

Críalo europeo – *Clamator glandarius* (Linnaeus, 1758)

Juan José Soler
Estación Experimental de Zonas Áridas (CSIC)

Versión 17-05-2016

Versiones anteriores: 20-08-2003; 1-12-2003; 27-06-2005; 27-02-2007; 6-03-2008; 12-07-2012



Sistemática

El Críalo es un parásito de cría obligado de la Familia Cuculidae (Subfamilia Cuculinae). Filogenéticamente está muy próximo a otras especies del mismo género (*Clamator jacobinus*) y la evolución de la estrategia reproductora parásita en este género ha ocurrido de forma independiente a la del género *Cuculus* (Aragón et al., 1999).

Descripción

Adultos

Ave de mediano tamaño (35-39 cm), cola larga con un borde distal blanco y alas afiladas, aunque más romas que las del Cuco Común. Dorso oscuro y bastante moteado. Parte ventral bastante clara con un tono amarillento en la garganta. La parte posterior del píleo termina en un esbozo de cresta. Píleo y auriculares gris plateado en adultos, mientras que en jóvenes e individuos de un año son de color oscuro. Además, los jóvenes y los individuos de un año se diferencian de los adultos en vuelo debido a que gran parte de las primarias presentan un color marrón-rojizo.

Existe diferenciación sexual en tamaño, tanto en ala, cola tarso y uñas, pero no en pico, siendo los machos aproximadamente un 5% más grandes que las hembras (Cramp, 1985; Valverde, 1971).

Huevos

Esta especie pone un solo tipo de huevos, independientemente del hospedador al que parasiten. Los huevos son elípticos o subelípticos con extremos redondeados, de textura muy fina y bastante reluciente. Color de fondo verde-azulado pálido y moteado de color marrón claro o marrón rojizo (Cramp, 1985). Los huevos de esta especie han sido durante mucho tiempo un ejemplo de evolución de mimetismo con los huevos de su principal hospedador, la Urraca (*Pica pica*; Baker, 1923, 1942). Sin embargo, esta conclusión se debía a que sólo se habían estudiado los huevos puestos por esta especie en hospedadores europeos, ya que los huevos que ponen en nidos de hospedadores africanos (algunos con huevos totalmente azules o con tonos rojizos) son muy similares a los puestos en Europa. Recientemente, utilizando técnicas de espectrofotometría para cuantificar el grado de mimetismo entre los huevos de críalo y los de sus hospedadores, se concluye que los huevos de críalo no mimetizan a los huevos de sus hospedadores debido a que no existe variación entre los huevos puestos en nidos de distintas especies (Fig. 1; Soler et al., 2003).

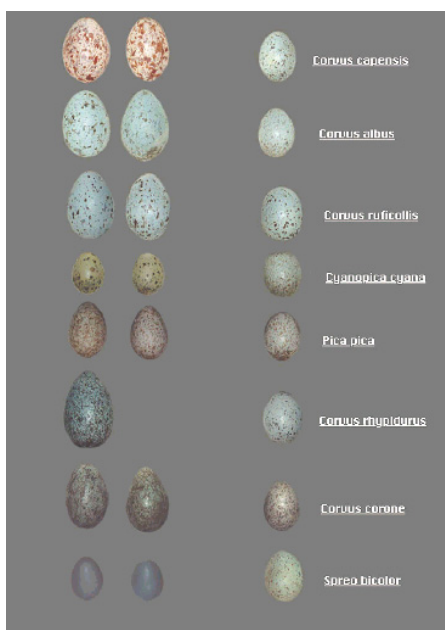


Figura 1. Huevos de críalo en distintas especies hospedadoras.

Pollos

Los pollos recién eclosionados son bastante parecidos a los pollos de su principal hospedador en Europa (Urraca), y se ha sugerido que existe un grado de mimetismo con ellos. Los sonidos de petición de los pollos de críalo son bastante similares a los de urraca (Redondo y Arias de Reyna, 1988) y, además, el color oscuro de la parte superior de la cabeza se ha sugerido que puede mimetizar la cabeza de los pollos de hospedador (Figura 2). Sin embargo, durante los primeros días de vida, cuando aun están desnudos, los pollos de ambas especies se distinguen fácilmente de los pollos del hospedador por la posición de los dedos de las patas (semizigodáctilos – primer y cuarto dedo hacia atrás) y en la presencia de dos papilas blancas en la cavidad bucal (Figura 2). Cuando empiezan a aparecer las plumas la distinción es mucho más sencilla por el color de las mismas.



Figura 2. Pollos de urraca y de críalo en el nido. En la parte inferior se muestran las dos papilas blancas en la cavidad bucal del pollo de Críalo.

Volantones

Son muy similares a los individuos jóvenes, con las partes rojizas en las alas aún más patentes y con una cabeza más oscura.

Biometría y masa corporal

La longitud del ala de las poblaciones ibéricas y del noroeste de África mide de media 209 mm en machos (rango= 202-214; n= 8) y 199 mm en hembras (rango= 194-205; n= 6); La longitud de la cola mide de media 210 mm en machos (rango= 199-218 mm; n= 8) y 195 mm en hembras (rango= 191-199; n= 5) (Cramp, 1985). En una muestra del sudeste del Paleártico, la longitud del ala mide de media 211 mm en machos (rango= 202-217 mm) y 204,5 mm en hembras (rango= 196-211 mm) y la longitud de la cola mide 217 mm en machos (rango= 210-225 mm) y 206 mm en hembras (rango= 200-211 mm) (Glutz von Blotzheim y Bauer, 1994)¹.

La masa corporal de los machos varía entre 153 y 192 g y de una hembra es 138 g (Valverde, 1971)¹.

Dimorfismo sexual

Los machos de críalo son más grandes que las hembras y tiene más brillante la coloración del píleo y la garganta (Tabla 1) (Macías-Sánchez et al., 2013)².

Tabla 1. Dimorfismo sexual en el críalo basado en ejemplares vivos de la Hoya de Guadix (Granada). Según Macías-Sánchez et al. (2013)².

	Machos	n	Hembras	n
Longitud total	393,4	60	369	33
Longitud del ala	209,4	103	198,5	61
Longitud del pico (cráneo)	31,9	85	30,4	50
Longitud de la cola	218,5	99	201,6	60
Masa corporal	157,2	103	151,7	64

Variación geográfica

La subespecie típica, *C. g. glandarius*, se extiende por el sur de Europa, Turquía y Oriente Medio. La subespecie *C. g. choragium* Clancey 1951, de menor talla, vive en Sudáfrica. Los críalos ibéricos tienen una talla algo menor que los de Oriente Medio (Cramp, 1985, Glutz von Blotzheim y Bauer, 1994)¹.

Muda

Muda postreproductiva completa en adultos. Probablemente comienza en julio-septiembre y termina en diciembre-febrero (Cramp, 1985)¹.

Otras contribuciones. 1. Alfredo Salvador. 12-07-2012; 2. Alfredo Salvador. 17-05-2016

Voz

Reclamo ruidoso y sonoro traqueteante, "Cherr-cherr-che-che-che" o "ki-ki-ki krie-krie-krie-krie" que a veces recuerda la alarma de un aguilucho (Svensson et al., 2001).

El nombre en castellano, críalo, refleja el segundo tipo de reclamo, ya que también se puede interpretar como un sonido parecido a cri-cri-cri-críalo. Otra interpretación del nombre en castellano puede reflejar sus hábitos reproductores, ya que la gente del campo que sabe que pone los huevos en nidos de otras especies, a menudo indican que estas aves lo van proclamando "diciendo": "crí-cri-cri-críalo tú".

Los pollos de críalo son capaces de ajustar sus llamadas de petición de alimento en nidos de diferentes hospedadores (urraca y corneja) aprendiendo displays eficientes (Roldán et al., 2013)¹.

Otras contribuciones: 1. Alfredo Salvador. 17-05-2016

Hábitat

Su hábitat de cría está marcado por dos factores principales. Uno de ellos está relacionado con su estrategia reproductora ya que, como todos los miembros de la subfamilia Cuculinae, parasitan los cuidados parentales de otras especies de aves y, por tanto, necesitan encontrar nidos de estas especies para reproducirse. El segundo factor está relacionado con sus hábitos alimenticios, pues se alimenta fundamentalmente de larvas desfoliadoras, siendo la procesionaria del pino (*Thaumetopoea pityocampa*) su principal fuente alimenticia (Martínez, 1994), por lo que prefiere zonas que en sus proximidades existan bosques de pinos.

La Urraca (*Pica pica*) y la Corneja (*Corvus corone*) son sus principales hospedadores en la Península (Soler, 1990; Soler et al., 2002), por lo que el hábitat de cría coincide con el de estas dos especies: zonas más o menos abiertas, sotos, setos arbolados, bosquetes, parques, frutales, bordes de carreteras, vegas, encinares y otros bosques aclarados, pastizales y ambientes perimarismos, en altitudes que oscilan entre el nivel del mar y los 1200-1400 m. Sin embargo, otros córvidos, como la Chova Piquirroja (*Pyrrhocorax pyrrhocorax*) y la Grajilla (*Corvus monedula*), también son parasitadas por esta especie (Soler, 1990), sobretudo en zonas desarboladas donde la Urraca es escasa. Por último, el Rabilargo (*Cyanopica cyana*) también se ha considerado un huésped apropiado para la especie, aunque en las últimas

décadas no se ha encontrado ningún nido de esta especie parasitado por el Críalo (Arias de Reyna, 1998).

Para su principal hospedador en Europa, la Urraca, el porcentaje de nidos parasitados varía bastante a lo largo de los años y entre zonas (Soler et al., 1994, 1999; Soler y Møller, 1990; Zuñiga y Redondo, 1992), lo que podría estar relacionado con el grado de habilidad de las urracas de distintas poblaciones reconociendo y expulsando huevos parásitos. Parece ser que el Críalo utiliza una población de urracas hasta que la mayoría de los individuos rechazan los huevos parásitos y, después, pasan a otra población de urracas con una menor habilidad en reconocimiento de huevos (Soler et al., 1998). Pasados algunos años los críalos volverían a parasitar estas primeras poblaciones reconocedoras dando lugar a ciclos de parasitismo (Soler et al., 1998).

Abundancia

Debido al estilo de vida de esta especie nunca aparece en densidades elevadas. En dehesas y matorrales mediterráneos del centro de España se estimó una densidad máxima de 0,29-0,90 individuos/10 ha (Díaz et al., 1996). La densidad en la población de Guadix (Granada), donde son bastante abundantes, se estima en unos 5 adultos por km² de hábitat óptimo para la Urraca.

Otra medida indirecta de la densidad de críalos es el número de nidos de hospedador parasitados, así como el número de huevos parásitos por nido parasitado. Sin embargo, esta medida estaría influida por la capacidad de los hospedadores de reconocer y expulsar huevos de críalo de sus nidos antes de la visita de los investigadores. Aunque muestreos realizados en 7 localidades españolas revelan que los críalos son más abundantes en el Sureste Peninsular (ver Tabla 2; Soler et al., 1999), la variación existente en variables de parasitismo entre poblaciones de urracas muy cercanas (ver Soler et al., 1994, 1998), nos indican que este patrón no se debe a variaciones geográficas en las condiciones ambientales (temperatura, humedad, disponibilidad de alimento, etc.) sino al estado de las relaciones coevolutivas intermitentes existentes entre urracas y críalos (Soler et al., 1998) (ver apartado Interacciones entre especies).

Tabla 2. Número de nidos parasitados, huevos y hembras de Críalo por nido, y tasa de expulsión de huevos miméticos por urracas en distintas zonas de la Península Ibérica. *¹ Aunque en la zona de estudio no se encontró ningún nido parasitado, a menos de 2 kilómetros, encontramos uno con dos pollos de Críalo. *² Aunque no encontramos ningún nido parasitado, la enciclopedia de aves de la Rioja cita esta zona como zona de parasitación.

Población	Año de muestreo	% Nidos parasitados (N)	Nº de huevos de críalo por nido parasitado (SD)	Nº de hembras de críalo usando el mismo nido (SD)	Tasa de expulsión de huevos miméticos (N)
Doñana (Huelva)	1995	11.5 (52)	1.33 (0.58)	1.33 (0.58)	43.5 (23)
Santa Fe (Granada)	1993	85.7 (21)	3.13 (1.46)	¿?	33.3 (12)
Guadix (Granada)	1995	51.8 (85)	1.68 (0.95)	1.20 (0.52)	63.6 (44)
Laujar (Almería)	1994	80.0 (10)	2.2 (1.30)	1.25 (0.50)	33.3 (6)
Badajoz (Badajoz)	1993	0.0 (32)* ¹	2	¿?	43.8 (16)
Calahorra (Logroño)	1994	0.0 (33)* ²	-	¿?	62.5 (16)
Torres del Segre (Lerida)	1994	2.3 (43)	1 (-)	1 (-)	38.1 (21)

Tamaño de población

El número mínimo de parejas estimado en España fue de 4.618 parejas (Soler et al., 2003)². Recientemente se ha estimado en 55.000-64.500 territorios (De Juana y Garcia, 2015)².

Estatus de conservación

Categoría global IUCN (2012): Preocupación Menor LC (BirdLife International, 2012)¹.

Categoría IUCN para España (2002): No Evaluado NE (Madroño et al., 2005)¹.

Factores de amenaza

Aunque no se puede considerar como especie amenazada, ya que aparentemente esta especie está aumentando su rango de distribución en el sur de Europa, en Egipto está disminuyendo su población y en el noroeste de África ha desaparecido (Payne, 1997). Debido a que depende de sus especies hospedadoras para reproducirse, cualquier medida de conservación debería de pasar también por la conservación de sus huéspedes. Este aspecto es muy importante en la Península Ibérica debido a que su principal hospedador en esta zona es la Urraca (Soler, 1990), una especie que, aunque bastante abundante, es muy perseguida por cazadores y agricultores ya que existe la creencia no demostrada de que afecta negativamente a especies de interés cinegético y a cultivos. Evidentemente el exterminio de poblaciones de Urraca lleva consigo el exterminio de las poblaciones de Críalo.

Otro aspecto importante a tener en cuenta es que algunos hospedadores reconocen y expulsan los huevos de Críalo de sus nidos por lo que, si todos los hospedadores llegaran a reconocer y expulsar los huevos parásitos, su éxito reproductor sería nulo. Sin embargo, parece ser que esto no ocurrirá o, en el caso de que ocurriera, lo haría de forma muy lenta, ya que en los críalos existen estrategias que disminuyen estos posibles efectos negativos de sus hospedadores (Soler y Soler, 2000; ver apartado de Biología de la reproducción).

En lo que se refiere a mortalidad por atropello en carreteras de España, López Redondo y López Redondo (1992) registraron 10 críalos entre un total de 10.288 aves y PMVC (2003) registraron 14 críalos entre un total de 16.036 aves².

Atienza et al. (2011) registraron cinco críalos muertos por impacto en parques eólicos de Albacete y un en Cádiz.²

Otras contribuciones. 1. Alfredo Salvador. 12-07-2012; 2. Alfredo Salvador. 17-05-2016

Distribución geográfica

El área de distribución de la especie se extiende por el sur de Europa, Turquía, Oriente Medio y Sudáfrica. Especie extinguida en el noroeste de África (Cramp, 1985; Glutz von Blotzheim y Bauer, 1994)³.

Durante la época de cría es posible encontrarlo en la mayoría de las provincias españolas, a excepción de aquellas situadas en la Cornisa Cantábrica (País Vasco, Santander y Asturias) y en el norte de Galicia. No cría ni en Baleares ni en Canarias (Soler et al., 2003).

Generalmente evita las cordilleras montañosas para reproducirse y, aunque es más abundante en el sur de la Península, la variación es enorme a lo largo de la geografía española, estando ligada su presencia a la existencia de hospedadores más o menos adecuados (Urraca, Comeja, Chova Piquirroja y Grajilla) y de procesionaria del pino u otras larvas defoliadoras.

Migrante raro en Baleares, donde se han registrado 17 observaciones hasta 2010 (López-Jurado, 2001²; De Juana y Garcia, 2015)⁴.

Caracterizado en Canarias como invernante, de paso irregular y escaso (Martín y Lorenzo, 2001)⁴ y posteriormente como visitante estacional, con 32 individuos registrados entre 1970 y 2015 (García-del-Rey, 2015)⁴.

Especie escasa en otoño e invierno, durante el periodo 2007-2010 se han registrado 70 observaciones, de ellas el 6,3% en otoño, el 2,5% entre el 24 de diciembre y el 6 de enero, el

12,7% entre el 7 el 20 de enero, el 24,5% entre el 21 de enero y el 3 de febrero y el 54,4% entre el 4 y el 17 de febrero (Soler, 2012)⁴.

Bajo escenarios climáticos disponibles para el siglo XXI, los modelos proyectan aumentos en la distribución potencial actual entre un 21% y un 23% y el nivel de coincidencia entre la distribución observada y potencial se reduce hasta un rango de 82% en 2041-2070 (Araújo et al., 2011)⁴.

Análisis biogeográfico¹

Aunque distribuido por la mayor parte de la Península Ibérica, es más frecuente en el sector centro-oriental de la submeseta sur (Madrid, Toledo, Ciudad Real, Albacete, Jaen, Granada y este de Badajoz), en el sector nor-occidental de la submeseta norte (Zamora, Salamanca, sur de León y provincias portuguesas limítrofes con España) y en algunas zonas del valle del Ebro y sur de Portugal (Fig. 3).



Figura 3. Los círculos representan el porcentaje de cuadrículas UTM 10x10 km ocupadas por la especie en bloques UTM de 50x50 km, basado en el Atlas de la Sociedad Española de Ornitología.

El 65% de la variabilidad observada en su frecuencia de aparición en cuadrículas UTM de 10x10 km, dentro de bloques de 50x50 km, puede ser explicado significativamente recurriendo a variables sencillas descriptoras de la climatología, usos del suelo y la presencia de su principal hospedador (*Urraca*, *Pica pica*). La variable que más afecta a su distribución en Iberia es la insolación, ya que la especie es más frecuente en aquellas áreas con una insolación anual mayor de 196 días al año (promedio del 21% de cuadrículas UTM de 10x10 km ocupadas) que en zonas con menor insolación (ocupación media del 1,6% de de las cuadrículas UTM de 10x10 km). En las áreas de mayor insolación, la especie alcanza las mayores frecuencias de aparición en las zonas en las que la *Urraca* es más frecuente, ocupando, en promedio, el 39% de las cuadrículas UTM 10x10 km. La presencia de suelo agropecuario le afecta positivamente, especialmente si este es arbolado y no son cultivos de secano extensivos. La temperatura media anual le afecta negativamente si es mayor de 14,5 °C (Fig. 4). Las áreas donde la especie es más frecuente son aquellas con más de 196 días de insolación al año (*i.e.*, despejados con situación anticiclónica), frecuencia de aparición de la *Urraca* mayor del 41% de las cuadrículas UTM 10x10 km, con cobertura de suelo dedicado a actividades agropecuarias mayor del 55%, pero con presencia de cultivos extensivos de secano menor del 42%, temperatura media anual menor de 14,5°C y poco montañosas (rango altitudinal menor de 932 m; 76% de las cuadrículas ocupadas). Por el contrario, las áreas con menor presencia de la especie son aquellas menos xéricas (menos de 196 días de insolación al año) y con cobertura de suelo dedicado a actividades agropecuarias menor de 36%. *.

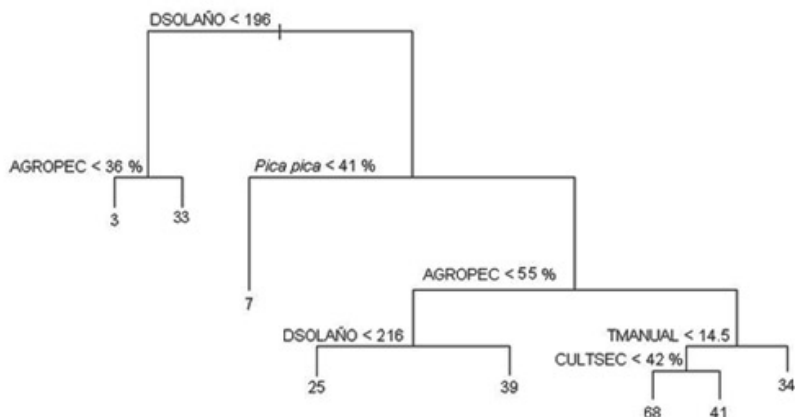


Figura 4. Árbol de regresión (modelo generalizado aditivo) mostrando los principales factores ambientales (ramificaciones) responsables de la frecuencia de aparición del Críalo en España. Los valores de las puntas del árbol de regresión ilustran la ocupación de cuadrículas UTM 10x10 km dentro de bloques UTM de 50x50 km (expresado en %). La longitud de las ramas es proporcional a la importancia cuantitativa de cada variable explicando la distribución de la especie en España. DSOLAÑO: insolación anual (número de días despejados); TMANUAL: temperatura media anual (°C); AGROPEC: cobertura (%) de suelo dedicado a actividades agropecuarias; CULTSEC: porcentaje de suelo dedicado a cultivos extensivos de secano; *Pica pica*: porcentaje de cuadrículas UTM de 10x10 km ocupadas por la Urraca. *. Análisis efectuado a partir de los datos del Atlas de las Aves de España (2003), Sociedad Española de Ornitología.

Otras contribuciones. 1. Luis. M. Carrascal. 28-08-2012; 2. Alfredo Salvador. 27-02-2007; 3. Alfredo Salvador. 12-07-2012; 4. Alfredo Salvador. 17-05-2016

Movimientos

Migración

El Críalo es una especie migradora, con poblaciones invernantes de procedencia desconocida en el sur de la Península. El paso de aves en migración es muy poco notorio (Díaz *et al.* 1996), siendo muy poco destacado por el estrecho de Gibraltár (Tellería, 1981). Los adultos comienzan a abandonar la zona de cría a principios de junio, cuando algunos de sus pollos aun están en los nidos del hospedador. Parece ser que estos adultos no se dirigen directamente a los cuarteles de invernada, sino a zonas cercanas más frescas (sierras) donde abunda el alimento (larvas desfoliadoras) los meses de junio y julio. Esta afirmación se basa en la detección de críalos en la Sierra de Baza durante el mes de julio, de los que al menos uno fue marcado el mismo año con bandas de colores tarsales en la comarca de Guadix (a 30-40 kilómetros de distancia). Por tanto, no se sabe con certeza cuando comienza su migración hacia los cuarteles de invierno.

Los juveniles abandonan la zona de cría en la segunda semana de agosto, para comenzar su migración hacia las zonas de invernada (Soler *et al.*, 1994). Esta migración, a diferencia de lo que ocurre en la mayoría de las especies, se cree que no tiene lugar junto a los adultos, ya que éstos abandonan la zona de estudio a mediados de junio (Soler *et al.*, 1994, 1995). Sin embargo, debido a la detección de individuos adultos en las sierras cercanas a la zona de cría durante el mes de julio, es posible que jóvenes y adultos se junten antes de iniciar su principal etapa migratoria hacia los cuarteles de invierno.

Críalos anillados en España han sido recuperados en Marruecos (3) y Gambia (1) (Anónimo, 2016)¹.

La mayoría de los individuos europeos no llegan a atravesar el trópico e invernán en el hemisferio norte, a más de 3.000 km de sus zonas de cría (Fry *et al.*, 1988; Payne, 1997). Aunque ya se ha mencionado que los individuos jóvenes y los adultos no inician juntos la migración hacia los cuarteles de invierno, con relativa frecuencia, se observan a jóvenes y adultos en los lugares de invernada (Payne, 1997). Su regreso a las zonas de cría es bastante temprano, por lo que a menudo se realizan observaciones invernales (enero, febrero). A la comarca de Guadix llegan normalmente a principios de febrero, distribuyéndose por lugares

con abundante alimento hasta que las urracas comienzan a construir sus nidos (principios de marzo), fecha en las que comienzan a avistarse por las principales zonas de cría.

Flujo génico entre poblaciones

El estudio del flujo génico entre poblaciones es muy importante ya que nos indica el grado de dispersión de individuos (jóvenes o adultos) de unas poblaciones a otras y, por tanto, el grado de aislamiento genético entre poblaciones con sus implicaciones en los procesos evolutivos (Slatkin 1987). Por ejemplo, en parásitos de cría como el Críalo, una baja tasa de intercambio de individuos entre poblaciones, que daría lugar a un aislamiento genético entre las mismas, podría dar lugar a procesos de especialización o adaptación a las condiciones ambientales locales (incluyendo características defensivas de sus hospedadores). Sin embargo, si la dispersión de individuos entre poblaciones es alta, el flujo génico entre esas poblaciones actuaría como una fuerza homogeneizadora de los genotipos de las distintas poblaciones, impidiendo que los procesos de especialización a las condiciones propias de cada población (adaptaciones) produjeran especiación y/o una elevada variabilidad genética entre poblaciones. En otras palabras, un bajo flujo génico entre poblaciones parásitas permitiría un alto grado de especialización a las defensas mostradas por los hospedadores (principal presión selectiva para los parásitos) en cada una de las poblaciones. Mientras que un elevado flujo génico entre poblaciones implicaría la existencia de fenotipos parásitos adaptados a unas condiciones ambientales distintas a las existentes en una población dada (mal-adaptados) y, por tanto, a una homogeneización de las poblaciones del parásito (Slatkin 1987; Thompson 1994). En cualquier caso, el flujo génico debería de explicar la variación en defensas mostradas por poblaciones de urracas en distintas condiciones ambientales (p.e. grado de parasitismo por el críalo; Soler et al., 1999) y, por tanto, el flujo génico tiene una importancia enorme en los procesos coevolutivos existentes entre parásitos y hospedadores (Nuismer et al., 1999; Soler et al., 2001).

El análisis de los patrones genéticos de 7 poblaciones de críalo (seis en la Península Ibérica y una en Francia) permitió estimar el grado de flujo génico y la estructura genética (grado de diferenciación poblacional) de esas poblaciones (Martínez et al., 1999). Aunque las distintas poblaciones de Críalo se podían diferenciar genéticamente, el grado de diferenciación genética entre poblaciones estuvo relacionado con las distancias geográficas entre las mismas, lo que sugiere que el flujo génico entre poblaciones de Críalo es importante, pero que los críalos sólo se dispersan a poblaciones cercanas (Martínez et al., 1999). En este trabajo también se estimaron los mencionados parámetros para las poblaciones de Urraca tanto en simpatria como en alopatría con el Críalo. Se encontró que el flujo génico entre poblaciones de urracas simpátricas con el Críalo era mayor que el existente entre poblaciones alopátricas y que, en poblaciones de Urraca dentro de los límites de distribución del Críalo, el flujo génico era mayor para el hospedador que para el parásito (Martínez et al., 1999). Estos resultados son muy importantes ya que nos indican que va a existir una homogeneización en las características defensivas de las poblaciones de urracas, independientemente de que estén o no explotadas por el parásito. Es decir, la probabilidad de que existan individuos adaptados al parasitismo (p.e. reconocedores y expulsadores de huevos parásitos) en zonas en las que no exista parasitismo es alta por lo que, en el caso de que una de esas poblaciones comience a ser explotada por el Críalo, no necesitan que ese carácter aparezca de nuevo en la población, sino que los procesos de selección natural harían que el carácter defensivo se extendiera rápidamente en la población (Soler et al., 2001).

Dispersión

La dispersión de las urracas es dependiente de la densidad y el papel de la parasitación por el críalo es escaso. La probabilidad de reclutamiento aumentó con la masa corporal y fue mayor en individuos que nacieron pronto en la estación de reproducción. Los volanderos con mayor masa corporal se asentaron más próximos a los nidos donde nacieron y se reprodujeron en sitios más saturados. La distancia de dispersión natal no predijo la productividad de las urracas o el riesgo de parasitismo en su primer intento de reproducción. Las hembras y los machos parasitados disminuyeron su distancia de dispersión reproductora cuando criaron cerca de otras parejas, mientras que los machos no parasitados que se reprodujeron cerca de otras parejas se dispersaron más en años posteriores. Las hembras, pero no los machos, que criaron más cerca de sus sitios previos de reproducción tuvieron puestas más grandes que las

que criaron más lejos. Dispersarse más lejos o más cerca entre intentos de reproducción no tuvo efectos sobre el parasitismo del críalo (Molina-Morales et al., 2012)¹.

Otras contribuciones: 1. Alfredo Salvador. 17-05-2016

Ecología trófica

Dieta

Aunque los trabajos realizados en la Península Ibérica sobre la alimentación de los adultos de esta especie son muy escasos, éstos apuntan a que, como en otros países, se alimentan casi exclusivamente de larvas de lepidópteros defoliadores, siendo las de procesionaria del pino (*Thaumetopoea pityocampa*) la base de su dieta en la mayoría de los casos. Las larvas las atrapan en los árboles o en el suelo y, antes de tragarlas, las aplastan con su pico por toda la superficie para quitarle o romper gran parte de los pelos urticantes (Mestre Raventós, 1969). Aunque en otras localidades también se han encontrado grillos, saltamontes (Orthoptera), libélulas (Odonata), hormigas (Formicidae), escarabajos (Coleoptera), y lagartijas (Cramp 1985), el análisis de 11 contenidos estomacales de individuos capturados cerca de pinares de Valladolid durante la estación reproductora contenían exclusivamente larvas de procesionaria del pino (Valverde, 1953). La especialización en este tipo de larvas implica una baja competencia con otras especies, ya que muy pocos animales pueden ingerir estas larvas con altas concentraciones de sustancias urticantes.

Alimentación de los pollos de Críalo

Durante su etapa de crecimiento en el nido y de volantón, los pollos son alimentados por individuos de las especies hospedadoras. Cuando los alimentan las urracas, su dieta es idéntica a la que reciben los pollos de hospedador, estando compuesta principalmente por coleópteros, ortópteros, larvas y, a partir de una determinada edad, también cebada (Martínez 1994). En nidos donde de forma natural conviven los pollos de Críalo y de Urraca, los pollos parásitos reciben mayor cantidad de comida que los pollos de Urraca. Además, tienden a recibir una mayor cantidad de coleópteros, ortópteros e himenópteros que los pollos de Urraca en el mismo nido (Martínez, 1994; Soler et al., 1995a). Sin embargo, en nidos experimentalmente parasitados en los que el tamaño de los pollos de Críalo era igual o menor al de los pollos de Urraca, las dos especies recibían una cantidad de comida similar, por lo que el menor periodo de incubación y la mayor tasa de crecimiento de los pollos de Críalo explica, al menos en parte, los resultados anteriores (Soler et al., 1995a). Al salir del nido, los volantones de Críalo siguen siendo alimentados por sus padres adoptivos (ver, además, el apartado de Biología de la Reproducción).

Pasado algún tiempo, volantones procedentes de distintos nidos (número de nidos = 2.2, sd = 0.79, n = 19) se juntan en grupos (media = 3.3, sd = 1.28, rango = 1-9 individuos, n = 19) (Soler et al., 1995b). En 1991 y 1992 se siguieron 19 grupos de críalos en los que al menos uno estaba marcado con radiotransmisor (Soler et al., 1995b). El 84.2 % de los grupos estaban formados por individuos procedentes de distinto nido. Estos grupos son alimentados por grupos de hospedadores adultos, independientemente de la especie parasitada. Para el caso de la Urraca, en 4 de los 19 grupos (21.1%) de críalos volantones seguidos, el número de urracas que los cuidaban era mayor que el número de padres adoptivos durante la etapa en el nido (número medio de urracas en el grupo = 4, sd = 1.91, rango = 2-9, n = 18; número de urracas alimentando a un grupo de críalos estimado como el número máximo de urracas atendiendo a un grupo al mismo tiempo –estima tendente a infravalorar el número total de urracas–; Soler et al. 1995b). Además, una misma Urraca alimentó a dos pollos de críalo procedentes de distintos nidos y, por tanto, se puede inferir que las urracas alimentan a todos los pollos de críalo independientemente del nido del que procedan.

El número de cebas recibidas por cada pollo de Críalo estuvo positivamente relacionado con el número de volantones en el grupo y con el número de urracas adultas atendiendo a un grupo. Por tanto, el comportamiento de agruparse es ventajoso para los volantones de críalo, ya que consiguen ser cuidados por un mayor número de urracas y conseguir un mayor número de cebas (Soler et al., 1995b).

Biología de la reproducción

Puesta

Crían desde marzo hasta junio coincidiendo con las fechas en las que crían sus principales hospedadores. Una hembra pone un huevo cada dos días y en rachas de unos 6 huevos, con un intervalo de pausa entre rachas de unos 4-5 días (Payne, 1974; Arias de Reyna et al., 1982; Soler et al., 1998; Martínez et al., 1998). En total ponen más de 15 huevos (Arias de Reyna y Hidalgo, 1982) durante un periodo de 6 a 10 semanas (Payne, 1974; Arias de Reyna et al., 1982; Soler et al., 1998; Martínez et al., 1998).

Se han observado efectos independientes y contrarios de las temperaturas invernales y primaverales sobre la fenología reproductiva de la urraca. Tendieron a reproducirse antes en aquellos años en las que las temperaturas de febrero fueron inferiores. Sin embargo, temperaturas elevadas en la primera mitad de abril estimularon la puesta. La fenología reproductiva del críalo estuvo ajustada con la de la urraca. Los críalos tendieron a criar antes en los años en los que las urracas se reprodujeron antes y también los críalos extendieron más su reproducción en los años en los que lo hicieron las urracas. Sin embargo, el desajuste entre ambas estuvo relacionado con las condiciones climáticas invernales tanto regionales como locales. Los críalos retrasaron más su periodo de reproducción en relación con las urracas en aquellos años con un elevado índice NAO (Oscilación del Atlántico Norte) y elevadas temperaturas en enero. La fenología individual de las urracas mostró una elevada consistencia pero una baja influencia del clima, lo que sugiere una gran variación entre hembras pero una escasa plasticidad individual en la fecha de puesta en respuesta a las condiciones climáticas (Avilés et al., 2014)³.

Las hembras de críalo localizan los nidos de urraca a través de la actividad desarrolladas por las urracas en la construcción del nido. Solamente un nido experimental sin actividad de las urracas fue parasitado mientras que el 34,1% de los nidos naturales activos fue parasitado antes que la hembra de urraca comenzara la puesta (Soler y Pérez-Contreras, 2012)³. Se ha demostrado experimentalmente que las hembras de críalo se guían por las características de los nidos de urraca y la coloración de los huevos para decidir el parasitismo (Soler et al., 2014d)³.

La mayoría de los eventos de parasitación de puesta (74%) por las hembras de críalo no tienen lugar cuando las hembras de urraca dejan temporalmente el nido sino cuando están incubando. En el 9,5% de los casos de parasitación hubo dos críalos, uno provocaba el ataque de la hembra de urraca y la hembra depositaba el huevo. En el 45% de los nidos hubo un huevo parásito de críalo pero en el resto hubo entre 2 y 4 huevos. Permaneciendo en el nido, las hembras de urraca fuerzan a las hembras de críalo a depositar el huevo frente al riesgo de ser atacada por la urraca. En el 95,2% de los casos observados la urraca atacó a la hembra de críalo pero no pudo evitar el parasitismo. El tiempo medio que la hembra de críalo pasó en el nido de urraca para depositar el huevo fue de 2,7 s (rango= 1-41,5 s). En promedio, 1,3 huevos de urraca resultaron dañados durante el evento de parasitación (Soler et al., 2014b)³.

En la comarca de Guadix, donde coinciden varias especies de hospedadores (Soler 1990), los primeros huevos suelen aparecer en nidos de Corneja Negra (*Corvus corone*), ya que esta especie inicia su reproducción antes que la Urraca, y la mayoría de los huevos (71,3%) aparecen cuando el número de nidos disponibles de su principal hospedador, la urraca, es máximo (Soler et al., 1997). La selección de hospedador depende de los nidos disponibles, y una misma hembra puede poner en nidos de distintas especies (Urraca y Corneja en la comarca de Guadix, Martínez et al., 1998). Aunque el éxito de eclosión de los huevos parásitos en nidos de Corneja es mayor que el de los puestos en nidos de Urraca (debido a que no expulsan los huevos parásitos), el éxito reproductor (probabilidad de llegar a la etapa de volantón) es mayor en nidos de urracas (Soler et al., 2002).

Se ha observado en un estudio de una población de urracas llevado a cabo durante cinco años que el 28% de las hembras se libraron consistentemente del parasitismo de puesta por el críalo. Solamente el 11% de las hembras fueron siempre parasitadas mientras que en el 60% hubo cambios entre años. La proporción de hembras que mantuvo su estatus de parasitismo entre años consecutivos varió a lo largo del estudio. Las hembras que nunca fueron parasitadas construyeron nidos más grandes que las parasitadas al principio de la estación de reproducción y nidos más pequeños más tarde. Las hembras no parasitadas se movieron poco

entre años y mostraron preferencia por áreas con diferentes características en el curso de la estación de reproducción, consiguiendo criar el doble de pollos por año que las hembras parasitadas (Molina-Morales et al., 2013)³.

Las especies hospedadoras de huevos parásitos utilizan estímulos visuales para distinguir sus propios huevos de los del parásito. En experimentos en los que se redujo la reflectancia UV de los huevos de críalo no se vió alterada la probabilidad de rechazo por urracas (Avilés et al., 2006).¹

Se ha comprobado experimentalmente que las urracas pueden detectar olfativamente y expulsan del nido huevos parásitos (Soler et al., 2014c)³.

La ontogenia juega un papel fundamental en el proceso que lleva al rechazo de huevos parásitos en la urraca. Se ha observado que durante su vida, algunas hembras aceptaban los huevos parásitos experimentales, otras los rechazaban, mientras que otras modificaron su respuesta de la aceptación al rechazo. En su primer intento reproductor, las hembras siempre aceptaron el huevo parásito experimental, incluso aquellas cuyas madres lo rechazaban. La probabilidad de rechazo del huevo parásito se incrementó con la edad relativa de la hembra, no estando relacionado con el riesgo de parasitismo en la población (Molina-Morales et al., 2014)³.

El críalo no parasitiza los nidos de rabilargo (*Cyanopica cyanus*) (Valencia et al., 2005). Aunque no se ha encontrado evidencia de parasitismo, los rabilargos (*Cyanopica cyanus*) muestran una elevada capacidad de discriminar y rechazar modelos de huevo de críalo (73,7%) y de conespecíficos (42,8%). Esta alta tasa de rechazo podría haber surgido como respuesta a parasitismo intraespecífico más que como respuesta a parasitismo del críalo (Avilés, 2004).¹

La escasa variación del color de los huevos dentro de la puesta del hospedador favorece la discriminación de huevos parásitos. Una baja variación dentro de puestas resultaría en una alta variación entre puestas, lo que incrementaría la dificultad de evolución del mimetismo de los huevos por el críalo, porque muchos patrones de color podrían coexistir en la misma población de hospedadores. En experimentos realizados en Guadix (Granada) y en Doñana, se observó que los individuos que rechazaron los modelos de huevo de críalo tenían una mayor variación dentro de la puesta que los que los aceptaron, lo que sugiere que un incremento más que una disminución en la variación dentro de la puesta de urraca fue ventajoso para la discriminación de los huevos de críalo (Avilés et al., 2004).¹

Para un mismo hospedador (la Urraca) la selección del nido a parasitar no es aleatoria, sino que seleccionan a las urracas con mejor calidad parental. En un estudio experimental en el que se ponían el mismo número de pollos recién eclosionados en nidos seleccionados y no seleccionados por los críalos, el éxito reproductor de los nidos seleccionados fue mayor que el de nidos no seleccionados por el Críalo (Soler et al., 1995a). La señal que los críalos utilizan para estimar la calidad parental de las urracas es el tamaño de sus nidos (Soler et al., 1995a), un carácter sexual en esta especie (Soler et al., 2001) relacionado con la calidad parental de la pareja que lo ha construido (De Neve et al., 2004).

Generalmente el macho y la hembra participan en la parasitación de los nidos del hospedador. Es lo que se conoce como 'estrategia de distracción' (Arias de Reyna 1998) y consiste en que, mientras el macho se acerca al nido elegido muy conspicuamente (lanzando gritos y llamando la atención de las urracas), provocando que las urracas lo persigan para expulsarlo de los alrededores del nido, la hembra se acerca sigilosamente y aprovecha que las urracas hayan abandonado el nido persiguiendo al macho para poner su huevo desde el borde de la taza en unos 3-4 segundos (Arias de Reyna et al., 1982). Esta estrategia de parasitación es seguramente la causa de que algunas urracas no persigan a los críalos y no abandonen sus nidos cuando estos se acercan (Soler et al., 1999a).

Al poner el huevo desde el borde de la taza, algunos huevos de hospedador se rompen. Esta rotura de huevos se ha demostrado que es una adaptación de los críalos a reducir la competencia en el nido con pollos de hospedador ya que: (1) el éxito reproductor de los huevos de Críalo era menor en nidos parasitados experimentalmente (sin huevos rotos), (2) tanto la proporción de huevos que eclosionan, como de pollos que vuelan, era menor en nidos experimentales (Soler et al., 1997), y (3) que, aunque en un experimento en el que se simulaba la puesta de huevo de Críalo desde el borde de la taza, el número de huevos rotos no dependía del número de huevos de Urraca en el nido, en nidos naturales (parasitados por el

Críalo) el número de huevos rotos sí estaba relacionado con el de huevos de Urraca en el nido (Soler y Martínez, 2000).

Este último resultado implica que la rotura de huevos no es un accidente causado por la forma de poner los huevos de los críalos, sino que activamente rompen huevos de Urraca, sobre todo cuando al parasitarlo ya existen muchos huevos que pueden eclosionar antes que el huevo parásito. Debido a que la probabilidad de supervivencia de un pollo de Críalo depende del número de pollos de urracas que eclosionan antes que él, las ventajas de este comportamiento están relacionadas con la reducción de la competencia por el alimento con los pollos de hospedador.

Algunos pollos parásitos de puesta eliminan los huevos y pollos mientras que otros aceptan crecer en el nido junto con los demás pollos. Los pollos parásitos podrían afrontar un compromiso entre los costes y beneficios de este comportamiento. Como beneficio estaría el estar solo en el nido pero los costes incluirían el abandono del nido y la pérdida de asistencia de ceba. Manipulando experimentalmente el número de pollos y su composición en nidos de urraca se vio que ninguna nidada fue abandonada y que los pollos de críalo en solitario crecían más deprisa. Matar a los otros pollos podría no ser adaptativo en el críalo porque una estrategia menos costosa como competir por el alimento con los pollos de urraca, es eficiente para el parasitismo exitoso de los nidos de urraca (Soler y de Neve, 2013)³.

Periodo de incubación y desarrollo de los pollos

Los huevos de Críalo tienen un periodo de incubación de unos 13-14 días, varios días menos de lo que correspondería según el tamaño corporal del adulto (Soler 1990). Debido a que los huevos de Urraca tienen un periodo de eclosión mayor que el de los huevos de Críalo, los huevos parásitos suelen eclosionar varios días antes que los de Urraca, lo que les confiere una ventaja frente a los pollos de hospedador en la competencia por el alimento que los padres aportan al nido (Soler et al., 1995b).

Los pollos de Críalo nacen con un peso y tamaño similar al de los pollos de Urraca pero crecen más rápido, sobretodo durante los 8 primeros días (Soler y Soler, 1991; ver Figura 5). La tasa de crecimiento de los pollos de Críalo es similar independientemente del hospedador que este usando (Valverde, 1971; y referencias en Soler y Soler, 1991).

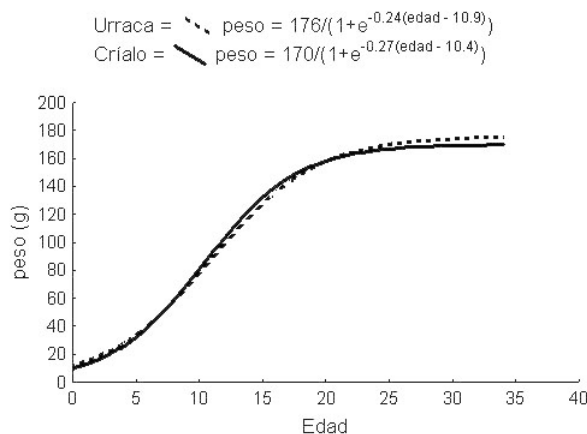


Figura 5. Crecimiento en peso de pollos de urraca y de críalo durante el periodo de estancia en el nido.

Los pollos de Críalo, a diferencia de otras especies de la misma subfamilia, no expulsan del nido a los huevos y pollos de hospedador y, por tanto, pollos de las dos especies, o varios pollos parásitos, pueden convivir en el mismo nido. Esta característica implica la existencia de una competencia por el alimento que los padres aportan al nido, y que influye en la tasa de crecimiento de los distintos pollos. Debido a que las urracas reparten el alimento favoreciendo a los pollos de mayor tamaño, la fecha de eclosión va a determinar, al menos en parte, la tasa de cebas que recibe cada pollo en el nido, pudiendo incluso llegar a morir de hambre algunos de los pollos parásitos (Soler y Soler, 1991).

Se ha sugerido que los pollos de críalo continúan pidiendo alimento con gran intensidad incluso cuando están saciados. Sin embargo, experimentos realizados en cautividad indican que cuando el alimento es escaso y cuando están más hambrientos piden con más intensidad (Soler et al., 2012)².

La manipulación experimental de los niveles de hambre afecta de manera diferente a los pollos de críalo y de urraca. Los pollos experimentalmente hambrientos de ambas especies recibieron más alimento que los pollos control. Sin embargo, las urracas experimentales pero no los críalos perdieron más masa corporal que los pollos control. Estos resultados sugieren un beneficio a corto plazo de un comportamiento incrementado de petición de alimento que sería más costoso para los pollos de urraca. Al final del desarrollo de los pollos, los volanderos de urraca tenían mayor talla pero no mayor masa corporal o respuesta inmune, lo que indica que el comportamiento exagerado de solicitud de alimento solamente sería beneficioso para las urracas (Martín-Gálvez et al., 2012)³.

La petición de alimento de los pollos de críalo tiene costes de depredación, favoreciendo una detección más temprana y una mayor depredación del nido (Ibáñez-Álamo et al., 2012)².

En el caso de que los pollos de Críalo compartan el nido con pollos de Urraca, las urracas adultas prefieren alimentar a los pollos de Críalo incluso cuando los pollos de ambas especies son de tamaño similar. Esto se debe a que los pollos de Críalo presentan unas papilas de color blanco en la cavidad bucal que estimulan a las urracas a alimentarlos preferentemente. Esta función de las papilas se demostró en un trabajo experimental en el que en algunos nidos se enmascaraban dichas papilas simulando la cavidad bucal de los pollos de Urraca, y en otros nidos control los pollos de Críalo se dejaban con las papilas sin enmascarar. Los resultados demostraron que los pollos experimentales recibieron menor cantidad de alimento que los controles y que los pollos de Urraca de similar tamaño en el mismo nido (Soler et al., 1995b).

En un experimento en el que se dispusieron polladas igualadas en tamaño de diferente composición (solo pollos de urraca, solo pollos de críalo y mixtas) se comprobó que los pollos de críalo sufrieron inanición en el 20,2% de los nidos parasitados de urraca incluso en ausencia de asimetrías de tamaño mientras que en ninguno de los nidos los pollos de urraca sufrieron inanición. Estos resultados podrían deberse a que las urracas fueran reacias a cebar a los pollos de críalo, a que los pollos de críalo recibieran alimento de peor calidad o a la existencia de capacidad de discriminación de los pollos de críalo por las urracas (Soler y de Neve, 2012)³.

Todas las adaptaciones anteriores de los pollos de Críalo tendentes a maximizar los cuidados parentales de las urracas hacen que, en la mayoría de los casos, los pollos de Urraca mueran durante los primeros días de vida, quedando los pollos parásitos solos en el nido. Esto no ocurre así en otros hospedadores como la Corneja Negra (*Corvus corone*) y la Grajilla (*Corvus monedula*), donde el mayor tamaño de los pollos del primero y la gran intensidad de petición de los pollos de la segunda hacen menos eficaces las adaptaciones de los pollos de Críalo (Soler, 1990; Soler et al., 2002).

Las plumas comienzan a aparecer al cuarto día de edad, creciendo rápidamente y llegando a alcanzar los 90 mm en rectorices y primarias a la edad de 23-24 días (Soler y Soler, 1991). Los pollos de Críalo abandonan el nido con una edad de entre 19 y 25 días (Soler y Soler, 1991).

Cuidados parentales

Debido a la estrategia reproductora seguida por los críalos, son sus hospedadores los que realizan todas las tareas relacionadas con la crianza de los pollos parásitos, incubación, alimentación, defensa de los nidos, etc. Por esto la alimentación de pollos y de volantones de esta especie se ha tratado en el apartado de Ecología Trófica. Sin embargo, en unos pocos casos, se ha detectado que los críalos adultos realizan visitas esporádicas a los nidos parasitados, tanto durante el periodo de huevo como en el de pollo.

Durante el periodo de huevo, las visitas de los críalos adultos a nidos parasitados de Urraca (*Pica pica*) se han explicado como una comprobación del estado de sus huevos, ya que las urracas pueden reconocerlos como huevos parásitos y expulsarlos de sus nidos. En el caso de que sus huevos no estén en el nido, los críalos pueden depredar los nidos de Urraca y, de esta forma, castigar el comportamiento expulsor. Estas urracas, en muchos casos, harían una puesta de reposición, que podría volver a ser parasitada por los mismos críalos que depredaron su primer intento reproductivo, pero en este caso las urracas deberían de haber

aprendido la lección y no volver a rechazar el huevo parásito. Es lo que se conoce como 'comportamiento mafioso' de los críalos, y que podríamos considerar como un tipo muy peculiar de cuidado parental. La existencia de este comportamiento la predijo Zahavi (1979) y fue demostrada experimentalmente unos años más tarde en la comarca de Guadix (Soler et al., 1995c).

El experimento consistió en quitar los huevos de Críalo de algunos nidos de Urraca dejando otros como control. Los resultados fueron bastante claros, ya que se detectó que (1) los adultos de Críalo eran capaces de depredar nidos de Urraca, (2) que una hembra, sorprendida parasitando un nido de Urraca, fue la que depredó el nido unas horas más tarde, después de que nosotros retiráramos todos los huevos del nido y los sustituyéramos por modelos de plastilina, y (3) que los nidos experimentales sufrieron muchas más depredaciones (73%, n = 26) que los nidos control (11%, n = 28).

La importancia de este comportamiento radica en su posible influencia en la decisión de las urracas de expulsar huevos parásitos de sus nidos de reposición. Ya se expuso anteriormente que las urracas, después de sufrir la depredación de sus nidos como respuesta a su comportamiento expulsor, podían aceptar el huevo parásito en sus puestas de reposición. De esta forma los críalos aumentarían las probabilidades de éxito de su descendencia, y las urracas tendrían la posibilidad de criar alguno de sus pollos junto al pollo parásito. Esta hipótesis se comprobó experimentalmente simulando el comportamiento mafioso de los críalos y detectando el comportamiento expulsor de las urracas en primeras puestas y en puestas de reposición (Soler et al., 1999b). Los resultados del experimento dependieron de la abundancia de críalos en las distintas zonas ya que, en aquellas donde los críalos eran bastante abundantes, el 90% (N=10) de las urracas que expulsaron el huevo parásito experimental en la primera puesta pasaron a aceptar los huevos experimentales en sus puestas de reposición. Sin embargo, en zonas con bajos niveles de parasitismo la mayoría de las urracas expresaron el mismo comportamiento expulsor en primeras puestas y en puestas de reposición. Por tanto, parece ser que el comportamiento defensivo de las urracas es un comportamiento plástico que puede ser modelado por el comportamiento mafioso de los críalos, al menos en zonas donde estos son muy abundantes (Soler et al., 1999b; Soler y Soler, 2000)

Un aspecto muy importante de los cuidados parentales es la defensa de los nidos frente a posibles depredadores. Evidentemente son las especies hospedadoras las que se ocupan de esta función. En el caso de las urracas, esta defensa es, en general, menos intensa cuando sus nidos están parasitados (Soler et al., 1999c). Sin embargo, sobre todo al principio de la temporada de cría, los críalos defienden los nidos que han parasitado, siendo la única especie parásita en la que se ha descrito este comportamiento (Soler et al., 1999c). De acuerdo con la efectividad de los críalos defendiendo nidos de Urraca, Arias de Reyna (1998) encuentra que, en Sierra Morena, el porcentaje de nidos de Urraca depredados era menor cuando estaban parasitados por el Críalo (7,7%, n = 26) que cuando no lo estaban (40%, n = 136).

Durante los últimos días de estancia de los pollos de Críalo en el nido y los primeros días de volantones, éstos también reciben visitas esporádicas de críalos adultos en las que les ofrecen a los pollos larvas, pero también flores y pequeñas piedras. Sin embargo, debido a lo esporádico de este comportamiento, no se podría considerar que su función fuera la de alimentar a sus pollos. La función de este comportamiento se cree que estaría relacionado con la impronta de los pollos de Críalo con individuos de su misma especie (Soler y Soler, 1999).

Periodo de volantón

El periodo de volantón fue estudiado en la comarca de Guadix con la ayuda de radiotransmisores colocados en pollos de Críalo que fueron seguidos hasta que abandonaron la zona de estudio (Soler et al., 1994). Durante los tres primeros días después de abandonar el nido, los volantones de Críalo permanecen todo el tiempo alrededor del nido (en muchos casos en el mismo árbol del nido), con muy poca actividad y escondidos entre el follaje de los árboles. Después de esos tres primeros días comienzan a estar más activos, moviéndose entre distintos posaderos y realizando vuelos cortos entre árboles cercanos al nido. Posteriormente, los jóvenes persiguen activamente a las urracas mientras emiten unos sonidos de petición bastante peculiares. Es en este último periodo cuando los jóvenes son capaces de atraer la atención de urracas adultas que pueden adoptarlos (Zuñiga y Redondo, 1992). Además, jóvenes procedentes de distintos nidos se juntan formando grupos de volantones que son alimentados por varias parejas de urracas adultas. Durante todo este periodo, y tras más de

260 horas de seguimiento a individuos marcados, nunca se observó a los volantones alimentándose por ellos mismos.

Los volanderos de críalo al abandonar el nido son a menudo alimentados por otras urracas que a su vez están cuidando de otros volanderos de críalo (Soler et al., 2014a)³.

El periodo de dependencia de las urracas adultas es de aproximadamente 34 días, aunque varía según de la fecha de abandono del nido (mínimo = 25, máximo = 59 días). Esta variación se debe a que todos los jóvenes abandonan el área de reproducción al mismo tiempo (Soler et al., 1994) y, por tanto, cuanto antes abandonen el nido, mayor tiempo lo están cuidando las urracas.

La supervivencia de los volantones de Críalo fue del 63,2% (24 de los 38 pollos marcados con transmisores sobrevivieron hasta la independencia de las urracas adultas). Además, la probabilidad de supervivencia estuvo relacionada con el peso de los pollos al abandonar el nido (Soler et al., 1994).

Estructura y dinámica de poblaciones

No hay datos.

Otras contribuciones: 1. Alfredo Salvador. 27-02-2007; 2. Alfredo Salvador. 12-07-2012; 3. Alfredo Salvador. 17-05-2016

Interacciones entre especies

Debido a la estrategia reproductora parásita de esta especie, la interacción con sus especies hospedadoras es el aspecto más importante que marca sus estrategias vitales. Por ello, a lo largo de este capítulo se han expuesto muchos de los resultados de esta interacción, sobre todo la existente con su principal hospedador en Europa, la Urraca. En este apartado, después de volver a resaltar la importancia de las interacciones coevolutivas con sus hospedadores para entender los distintos aspectos de la biología de esta especie, también se exponen las interacciones con otras especies parásitas (*i.e.* hematófagos y parásitos sanguíneos), las cuales van a depender también, al menos parcialmente, de la estrategia reproductora parásita del críalo.

La importancia de los distintos tipos de interacciones existentes entre una y otras especies va a depender de los costos o beneficios que supone una interacción para una especie dada. Para el críalo, la interacción más importante, al menos en Europa, es la que tiene lugar con la urraca, ya que el parasitismo implica una drástica reducción en el éxito reproductor de las urracas (Soler et al., 1996) que, a su vez, explica la aparición de estrategias defensivas que disminuyan los efectos del parasitismo. Estas estrategias defensivas de las urracas (muchas de ellas ya expuestas a lo largo de este capítulo) implican una reducción en el éxito reproductor de los críalos que, a su vez, seleccionan estrategias contra-defensivas que contrarrestan los efectos negativos de las defensas del hospedador (Soler y Soler, 2000). Es decir, la interacción existente entre parásitos de cría y sus hospedadores da lugar a lo que se conoce como carrera coevolutiva de armamentos sin fin (Dawkins y Krebs, 1979). Uno de los sistemas donde mejor se ha estudiado y demostrado esta carrera armamentística es en el sistema críalo-urraca (Soler et al. 2001), y la mayoría de los trabajos de investigación se han realizado en España (para una revisión de estas adaptaciones ver Soler y Soler, 2000).

La longitud telomérica y su acortamiento reflejan las posibilidades de supervivencia y los costes asociados con las respuestas de estrés. La longitud telomérica en eritrocitos de pollos de urraca disminuyó desde el nacimiento hasta el vuelo, mientras que no se ha observado cambios en pollos de críalo. La longitud telomérica de recién nacidos de urraca mostró disminución en relación con la fecha de puesta, mientras que en recién nacidos de críalo se correlacionó positivamente. Estos resultados apuntan una relación entre condiciones ambientales (fecha de puesta) y la longitud y acortamiento telomérico, que varía entre especies bajo condiciones ecológicas similares durante el crecimiento (Soler et al., 2015)⁶.

El nivel de defensa frente al parasitismo de *C. glandarius* en poblaciones europeas de urracas (*P. pica*) depende de las presiones de selección debidas al parasitismo y al flujo de genes entre

poblaciones, lo que sugiere la existencia de puntos de coevolución en la metapoblación europea. También puede haber un mosaico de coevolución a pequeñas escalas geográficas y con un intenso flujo genético, debido a que los sitios pueden diferir en productividad (el éxito reproductivo de los hospedadores en ausencia de parasitismo) y los genotipos defensivos deberían ser más comunes en los sitios más productivos. Se ha observado que las estimas de habilidad defensiva covarían significativamente con las diferencias entre poblaciones de algunas variables de productividad de las urracas (fecha de puesta, número de pollos nacidos), mostrando que la tasa de parasitismo fue mayor en los sitios más productivos (Martín-Gálvez et al., 2007).⁴

La probabilidad de parasitismo debería estar asociada con la intensidad de la autocorrelación espacial de la historia vital y rasgos defensivos de sus hospedadores. En algunos años y zonas, se encontró evidencia de autocorrelaciones espaciales positivas para el tamaño de puesta y la tasa de parasitismo pero no para la fecha de puesta. Las urracas que se reprodujeron próximas a otras en zonas de elevado riesgo de parasitismo respondieron de manera similar a huevos parásitos experimentales. Además, un elevado riesgo de parasitismo eliminó la autocorrelación espacial para el tamaño de puesta, que se distribuyó aleatoriamente (Soler et al., 2013b)⁶.

Las urracas pueden tolerar el parasitismo de puesta por el críalo como una manera de contrarrestar sus efectos negativos. Se ha explorado la covariación geográfica entre la tolerancia de las urracas y el parasitismo de puesta del críalo estimando la tolerancia como la pendiente de la regresión del número de pollos de urraca que llegan a volar sobre el número de huevos de críalo puestos en nidos no depredados; se ha observado variación geográfica de la tolerancia que covaría positivamente con la prevalencia del parasitismo. Los niveles de resistencia y de tolerancia no están asociados, lo que indica que no hay un compromiso entre ambos tipos de defensa frente al críalo (Soler et al., 2011)⁵.

El riesgo de discriminación entre volanderos de urraca y de críalo ejerce presión de selección en la carrera de armamentos entre el parásito y el hospedador. A veces los pollos de urraca del mismo nido donde hay pollos de críalo vuelan con éxito. Sin embargo, se ha comprobado experimentalmente que en estos casos los pollos de críalo son menos alimentados que cuando no hay pollos de urraca (Soler et al., 2014f)⁶.

En experimentos en los que se presentaron modelos de un depredador (gavilán - *Accipiter nisus*), un parásito de puesta (críalo - *Clamator glandarius*) y un control (zorzal - *Turdus viscivorus*) a parejas reproductoras de *Cyanopica cyanus*, estas fueron más agresivas hacia el parásito y hacia el depredador que hacia el control. El número de individuos que defendieron un nido fue mayor cuando les fue presentado el depredador que cuando se les mostró el parásito o el control. *C. cyanus* defiende el nido frente al parásito con mayor intensidad que *P. pica*, lo que podría explicar la ausencia de parasitismo de puesta en esta especie en la península Ibérica (Avilés y Parejo, 2006).⁴

El parasitismo de puesta provoca estrés fisiológico en pollos de las especies hospedadoras, observándose que aumentan los niveles de corticosterona en pollos de urraca (*Pica pica*) a mediados y finales de su desarrollo y en pollos de corneja (*Corvus corone*) a mediados de su desarrollo (Ibáñez-Álamo et al., 2012)⁵.

Los pollos de críalo tienen una comunidad bacteriana intestinal más compleja que la de los pollos de urraca. Los mayores requerimientos de los pollos de críalo pueden deberse a poseer una comunidad bacteriana subóptima para la digestión de la dieta del hospedador (Ruiz-Rodríguez et al., 2012)⁵.

La parasitación por el críalo no tiene un impacto negativo sobre la eficacia biológica media de la corneja (*Corvus corone*). Esto se debe a que los pollos de críalo producen una secreción repulsiva cuando son molestados, lo que protege al conjunto de la nidada, transformando una interacción parasitaria en otra mutualista (Röder et al., 2014)⁶.

Los pollos de corneja (*Corvus corone*) pueden obtener ventajas del parasitismo de puesta del críalo. En nidos parasitados por críalo, a pesar de tener una mayor intensidad de petición de alimento, los pollos de críalo no compiten ventajosamente frente a los pollos de corneja pues su talla es menor. Las llamadas de petición de los pollos de críalo, por su alta intensidad, permiten a los pollos de corneja disminuir sus llamadas de petición de alimento sin consecuencias negativas en su obtención de alimento (Boloipo et al., 2015)⁶.

Depredadores

No hay referencias relativas a la depredación de esta especie fuera de la Península Ibérica. Valverde (1967) menciona al Críalo entre las presas del águila imperial (*Aquila heliaca*) en Doñana, aunque en muy escasa proporción (1 críalo entre 365 presas). También se conoce la depredación de un individuo adulto de Críalo hallado entre las presas aportadas a un nido de Aguila Real (*Aquila chrysaetos*) en El Espinar (Segovia) (Alfredo Salvador, com. pers.)¹.

Se ha encontrado entre las presas del milano negro (*Milvus migrans*) en Doñana (un ejemplar entre 874 presas, Delibes Castro, 1975; dos ejemplares entre 225 presas, Valverde 1967).²

Se ha encontrado entre las presas del aguililla calzada (*Hieraaetus pennatus*) en Ávila (un ejemplar entre 1.105 presas) (García-Dios, 2006).³

Forma parte de las presas del halcón de Eleonora (*Falco eleonora*) y del halcón tagarote (*Falco pelegrinoides*) en Canarias (Martín y Lorenzo, 2001)⁶.

Parásitos y patógenos

El segundo tipo de interacción al que nos referiremos es el existente con parásitos generalistas y específicos de esta especie. Para cualquier especie la transmisión de parásitos se realiza de forma horizontal, cuando el contagio se produce de un individuo adulto a otro, o vertical cuando los parásitos pasan de padres a hijos. En el caso de especies parásitas de cría, en las que los contactos entre padres e hijos son prácticamente inexistentes, la transmisión horizontal de parásitos es muy reducida. Además, mientras que los pollos de la especie hospedadora pueden ser explotados por parásitos generalistas y específicos, los pollos de parásitos de cría sólo podrían ser contagiados por parásitos generalistas ya que el riesgo de contagio de parásitos especialistas de la especie parásita es mínimo. Estas implicaciones de crecer en nidos de otras especies suponen unas ventajas adicionales muy importantes de esta estrategia reproductora parásita (Soler, 1999).

De acuerdo con la reducción de contagio por parásitos que los pollos parásitos de cría deben sufrir, en un estudio en que experimentalmente se parasitaban nidos de urraca con pollos de críalo recién eclosionados, con una edad menor o igual a la de los pollos de urraca presentes en el nido, se encontró que sólo un pollo parásito (4.6 %; n = 22) presentó parásitos sanguíneos del género *Leucocytozoon* en muy baja intensidad (Soler *et al.* 1999). Además, la especie encontrada en el pollo parasitado, *L. centropi*, era distinta a las encontradas en pollos de urraca *L. sakharoffi*.

Con respecto a la infección por parásitos externos generalistas, se estudió la presencia de picaduras de un díptero hematófago de la familia Carnidae (*Carnus* sp.) que ataca tanto a pollos de urraca como de críalo. De acuerdo con la hipótesis, no aparecieron diferencias en la probabilidad de encontrar picaduras en pollos de críalo o de urraca que compartieran el nido. De los 19 nidos que contenían pollos de las dos especies, en 6 encontramos pollos de urraca con picaduras, y sólo en uno de esos seis el pollo de Críalo no presentó picaduras (Soler *et al.*, 1999).

Las variaciones de las condiciones climáticas pueden tener efectos asimétricos en diferentes especies sobre la probabilidad de ectoparasitismo, inmunidad y tamaño. El fenotipo de los pollos de críalo y de urraca covarió entre años (1997-2011) con la temperatura y las precipitaciones aunque de manera diferente en cada especie. Cuando aumentó la temperatura en abril, la masa corporal y la talla se incrementó en los críalos pero no en las urracas aunque la respuesta inmune disminuyó en ambas especies. La intensidad de la relación entre la probabilidad de ectoparasitismo por moscas (*Carnus hemapterus*) y la fecha de puesta resultó negativamente afectada por las precipitaciones del mes de abril (Soler *et al.*, 2014e)⁶.

La diversidad bacteriana de la cloaca de los pollos se correlaciona positivamente con rasgos fenotípicos que están relacionados con la probabilidad de reclutamiento como la respuesta inmune y la condición física (Ruiz-Rodríguez *et al.*, 2009)⁵.

La carga de bacterias de cáscaras de huevos de urraca es mayor en nidos parasitados, lo que puede indicar que el parasitismo de puesta puede incrementar la probabilidad de infección de los huevos de urraca. Las cáscaras de huevo de críalo presentan una menor densidad bacteriana

que los huevos de urraca del mismo nido y la prevalencia de bacterias es mayor en huevos no nacidos de urraca que en los de críalo (Soler et al., 2011)⁵.

Otras contribuciones: 1: Alfredo Salvador. 1-12-2003. 2: Alfredo Salvador. 27-06-2005. 3: Alfredo Salvador. 27-02-2007; 4: Alfredo Salvador. 6-03-2008; 5: Alfredo Salvador. 12-07-2012; 6: Alfredo Salvador. 17-05-2016

Actividad

No hay datos.

Dominio vital y territorio

Debido a que la mayoría de los nidos en los que se ha detectado la muerte de pollos de Críalo eran nidos multiparasitados por más de una hembra (Soler y Soler, 1991; Arias de Reyna, 1998), el comportamiento territorial en esta especie sería adaptativo. Es decir, cada pareja (en el caso de que fueran monógamos) o grupo reproductor, debería de defender un territorio que incluyera un número de nidos de hospedador suficiente para su reproducción (Arias de Reyna, 1998). De acuerdo con esta premisa se han detectado comportamientos territoriales en el Críalo (Mundy y Cook, 1977; Arias de Reyna et al., 1982; Arias de Reyna et al., 1987), estableciéndose el territorio defendido entre 1 km² (Valverde, 1971), 2,5 (Mundy y Cook, 1977), 2,9 (Arias de Reyna, 1998) y 8-9 km² (Mountfort y Ferguson-Lees, 1961). Parece que defienden los territorios hasta que no quedan nidos disponibles de hospedador para parasitar y, a partir de ese momento, los críalos dejan de ser territoriales. Esto explicaría el hecho de que frecuentemente distintas hembras parasiten el mismo nido de urraca (Arias de Reyna, 1998). Sin embargo, en otro estudio (Gaston, 1976), no encontraron evidencias de territorialidad en esta especie. Todos estos estudios fueron realizados con individuos sin marcar y, por tanto, los resultados deben de ser analizados con cautela.

Por otro lado, un estudio de la distribución espacial y temporal de la puesta de huevos de distintas hembras de Críalo, utilizando marcadores genéticos (Martínez et al., 1998a), reveló un gran solapamiento entre los territorios de las distintas hembras (ver Figura 6), por lo que la territorialidad de esta especie no parece ser importante. De diez nidos multiparasitados (58,3 % de los nidos) en los que se pudieron identificar los padres, cuatro de ellos tenían huevos de más de una hembra y, en los seis nidos multiparasitados restantes, los huevos eran de la misma hembra (Martínez et al., 1998a). El resultado más importante es que la distancia media entre nidos parasitados por la misma hembra era igual o mayor que la distancia media entre nidos parasitados por esa hembra y nidos parasitados por otras. Estos resultados, por tanto, no están de acuerdo con la hipótesis de una territorialidad en hembras.

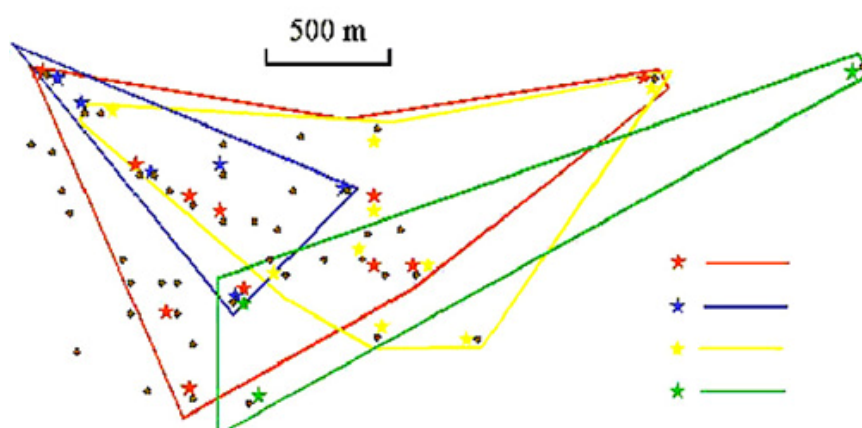


Figura 6. Localización de los nidos de urraca (puntos negros) y parasitación de esos nidos por 4 hembras (estrellas de distintos colores). También se muestran los territorios establecidos para cada una de esas hembras. Figura modificada de Martínez et al. (1998).

Además, debido a que el sistema de emparejamiento no era poligínico (ver más adelante), tampoco puede haber territorialidad en los machos. Una posibilidad que explicaría estos

resultados bajo el prisma de la territorialidad es que ésta fuera temporal y dinámica defendiendo pequeños territorios con unos pocos nidos de hospedador activos que fueran cambiando a lo largo de la estación reproductora. Sin embargo, la distancia espacial entre huevos puestos consecutivamente por la misma hembra resultó ser similar a la distancia media entre huevos puestos por distintas hembras el mismo día, incluso después de tener en cuenta el efecto de la variación en la disponibilidad de nidos. Por tanto, se puede concluir que en el Críalo no existen territorios exclusivos de parasitación (Martínez et al., 1998a).

Con respecto al sistema de emparejamiento, utilizando marcadores genéticos se identificaron 4 hembras distintas parasitando nidos de Urraca en el área de estudio (Guadix, Granada). Los huevos puestos por tres de estas hembras habían sido fecundados por dos machos distintos cada una, pero no se detectó que un mismo macho fecundara huevos de más de una hembra. Por tanto, el sistema de emparejamiento puede ser monógamo con algunas cópulas extra-pareja, poliándrico o promiscuo, pero no poligínico (Martínez et al., 1998b). Sin embargo, se identificaron algunos machos poligínicos (Martínez et al., 1998b). Nueve hembras fueron fertilizadas por un macho y dos fueron fertilizadas por dos machos. Con respecto a machos, 10 fertilizaron a sólo una hembra y tres fertilizaron a dos. Además, 34 de los 57 pollos (59,6%) para los que se estableció el padre y la madre procedían de parejas genéticamente monógamas, mientras que el resto de pollos procedían de fertilizaciones en las que el padre y/o la madre era polígamo. Aunque estos datos indican que la mayoría de las parejas son monógamas, y que algunos individuos son polígamos, la existencia de mecanismos de competencia espermática no nos permiten concluir que la estrategia de emparejamiento social más común en el Críalo sea la monogamia. Además pudo ocurrir que algunos de los individuos clasificados como monógamos en los análisis de paternidad podrían haber estado involucrados en cópulas "extra-pareja" y ninguna de estas cópulas fuera efectiva. Por tanto, el porcentaje de parejas monógamos establecida por medio de análisis de paternidad debería de ser interpretada como el límite superior de monogamia (Martínez et al., 1998b). Es decir, se necesitan datos de comportamiento social para establecer más precisamente las relaciones sociales existentes entre machos y hembras de Críalo.

Impronta, patrones sociales y territorialidad ¿Cómo reconocen los críalos jóvenes la especie a la que pertenecen?

La mayoría de las especies de aves, durante los primeros días de vida, aprenden la apariencia de sus padres, lo que posteriormente les permite reconocer a los individuos de su propia especie. Cuando las aves son criadas por otras especies, esta impronta tiene consecuencias inmediatas en el comportamiento filial y social (impronta filial) y, cuando llegan a adultos, intentan emparejarse con individuos de la especie que los ha criado y no con individuos de su propia especie (impronta sexual; Lorenz, 1935). Un aspecto relevante es que el contacto con hermanos o jóvenes de la misma especie es muy importante para establecer las preferencias sociales por individuos de su propia especie (Lorenz, 1935; Kruijt et al., 1983). De hecho, se ha sugerido la posibilidad de la existencia de un retraso en el periodo dedicado al aprendizaje de la apariencia de los individuos de su propia especie hasta una edad en la que la apariencia de los jóvenes sea muy parecida a la de los adultos (Bateson, 1979).

Las especies parásitas de cría obligadas no tienen contactos con individuos adultos o, en el caso de que existan, son muy esporádicos, por lo que el reconocimiento y emparejamiento con individuos de la misma especie podría ser una característica innata (Tinbergen, 1951). Otra posibilidad sería que los contactos existentes entre jóvenes de la misma especie parásita fueran suficientes para conseguir un aprendizaje de las características propias de la especie que, a su vez, explicaran el posterior emparejamiento (Freeberg et al., 1995; Soler y Soler, 1999). En este sentido, la mayoría (63%) de los nidos de Urraca parasitados por el Críalo en la Hoya de Guadix reciben más de un huevo parásito, por lo que en la mayoría de los nidos conviven más de un pollo parásito. Además, los pollos de críalo al abandonar el nido permanecen en la zona de parasitación durante varios meses, por lo que la probabilidad de que individuos jóvenes procedentes de distintos nidos de hospedador se encuentren es elevada. Estas dos características hacen que la probabilidad de contacto entre jóvenes críalos sea prácticamente del 100%. De hecho ya se ha mencionado que jóvenes críalos procedentes de distintos nidos se agregan formando grupos de jóvenes parásitos que son alimentados por urracas adultas (Soler et al., 1995; sólo dos de 62 jóvenes seguidos no llegaron a formar parte

de ningún grupo de críalos). Por otro lado, los pollos y jóvenes de Críalo reciben visitas esporádicas de críalos adultos y, estas visitas, podrían servir para que los jóvenes aprendieran a reconocer individuos de su propia especie y contrarrestaran los efectos de ser criados por una especie distinta (p.e., en el emparejamiento con la especie que lo ha criado). Además, debido a que algunos críalos abandonan los nidos de Urraca después de que los adultos hayan abandonado la zona, estos podrían aprender la especie a la que pertenecen por los contactos con otros jóvenes en los grupos de críalos volantones.

Estas ideas fueron testadas experimentalmente transportando pollos de Críalo desde Guadix a una zona, dentro del área de distribución del Críalo, pero con tasa de parasitismo muy baja (2,3%; Torres del Segre, Lérida), y a una zona en alopatria con el parásito (Freneusse, París), y en cada nido se metían 1 o 2 pollos (Soler y Soler, 1999). Todos los pollos experimentales procedían de nidos con un solo pollo de Críalo y, por tanto, no habían mantenido contacto con individuos de su misma especie antes del experimento.

De acuerdo con la hipótesis de que las interacciones sociales entre adultos y jóvenes críalos son necesarias para que los jóvenes aprendieran la apariencia de los individuos de su especie (impronta), sólo los pollos experimentales llevados a Lérida, e introducidos de dos en dos en los nidos, formaron grupos de individuos procedentes de distintos nidos (dos grupos con 4 y 3 individuos) como ocurría en la zona de Guadix. Además, cuando estos dos grupos fueron detectados, también encontramos críalos adultos en los alrededores. Por otra parte, ninguno de los críalos experimentales que fueron puestos en nidos de Urraca sin la compañía de otro pollo de su especie, ni en Lérida ni en París, formaron grupos de jóvenes ni tampoco se detectaron individuos adultos en las proximidades de estos pollos (Soler y Soler, 1999). Estos resultados sugieren que los jóvenes de Críalo deben de aprender a reconocer los individuos de su propia especie. Es decir este reconocimiento no es innato en críalos. Además, los contactos entre adultos y jóvenes por un lado, y entre jóvenes procedentes de distintos nidos por otro, parecen esenciales para que este reconocimiento ocurra.

Bibliografía

- Anónimo (2016). *Banco de datos de anillamiento del remite ICONA – Ministerio de Medio Ambiente, año. Datos de anillamiento y recuperaciones en España. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente, SEO/BirdLife, ICO, EBD-CSIC y GOB.* Madrid. anillamientoseo.org
- Aragón, S., Møller, A. P., Soler, J. J., Soler, M. (1999). Molecular phylogeny of cuckoos supports a polyphyletic origin of brood parasitism. *J. Evol. Biol.*, 12: 495-506.
- Araújo, M. B., Guilhaumon, F., Rodrigues Neto, D., Pozo Ortega, I., Gómez Calmaestra, R. (2011). *Impactos, vulnerabilidad y adaptación de la biodiversidad española frente al cambio climático*. 2. Fauna de vertebrados. Dirección general de medio Natural y Política Forestal. Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino, Madrid. 640 pp.
- Arias de Reyna, L. (1998). Coevolution of great spotted cuckoo and its hosts. Pp. 129-142. En: Rothstein, S. I., Robinson, S. K. (eds.). *Parasitic birds and their hosts, studies in coevolution*. Oxford University Press.
- Arias de Reyna, L., Hidalgo, S. (1982). An investigation into egg-acceptance by Azure-winged magpies and host-recognition by Great spotted cuckoo chicks. *Anim. Behav.*, 30: 819-823.
- Arias de Reyna, L., Recuerda, P., Corvillo, M., Aguilar, I. (1982). Reproducción del críalo (*Clamator glandarius*) en S. Morena Central. *Doñana, Acta Vert.*, 9: 117-193.
- Arias de Reyna, L., Recuerda, P., Trujillo, J., Corvillo, M., Cruz, A. (1987). Territory in the great spotted cuckoo (*Clamator glandarius*). *J. Ornithol.*, 128: 231-239.
- Atienza, J. C., Martín Fierro, I., Infante, O., Valls, J., Domínguez, J. (2011). *Directrices para la evaluación del impacto de los parques eólicos en aves y murciélagos* (versión 3.0). SEO/BirdLife, Madrid. 115 pp.

- Avilés, J. M. (2004). Egg rejection by Iberian azure-winged magpies *Cyanopica cyanus* in the absence of brood parasitism. *Journal of Avian Biology*, 35 (4): 295-299.
- 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 (8): 993-1002.
- Avilés, J. M., Parejo, D. (2006). Nest defense by Iberian azure-winged magpies (*Cyanopica cyanus*): do they recognize the threat of brood parasitism? *Ethology, Ecology & Evolution*, 18 (4): 321-333.
- Avilés, J. M., Soler, J. J., Pérez-Contreras, T., Soler, M., Moller, A. P. (2006). Ultraviolet reflectance of great spotted cuckoo eggs and egg discrimination by magpies. *Behavioral Ecology*, 17 (2): 310-314.
- Avilés, J. M., Soler, J. J., Soler, M., Moller, A. P. (2004). Rejection of parasitic eggs in relation to egg appearance in magpies. *Animal Behaviour*, 67 (5): 951-958.
- Baker, E. C. S. (1923). Cuckoos' egg and evolution. *Proc. Zool. Soc. London*, 1923: 277-294.
- Baker, E. C. S. (1942). *Cuckoo problems*. Withherby.
- Bateson, P. (1979). How do sensitive periods arise and what are they for? *Anim. Behav.*, 24: 470-486.
- BirdLife International (2012). *Clamator glandarius*. En: *IUCN Red List of Threatened Species*. Version 2012.1. <www.iucnredlist.org>.
- Bolopo, D., Canestrari, D., Roldán, M., Baglione, V., Soler, M. (2015). High begging intensity of great spotted cuckoo nestlings favours larger-size crow nest mates. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 69 (6): 873-882.
- Cramp, S. (1985). Handbook of the *Birds of Europe the Middle East and North Africa. The Birds of the Western Palearctic*. Volume IV. *Terns to woodpeckers*. Oxford University Press, Oxford.
- Dawkins, D., Krebs, J. R. (1979). Arms race between and within species. *Proc. R. Soc. Lond. B.*, 205: 489-511.
- De Juana, E., Garcia, E. (2015). *The Birds of the Iberian Peninsula*. Christopher Helm, London. 688 pp.
- Delibes Castro, M. (1975). Alimentación del milano negro (*Milvus migrans*) en Doñana (Huelva, España). *Ardeola*, 21 (Especial): 183-207.
- De Neve, L., Soler, J. J., Pérez-Contreras, T., Soler, M. (2004). Nest size predicts the effect of food supplementation to magpie nestlings on their immunocompetence: an experimental test of nest size indicating parental ability. *Behav. Ecol.* in press.
- Díaz, M., Asensio, B., Tellería, J. L. (1996). *Aves Ibericas. I. No passeriformes*. J. M. Reyero Editor.
- Freeberg, T. M., King, A. P., West, M. J. (1995). Social malleability in cowbirds (*Molothrus ater artemisiae*): species and mate recognition in the first two years of life. *J. Comp. Psychol.*, 109: 357-367.
- Fry, C. H., Keith, S., Urban, E. K. (1988). *The Birds of Africa*. Academic Press.
- García-del-Rey, E. (2015). *Birds of the Canary Islands*. Sociedad Ornitologica Canaria, Barcelona. 924 pp.
- García-Dios, I. S. (2006). Dieta del aguililla calzada en el sur de Ávila: importancia de los passeriformes. *Ardeola*, 53 (1): 39-54.
- Gaston, A. J. (1976). Brood parasitism by the pied crested cuckoo (*Clamator jacobinus*). *Journal of Animal Ecology*, 45: 331-348.

- Ibáñez-Álamo J. D., Arco, L., Soler M. (2012). Experimental evidence for a predation cost of begging using active nests and real chicks. *Journal of Ornithology*, 153 (3): 801-807.
- Ibáñez-Álamo, J. D., De Neve, L., Roldán, M., Rodríguez, J., Trouve, C., Chastel, O., Soler, M. (2012). Corticosterone levels in host and parasite nestlings: Is brood parasitism a hormonal stressor? *Hormones and Behavior*, 61 (4): 590-597.
- Kruijt, J. K., Cate, C. J. t., Meeuwissen, G. B. (1983). The influence of siblings on the development of sexual preferences of male zebra finches. *Dev. Psychobiol.*, 16: 233-239.
- López-Jurado, C. (2001). Homologación de rarezas ornitológicas a Baleares. Informe de 2001. *Anuari Ornitológic de les Balears*, 16: 71-81.
- López Redondo, J., López Redondo, G. (1992). Aproximación a los primeros resultados globales provisionales del PMVC. Pp. 22-34. Tomo I. *I Jornadas para el Estudio y Prevención de la Mortalidad de Vertebrados en Carreteras*. Coordinadora de Organizaciones de Defensa Ambiental. Madrid.
- Lorenz, K. (1935). Der kumpan in der umwelt des vogels. *J. Ornithol.*, 83: 137-213.
- Macías-Sánchez, E., Martínez, J. G., Avilés, J. M., Soler, M. (2013). Sexual differences in colour and size in the Great Spotted Cuckoo *Clamator glandarius*. *Ibis*, 155 (3): 605-610.
- Madroño, A., González, C., Atienza, J. C. (Eds.) (2005). *Libro rojo de las aves de España*. Primera reimpresión. Dirección General para la Biodiversidad-SEO/BirdLife, Madrid.
- Martín, A., Lorenzo, J. A. (2001). *Aves del archipiélago canario*. Francisco Lemus editor, La Laguna. 787 pp.
- Martín-Gálvez, D., De Neve, L., Pérez-Contreras, T., Soler, M., Martínez, J. G., Soler, J. J. (2012). Manipulation of hunger levels affects great spotted cuckoo and magpie host nestlings differently. *Journal of Avian Biology*, 43 (6): 531-540.
- 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 (10): 2340-2348.
- Martínez, J. G. (1994). Relaciones entre el críalo (*Clamator glandarius*) y la Urraca (*Pica pica*) en la Hoya de Guadix. Tesis Doctoral. Universidad de Granada.
- Martínez, J. G., Burke, T., Dawson, D., Soler, J. J., Soler, M., Møller, A. P. (1998a). Microsatellite typing reveals mating patterns in the brood parasitic great spotted cuckoo (*Clamator glandarius*). *Mol. Ecol.*, 7: 289-297.
- Martínez, J. G., Soler, J. J., Soler, M., Burke, T. (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.
- Mestre Raventós, P. (1968). Sobre *Clamator glandarius* en el Panadés (Cataluña). *Ardeola*, 14: 137-142.
- 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. *Animal Behaviour*, 83 (3): 671-680.
- 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 (10): 3020-3029.

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. *Journal of Animal Ecology*, 82 (2): 389-398.

Mountfort, G., Ferguson-Lees, I. J. (1961). The Birds of the Coto Doñana. *Ibis*, 103: 86-109.

Mundy, P. J., Cook, A. W. (1977). Observations on the breeding of the pied crow and great spotted cuckoo in Northern Nigeria. *Ostrich*, 48: 72-84.

Nuismer, S. L., Thompson, J. N., Gomulkiewicz, R. (1999). Gene flow and the geographically structured coevolution. *Proc. R. Soc. Lond. B.*, 266: 605-609.

Payne, R. B. (1974). The evolution of clutch size and reproductive rates in parasitic cuckoos. *Evolution*, 28: 169-181.

Payne, R. B. (1997). Family Cuculidae (Cuckoos). Pp. 480-607. En: del Hoyo, J., Elliot, A. (eds.). *Sandgrouse to cuckoos*. Linx Editions. Barcelona.

PMVC. (2003). *Mortalidad de vertebrados en carreteras*. Documento técnico de conservación nº 4. Sociedad para la Conservación de los Vertebrados (SCV). Madrid. 346 pp.

Redondo, T., Arias de Reyna, L. (1988). Vocal mimicry of hosts by Great Spotted cuckoo *Clamator glandarius*: further evidence. *Ibis*, 130: 540-544.

Röder, G., Canestrari, D., Bolopo, D., Marcos, J. M., Villard, N., Baglione, V.; Turlings, T. C. J. (2014). Chicks of the Great Spotted Cuckoo May Turn Brood Parasitism into Mutualism by Producing a Foul-Smelling Secretion that Repels Predators. *Journal of Chemical Ecology*, 40 (4): 320-324.

Roldán, M., Soler, M., Márquez, R., Soler, J. J. (2013). The vocal begging display of Great Spotted Cuckoo *Clamator glandarius* nestlings in nests of its two main host species: genetic differences or developmental plasticity? *Ibis*, 155 (4): 867-876.

Ruiz-Rodríguez, M., Lucas, F. S., Heeb, P., Soler, J. (2009). Differences in intestinal microbiota between avian brood parasites and their hosts. *Biological Journal of the Linnean Society*, 96 (2): 406-414.

Ruiz-Rodríguez, M., Soler, J. J., Lucas, F. S., Heeb, P., Palacios, M. J., Martín-Gálvez, D., de Neve, L., Pérez-Contreras, T., Martínez, J. G., Soler, M. (2009). Bacterial diversity at the cloaca relates to an immune response in magpie *Pica pica* and to body condition of great spotted cuckoo *Clamator glandarius* nestlings. *Journal of Avian Biology*, 40 (1): 42-48.

Slatkin, M. (1987). Gene flow and the geographic structure of natural populations. *Science*, 236: 787-792.

Soler, J. J. (1999). Brood parasites: the advantages of being different species. Pp. 3098-3106. En: Adams, N. J., Slotow, R. (eds.). *Proc. 22 Int. Ornithol. Congr.*, Durban. BirdLife South Africa.

Soler, J. J., Avilés, J. M., Martín-Gálvez, D., de Neve, L., Soler, M. (2014d). Eavesdropping cuckoos: further insights on great spotted cuckoo preference by magpie nests and egg colour. *Oecologia*, 175 (1): 105-115.

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. Lin. Soc.*, 79 (4): 551-563.

Soler, M., De Neve, L. (2013). Brood mate eviction or brood mate acceptance by brood parasitic nestlings? An experimental study with the non-evictor great spotted cuckoo and its magpie host. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 67 (4): 601-607.

Soler, J. J., De Neve, L., Martín-Gálvez, D., Molina-Morales, M., Pérez-Contreras, T., Ruiz-Rodríguez, M. (2014e). Do climatic conditions affect host and parasite phenotypes differentially? A case study of magpies and great spotted cuckoos. *Oecologia*, 174 (2): 327-338.

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., Martín-Gálvez, D., de Neve, L., Soler, M. (2013b). Brood parasitism correlates with the strength of spatial autocorrelation of life history and defensive traits in Magpies. *Ecology*, 94 (6): 1338-1346.

Soler, J. J., Martín-Gálvez, D., Martínez, J. G., Soler, M., Canestrari, D., Abad-Gómez, J. M., Moller, A. P. (2011). Evolution of tolerance by magpies to brood parasitism by great spotted cucos. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 278 (1714): 2047-2052.

Soler, J. J., Martínez, J. G., Soler, M., Møller, A. P. (1999a). 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., Martínez, J. G., Soler, M., Møller, A. P. (2001b). Coevolutionary interactions in a host-parasite system. *Ecol. Letters*, 4: 470-476.

Soler, J. J., Møller, A. P., Soler, M., Martínez, J. G. (1999b). Interactions between a brood parasite and its host in relation to parasitism and immune defence. *Evol. Ecol. Research*, 1: 189-210.

Soler, J. J., Peralta-Sánchez, J. M., Martínez-Bueno, M., Martín-Vivaldi, M., Martín-Gálvez, D., Vela, A. I., Briones, V., Pérez-Contreras, T. (2011). Brood parasitism is associated with increased bacterial contamination of host eggs: bacterial loads of host and parasitic eggs. *Biological Journal of the Linnean Society*, 103 (4): 836-848.

Soler, M., Pérez-Contreras, T. (2012). Location of suitable nests by great spotted cuckoos: an empirical and experimental study. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 66 (9): 1305-1310.

Soler, J. J., Pérez-Contreras, T., De Neve, L., Macías-Sánchez, E., Moller, A. P., Soler, M. (2014c). Recognizing odd smells and ejection of brood parasitic eggs. An experimental test in magpies of a novel defensive trait against brood parasitism. *Journal of Evolutionary Biology*, 27 (6): 1265-1270.

Soler, J. J., Ruiz Castellano, C., Martínez de la Puente, J., Tomás, G., Ruiz-Rodríguez, M., Figuerola, J. (2015). Telomere dynamics in parasitic great spotted cuckoos and their magpie hosts. *Journal of Evolutionary Biology*, 28 (9): 1610-1617.

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., 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., Soler, M., Pérez-Contreras, T., Aragon, 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., Sorci, G., Soler, M., Møller, A. P. (1999d). Change in host rejection behavior mediated by the predatory behavior of its brood parasite. *Behav. Ecol.*, 10: 275-280.

Soler, M. (1990). Relationships between the great spotted cuckoo *Clamator glandarius* and its corvid hosts in a recently colony area. *Ornis Scand.*, 21: 212-223.

Soler, M. (2012). Críalo europeo. *Clamator glandarius*. Pp. 582. En: Del Moral, J. C., Molina, B., Bermejo, A., Palomino, D. (Eds.). *Atlas de las aves en invierno en España 2007-2010*. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente-SEO/BirdLife, Madrid. 816 pp.

Soler, M., de Neve, L. (2012). Great Spotted Cuckoo Nestlings but not Magpie Nestlings Starve in Experimental Age-Matched Broods. *Ethology*, 118 (11): 1036-1044.

Soler, M., de Neve, L., Roldán, M., Macías-Sánchez, E., Martín-Gálvez, D. (2012). Do great spotted cuckoo nestlings beg dishonestly? *Animal Behaviour*, 83 (1): 163-169.

Soler, M., de Neve, L., Roncalli, G., Macías-Sánchez, E., Ibáñez-Alamo, J. D., Pérez-Contreras, T. (2014f). Great spotted cuckoo fledglings are disadvantaged by magpie host parents when reared together with magpie nestlings. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 68 (2): 333-342.

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., Martínez, J. G., Soler, J. J. (1996). Effects of brood parasitism by the great spotted cuckoo on the breeding success of the magpie host: an experimental study. *Ardeola*, 43: 87-96.

Soler, M., Martínez, J. G., Soler, J. J. (1999e). Nest defence by magpies (*Pica pica*) and the brood parasitic great spotted cuckoo (*Clamator glandarius*) in parasitized and unparasitized nests. *J. Ornithol.*, 140: 199-205.

Soler, M., Martínez, J. G., Soler, J. J., Møller, A. P. (1995b). Preferential allocation of food by magpie *Pica pica* to great spotted cuckoo *Clamator glandarius* chicks. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 37: 7-13.

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., Palomino, J. J., Martínez, J. G., Soler, J. J. (1994a). Activity, survival, independence and migration of fledgling great spotted cuckoos. *Condor*, 96: 802-805.

Soler, M., Palomino, J. J., Martínez, J. G., Soler, J. J. (1995c). Communal parental care by monogamous magpie hosts of fledgling great spotted cuckoos. *Condor*, 97: 804-810.

Soler, M., Pérez-Contreras, T., de Neve, L. (2013a). Magpies do not desert after prolonging the parental care period: an experimental study. *Behavioral Ecology*, 24 (6): 1292-1298.

Soler, M., Pérez-Contreras, T., de Neve, L. (2014b). Great Spotted Cuckoos Frequently Lay Their Eggs While Their Magpie Host is Incubating. *Ethology*, 120 (10): 965-972.

Soler, M., Pérez-Contreras, T., Ibáñez-Alamo, J. D., Roncalli, G., Macías-Sánchez, E., de Neve, L. (2014a). Great Spotted Cuckoo Fledglings Often Receive Feedings from Other Magpie Adults than Their Foster Parents: Which Magpies Accept to Feed Foreign Cuckoo Fledglings? *Plos One*, 9 (10): e107412.

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. (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. (1997). Great spotted cuckoos improve their reproductive success by damaging magpie host eggs. *Anim. Behav.*, 54: 1227-1233.

Soler, M., Soler, J. J., Martínez, J. G. (1998b). Duration of sympatry and coevolution between the great spotted cuckoo (*Clamator glandarius*) and its primary host, the magpie (*Pica pica*). P.p. 113-128. En: Rothstein, S. I., Robinson, S. K. (eds.). *Parasitic Birds and their hosts, studies in coevolution*. Oxford University Press.

Soler, M., Soler, J. J., Martínez, J. G. (2003). Críalo europeo. *Clamator glandarius*. Pp. 308-309. En: Martí, R., del Moral (Eds.). *Atlas de las aves reproductoras de España*. Dirección General de Conservación de la naturaleza-Sociedad Española de Ornitología, Madrid. 733 pp.

Soler, M., Soler, J. J., Martínez, J. G., Møller, A. P. (1994b). Micro-evolutionary change in host response to a brood parasite. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 35: 295-301.

Soler, M., Soler, J. J., Martínez, J. G., Møller, A. P. (1995d). Magpie host manipulation by great spotted cuckoos: Evidences for an avian mafia? *Evolution*, 49: 770-775.

Soler, M., Soler, J. J., Martínez, J. G., Pérez-Contreras, T., Møller, A. P. (1998a). Micro-evolutionary change and population dynamics of a brood parasite and its primary host: the intermittent arms race hypothesis. *Oecologia*, 117: 381-390.

Soler, M., Soler, J. J., Pérez-Contreras, T., Martínez, J. G. (2002). Differential reproductive success of great spotted cuckoos *Clamator glandarius* parasitising magpies *Pica pica* and carrion crows *Corvus corone*: the importance of parasitism costs and host defences. *Avian Science*, 1: 25-32.

Svensson, L., Grant, P. J., Mullarney, K., Zetterström, D. (2001). *La guía de campo de aves de España y de Europa*. Ediciones Omega, S. A.

Tellería, J.L. (1981). La Migración de las Aves en el Estrecho de Gibraltar. Volumen II: Aves no planeadoras. Universidad Complutense, Madrid.

Thompson, J. N. (1994). *The coevolutionary process*. University of Chicago Press.

Tinbergen, N. (1951). *The study of instinct*. Clarendon.

Valencia, J., De La Cruz, C., Carranza, J., Solís, E. (2005). No brood parasitism by the great spotted cuckoo *Clamator glandarius* on the azure-winged magpie *Cyanopica cyanus*. *Bird Study*, 52 (2): 204-209.

Valverde, J. A. (1953). Contribution a la biologie du coucou-geai, *Clamator glandarius* L. I. Notes sur le coucou-geai en Castilla. *Oiseaux*, 23: 288-296.

Valverde, J. A. (1967). Estructura de una comunidad de vertebrados terrestres. Monografías de la Estación Biológica de Doñana

Valverde, J. A. (1971). Notas sobre la biología reproductora del críalo (*Clamator glandarius*). *Ardeola*, (vol. Especial): 591-647.

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

Zúñiga, J. M., Redondo, T. (1992a). Adoption of great spotted cuckoo *Clamator glandarius* fledglings by magpies *Pica pica*. *Bird Study*, 39: 200-202.

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