

Parasitismo de cría:

Uno de los mejores modelos para estudiar Coevolución

Manuel Soler, Departamento de Zoología. Facultad de Ciencias. Universidad de Granada. 18071 Granada, msoler@ugr.es

Introducción

Coevolución es un proceso que provoca cambios evolutivos recíprocos en las especies que están interactuando. Esa reciprocidad es una condición imprescindible: las adaptaciones desarrolladas como resultado de la interacción entre dos especies tienen que aparecer en ambas. Entre los sistemas coevolutivos más importantes se podrían destacar algunos como depredadores – presas, plantas – herbívoros, plantas – polinizadores y parásitos – hospedadores. Este último es seguramente el más relevante, se calcula que el 40% de las especies que existen en nuestro planeta son parásitas. Las interacciones antagonistas entre parásitos y hospedadores han sido protagonistas de multitud de estudios que han aportado ejemplos excelentes de evolución recípro-

ca, con adaptaciones defensivas por parte de los hospedadores y contradaptaciones por parte de los parásitos que, a su vez, pueden ser seguidas de contradaptaciones en los hospedadores y en los parásitos, y así sucesivamente. Esta interacción de escalada continua se conoce como “carrera de armamentos coevolutiva”. Sin embargo, un proceso coevolutivo suele incluir muchas poblaciones de la misma especie hospedadora y, además, un número de especies interactuando que suelen ser más de dos. Ambos factores contribuyen a que el

Coevolución es un proceso que provoca cambios evolutivos recíprocos en las especies que están interactuando

proceso sea más complejo y abre otras posibilidades coevolutivas: ciclos y alternancia coevolutiva. La existencia de ciclos se basa en una selección dependiente de la frecuencia que favorece genotipos raros en poblaciones hospedadoras mientras que, en el modelo de alternancia coevolutiva, la selección natural favorece el parasitismo de la especie hospedadora con las defensas menos desarrolladas. Además, la complejidad de las interacciones también se incrementa debido a las diferencias entre poblaciones, ya que factores como densidad de parásitos, infectividad, virulencia y nivel de defensas de los hospedadores, pueden variar entre poblaciones. La teoría del mosaico geográfico coevolutivo postu-

la que las características diferenciales entre poblaciones y las migraciones de individuos de unas zonas a otras (flujo de genes) son los factores que dirigen la dinámica del proceso coevolutivo (Thompson, 2005).

Hay un tipo de parasitismo bastante peculiar que lo que hace es aprovechar (parasitar) los costosos cuidados parentales que los padres realizan en beneficio de sus hijos. Los que siguen esta estrategia son los conocidos como parásitos de cría, cuyo representante más famoso es el cuco común (*Cuculus canorus*). Los cucos no hacen nido ni cuidan de sus descendientes; las hembras de cuco ponen sus huevos en los nidos de otras especies (hospedadoras) que son las que se encargan de incubar el huevo y, posteriormente, alimentar al pollo parásito, normalmente mucho mayor que ellas (Figura 1).

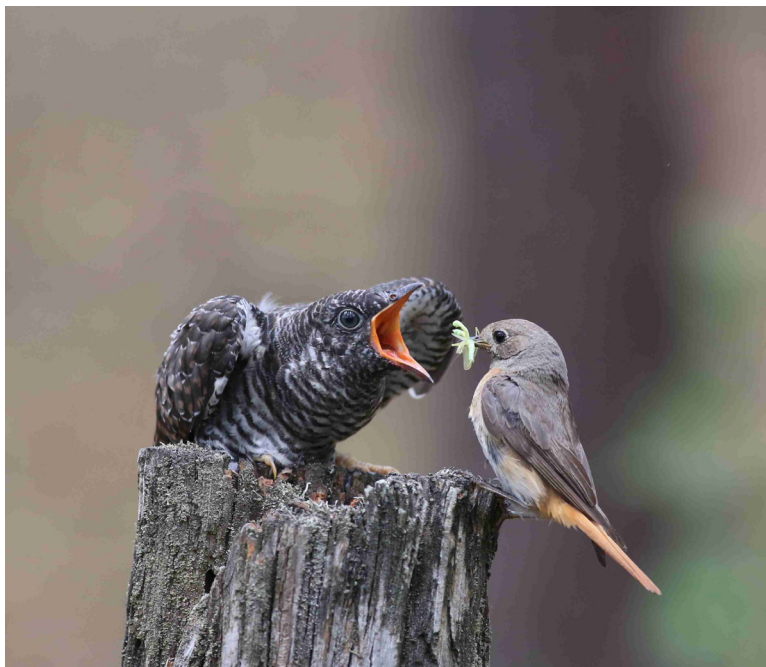


Figura 1: Pollo de cuco común (*Cuculus canorus*) recién salido del nido alimentado por una hembra de colirrojo real (*Phoenicurus phoenicurus*). Fotografía de Oldřich Mikulica.

El parasitismo de cría está ampliamente extendido por todo el reino animal. Se pueden distinguir dos tipos: facultativo y obligado. En el parasitismo de cría facultativo las hembras, además de cuidar de una parte de sus descendientes, distribuyen algunos de sus huevos entre los nidos de otras hembras vecinas, normalmente de su misma especie. Las especies parásitas de cría obligadas nunca cuidan de sus hijos, por tanto, siempre tienen que poner sus huevos en los nidos de otras especies, por lo que también se le conoce como parasitismo de cría interespecífico. Desde el punto de vista coevolutivo este es el tipo que más interesa, porque con frecuencia provoca en las especies hospedadoras importantes costos que favorecen la aparición de estrategias defensivas. Está muy extendido en la naturaleza; un reciente estudio ha mostrado que ha evolucionado independientemente al menos en 59 ocasiones: 49 en insectos, 7 en aves y 3 en peces. La mayor parte de las especies parásitas de cría (más del 98%) son insectos (Sless *et al.* 2023); sin embargo, han sido poco estudiadas. Casi la totalidad de la información de que disponemos sobre la coevolución entre parásitos de cría y

sus hospedadores proviene de estudios realizados en aves. Esto no es de extrañar, es la consecuencia lógica de que es más fácil estudiar lo que ocurre en los nidos de las aves, grupo en el que los sentidos dominantes son la vista y el oído (al igual que en los humanos), que lo que ocurre en los hormigueros y otros habitáculos de los insectos, grupo en el que el olfato suele ser el sentido dominante en su comunicación, un sentido que en los humanos está poco desarrollado. En aves, existen 109 especies parásitas de cría obligadas pertenecientes a 27 géneros, aunque las estrategias de parasitismo utilizadas y los costes provocados a las especies hospedadoras son enormemente variables.

El parasitismo de cría en aves

El parasitismo es una estrategia muy beneficiosa, pues permite aprovechar los recursos de otros individuos. El parasitismo de cría no es una excepción. El hecho de no tener que cuidar de los descendientes permite a las especies parásitas poder invertir esos recursos que ahorran en poner un mayor número de huevos. Las hembras de las especies parásitas de cría ponen un número de huevos tres o cuatro veces superior al de las especies no parásitas de su mismo tamaño. Sin embargo, teniendo en cuenta estos elevados beneficios, sorprende que sólo el 1% de las especies de aves sean parásitas de

*El parasitismo de cría está
ampliamente extendido por
todo el reino animal*

El hecho de no tener que cuidar de los descendientes permite a las especies parásitas poder invertir esos recursos que ahorran en poner un mayor número de huevos

cría. Aunque esta estrategia reproductora ha evolucionado siete veces en las aves, está claro que no es fácil convertirse en parásito de cría. Primero, porque hay que superar importantes desafíos evolutivos, principalmente conseguir que sus pollos, a la hora de llegar a adultos y tener que reproducirse, aprendan a reconocer a los individuos de su propia especie a pesar de haber sido criados por otra diferente; y segundo, tienen que hacer frente a las variadas y frecuentemente eficaces estrategias defensivas que van desarrollando las especies hospedadoras.

Los estudios sobre el parasitismo de cría en aves, siempre se enfocaron desde el punto de vista de la teoría coevolutiva. De hecho, la primera revisión sobre el tema publicada en 1990 por Stephen Rothstein llevaba el sugestivo título de “A model system for coevolution: avian brood parasitism” (Rothstein 1990). Hasta comienzos del siglo XXI, el tema protagonista era la expulsión de huevos como defensa desarrollada por los hospedadores, frente a la cual los parásitos respondían con el mimetismo de sus huevos que, a veces, podía llegar a ser casi perfecto. El

hecho de que las especies de paseriformes que no podían ser parasitadas por el cuco (por hacer sus nidos en estrechos agujeros o por alimentar a sus pollos con semillas en lugar de insectos) no tenían la capacidad de reconocer y expulsar huevos extraños, mientras que las especies que sí podían ser parasitadas sí disponían de esa capacidad y, además, eran parasitadas con huevos miméticos, se consideró una de las pruebas más consistentes de la existencia de un proceso coevolutivo a nivel general (Davies 2000). Hasta finales del siglo XX se pensaba que la carrera de armamentos entre las aves parásitas de cría y sus hospedadores estaba restringida a la expulsión de huevos y al mimetismo; se asumía que si una especie no reconocía huevos extraños estaba indefensa frente al parasitismo y que, si el mimetismo era lo suficientemente bueno, esa guerra coevolutiva habría sido ganada por el parásito. Con la llegada del siglo XXI estas ideas quedaron muy anticuadas; una avalancha de estudios experimentales utilizando, además de los clásicos, otros sistemas parásito de cría –hospedador nuevos, pusieron de manifiesto que ninguna de las dos asunciones eran correctas: el mimetismo

no derrota definitivamente la defensa basada en el reconocimiento y expulsión de huevos, y las adaptaciones y contradaptaciones se pueden producir, no sólo en la fase de huevo, sino en todas las etapas del ciclo reproductor (Soler 2017): antes de la puesta, etapa de huevo (huevos en el nido), etapa de pollo (pollos en el nido) y etapa de volantón (pollos todavía dependientes, pero ya fuera del nido).

Adaptaciones y contradaptaciones en cada fase del ciclo reproductor

Se han descrito una gran cantidad de defensas y contradefensas. Las más importantes se especifican en la Tabla 1. Aquí en el texto sólo vamos a destacar algunas de las más importantes o interesantes en cada una de las etapas del ciclo reproductor.

Antes de la puesta

Al conjunto de adaptaciones evolucionadas en los hospedadores que dificultan la puesta del huevo por parte de la hembra parásita se le denominan defensas de primera línea. La más frecuente es la defensa activa del nido acosando y atacando a la hembra parásita cuando la ven en las proximidades. Si la especie hospedadora es de un tamaño similar o superior al de la especie parásita puede ser muy eficaz. Los parásitos para contrarrestar

esta defensa, además de adoptar un comportamiento poco llamativo con el que consiguen a veces no ser descubiertos, han desarrollado dos contradaptaciones sorprendentes. Primera, en algunas especies el macho colabora en la puesta del huevo actuando como señuelo para que mientras él recibe los ataques, la hembra pueda poner el huevo. La segunda, descubierta en el cuco, consiste en imitar la coloración del gavián común (*Accipiter nisus*), presentando una zona ventral con barras claroscúras muy similar a la que tiene esta rapaz que frecuentemente actúa como depredadora de las especies hospedadoras (Feeney et al. 2012).

Otras defensas importantes de primera línea son un inicio de puesta imprevisible y sincronizar el inicio de puesta, de manera que la mayoría de las hembras hospedadoras ponen casi a la vez. La primera de estas estrategias consigue que sea más

Al conjunto de adaptaciones evolucionadas en los hospedadores que dificultan la puesta del huevo por parte de la hembra parásita se le denominan defensas de primera línea

| | ADAPTACIONES DEL HOSPEDADOR | ADAPTACIONES DEL PARÁSITO |
|---------------------------|---|--|
| DEFENSAS DE PRIMERA LÍNEA | Anidar lejos de posaderos Nidos ocultos Arquitectura del nido Defensa activa del nido Fecha de puesta impredecible Sincronización de la puesta Evaluación del riesgo de parasitismo Hembra permanece dentro del nido | Adaptaciones cognitivas – memoria espacial Búsqueda activa de nidos Elección de hospedador Pequeño tamaño Cooperación entre sexos Mimetismo con gavilán Estrategia del “farming” Comportamiento sigiloso Parasitismo rápido Parasitismo con hembra en el nido |
| ETAPA DE HUEVO | EXPULSIÓN de huevos parásitos Alta variación entre puestas Baja variación dentro de puesta Polimorfismo en huevos del hospedador | Mimetismo de huevos Crisis Huevos supranormales Huevos atractivos Cáscara más gruesa Comportamiento mafioso Gritos similares a depredadores Seleccionar nidos con huevos similares a los propios Polimorfismo en huevos del parásito |
| ETAPA DE POLLO | Rechazo de pollos Marcas identificativas en los pollos hospedadores Negativa a alimentar a los pollos parásitos | Mimetismo de pollos Marcas identificativas en los pollos parásitos Señales manipuladoras Estímulos supranormales |
| ETAPA DE VOLANTÓN | Discriminación de volantones parásitos Negativa a alimentar volantones parásitos | Mimetismo visual de volantones Mimetismo en gritos de petición de alimento Cambio de padres adoptivos |

Tabla 1: Adaptaciones y contradaptaciones descritas entre parásitos de cría y sus hospedadores en cada una de las fases del periodo reproductor. Reelaborada a partir de la publicada en Soler (2017).

difícil para la hembra parásita poner su huevo en el momento adecuado (durante la puesta de la hembra hospedadora). La segunda, puesto que las hembras parásitas sólo pueden poner como máximo un huevo cada día, reduce el riesgo de parasitismo gracias al efecto dilución; es decir, conforme el número de nidos disponibles para ser parasitados aumenta, cada nido tiene una menor probabilidad de ser parasitado. Frente a ambas estrategias algunos parásitos han desarrollado una adaptación fascinante conocida como “*farming*”, que consiste en matar a todos los descendientes del hospedador (huevos o pollos) en los nidos que no pueden ser parasitados porque ya está muy avanzada la incubación o porque han eclosionado los huevos. Esta depredación de sus nidos obliga a esas parejas a realizar una puesta de reposición que podrá ser parasitada en el futuro (Swan *et al.* 2015).

Durante la puesta

Como ya hemos destacado, el principal mecanismo de defensa es reconocer y expulsar los huevos parásitos. Lógicamente, al principio, expulsarán los que menos se parecen a los suyos e irán quedando en el nido los más parecidos. Conforme va mejorando la habilidad de reconocimiento irán expulsando otros que son más parecidos a los suyos, con lo que se estarán seleccionando los que presentan

un mejor mimetismo. De esta manera se puede llegar a un mimetismo casi perfecto que puede conseguir que ya el hospedador no pueda reconocerlos. Sin embargo, la carrera de armamentos no finaliza aquí, los hospedadores disponen de dos posibilidades para evitar perder esta batalla coevolutiva. La primera es disminuir la variación intrapuesta a la vez que se aumenta la variación entre puestas. Esto implica que cada hembra pondrá huevos muy similares entre sí y diferentes a los que ponen otras hembras, lo cual reducirá considerablemente la eficacia del mimetismo. Frente a esto se ha comprobado que la hembra parásita puede seleccionar nidos que tengan huevos similares a los que ella pone.

La segunda se ha comprobado en varios sistemas parásito de cría – hospedador de Asia y África; consiste en que las especies hospedadoras ponen unos huevos con unos patrones de coloración y moteado muy complejos, diferentes entre hembras, que dan lugar a un extraordinario polimorfismo en la morfología de sus huevos. La diversidad de colores y moteados es enorme, no sólo entre diferentes especies hospedadoras, sino también entre distintas hembras de la misma especie (Figura 2). Esta defensa basada en el polimorfismo dificulta que los parásitos pongan huevos que los imiten y ayuda al hospedador a identificar

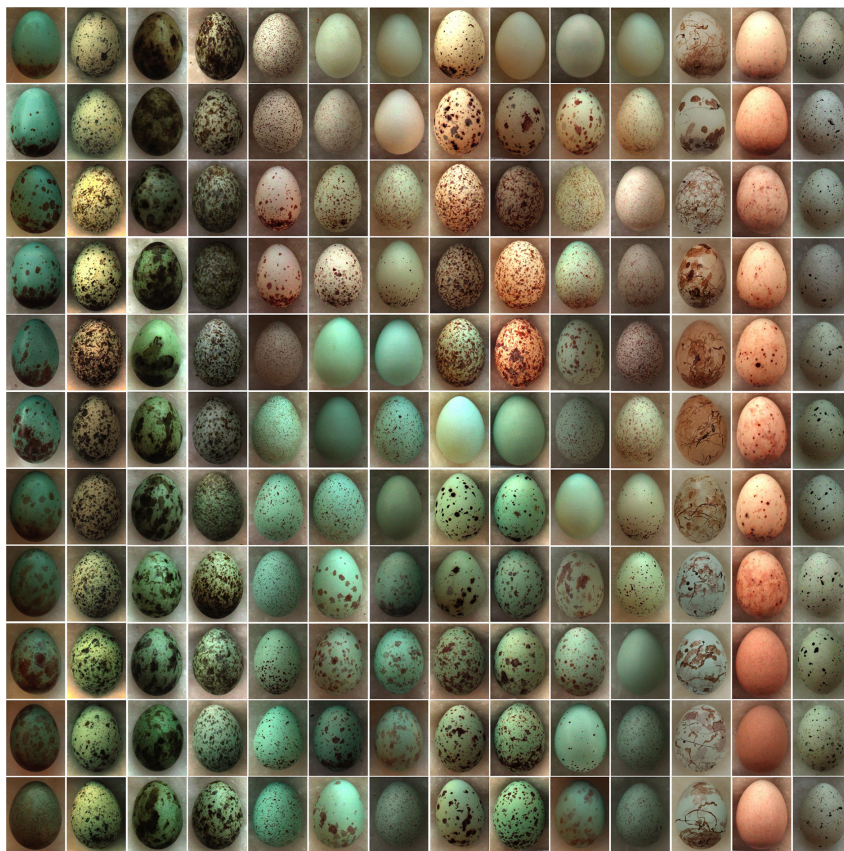


Figura 2: Huevos polimorfos. Los huevos de cada columna se corresponden con los que pone cada especie hospedadora de dos especies de cucos africanos, y los de las filas dentro de cada columna corresponden a hembras diferentes de esa especie hospedadora. Figura amablemente cedida por Eleanor Caves y Claire Spottiswoode.

los huevos ajenos. Este mecanismo de defensa que da lugar a tan espectacular variación entre huevos se podría pensar que no es posible que sea contrarrestado por los parásitos, sin embargo, se ha comprobado que en algunos casos las especies parásitas pueden responder también con polimorfismo, consiguiendo patrones muy similares a los de los huevos de los hospedadores (Spottiswoode y Stevens 2010).

Las fuertes presiones selectivas ejercidas por la expulsión de huevos han provocado la aparición de diversas contradaptaciones por parte de las especies parásitas (ver Tabla 1). Vamos a comentar una que, probablemente, es la más fascinante: el comportamiento mafioso. La hipótesis sugería que los parásitos de cría podrían detener o impedir la evolución de la expulsión de huevos aumentando los costos de la expulsión. La idea era que

visitarían los nidos previamente parasitados y, si su huevo había sido expulsado, rompiendo todos los huevos de esa pareja conseguirían que no fuera rentable desde el punto de vista evolutivo rechazar los huevos parásitos porque las parejas expulsoras tendrían menos éxito reproductor que las no expulsoras, puesto que éstas tendrían la posibilidad de criar alguno de sus pollos. Un estudio experimental comprobó que esta hipótesis se cumplía en el caso del críalo europeo (*Clamator glandarius*), al encontrar que la mayoría (73%) de los nidos experimentales de su principal especie hospedadora, la urraca común (*Pica pica*), en los que se retiró el huevo parásito fueron depredados, mientras que los nidos control en los que no se retiró el huevo fueron depredados raramente (11%). Los críalos depredadores tenían una ventaja inmediata: al depredar el nido conseguían que las urracas realizaran una puesta de reposición y, como les habían “enseñado” y ellas habían “aprendido” que si expulsaban el huevo su nido sería depredado, en esas puestas de reposición, la mayoría no expulsaron el huevo parásito introducido en otro estudio experimental (Soler *et al.* 2017).

Fase pollo en el nido

Observaciones tan espectaculares como la que representa la Figura 1, un hospedador de pequeño tamaño cebando a un gi-

gantesco pollo de cuco, planteaba un gran interrogante: si los hospedadores son capaces de reconocer huevos parásitos bastante parecidos a los suyos, ¿cómo es posible que no puedan reconocer un pollo tan diferente? Este fue considerado durante muchos años el gran enigma del parasitismo de cría. Se asumía que el reconocimiento de pollos no existía en ninguna especie hospedadora y se propusieron varias hipótesis para explicarlo. Incluso se publicó un modelo matemático en Nature que demostraba que ese potencial mecanismo de defensa de reconocer y expulsar –o dejar de cebar– al pollo parásito no podía evolucionar al menos en el cuco común y otras especies en las que el pollo parásito expulsa todos los huevos del hospedador consiguiendo quedarse solo en el nido. Esta idea se derrumbó estrepitosamente cuando se descubrió que el maluro soberbio (*Malurus cyaneus*), un hospedador de dos especies de cucos australianos del género *Chrysococcyx* era capaz de abandonar los nidos ocupados por un pollo solitario de *C. basalis*, su parásito especialista en el 40% de los casos y, en el 100% los ocupados por *C. lucidus*, un parásito ocasional de este hospedador (Langmore *et al.* 2003). Posteriormente se descubrió que otras especies de hospedadores, incluso expulsaban de su nido los pollos parásitos de otro cuco agarrándolos con su pico. Desde entonces, se fueron encontrando más pruebas de discriminación de los pollos parásitos que,

a veces, incluso iban acompañadas de evidencias de la existencia de contradaptaciones por parte de los parásitos (ver Tabla 1). Al igual que ocurría durante la fase de huevo, la principal contradaptación frente al reconocimiento de pollos es el mimetismo. Hay casos en los que el pollo parásito es prácticamente idéntico a los pollos del hospedador (Figura 3).

Fase Volantón

El descubrimiento de la existencia de defensas durante la fase pollo hizo sospechar que también podrían haber evolucionado durante la fase volantón. En todas las especies de aves en las que los pollos se desarrollan en un nido, cuando lo abandonan, siguen necesitando del cuidado de los padres durante un periodo de tiempo considerable, aproximadamente similar al de estancia en el nido. Esta es la etapa más difícil de estudiar del ciclo reproductor de las aves y hay pocos trabajos que hayan abordado las relaciones entre parásitos de cría y sus hospedadores en ella. Sin embargo, ya se han conseguido pruebas experimentales de la existencia

En todas las especies de aves en las que los pollos se desarrollan en un nido, cuando lo abandonan, siguen necesitando del cuidado de los padres durante un periodo de tiempo considerable, aproximadamente similar al de estancia en el nido

de adaptaciones y contradaptaciones durante esta fase en dos sistemas parásito de cría – hospedador. Primero, una especie hospedadora sudamericana, el tordo músico (*Agelaioides badius*), que es parasitada por dos especies del género *Molothrus*, una especialista que sólo parasita al tordo músico (*M. rufoaxillaris*) y otra generalista que utiliza a muchas especies hospedado-

ras (*M. bonariensis*), se comprobó que el tordo músico alimentaba a los volantones del parásito especialista, pero rehusaba cebar a los pollos del generalista. Esto tenía una clara explicación: los jóvenes de la especie especialista habían desarrollado un mimetismo muy bueno tanto del aspecto como de los

gritos de petición de alimento, mientras que los de la especie generalista no lo habían hecho (de Mársico et al. 2012).

Segundo, también se ha comprobado la discriminación de pollos volantones en el sistema Críalo – urraca y la contradaptación de los críalos frente a esta defensa por parte de las urracas no implica la evolución de mimetismo que es lo



Figura 3: El mimetismo de los pollos parásitos puede llegar a ser casi perfecto. El pollo de la izquierda es un parásito de viuda colicinta (*Vidua macroura*), y el de la derecha es el pollo de la especie hospedadora, la estrilda común (*Estrilda astrild*). Además del mimetismo de las manchas y patrones de coloración del interior de la boca, el pollo parásito también imita con bastante exactitud los gritos de petición de alimento del pollo hospedador. Fotografía de Justin Schuetz.

más habitual. Se descubrió que las urracas dejaban de alimentar a los críalos volantes cuando éstos habían sido criados en el nido en compañía de pollos de urraca; sin embargo, si no habían compartido el nido con pollos del hospedador sí eran alimentados por las urracas tras el abandono del nido. Sorprendentemente, los pollos volantes rechazados por las urracas no morían de hambre, lo que hacían era volar pidiendo alimento a otras urracas y conseguían hacerse adoptar por las que estaban cuidando a pollos volantes de críalo que habían sido criados solos en el nido. Este es el único caso conocido en el que los pollos parásitos, tanto fuera como dentro del nido, desarrollan una

adaptación distinta del mimetismo que les permite seguir siendo cuidados por los hospedadores (Soler et al. 2014).

Relación entre defensas de distintas fases del ciclo reproductor

Las adaptaciones y contradaptaciones que hemos descrito en los apartados anteriores plantean muchos interrogantes; quizás el más importante sea por qué la expulsión de huevos ha evolucionado en muchas especies hospedadoras, la discriminación de pollos en pocas y la de volantes en muy pocas. La respuesta está vinculada con dos hechos, primero, que los beneficios que aportan las distintas de-

fensas son muy diferentes; y segundo, que existe una relación muy estrecha entre las defensas que evolucionan en cada sistema parásito de cría – hospedador.

Los costes que provoca el parasitismo son importantes desde el principio, ya durante la puesta del huevo las hembras parásitas suelen romper o comer alguno de los huevos de la pareja hospedadora. Los mayores costes tienen lugar con la eclosión del pollo parásito porque en algunas especies éste expulsa del nido todos los huevos del hospedador y, en las que no lo hace, consigue acaparar la mayor parte del alimento llevado por los padres adoptivos, con lo que mata de hambre a la mayoría de sus compañeros de nido. Los pollos volantones, en todos los casos, provocan importantes costes energéticos derivados de tener que alimentarlos, pero también pueden provocar costes reproductivos, pues en las especies hospedadoras en las que suelen criar a sus propios pollos además de al parásito, está documentado que pueden perder la mayoría de sus volantones como consecuencia de la competencia del pollo parásito. Esta descripción de los costes en cada fase pone de evidencia que, puesto que se van acumulando, cuanto antes aparezca un mecanismo de defensa, más beneficioso será. Cuando una adaptación eficaz evita que se produzca la puesta del huevo parásito, los costes del parasitismo serán casi

nulos, pero si la adaptación eficaz aparece en la fase pollo volantón, los costes provocados ya han sido enormes. De todas formas, siempre será beneficiosa, pues evita seguir gastando energía y recursos. Por tanto, aunque las presiones selectivas son mucho más fuertes para que se produzca un mecanismo de defensa al principio (defensas de primera línea o expulsión de huevos), si el hospedador no ha desarrollado una defensa eficaz en las primeras fases, habrá más posibilidades de que se desarrolle en las siguientes.

Esta interdependencia que existe entre diferentes defensas ha dado lugar a dos hipótesis. La primera, conocida como “facilitación de estrategias”, sugiere que una defensa que evoluciona en primer lugar puede favorecer la aparición de otras; esta hipótesis explicaría la existencia de varias adaptaciones y contradaptaciones en diferentes fases del mismo sistema parásito de cría – hospedador. La segunda hipótesis, llamada “bloqueo de estrategias” propone que cuando evoluciona una defensa muy eficaz en una fase del ciclo reproductor limita o impide la evolución de otras defensas en fases posteriores. Esta hipótesis ofrece una explicación convincente a la escasez de adaptaciones defensivas durante las fases de pollo en el nido y volantón en muchas especies hospedadoras: no han evolucionado en las que presentan defensas eficaces en

Está ampliamente demostrada la existencia de una compleja secuencia de etapas coevolutivas en las cuales todas las defensas y contradefensas están interconectadas entre sí

las fases previas del ciclo reproductor. Las especies en las que se ha encontrado reconocimiento de pollos no presentaban la capacidad de reconocer y expulsar huevos y en las dos que se ha documentado rechazo de pollos volantones no presentaban una defensa eficaz ni de expulsión de huevos ni de discriminación de pollos.

Secuencia coevolutiva de la carrera de armamentos

En la actualidad está ampliamente demostrada la existencia de una compleja secuencia de etapas coevolutivas en las cuales todas las defensas y contradefensas están interconectadas entre sí (Figura 4). Una defensa –o grupo de defensas– eficaz que no pueda ser contrarrestada por el parásito puede aparecer en cualquier fase del ciclo reproductor, dando lugar a una resistencia exitosa que obligaría al parásito a cambiar de especie hospedadora como única forma de evitar la extinción; si no evoluciona una defensa eficaz y las presiones selectivas impuestas por el parasitismo son elevadas, el hospedador podría extinguirse (Soler 2014).

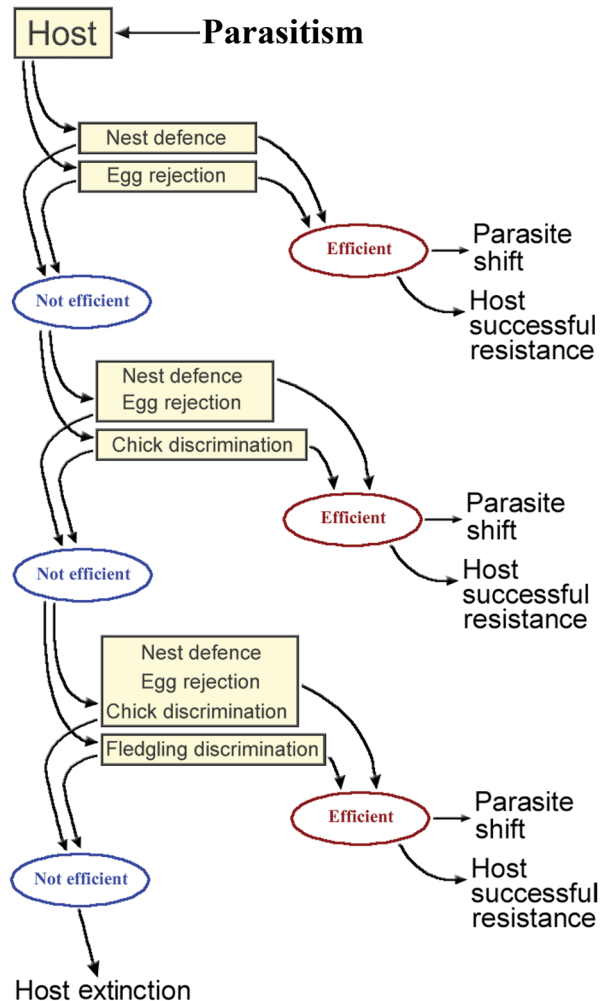
Otros modelos

La carrera de armamentos coevolutiva es el modelo tradicionalmente más aplicado a las interacciones entre parásitos de cría y sus hospedadores, pero existen otros dos tipos basados en los cambios dinámicos que siguen los parásitos seleccionando las poblaciones o especies de hospedadores con defensas menos desarrolladas. En ambos casos se puede dar lugar a relaciones cíclicas, pero si el cambio es de especie hospedadora el modelo se denomina alternancia coevolutiva. En ambos modelos se asume que, puesto que las defensas resultan costosas en ausencia de parasitismo, irán perdiendo intensidad, con lo que esa población –o especie– será susceptible de volver a ser parasitada en el futuro.

La teoría coevolutiva predice que el resultado del proceso coevolutivo más frecuente en las relaciones entre parásitos y hospedadores debería de ser el de los ciclos, puesto que cuando los hospedadores mejoran el nivel de sus defensas, llega un momento en que esa población o especie deja de ser rentable para el parásito

Figura 4: Secuencia completa de las distintas líneas de defensa que pueden evolucionar en los hospedadores como respuesta a los parásitos de cría considerando todas las etapas del ciclo reproductivo. Reelaborada a partir de la publicada en Soler (2014).

que saldrá beneficiado cambiando de población o de especie hospedadora. ¿Qué ocurre con los parásitos de cría, se cumple esa predicción? Como ya hemos destacado, las relaciones coevolutivas en este sistema son muy complejas con adaptaciones y contradaptaciones que pueden aparecer en cualquier fase del ciclo reproductor y estrechamente relacionadas entre ellas, pero no tendría por qué ser una excepción. Para responder a esa pregunta nos vamos a centrar en sólo un mecanismo de defensa, el reconocimiento y expulsión de huevos, porque de las defensas que actúan en las otras fases tenemos todavía muy poca información. A priori, se podría pensar que la respuesta a esa pregunta debe de ser positiva, porque, por un lado, es bien sabido que sólo algunas de las poblaciones de una especie hospedadora están siendo parasitadas en un periodo de tiempo determinado, y por otro, está bien documentado que el porcentaje de expulsión de huevos suele ser mayor en



poblaciones que están siendo parasitadas que en las que no. Sin embargo, sorprendentemente, esa predicción no se cumple. La evidencia de la existencia de ciclos sólo se ha encontrado en un 3,3% de las especies hospedadoras. El motivo de este bajo porcentaje es que la relajación de

las defensas en ausencia de parasitismo es mucho más escasa de lo esperado; la pérdida de la capacidad de expulsión de huevos en ausencia de parasitismo sólo se ha comprobado en una especie (0,5%). Estos resultados indican que el mantenimiento de la capacidad de reconocer y expulsar huevos no es tan costoso como se pensaba, un hecho que se ha ido confirmado durante las dos últimas décadas (Soler 2014).

Coevolución a largo plazo y sus resultados

La coevolución entre parásitos de cría y sus hospedadores a largo plazo puede dar lugar a tres resultados coevolutivos diferentes fácilmente detectables mediante la realización de experimentos de reconocimiento de huevos (introducción de un huevo extraño en los nidos de los hospedadores), los cuales nos permiten determinar el porcentaje de expulsión en cada población o especie. Un porcentaje de expulsión intermedio indicaría la posibilidad de que se tratara de una relación cíclica en la que ese porcentaje podría estar aumentando, si esa población o especie está siendo parasitada, o disminuyendo, si no está siendo parasitada. Además, existen otras dos posibilidades de resultado de trayectoria coevolutiva: ausencia de rechazo (porcentaje de expulsión igual o muy próximo a 0%) y rechazo generalizado (porcentaje de expulsión igual o muy

próximo a 100%). La ausencia de expulsión, que implica que no ha evolucionado la capacidad de reconocer huevos extraños, aparece en especies en las que, o bien han comenzado a ser parasitadas muy recientemente (hipótesis del retraso evolutivo), o bien los costes provocados por el parasitismo no son lo suficientemente importantes como para inducir la evolución del reconocimiento y expulsión de huevos (hipótesis del equilibrio evolutivo). Esta es la situación de la mayoría de las especies hospedadoras de los parásitos del género *Molothrus* en América. El rechazo generalizado se encuentra en especies hospedadoras que no están siendo parasitadas y, en algunos casos, se tiene evidencia de que esa ausencia de parasitismo viene de largo, por lo que se interpreta como resistencia exitosa; es decir, una especie que ganó su batalla coevolutiva a su parásito de cría y no ha perdido sus defensas en ausencia de parasitismo. Esta es la situación de la mayoría de las especies hospedadoras potenciales del cuco común en Europa.

Las relaciones entre parásitos y hospedadores son enormemente variadas y complejas. A pesar de eso, se podría afirmar que las existentes en el parasitismo de cría son de las más variadas y complejas que existen. A modo de ejemplo y por profundizar un poco en el mecanismo de defensa más importante de los hospeda-

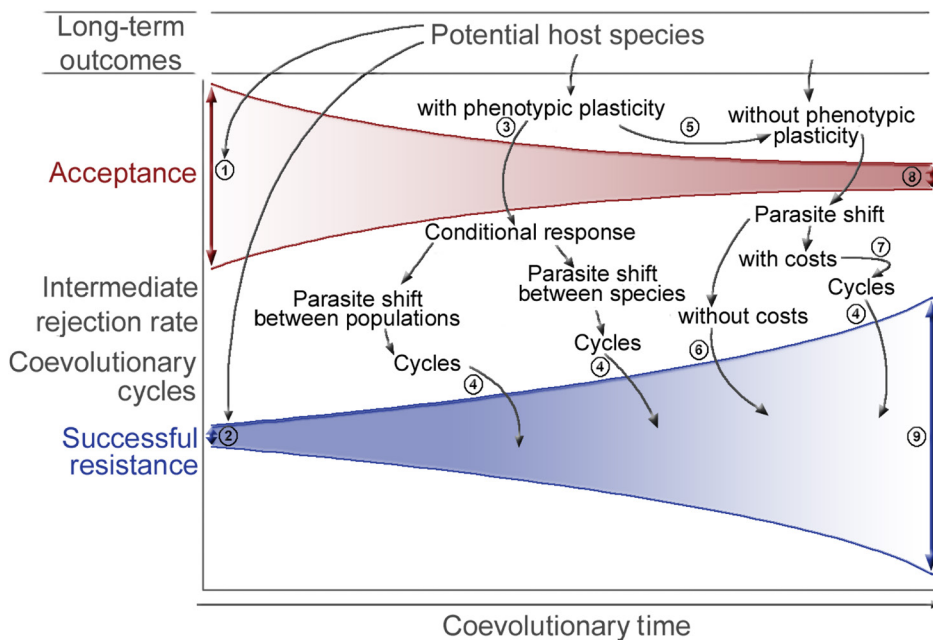


Figura 5: Trayectorias a largo plazo y resultados de las interacciones coevolutivas entre los parásitos de cría y sus hospedadores con respecto a la evolución del principal mecanismo de defensa: reconocimiento y expulsión de huevos. Los grupos de especies que muestran aceptación y resistencia exitosa se representan como regiones sombreadas con respecto al tiempo evolutivo. (1) Cuando el primer parásito de cría comenzara a actuar como parásito, todas las especies hospedadoras serían aceptoras y el parásito de cría generalista. Algunas especies hospedadoras sometidas a presiones de selección muy fuertes por parte de los parásitos de cría (aquellas con poblaciones numerosas y nidos fáciles de encontrar) podrían extinguirse pronto, sin tener tiempo para desarrollar defensas. (2) Incluso al comienzo de la carrera de armamentos, frente a una elevada presión selectiva ejercida

por el parásito, algunas especies hospedadoras podrían desarrollar una resistencia exitosa. El número de especies que muestren resistencia exitosa aumentará continuamente a medida que otras especies desarrollan un rechazo eficiente y retienen sus defensas. (3) Las especies hospedadoras que muestren plasticidad fenotípica podrán mejorar su habilidad expulsando huevos mediante el uso de señales adicionales como la presencia de parásitos de cría, desarrollando respuestas condicionadas al riesgo de parasitismo. Después de un cambio de hospedador por parte del parásito, la tasa de rechazo disminuirá, dando lugar a ciclos coevolutivos. (4) En especies hospedadoras en las que los ciclos están actuando, si las presiones selectivas del parásito aumentan y la población (o especie) no es abandonada por el parásito de cría, el hospedador perderá su

plasticidad fenotípica y entrará en el grupo de resistencia exitosa. (5) Es posible que algunas especies hospedadoras con una tasa de rechazo intermedia que muestren plasticidad fenotípica la pierdan si esa plasticidad no proporciona beneficios, dado que la plasticidad es costosa. (6) Si el mantenimiento de la capacidad de expulsión no es costosa, el hospedador no perderá su capacidad de expulsar después de ser abandonado por el parásito y entrará en el grupo de resistencia exitosa. (7) Como se ha asumido tradicionalmente, si el mantenimiento de la

capacidad de expulsión es costoso, después de un cambio de hospedador por parte del parásito, el hospedador perderá su capacidad de expulsión y podrá ser explotado nuevamente por el parásito en el futuro. Los resultados de estas complejas interacciones coevolutivas entre los parásitos de cría y sus hospedadores son: (8) a medida que pasa el tiempo coevolutivo, el número de especies aceptoras disponibles disminuirá; y (9) aumentará el número de especies hospedadoras que muestren resistencia exitosa. Reelaborada a partir de la publicada en Soler (2014).

dores frente a sus parásitos de cría, el de expulsión de huevos, la Figura 5 representa las trayectorias evolutivas que se pueden derivar de las interacciones coevolutivas entre ambas partes a largo plazo, así como los resultados a los que se puede llegar, especificando los factores principales que afectan la evolución de la expulsión de huevos dependiendo de la existencia o no de plasticidad fenotípica (capacidad de modificar la respuesta a los huevos parásitos dependiendo de las condiciones medioambientales, principalmente, la presencia o no de parásitos por la zona). En este modelo se puede observar que a medida que un número cada vez mayor de especies hospedadoras adquieren resistencia exitosa, otras especies hospedadoras potenciales que anteriormente no eran utilizadas porque no eran rentables por diferentes razones ecológicas o de estrategias vitales, pasan a considerarse ren-

tables y a ser parasitadas. Entonces, estas especies que comienzan a ser parasitadas empiezan a sufrir los costos impuestos por el parasitismo de cría, lo que favorece la selección de defensas en estos nuevos hospedadores. Esta dinámica conlleva que al principio de la interacción muchas especies no dispondrían de defensa (1 en Fig. 5), mientras que al final, muchas habrían alcanzado la resistencia eficaz (9 en Fig. 5). La lógica indica que, al principio, un parásito comenzaría a utilizar como hospedadoras a las especies más adecuadas, las que habiten el mismo hábitat del parásito y tengan nidos fáciles de localizar, y, conforme éstas fueran adquiriendo una defensa eficaz, pasarían a parasitar otras especies menos adecuadas de otros hábitats y/o más difíciles de parasitar.

Este proceso se observa muy claramente en el sistema cuco común – hospeda-

dores en Europa, y el estudio que mejor lo ha puesto de manifiesto ha sido uno llevado a cabo en Sierra Nevada (sur de España). En esta zona existen 26 especies hospedadoras potenciales del cuco, pero sólo tres son parasitadas; el resto presenta un porcentaje de expulsión de huevos próximo al 100%, indicador de un pasado evolutivo de parasitismo por el cuco. De acuerdo con lo comentado anteriormente, las especies que no son parasitadas son de bosque (hábitat de alimentación del cuco) y construyen sus nidos en árboles o arbustos (fácilmente localizables); mientras que las tres que están siendo parasitadas en la actualidad y que presentan un porcentaje de expulsión de huevos bajo o nulo, nidifican fuera del bosque y en el suelo, con nidos muy difíciles de localizar (Martín-Vivaldi *et al.* 2013). A nivel de Europa ocurre algo parecido: las especies de bosque presentan una tasa de expulsión de huevos del 100%, y las más utilizadas como hospedadoras son las que habitan las zonas palustres (donde no hay alimento para el cuco), que presentan un porcentaje de expulsión de huevos intermedio o bajo. La falta o bajo nivel de rechazo de huevos en las especies que están siendo parasitadas en la actualidad sería la consecuencia de una corta historia de parasitismo con el cuco, puesto que hay evidencia de que el porcentaje de expulsión de huevos es mayor en las zonas con un periodo de simpatria más prolongado.

Conclusiones

Las relaciones coevolutivas entre parásitos de cría y sus hospedadores están entre las más variadas y complejas que existen. Los estudios realizados sobre este sistema aportaron, ya a finales del siglo XX, algunas de las pruebas más claras que se conocen de la existencia de un proceso coevolutivo. Desde entonces se han producido avances impresionantes en el conocimiento de este tema que, incluso, han supuesto varios cambios de paradigma. El más importante es que la evolución de mecanismos de defensa no está restringida a la fase de huevos en el nido, como se pensaba hasta el inicio del siglo XXI, sino que puede actuar en cualquiera de las etapas del periodo reproductor.

Como suele ocurrir en ciencia, el hecho de que se hayan producido importantes avances, no quiere decir que haya menos interrogantes, más bien todo lo contrario. Queda mucho trabajo por hacer, sigue habiendo muchos enigmas sin resolver. Entre los más importantes podemos destacar: (1) ¿Por qué hay hospedadores que no desarrollan un mecanismo eficaz de defensa, sino múltiples defensas en todas las fases del ciclo reproductor? Este conjunto de defensas puede ser eficaz, como ocurre en los túrdidos, grupo de especies hospedadoras potenciales del cuco que ya no son parasitadas (Grim *et al.* 2011); o ineficaz,

como ocurre en la urraca que sigue siendo parasitada por el críalo. (2) ¿Por qué hay algunos parásitos que nunca utilizan el mimetismo como un mecanismo de contra-defensa frente al reconocimiento? Este es el caso del críalo: ha desarrollado adaptaciones que contrarrestan las defensas evolucionadas en la urraca en cada etapa del periodo reproductor, pero en ningún caso el mimetismo. (3) ¿Por qué en Europa ha evolucionado el reconocimiento de hue-

vos y en Australia el reconocimiento de pollos? La existencia de tantas preguntas sin responder, y el hecho de que el número de grupos de investigación que trabajan sobre el tema está en continuo aumento en zonas muy diversas del mundo, vaticina que el estudio del parasitismo de cría continuará produciendo en los próximos años grandes aportaciones científicas que seguirán ayudando a comprender mejor los procesos coevolutivos.

Referencias bibliográficas

- Davies N.B. 2000. *Cuckoos, Cowbirds and Other Cheats*. T. & A.D. Poyser, London.
- De Mársico, M.C., Gantchoff, M.G. y Reboreda, J.C. 2012. Host-parasite coevolution beyond the nestling stage? Mimicry of host fledglings by the specialist screaming cowbird. *Proceedings of the Royal Society B*, 279: 3401–3408.
- Feeney, W.E., Welbergen, J.A. y Langmore, N.E. 2012. The frontline of avian brood parasite-host coevolution. *Animal Behaviour*, 84: 3–12.
- Grim, T. et al. 2011. Constraints on host choice: why do parasitic birds rarely exploit some common potential hosts? *Journal of Animal Ecology*, 80: 508–518.
- Langmore, N.E., Hunt, S. y Kilner, R. M. 2003. Escalation of a co-evolutionary arms race through host rejection of brood parasitic young. *Nature*, 422: 157–160.
- Martín-Vivaldi, M. et al. 2012. Importance of nest site and habitat in egg recognition ability of potential hosts of the European Cuckoo *Cuculus canorus*. *Ibis*, 155: 140–155.
- Rothstein, S.I. 1990. A model system for coevolution: avian brood parasitism. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21: 481–508.
- Sless, T.J., Danforth, B.N. y Searle, J.B. 2023. Evolutionary origins and patterns of diversification in animal brood parasitism. *The American Naturalist*, 202: 107–121.
- Soler, M. 2014. Long-term coevolution between avian brood parasites and their hosts. *Biological Reviews*, 89: 688–704.
- Soler, M. 2017. Brood parasitism in birds: a coevolutionary point of view. En: M. Soler (ed.), *Avian Brood Parasitism - Behaviour, Ecology, Evolution and Coevolution*, pp. 1–19. Springer International Publishing, Cham.

- Soler, M., Pérez-Contreras, T. y Soler J.J. 2017. Brood parasites as predators: farming and mafia strategies. En: M. Soler (ed.), *Avian Brood Parasitism - Behaviour, Ecology, Evolution and Coevolution*, pp. 271–286. Springer International Publishing, Cham.
- Soler, M. et al. 2014. 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.
- Spottiswoode, C.N. y Stevens, M. 2010. Visual modeling shows that avian host parents use multiple visual cues in rejecting parasitic eggs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107: 8672–8676.
- Swan, D.C., Zanette, L.C. y Clinchy, M. 2015. Brood parasites manipulate their hosts: experimental evidence for the farming hypothesis. *Animal Behaviour*, 105: 29–35.
- Thompson, J.N. 2005. *The Geographic Mosaic of Coevolution*. University of Chicago Press, Chicago.