el huevo es puesto después de que las urracas han finalizado su puesta, el porcentaje de huevos que eclosionan exitosamente desciende al 60,9% (Soler et al. 1998). Estos resultados apoyaban la hipótesis de la reducción de la competencia entre pollos que propone que rompiendo huevos de la urraca los críalos conseguirían disminuir la competencia que tendrá el futuro pollo parásito en el nido. Esta hipótesis predice que conforme mayor sea el número de huevos existente en el nido (mayor número de futuros competidores) en el momento del parasitismo, mayor tendría que ser el número de huevos rotos por los críalos. Esta predicción se cumplía, ya que considerando sólo los nidos parasitados con un huevo de críalo encontramos una correlación significativa entre ambos parámetros (Soler et al. 1997).

Evidencia experimental

Partíamos de la base de que este comportamiento era una estrategia adaptativa y emitimos dos hipótesis: la primera, que rompiendo huevos de urraca se conseguiría disminuir la competencia que tendrá el futuro pollo parásito en el nido (hipótesis de la reducción de la competencia entre pollos); y la segunda, que rompiendo huevos au-

Tabla 1

Éxito reproductor de los críalos en nidos parasitados experimentalmente y en nidos parasitados de forma natural (control). Información tomada de Soler et al. (1997)

	Parasitismo natural	Parasitismo experimental	Nivel de significación
Experimento 1			
Huevos eclosionados	13/13	-	-
Pollos que vuelan	13/13	7/12	0,01
Experimento 2			
Huevos eclosionados	7/7	4/9	<0,05
Pollos que vuelan	7/7	1/4	<0,05
Experimento 3			
Huevos eclosionados	14/16	8/8	>0,05
Pollos que vuelan	13/14	6/8	>0,05

mentarían las posibilidades de que eclosionase el huevo de críalo (hipótesis de la mejora del éxito de eclosión). Para comprobar estas hipótesis diseñamos tres experimentos (ver una descripción más detallada en Soler et al. 1997): Primero, para testar la hipótesis de la reducción de la competencia entre pollos introdujimos experimentalmente un pollo de críalo recién eclosionado en nidos de urraca donde el pollo mayor tenía entre 1 y 7 días de edad, y esto lo comparamos con los nidos control parasitados naturalmente por los críalos en los que habría existido rotura de huevos. El segundo experimento lo diseñamos para distinguir entre las dos hipótesis (reducción de la competencia entre pollos y mejora del éxito de eclosión) cuando la puesta del huevo se realiza tarde. Se introducía un huevo de críalo en nidos no parasitados de urraca donde el último huevo de urraca había sido puesto entre 3 y 6 días antes que el huevo de críalo. Como controles se utilizaron nidos que habían sido parasitados naturalmente con rotura de huevos. El tercer experimento pretendía determinar si la reducción de la competencia entre pollos explicaba también la rotura de huevos cuando los críalos realizan la puesta del suyo pronto. De este experimento hablaremos en el siguiente apartado porque los resultados obtenidos no apoyaron la hipótesis adaptativa.

En el experimento 1, obtuvimos que sólo 7 de 12 pollos introducidos por nosotros en nidos donde no se rompieron huevos sobrevivieron, mientras que en los nidos control (los parasitados naturalmente por los críalos con rotura de huevos) sobrevivieron todos los pollos parásitos siendo las diferencias entre ambos grupos estadísticamente significativas (Tabla 1). Esto implica que se cumple la hipótesis de la reducción de la competencia entre pollos, es decir, en los nidos parasitados experimentalmente en los que no se produjo rotura de huevos, los pollos parásitos tuvieron más dificultades para sobrevivir porque mantuvieron una competencia por el alimento con un mayor número de pollos de urraca. En el experimento 2, en el que introdujimos huevos simulando la puesta tardía de la hembra del críalo, se puede observar que tanto el número de huevos que llegaron a eclosionar como el nú-

mero de pollos que llegaron a volar fue menor en los nidos parasitados experimentalmente que en los parasitados naturalmente por los críalos (Tabla 1). Esto quiere decir que cuando los críalos ponen tarde, el romper huevos es beneficioso debido a las dos hipótesis que se proponían, porque favorece la eclosión exitosa y porque disminuye la competencia de los pollos de urraca.

Resultados que no apoyan la hipótesis de que picar huevos es una adaptación

El tercer experimento pretendía determinar si la reducción de la competencia entre pollos explicaba también la rotura de huevos cuando los críalos realizan la puesta del suyo pronto. Parasitamos nidos de urraca con un huevo de críalo que había sido puesto entre 1 y 4 días más tarde que el primer huevo de urraca. En este experimento, en el que simulamos la puesta temprana del huevo parásito, encontramos que el éxito de los críalos en los nidos experimentales era tan elevado como en los nidos parasitados naturalmente, tanto en lo que respecta a los huevos que eclosionan como a los pollos que vuelan (Tabla 1). No hay diferencias significativas con los nidos control, lo que quiere decir que el picar huevos cuando la puesta es temprana no resulta beneficioso.

Si picar huevos fuera una adaptación se podría predecir que debería de existir una correlación significativa entre el éxito reproductor del críalo y el número de huevos rotos por nido. Sin embargo, controlando el efecto del número de huevos de críalo y el número de huevos de urraca que quedan en el nido en una regresión múltiple, encontramos que la relación entre el número de huevos de urraca destruidos y diversas variables del éxito reproductor del críalo no era significativa (Soler y Martínez 2000), por tanto no se cumplía la predicción.

Evidencia de que picar huevos no es una adaptación

También testamos dos predicciones que se podían hacer en los dos sentidos, considerando que se trataba de una adaptación o considerando que romper huevos es sólo un accidente. Primera, si destruir huevos es simplemente una consecuencia del mecanismo de puesta de la hembra parásita, en los nidos multiparasitados (tres o más huevos de críalo puestos por al menos dos hembras), se puede predecir que, cuantos más huevos parásitos sean puestos por nido, tendría que aumentar el número de huevos rotos. Sin embargo, si romper huevos fuera un comportamiento adaptativo, se puede predecir que en los nidos multiparasitados deberían de tender a romper los huevos puestos previamente por otras hembras parásitas, tal y como se ha encontrado en el cuco (Davies y Brooke 1988; hipótesis de la competición entre cucos). Puesto que las urracas retiran del nido los huevos que resultan más dañados, esta predicción la testamos analizando la relación entre el número de huevos parásitos y el número de hue-

vos no dañados existentes en el nido. La predicción se cumplía claramente puesto que el número de huevos de urraca no dañados disminuía significativamente con el número de huevos parásitos existentes en el nido (Soler y Martínez 2000). Con respecto a la hipótesis adaptativa alternativa, no se cumplía puesto que sólo esporádicamente se encontraron huevos de críalo rotos en los nidos de urraca multiparasitados (6,3% de los nidos; Soler y Martínez 2000).

La segunda predicción se realizaba teniendo en cuenta las dos especies hospedadoras principales utilizadas por los críalos, la urraca y la corneja. Puesto que los pollos de corneja, la especie de mayor tamaño, suponen una competencia más eficaz para los pollos parásitos que los pollos de urraca, sería de esperar que los críalos rompieran más huevos al parasitar nidos de corneja. Por el contrario, si romper huevos no fuera una estrategia adaptativa, la predicción sería que romperían menos huevos en los nidos de corneja puesto que estos son más grandes y de cáscara más gruesa, por tanto más difíciles de romper (Rahn y Paganelli 1989). Obtuvimos que el porcentaje de huevos rotos encontrados en los nidos de corneja era significativamente menor que el registrado en los nidos de urraca, resultado que apoya fuertemente la idea de que romper huevos no es una adaptación, sobre todo si tenemos en cuenta que el éxito reproductor del críalo es significativamente menor cuando parasita a la corneja que cuando utiliza como hospedadora a la urraca (Soler y Martínez 2000), lo cual implica que las presiones selectivas para que evolucione la rotura de huevos son más fuertes cuando parasitan a las cornejas que cuando parasitan a las urracas.

¿Una adaptación o un accidente?

Los resultados descritos junto con el hecho de que picar huevos es la única rotura hecha directamente por la hembra del críalo (los huevos bollados y agrietados son la consecuencia indirecta del comportamiento de puesta), plantean una pregunta clave: ¿realmente el comportamiento de romper huevos de urraca es una estrategia adaptativa o se trata simplemente de un accidente consecuencia de la puesta rápida y de la mayor dureza de la cáscara del huevo parásito? Por tanto partimos de dos hipótesis diferentes: (1) romper huevos es una estrategia del parásito resultado de un proceso directo de selección natural (hipótesis de la adaptación) y, (2) romper huevos no es una adaptación, sino el resultado indirecto de realizar la puesta de una forma rápida teniendo un huevo con una cáscara más dura. Por tanto, el proceso no ha sido dirigido por la selección natural para provocar rotura de huevos, sino para evitar la rotura del huevo propio, por lo que no sería una adaptación sino un accidente (hipótesis del accidente).

¿Cómo se pueden testar experimentalmente estas dos hipótesis? Hay que partir de la base de que picar huevos no es un accidente, está claro que es el resultado de una actividad consciente, por tanto el problema puede estar



Figura 2. Nido real de urraca en el que se llevaron a cabo los experimentos. Esta fotografía muestra la metodología con que se llevó a cabo el experimento “dejar caer” (ver texto para una descripción detallada).

con los otros dos tipos de rotura: bollados y agrietados. La cuestión está en si se producen de una forma accidental o deliberada. Entonces, la forma de testar estas hipótesis sería reproducir experimentalmente el comportamiento de la hembra de críalo al poner los huevos. Si la rotura es accidental, el número de huevos que se rompan será equivalente al número que se rompe durante el parasitismo natural, pero si la rotura es deliberada, sería de esperar que se rompieran más huevos durante el parasitismo que durante nuestra reproducción del acto de la puesta de los huevos parásitos.

Diseño experimental y predicciones

Se realizaron dos tipos de experimentos, uno imitando el mecanismo de puesta de los huevos, y otro imitando la salida precipitada del nido por parte de la hembra de críalo, lo que puede producir una sacudida más o menos brusca de los huevos. En el primero (experimento “dejar caer”), se recogían todos los huevos existentes en el nido y se ponían en un nido real de urraca que llevábamos nosotros. Después se ponía una tira de cartón sobre el borde del nido y se dejaba caer un huevo real fresco de críalo (no incubado) sobre los huevos de la urraca (ver Fig. 2). Como control también se hicieron pruebas en las que se dejaba caer un huevo de urraca sobre otros de urraca, y también lo hicimos dejando caer un huevo de críalo sobre otros huevos de críalo. En el segundo experimento (“mover los huevos”), en el que reproducíamos la sacudida que

puede provocar la hembra al salir del nido, también bajábamos los huevos a nuestro nido experimental e introducíamos un huevo de críalo real dentro del nido y, posteriormente, con el dedo o con un bolígrafo de plástico realizábamos un movimiento brusco simulando la sacudida que podría provocar el críalo con sus patas al salir del nido. Nos llamó la atención que en las primeras pruebas tuvimos que ir aumentando la fuerza con que empujábamos los huevos porque no se rompía ninguno. Para que se produjeran roturas de huevos había que empujar con bastante fuerza, hasta el punto de que los huevos subían casi hasta el borde del nido. Así lo hicimos, y esto quiere decir que los resultados de nuestras manipulaciones experimentales son muy conservativos ya que empujábamos muy fuerte. Realizamos dos tipos distintos de pruebas: con uno o más huevos de críalo entre los de urraca, (que es como ocurre en condiciones naturales ya que la hembra primero pone el huevo y después sale del nido), y sin huevos de críalo.

Para ambos experimentos la hipótesis de la adaptación tiene dos predicciones principales: (a) si la rotura de huevos es intencionada por parte de los críalos, el parasitismo natural debería de romper más huevos de urraca que nuestras manipulaciones experimentales imitando el comportamiento de puesta de la hembra de críalo. Por otro lado (b), en las manipulaciones experimentales no debe de influir el número de huevos de urraca existente en el número de huevos rotos, mientras que en el parasitismo natural, cuantos más huevos de urraca haya en el nido,

Tabla 2

Resultados de las manipulaciones experimentales durante el experimento “dejar caer”: número de huevos que se rompen y tipo de rotura que se produce. Los valores entre paréntesis son los porcentajes. Información tomada de Soler y Martínez (2000).

Manipulación experimental	Nº de pruebas con n huevos rotos			Tipo de rotura	
	0	1	2	bolladura	grieta
Huevo de críalo sobre huevos de urraca	1 (2,1)	40 (85,1)	6 (12,8)	46 (88,5)	6 (11,5)
Huevo de urraca sobre huevos de urraca	3 (8,1)	33 (89,2)	1 (2,7)	29 (85,3)	6 (14,7)
Huevo de críalo sobre huevos de críalo	11 (91,7)	1 (8,3)	0 (0)	1 (100)	0 (0)

Tabla 3

Resultados de las manipulaciones experimentales durante el experimento “dejar caer”: salida de álbumen por la cáscara y qué huevo se rompe, el que cae o el que recibe el impacto de la caída. Los valores entre paréntesis son los porcentajes. Información tomada de Soler y Martínez (2000).

Manipulación experimental	Sale álbumen		Huevo que se rompe	
	sí	no	el que cae	el que recibe la caída
Huevo de críalo sobre huevos de urraca	1 (1,9)	51 (98,1)	0 (0)	46 (100)
Huevo de urraca sobre huevos de urraca	2 (5,9)	32 (94,1)	17 (51,5)	16 (48,5)
Huevo de críalo sobre huevos de críalo	0 (0)	1 (100)	0 (0)	1 (100)

Tabla 4

Resultados de las manipulaciones experimentales del experimento “mover los huevos”. Información obtenida de Soler y Martínez (2000).

Manipulación Experimental	Nº de pruebas con n huevos rotos			Tipo de rotura		Sale álbumen	
	0	1	2	bolladura	grieta	sí	no
Con huevos de críalo	1 (2,1)	40 (85,1)	6 (12,8)	46 (88,5)	6 (11,5)	1 (1,9)	51 (98,1)
Sin huevos de críalo	19 (54,3)	15 (42,9)	1 (2,8)	8 (47,1)	9 (52,9)	2 (11,8)	15 (88,2)

deberían de romper un mayor número de ellos ya que mayor será la competencia del pollo. Evidentemente, la hipótesis de la no-adaptación estaría apoyada por las predicciones opuestas.

Resultados

En el primer experimento, cuando se dejaba caer un huevo de críalo sobre una puesta de huevos de urraca, lo más frecuente era que se rompiera un solo huevo de urraca (85,1%) y un porcentaje similar se obtenía cuando era uno de urraca el que se dejaba caer (89,2%); pero curiosamente, cuando se dejaba caer uno de críalo sobre otros de críalo, lo más frecuente era que no se rompiera ninguno (Tabla 2). Esto seguramente es la consecuencia de que los huevos de críalo tienen una cáscara más gruesa y dura que los huevos de urraca. En lo que respecta al tipo de rotura que se produce, en todos los casos predominan los huevos bollados, con porcentajes superiores al 85% (Tabla 2), y por regla general estas roturas no provocaban salida de clara del huevo (Tabla 3). Por otro lado, se puede destacar que cuando se dejaba caer un huevo de críalo sobre los huevos de urraca, siempre se rompía el de abajo, el que recibía el golpe, sin embargo, cuando era uno

de urraca el que se dejaba caer, sólo se rompía uno, pero unas veces el que caía y otras el que recibía el golpe, aproximadamente al 50% (Tabla 3).

En lo que respecta al segundo experimento (“mover los huevos”), el número de huevos que se rompían variaba considerablemente según hubiera un huevo de críalo junto con los de urraca o no. Con un huevo de críalo, en todos los casos salvo en uno se rompió algún huevo, mientras que cuando no había huevo de críalo, en más del 50% de los casos no se rompió ningún huevo de urraca (Tabla 4). En cuanto al tipo de rotura que sufrieron los huevos, encontramos que cuando incluíamos el huevo de críalo provocaba más frecuentemente bolladuras que grietas, mientras que cuando no estaba ambos tipos de roturas se producían al 50% (Tabla 4). Por otro lado, al igual que ocurría en el primer experimento, la manipulación experimental casi nunca provocaba la salida de clara al exterior del huevo (Tabla 4).

Para determinar si se cumple la primera predicción, hay que comparar los huevos rotos durante nuestros experimentos (bollados + agrietados) con los huevos rotos por los críalos en los nidos parasitados naturalmente con sólo un huevo (picados + bollados + agrietados). Se obtuvo que se rompen significativamente más huevos durante

el parasitismo natural (media±desviación típica = $2,3\pm 1,4$, $n = 25$) que durante nuestras manipulaciones experimentales en los nidos a los que se les hicieron los dos experimentos ($1,6\pm 0,3$, $n = 28$) (Soler y Martínez 2000). Este resultado apoya la primera predicción.

En lo que respecta a la segunda predicción, en ninguno de los dos experimentos se encontró una correlación significativa entre el número de huevos rotos y el número de huevos existente en el nido, mientras que en condiciones naturales sí se obtenía esa correlación positiva y significativa (Soler y Martínez 2000). Es decir, las dos predicciones que hacíamos correspondientes a la hipótesis de la adaptación se cumplen; por tanto, la conclusión es que romper huevos por parte de los críalos cuando realizan la puesta del suyo es una adaptación resultado de la selección natural.

Discusión

La adaptación es un concepto muy importante en la teoría evolutiva (ver Capítulo 7). Las adaptaciones son siempre, por definición, la consecuencia de la selección natural. Si se producen beneficios independientemente de la selección natural no son adaptaciones, y todas las adaptaciones conocidas se pueden explicar por procesos de selección natural (Ridley 1993). Sin embargo, frecuentemente se ha sobreestimado el papel de la adaptación ya que se la considera como la única influencia de la evolución, y los biólogos evolutivos tienden a considerar la selección natural como el mecanismo evolutivo dominante, asumiendo que es capaz de explicar casi cualquier diferencia fenotípica, cosa que no es cierta (Ridley 1993, Travisano et al. 1995).

Las adaptaciones se demuestran comprobando que se cumplen predicciones sobre beneficios elaboradas *a priori* ("método *a priori*" de detectar adaptaciones). Este método consiste en determinar la razón por la que un carácter es favorecido por la selección natural (Williams 1992, Maynard Smith 1993). Este método de estudiar adaptaciones funciona correctamente si se está estudiando una adaptación, pero el problema estriba en que muchos caracteres pueden no ser adaptativos (Ridley 1993), y además, no todas las diferencias entre organismos pueden ser explicadas como adaptaciones (Maynard Smith 1993). Si el carácter que se está estudiando es una adaptación, entonces, su existencia tiene que ser la consecuencia de la selección natural y sería correcto insistir en la búsqueda del motivo por el que ese carácter es favorecido. Sin embargo, si el carácter no es favorecido por la selección natural, el método falla. (Maynard Smith 1993, Ridley 1993). Otro problema de este método de estudiar adaptación es que frecuentemente se asume que los animales siempre están perfectamente adaptados y que cualquier detalle de una estrategia tiene sentido adaptativo (Ridley 1993). Sin embargo, las adaptaciones pueden ser imperfectas por-

que la selección natural no puede actuar tan rápido como se producen los cambios en el medio ambiente o en las especies, o también, porque las mutaciones que permitirían una adaptación perfecta no se hayan producido (Ridley 1993).

Seguramente estos problemas del método *a priori* de estudiar adaptaciones son los responsables del hecho de que nuestros resultados en algunas de las pruebas descritas anteriormente no apoyaran las predicciones. Además, esas pruebas estaban basadas en comparaciones entre individuos, que es el método menos fuerte de comprobar hipótesis, por lo que los resultados no eran concluyentes. Para conseguir conclusiones más consistentes era necesario un enfoque experimental. Es decir, aunque en el experimento para comprobar la hipótesis de la competencia entre pollos cuando la puesta del huevo parásito se realizaba pronto no se apoyaban las predicciones (no cualquier detalle de una estrategia tiene que tener sentido adaptativo), y una serie de pruebas de comparación entre individuos (método menos fuerte de comprobar hipótesis) no apoyaba la hipótesis de la adaptación, e incluso, se apoyaba la hipótesis no adaptativa, al realizar las manipulaciones experimentales, encontramos que cuando simulábamos el comportamiento de puesta del críalo, el número de huevos rotos era significativamente menor que cuando los críalos parasitaban naturalmente los nidos. Además, aunque en los experimentos el número de huevos rotos no dependía del número de huevos de urraca existentes en el nido, durante el parasitismo natural el número de huevos rotos sí incrementaba con el número de huevos de urraca existentes en el nido. Es decir, estos resultados sí apoyan la hipótesis de que picar huevos es una adaptación y no simplemente un accidente.

A lo largo de la historia de la biología evolutiva algunos caracteres han sido descritos como no adaptativos; sin embargo, en todos los casos, después de realizar el estudio experimental y los análisis adecuados se concluía que el carácter que se estaba estudiando era una adaptación controlada por la selección natural (ver ejemplos en Ridley 1993). Esto es lo que ha ocurrido también en nuestro estudio sobre el comportamiento de romper huevos por parte de los críalos: aunque algunas pruebas de ciertas predicciones no apoyaban la hipótesis de que se trataba de una estrategia adaptativa, cuando se realizó el estudio experimental adecuado, la conclusión fue que se trataba de un comportamiento adaptativo.

Agradecimientos

Los datos utilizados en la redacción de este capítulo fueron conseguidos gracias a la colaboración de Juan J. Soler, Juan G. Martínez y Tomás Pérez Contreras. Gregorio Moreno Rueda, M^a Carmen Soler Cruz y María Dolores García, leyeron el manuscrito y aportaron sugerencias que contribuyeron a mejorarlo.

Bibliografía

- ARIAS DE REYNA, L., RECUERDA, P., CORVILLO, M., y AGUILAR, I., 1982. Reproducción del críalo (*Clamator glandarius*) en Sierra Morena Central. Doñana Acta Vert. 9: 177-193.
- BROOKER, M.G. y BROOKER, L.C. 1991. Eggshell strength in cuckoos and cowbirds. Ibis 133: 406-413.
- DAVIES, N.B. y BROOKE, M. de L. 1988. Cuckoos versus reed warblers: adaptations and counter-adaptations. Anim. Behav. 36: 262-284.
- GASTON, A.J. 1976. Brood parasitism by the pied crested cuckoo *Clamator jacobinus*. J Anim. Ecol. 45: 331-348.
- MAYNARD SMITH, J. 1993. The theory of evolution. Cambridge University Press. Cambridge
- MOKSNES, A. y RØSKAFT, E. 1989. Adaptations of meadow pipits to parasitism by the common cuckoo. Behav. Ecol. Sociobiol. 24: 25-30.
- MOKSNES, A., RØSKAFT, E. y KORSNES, L. 1993. Rejection of cuckoo (*Cuculus canorus*) eggs by meadow pipits (*Anthus pratensis*). Behav. Ecol. 4: 120-127.
- RAHN, H. y PAGANELLI, C.V. 1989. Shell mass, thickness and density of avian eggs derived from the tables of Schönwetter. J. Orn. 130: 59-68.
- RIDLEY, M. 1993. Evolution. Boston: Blackwell Scientific Publications.
- SEALY, S.G. 1992. Removal of yellow warbler eggs in association with cowbird parasitism. Condor 94: 40-54.
- SOLER, J.J. y SOLER, M. 2000. Brood parasite interactions between great spotted cuckoos and magpies: a model system for studying coevolution. Oecologia 125: 309-320.
- SOLER, M. 1990. Relationships between the great spotted cuckoo *Clamator glandarius* and its magpie hosts in a recently colonized area. Ornis Scand. 21: 212-223.
- SOLER, M., SOLER, J.J. y MARTÍNEZ, J.G. 1997. Great spotted cuckoos improve their reproductive success by damaging magpie host eggs. Anim. Behav. 54: 1227-1233.
- SOLER, M., SOLER, J.J. y PÉREZ-CONTRERAS, T. 1999. The cost of host egg damage caused by a brood parasite: experiments on great spotted cuckoos (*Clamator glandarius*) and magpies (*Pica pica*). Behav. Ecol. Sociobiol. 46: 381-386.
- SOLER, M. y MARTÍNEZ, J.G. 2000. Is egg-damaging behavior by great spotted cuckoos an accident or an adaptation? Behav. Ecol. 11: 495-501.
- SOLER, M., SOLER, J.J. y MARTÍNEZ, J.G. 1998. Duration of sympatry and coevolution between the great spotted cuckoo (*Clamator glandarius*) and its primary host, the magpie (*Pica pica*). En S.I. Rothstein y S.K. Robinson (eds.): Parasitic Birds and their hosts, studies in coevolution. Pp: 113-128. Oxford University Press, Oxford.
- SPAW, C.D. y ROWER, S. 1987. A comparative study of eggshell thickness in cowbird and other passerines. Condor 89: 307-318.
- TRAVISANO, M., MONGOLD, J.A., BENNETT, A.F. y LENSKI, R.E. 1995. Experimental tests of the roles of adaptation, chance, and history in evolution. Science 267: 87-90.
- WILLIAMS, G.C. 1992. Natural selection. Domains, levels, and challenges. Oxford University Press, Oxford.

Lecturas recomendadas

- (1) REEVE, H.K. y SHERMAN, P.W. 1993. *Adaptation and the goals of evolutionary research*. Q. Rev. Biol. 68: 1-32. Una magnífica revisión sobre el primordial papel de la adaptación en los procesos evolutivos.
- (2) DAVIES, N.B. 2000. *Cuckoos, cowbirds and other cheats*. Una magnífica monografía sobre los parásitos de cría. Aunque aborda el estudio de todos los grupos, presta una especial atención a las especies de la familia Cuculidae y, sobre todo a las dos especies europeas: el cuco y el críalo. Un libro imprescindible para quien quiera profundizar en el tema del parasitismo de cría.
- (3) ORZACK, S. y SOBER, E. 2001. *Adaptionism and optimality*. Un estupendo libro en el que se analiza la importancia de la selección natural comparada con otras fuerzas que afectan a la evolución. Los adaptacionistas defienden que la selección natural tiene, por sí sola, la fuerza suficiente como para explicar todo el proceso evolutivo, mientras que los detractores de esta idea sugieren que las adaptaciones no lo pueden explicar todo.