

# Coloración y tamaño de los huevos de urraca (*Pica pica*) en relación con la parasitación por el críalo (*Clamator glandarius*)



Máster en Etología  
Universidad de Córdoba  
Curso 2013-14

**Trabajo Fin de Máster**

**Autor/a:** Alejandro Hita Sánchez ([ahs@hotmail.es](mailto:ahs@hotmail.es))

**Director/a del Trabajo:** Luis Arias de Reyna

**Codirector del trabajo:** Rafael Villafuerte



UNIVERSIDAD DE CÓRDOBA



**COLORACIÓN Y TAMAÑO DE LOS  
HUEVOS DE URRACA (*PICA PICA*)  
EN RELACIÓN CON LA  
PARASITACIÓN POR EL CRÍALO  
(*CLAMATOR GLANDARIUS*)**

Trabajo Fin de Máster  
Perfil: Profesional

Máster en Etología  
Universidad de Córdoba  
Curso 2013-14  
Diciembre de 2014

---

EN ESTE ESPACIO, VA LA  
FIRMA  
CORRESPONDIENTE EN  
TODOS LOS CASOS

---

El/La alumno/a

VºBº Director/a del Trabajo

VºBº Codirector del trabajo

# ÍNDICE

RESUMEN .....	2
INTRODUCCIÓN .....	2
MATERIAL Y MÉTODOS .....	6
<i>Sujetos de estudio</i> .....	6
<i>Procedimiento experimental</i> .....	7
<i>Análisis de datos</i> .....	9
RESULTADOS .....	9
DISCUSIÓN .....	16
CONCLUSIONES .....	22
AGRADECIMIENTOS .....	23
BIBLIOGRAFÍA .....	24

## Resumen

El estudio del parasitismo de incubación, en el marco de la hipótesis de la "carrera de armamentos", ha mostrado evidencias de procesos coevolutivos entre hospedador y parásito. El comportamiento de los hospedadores se ha visto claramente marcado por una evolución hacia el reconocimiento de los huevos, a la par que el mimetismo ha ido aumentando en la puesta de los parásitos. En este estudio, medimos características de color y tamaño de huevos de urraca (*Pica pica*) de dos zonas, una de ellas altamente parasitada por el críalo (*Clamator glandarius*) y otra sin parasitar, con el objetivo de buscar si existen diferencias entre los huevos de ambas zonas, así como entre los huevos de nidos parasitados y no parasitados de la zona de alta parasitación. Nuestros resultados muestran diferencias de color y ancho del huevo entre los huevos de urraca de las zonas de estudio, así como dentro de los huevos de urraca de la zona parasitada. Estos datos apoyan la existencia de respuestas evolutivas en las características de los huevos de urraca como respuesta a la parasitación, así como parecen indicar un proceso de discriminación positiva, por parte del críalo, hacia aquellos nidos en que los hospedadores son más jóvenes, y por tanto más inexpertos, a la hora de identificar el huevo de parásito. Sin embargo no encontramos un mayor parecido de los huevos de críalo hacia aquellos huevos de los nidos que parasita, por lo que no podemos encontrar evidencias de evolución del mimetismo en esta zona.

## Introducción

Aproximadamente el uno por ciento de las especies de aves son parásitos de incubación (Redondo, 1993). Ejemplos como del cuco común (*Cuculus canorus*), donde el parásito se deshace del resto de huevos, creciendo sólo y eliminando la reproducción del hospedador (Kilner, 2005), son de sobra conocidos en el folklore popular por la peculiaridad sus pautas de comportamiento. Como respuesta a este fenómeno, se han estudiado diversas adaptaciones y contra-adaptaciones por parte de parásitos y hospedadores, bajo la hipótesis de la "carrera de armamentos" (Dawkins & Krebs, 1979).

Las adaptaciones por parte del parásito están fuertemente vinculadas a la detección de sus huevos, lo que podría dar lugar a una expulsión del huevo parásito o a un

abandono del nido por parte del hospedador. Podemos encontrar, por tanto, adaptaciones en el comportamiento de puesta (Davies & Brooke, 1988), así como un cambio progresivo en la apariencia física de los huevos del parásito (Soler et al., 2003). La hipótesis del hospedador define que estas aves se especializan en parasitar los nidos de una única especie hospedadora (Avilés, 2004). De este modo, huevos de una misma especie parásita en nidos de distintos hospedadores pueden tener una apariencia diferente, como encuentran Avilés et al. (2004) en el caso del cuco común.

El reconocimiento de huevos juega un papel fundamental en la respuesta ante la parasitación, ya que si el hospedador es capaz de identificar los huevos del parásito, podrá descartar éstos selectivamente para librarse de la parasitación. Especies que han estado sometidas a la parasitación muestran en ocasiones comportamientos de reconocimiento de sus propios huevos (Rothstein, 1975) y por tanto una mayor proporción de conductas de rechazo, mientras que en aves que no han estado sometidas a parasitación se presentan con más frecuencia comportamientos de aceptación del huevo parásito (Davies & Brooke, 1989).

En la apariencia física del huevo podemos destacar el color y el tamaño como algunas de las variables más importantes. El estudio de estas características se ha basado muchas veces en la percepción de las mismas por parte de los investigadores, pero es importante distinguir que la percepción humana de si los huevos son similares no tiene por qué coincidir con la percepción no humana (Avilés, 2008). Estudios de espectrofotometría demuestran que los huevos del ave parásita pueden coincidir con los huevos del hospedador en longitudes de onda que no se pueden percibir con el ojo humano (Cherry & Bennet, 2001).

Diversos experimentos demuestran que los hospedadores tienden a rechazar con mayor probabilidad aquellos huevos que no se parecen a los suyos (Victoria, 1972; Rothstein, 1975; Brooke & Davies, 1988). Por lo tanto, uno de los mecanismos que podría facilitar el reconocimiento de los huevos de parásito sería una disminución de la variación intra-nido, es decir, poner huevos más parecidos entre sí (Soler et al., 2000). Como demuestran Stokke et al. (1999) los hospedadores que rechazan más frecuentemente huevos no miméticos con los suyos propios, tienen a tener una mayor uniformidad en la apariencia de sus huevos que aquellos hospedadores que

aceptan con más probabilidad la parasitación. En este sentido Moskát & Avilés (2008), en un estudio con cuco común, demostraron que los hospedadores son menos propensos a rechazar un huevo de parásito en aquellos nidos con una mayor variabilidad intra-nido. No obstante, hay investigaciones que encuentran resultados contradictorios, como el estudio con urraca (*Pica pica*) de Avilés & Parejo (2012), donde se demuestra que las aves con una mayor variabilidad intra-nido en el tamaño de los huevos, son más propensas a rechazar los huevos del parásito. Por lo tanto, al menos en algunas especies parasitadas parece que una mayor variación en apariencia entre huevos en un nido podría favorecer la discriminación.

Además del tamaño y forma, la distinta pigmentación del huevo puede ser fundamental para el reconocimiento entre huevos propios y ajenos. De estudios de más de cien especies de aves se ha desvelado que la mayor parte de los pigmentos de los huevos están constituidos por biliverdinas y protoporfirinas, que otorgan según sus concentraciones y distribución en la cáscara colores azulado-verdosos o rojizo-marrones, respectivamente (Kennedy & Vevers, 1976; Miksik, Holan & Deyl, 1996). Sin embargo, para las aves el empleo de tales pigmentos implica un coste muy elevado por lo que estará balanceado con el beneficio que le supone (Soler et al., 2012), y sólo será óptima para animales con determinadas condiciones físicas.

De este modo, parásito y hospedador evolucionan conjuntamente, sujetos a las adaptaciones y contra-adaptaciones que ambos desarrollan. En el presente trabajo pretendemos observar indicios de esta coevolución entre urracas (*Pica pica*) y críalos (*Clamator glandarius*).

La urraca es un córvido de amplia distribución en la península Ibérica, fácilmente reconocible por sus colores blanco y negro, sin presentar dimorfismo sexual (Cramp, 1998). Cuenta con una nidada anual, de entre 4 y 7 huevos, donde cabe destacar que las parejas de nidada no tienen por qué mantenerse año tras año. La incubación de los huevos tarda unos 21 días. Sobre su alimentación es importante resaltar que es un ave omnívora, que suele alimentarse de insectos y semillas, pero que puede alimentarse de carroña. También puede llegar a depredar huevos y crías de otras aves.

El críalo es un ave de la familia *Cuculidae*, cuyo hospedador habitual en Europa es la urraca (Cramp, 1998). Puede poner en un mismo nido hospedador entre uno y

varios huevos, que tienen un periodo de incubación de unos 15 días. Es fundamental destacar que los huevos de críalo tienen un periodo de incubación menor, por lo que suelen eclosionar antes de los del hospedador, pudiendo nacer el críalo una semana antes que las urracas (Álvarez & Arias de Reyna, 1974). La cría de este parásito no expulsa los huevos del hospedador, como en el caso del cuco. Para cuando los huevos de la especie hospedadora eclosionan, el críalo puede llevar varios días alimentándose, por lo que generalmente las crías del hospedador suelen morir de inanición, ante la imposibilidad de competir con el parásito.

Observando distintas poblaciones de urraca en la península Ibérica, podemos comprobar que la parasitación por parte del críalo no es uniforme (Arias de Reyna, 1998), por lo que es posible delimitar áreas parasitadas y áreas no parasitadas (o con una parasitación muy baja). A la vista de la información general aportada sobre el parasitismo de incubación, podemos inferir que en aquellas zonas en las que la parasitación ha sido intensa durante muchas generaciones, los huevos de urraca deben haber experimentado algún cambio como respuesta a esta presión evolutiva (Soler & Møller, 1990).

En la bibliografía general se ha recurrido en numerosas ocasiones a la observación de muestras de nidos parasitados, almacenadas en museos, siendo imposible un seguimiento del nido (Soler et al., 2003). No podemos pasar por alto la variación que pueden presentar huevos de un mismo nido (dado que la puesta es muy costosa energéticamente), así como las características utilizadas por el ave en el reconocimiento de los huevos. En el caso que nos concierne nos hemos centrado en características visibles por el ojo humano, contrastando nuestra información con mediciones de espectrofotometría y los datos de seguimiento posterior del nido. No parece que las urracas utilicen características no visibles para nosotros, como el ultravioleta, ya que Avilés et al. (2006) demuestran que alterar las características UV de los huevos de críalo no hace que sean más rechazados por la urraca hospedadora, y tenemos indicios para pensar que las aves parásitas parecen explotar los sesgos sensoriales del ave hospedadora (Soler & Avilés, 2012). Podemos asumir que las urracas emplean un espectro visible muy similar al humano, rechazando con mayor probabilidad aquellos huevos que no son miméticos para el ojo humano (Soler & Møller, 1990).

Entre los comportamientos de defensa del nido, además del rechazo del huevo parasitado, pueden observarse conductas de ataque del hospedador al parásito (Álvarez & Arias de Reyna, 1974), destacando en este caso que la urraca es un ave de mayor tamaño que el críalo. Pensamos que estas defensas deben ser más eficaces en aquellos hospedadores con una mejor condición física, que debe relacionarse en mayor medida con individuos experimentados en la reproducción. Este hecho debería reflejarse, entre otras cosas, en las características de los huevos, por lo que proponemos:

1)  $H_{(0)}$  Los huevos de los nidos de urraca parasitados y no parasitados deben ser distintos.

En un área de alta parasitación cabría esperar que hayan ocurrido procesos evolutivos dentro del marco teórico de la “lucha de armamentos”, suponiendo variaciones tanto en los huevos del parásito como del hospedador, por lo que:

2)  $H_{(0)}$  Los huevos de urraca de zonas altamente parasitadas serán distintos a aquellos de zonas con baja o nula parasitación.

3)  $H_{(0)}$  Los huevos de críalo serán más parecidos a los huevos de la zona que parasitan que a los huevos de otra zona.

## **Material y métodos**

### *Sujetos de estudio*

Durante los meses de abril y mayo de 2013 y mayo de 2014 se fotografiaron las puestas de 50 nidos de urraca, distribuidos en dos zonas diferentes con distintos grados de parasitación. Los lugares elegidos fueron el área de Chimeneas, Granada, siendo esta una zona con un alto grado de parasitación por parte del críalo, y en Villanueva de Córdoba, siendo ésta una zona con bajo o nulo nivel de parasitación.

De las 50 puestas fotografiadas, 10 fueron descartadas por motivos técnicos (por ej. fotografías borrosas o archivos dañados), quedando un total de 30 fotografías, de la zona de Chimeneas, Granada, y 10 de la zona de Villanueva de Córdoba.

Con objeto de determinar si los huevos pertenecían a la urraca o al críalo, se hizo un seguimiento de los nidos cada 2 a 4 días hasta la eclosión de los huevos. Aquellos nidos en los que no se pudo comprobar de que huevo procedían los pollos de críalo no se utilizaron para el estudio del color de los huevos.

### *Procedimiento experimental*

Las fotografías se tomaron utilizando una cámara Canon EOS 5D y una plataforma de soporte de diseño propio (Redondo y Arias de Reyna, 2002). Los huevos del nido se colocaron en la plataforma de soporte, que utiliza como referencia unos agujeros previamente diseñados (con una distancia de 2 cm entre sí, dispuestos en dos filas paralelas de 5 agujeros cada una) para evitar el movimiento del huevo, y la cámara estaba atornillada en un plano cenital, a 47 cm de distancia. El máximo de huevos encontrados en un nido fueron 9 y se numeraron en sentido de lectura, de izquierda a derecha y de arriba abajo, con el nombre del nido seguido del número de huevo.

El fondo de la plataforma de soporte estaba constituido por una cartulina azul, que se mantuvo en todas las fotografías. Todas las fotografías incluyeron una regla metálica de 30 cm, de color gris, que se utilizó como escala de referencia. Tanto el color azul de la cartulina como el color gris de la regla se utilizaron como referencia de color para el análisis posterior (Villafuerte & Negro, 1998).

Las variables sobre las que nos centramos en este estudio fueron: los valores RGB (Red, Green, Blue) de los huevos, el porcentaje de mancha frente a fondo que presenta el huevo, los ejes mayor y menor (cm) y el volumen (mm<sup>3</sup>). Todas ellas fueron extraídas a través de mediciones de las fotografías, realizadas en ordenador.

Para la extracción de los valores RGB se utilizó el programa "Image J". A cada huevo se le recortó un fragmento de 1x2 cm, de la parte superior izquierda. Además, de cada nido se extrajeron los valores de referencia mencionados previamente: se recortaron dos fragmentos de 70x70mm (aproximadamente 6000 píxeles), la primera referencia del color de fondo de la regla incluida en la fotografía y la segunda del color de fondo de la plataforma de soporte. Para las medidas de los fragmentos recortados se calibró el programa utilizando la regla presente en la fotografía. Se midió una línea correspondiente a un cm en la regla (para cada fotografía) y se

utilizó esta información en el programa para las medidas posteriores de esa misma fotografía. Utilizando el programa de estandarización de color "RGB" realizado por E. Collado y R. Villafuerte (Villafuerte & Negro, 1998) medimos los valores de color e iluminación de una de las fotografías, los cuales se utilizaron posteriormente para estandarizar el resto de valores de las demás fotografías. Con dicho programa se extrajeron medidas de los valores de referencia de cada nido y de los fragmentos de cada huevo de cada nido. Cabe destacar que el programa extrae la información de cada píxel presente en la imagen, por lo que posteriormente fue necesario resumir esta información (calculando el valor promedio) para poder trabajar con ella.

Utilizando el programa "Microsoft Excel", se utilizaron los valores de referencia de una de las fotografías (fotografía control) para extraer los valores de intensidad de color. Estos valores se utilizaron para el resto de fotografías, comparando las dos referencias de la fotografía control con el resto de fotografías, para estandarizar los valores de intensidad de color. Posteriormente se calcularon los valores promedio de RGB para cada fragmento de fotografía, extrayendo una puntuación para cada valor individualmente.

Para la medición del porcentaje de mancha frente a fondo se utilizó el programa "Photoshop" y los mismos fragmentos de huevo recortados previamente. Utilizando las herramientas de selección de dicho programa (con una tolerancia de 10 puntos), seleccionamos las manchas de cada fragmento dejando libre el fondo. Utilizando de nuevo el programa "RGB" desarrollado por E. Collado y R. Villafuerte (Villafuerte & Negro, 1998) extrajimos el número de píxeles presentes en las manchas y lo comparamos con el número de píxeles totales de cada fragmento. Extrajimos así un porcentaje de mancha del fragmento.

Para la medición del volumen utilizamos de nuevo el programa "Image J". Calibrando las medidas, como hemos explicado anteriormente, se midieron el eje mayor (longitud) y el eje menor (ancho) del huevo. Estas medidas se utilizaron para calcular el volumen, utilizando la fórmula propuesta por Hoyt (Hoyt, 1978):  $V = 0.51 \times LB^2$  (donde el valor L corresponde al eje mayor y el valor B al eje menor).

### *Análisis de datos*

Con los datos obtenidos se constituyeron 4 grupos, atendiendo a la especie y a la parasitación del nido. Los grupos fueron los siguientes: huevos pertenecientes a nidos sin parasitar de Granada (grupo 1, N = 78); huevos pertenecientes a parasitados de Granada, sin contar los huevos de críalo (grupo 2, N = 81); huevos pertenecientes a nidos de Córdoba, sin parasitación (grupo 3, N = 50) y huevos de críalo (grupo 4, N = 24).

Para el análisis de datos se utilizó el programa "R". Se comprobó la normalidad de las variables y la homogeneidad de las varianzas, tras lo cual se realizaron varios análisis GLM (modelo lineal generalizado), para determinar la importancia de las variables. Posteriormente se realizó un análisis de la varianza de las variables de peso, seguido de una prueba de comparaciones múltiples (test de Tukey; este último utilizando el programa "SPSS"). Las pruebas de significación fueron consideradas significativas para valores de  $p < 0.05$ . Se representaron gráficamente las medias y desviaciones de los grupos, utilizando el programa "R", para analizar en mayor profundidad las diferencias entre ellos.

## **Resultados**

En la Tabla 1 se presentan los estadísticos descriptivos de cada grupo. Utilizando la prueba de Kolmogorov-Smirnov comprobamos que las variables de estudio son normales (ver Tabla 2).

Comprobamos, asimismo, la homogeneidad de las varianzas de los grupos que serán sometidos al análisis de varianza (los dos grupos de huevos de urraca pertenecientes a Granada), cuyos resultados pueden observarse en la Tabla 3. Observamos que las varianzas de las variables Eje 1 y Volumen no son homogéneas. Estas variables no fueron consideradas para el análisis de varianza.

**Tabla 1: Estadísticos descriptivos**

	<b>N</b>	<b>Variable</b>	<b>Media</b>	<b>Varianza</b>	<b>Desv. típica</b>
<b>Grupo 1</b>	78	R	111.360	243.046	15.589
		G	110.183	263.459	16.231
		B	99.228	323.861	17.996
		P. Mancha	43.221	106.314	10.310
		Eje 1	3.404	0.042	0.204
		Eje 2	2.391	0.006	0.077
		Volumen	9.758	0.0001	0.955
		<b>Grupo 2</b>	81	R	103.895
G	106.355			297.561	17.249
B	92.689			338.481	18.397
P. Mancha	43.260			109.558	10.466
Eje 1	3.367			0.024	0.153
Eje 2	2.354			0.005	0.068
Volumen	9.341			0.0001	0.643
<b>Grupo 3</b>	50			R	89.724
		G	95.586	520.393	22.812
		B	83.900	592.125	24.333
		P. Mancha	39.238	86.652	9.308
		Eje 1	3.446	0.028	0.168
		Eje 2	2.419	0.004	0.065
		Volumen	10.102	0.0001	0.816
		<b>Grupo 4</b>	24	R	116.777
G	122.946			220.516	14.849
B	113.997			300.176	17.325
P. Mancha	36.625			91.533	9.567
Eje 1	3.250			0.036	0.190
Eje 2	2.426			0.011	0.010
Volumen	9.612			0.0001	1.243

Los grupos corresponden a (1) huevos de Granada pertenecientes a nidos no parasitados, (2) huevos de Granada pertenecientes a nidos parasitados, (3) huevos de Córdoba y (4) huevos de críalo.

**Tabla 2: Prueba de normalidad**

<b>Kolmogorov-Smirnov<sup>a</sup></b>			
	<b>Estadístico</b>	<b>gl</b>	<b>Sig.</b>
<b>R</b>	0.045	232	0.200 <sup>b</sup>
<b>G</b>	0.046	232	0.200 <sup>b</sup>
<b>B</b>	0.035	232	0.200 <sup>b</sup>
<b>P. Mancha</b>	0.048	232	0.200 <sup>b</sup>
<b>Eje 1</b>	0.031	232	0.200 <sup>b</sup>
<b>Eje 2</b>	0.051	232	0.200 <sup>b</sup>
<b>Volumen</b>	0.055	232	0.200 <sup>b</sup>

Test de normalidad para las variables de estudio. Todas las variables son normales.

a) Corrección de la significación de Lilliefors.

b) Este es un límite inferior de la significación verdadera.

**Tabla 3: Prueba de homogeneidad de las varianzas**

	<b>Estadístico de Levene</b>	<b>gl 1</b>	<b>gl 2</b>	<b>Sig.</b>
<b>R</b>	0.0783	1	157	0.378
<b>G</b>	0.096	1	157	0.757
<b>B</b>	0.063	1	157	0.801
<b>P. Mancha</b>	0.080	1	157	0.778
<b>Eje 1</b>	16.260	1	157	< 0.001
<b>Eje 2</b>	1.380	1	157	0.242
<b>Volumen</b>	12.301	1	157	0.001

Test de homogeneidad de las varianzas para las variables de estudio. Las varianzas de Eje 1 y Volumen son heterogéneas.

Con objeto de determinar si existen diferencias entre los dos grupos de Granada, (1) parasitados y (2) no parasitados, realizamos un análisis GLM (modelo lineal generalizado en el que la variable dependiente era la parasitación (binomial). Se fueron eliminando en pasos sucesivos las variables independientes sin contribución significativa (por orden de eliminación: Porcentaje de mancha, Eje 1 (alto) y Volumen). El modelo final (ver Tabla 4) recoge las siguientes 4 variables: valores R, G, B y medidas del Eje 2 (ancho).

**Tabla 4: Análisis GLM**

Variable	Estimador	Error est.	z	Sig.
(Intercepto)	19.96678	6.72491	2.969	0.003
R	-0.17250	0.003884	-4.441	< 0.001
G	0.30772	0.08050	3.823	< 0.001
B	-0.16577	0.05404	-3.068	0.002
Eje 2	-8.03964	2.66497	-3.017	0.003

Análisis GLM, donde observamos las variables de peso, todas ellas significativas.

El análisis de la varianza (ANOVA) de las variables de más peso en el GLM también muestra resultados significativos (Tabla 5). Encontramos que los valores R y B muestran diferencias significativas entre los dos grupos de Granada, mientras que no es así en el valor G (Tabla 5).

**Tabla 5: Análisis de la varianza**

#### ANOVA de la variable R

	Suma cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	2214	1	2214	9.19	0.003
Residual	37830	157	241		

#### ANOVA de la variable G

	Suma cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	582	1	582.2	2.073	0.152
Residual	44091	157	280.8		

#### ANOVA de la variable B

	Suma cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	1699	1	1699.4	5.129	0.025
Residual	52016	157	331.3		

#### ANOVA de la variable Eje 2

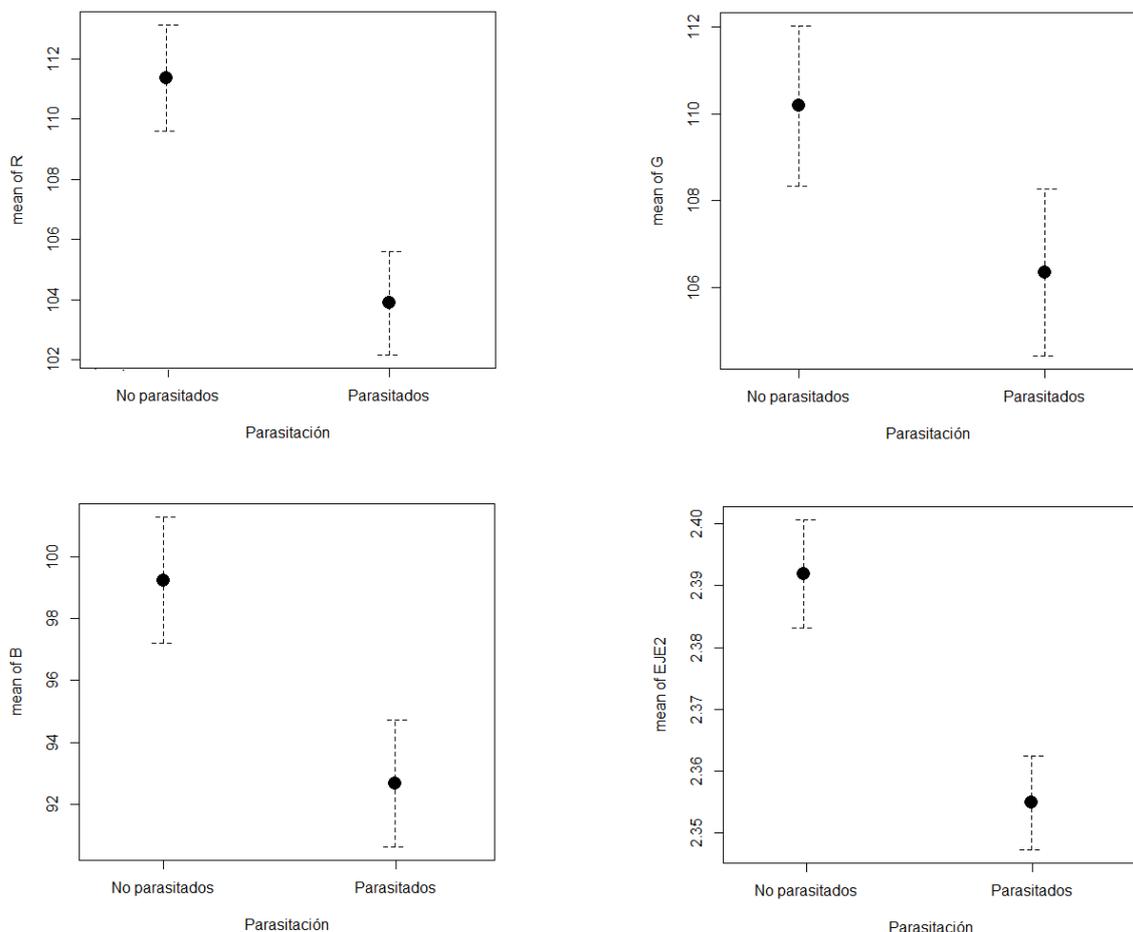
	Suma cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	0.0547	1	0.05472	10.37	0.002
Residual	0.8282	157	0.00528		

Análisis de la varianza de las variables de peso en el GLM.

Por lo tanto, en cuanto a los valores de color presentes en el huevo, difieren más en las longitudes de onda largas del espectro visible (rojo) seguidas de las longitudes de onda cortas (azul), y no parecen tan importantes las longitudes de onda intermedias (verde). También encontramos diferencias significativas para la variable Eje 2 (Tabla 5).

Cuando comparamos las medias para los dos grupos de huevos de urraca de Granada (ver Figura 1) observamos que los valores promedio de R, G y B, así como del Eje 2 son superiores para los huevos parasitados de Granada, frente a los huevos no parasitados de la misma zona.

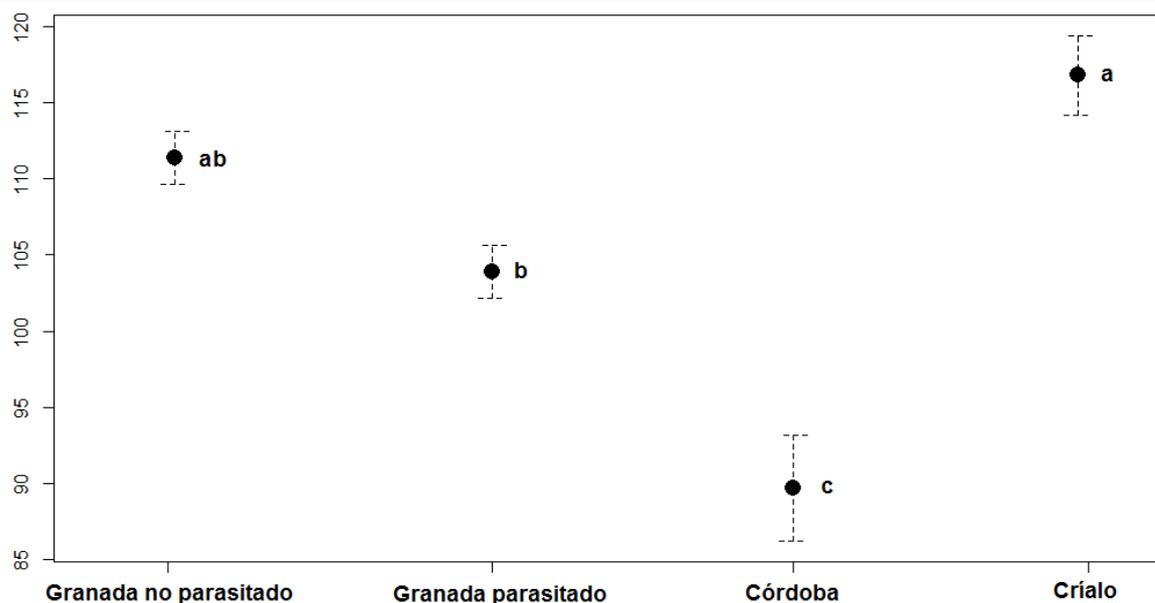
**Figura 1: Representación de las medias y desviaciones estándar**



Medias comparadas para los dos grupos de Granada. En los valores de la izquierda de cada cuadro observamos la media de los huevos de urraca pertenecientes a nidos no parasitados por críalo; a la derecha, en cada cuadro, la media de los huevos de urraca pertenecientes a nidos parasitados.

Al comparar las medias de los cuatro grupos, observamos que la media para los valores R (Figura 2) del grupo de críalos ( $\bar{x} = 116.77$ ) se asemeja más a los valores de los grupos de Granada, tanto no parasitados ( $\bar{x} = 111.36$ ) como parasitados ( $\bar{x}=103.98$ ), que a los valores de Córdoba ( $\bar{x}= 89.72$ ).

**Figura 2: Representación de la media de R para todos los grupos**

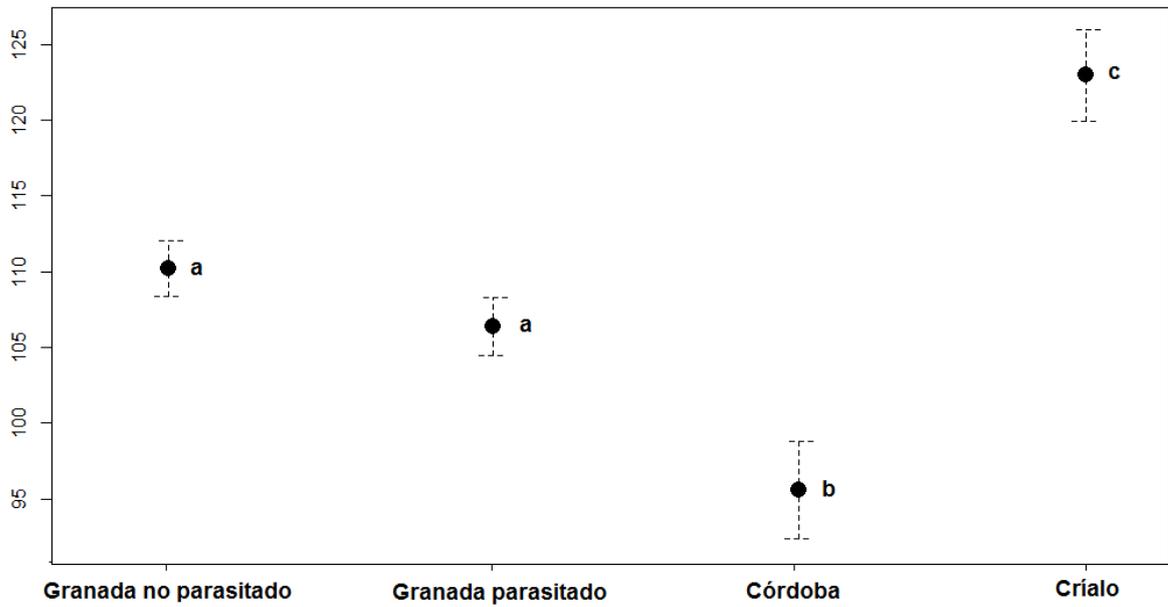


En la figura aparecen representados los valores promedio y las desviaciones estándar de cada grupo, además de los resultados del test de comparaciones múltiples. Los grupos con una misma letra son aquellos entre los que no se han encontrado diferencias estadísticamente significativas.

Para los valores de G(Figura 3) encontramos relaciones similares, los huevos de críalo ( $\bar{x} = 107.03$ ) se parecen más a los huevos de Granada, no parasitados ( $\bar{x} = 110.18$ ) y parasitados ( $\bar{x} = 106.35$ ), que a los de Córdoba ( $\bar{x} = 95.58$ ).

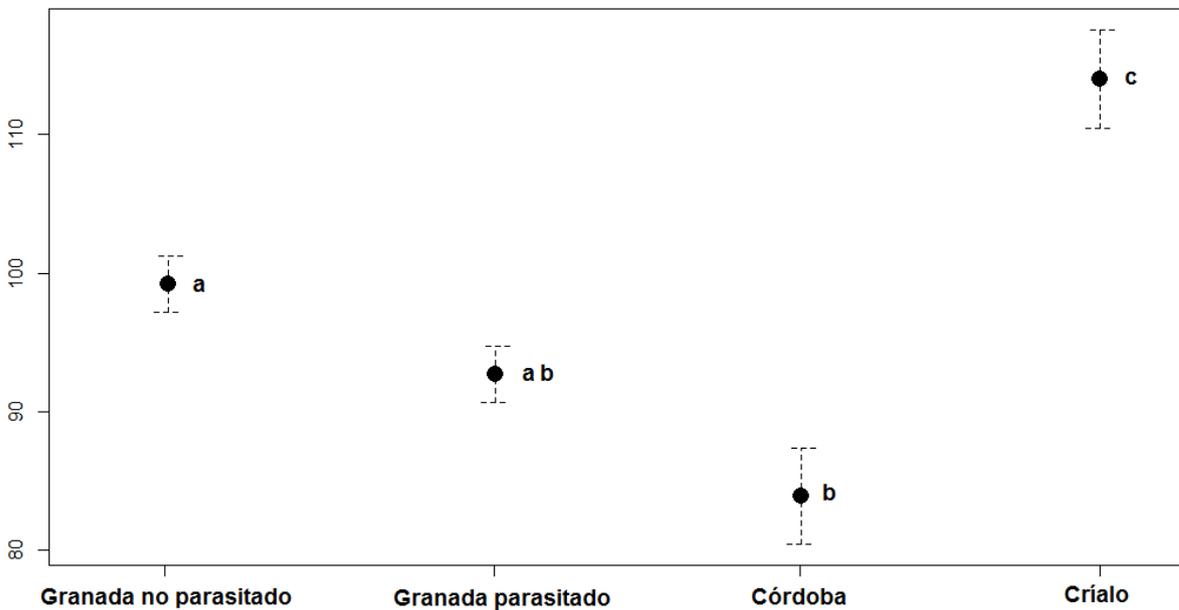
Igual ocurre en los valores B(figura 4), con más parecido de los huevos de críalo ( $\bar{x} = 113.99$ ) a los de Granada, no parasitados ( $\bar{x} = 99.22$ ) y parasitados ( $\bar{x} = 92.68$ ), que a los de Córdoba ( $\bar{x} = 83.90$ ).

**Figura 3: Representación de la media de G para todos los grupos**



En la figura aparecen representados los valores promedio y las desviaciones estándar de cada grupo, además de los resultados del test de comparaciones múltiples. Los grupos con una misma letra son aquellos entre los que no se han encontrado diferencias estadísticamente significativas.

**Figura 4: Representación de la media de B para todos los grupos**

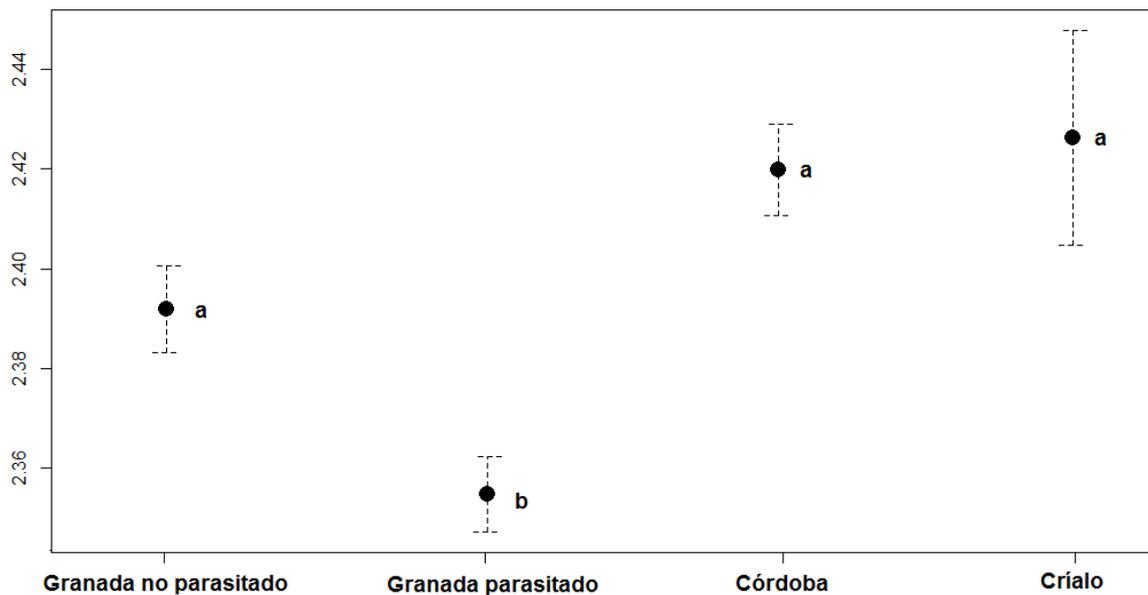


En la figura aparecen representados los valores promedio y las desviaciones estándar de cada grupo, además de los resultados del test de comparaciones múltiples. Los grupos con una misma letra son aquellos entre los que no se han encontrado diferencias estadísticamente significativas.

En los valores del Eje 2 (Figura 5), ancho del huevo, encontramos relaciones diferentes. El ancho de los huevos de críalo ( $\bar{x} = 2.42$ ) se asemeja más al ancho de los huevos de Córdoba ( $\bar{x} = 2.41$ ) que a los de Granada, tanto no parasitados ( $\bar{x} = 2.39$ ) como parasitados ( $\bar{x} = 2.35$ ).

No se han encontrado diferencias significativas para las variables Porcentaje de mancha, Eje 1 y Volumen.

**Figura 5: Representación de la media de Eje 2 para todos los grupos**



En la figura aparecen representados los valores promedio y las desviaciones estándar de cada grupo, además de los resultados del test de comparaciones múltiples. Los grupos con una misma letra son aquellos entre los que no se han encontrado diferencias estadísticamente significativas.

## Discusión

Tal y como esperábamos, existen diferencias entre coloración de huevos de nidos parasitados y huevos de nido no parasitados de la zona de Granada, siendo especialmente importantes tanto para los valores R como para los valores B, por lo que confirmamos nuestra primera hipótesis en la que se esperaba una diferencia entre los huevos de los nidos de urraca parasitados y no parasitados. Sabemos que la puesta provoca mucho estrés oxidativo en la hembra (von Schantz, 1999). Por ejemplo, Soler et al. (2008) demuestran la relación entre coloración y condición

física, indicando que la coloración del huevo es algo costoso para la hembra. De este modo, individuos con una mejor condición física pondrían huevos con una coloración más intensa, mientras que individuos con peor condición física pondrían huevos más "pálidos". En urracas existe además la posibilidad de que la coloración esté influenciada por el parasitismo intraespecífico (Avilés, 2004). Los huevos no parasitados presentan unos valores superiores de rojo y azul, correspondiendo por tanto a una mayor presencia de pigmentos, y otorgando un aspecto más oscuro. Estos huevos pertenecen probablemente a individuos con una mejor condición física (Reynolds, Martin & Cassey, 2009). Por tanto, el críalo parece discriminar la condición física del hospedador (Soler et al., 1995), como factor decisivo para la parasitación, o bien la condición física del individuo puede determinar el éxito de la parasitación. Podría ser que los individuos con una mejor condición física sean los individuos de más edad y por tanto los individuos que mayor experiencia tienen con sus propios huevos, ya que los individuos jóvenes, sobre todo en su primera puesta, aceptan con mayor probabilidad un huevo de parásito (Davies & Brooke, 1988; Lotem et al., 1992). No podemos descartar explicaciones alternativas, como por ejemplo la existencia de una relación genética entre la apariencia del huevo y el comportamiento de rechazo (Martín-Gálvez et al., 2006). Lo que parece claro es la existencia de una relación entre la apariencia de los huevos y la parasitación.

Como se ha mencionado, la edad parece ser un factor clave en el reconocimiento de huevos, por lo que individuos más jóvenes, o en su primer año de puesta, serán menos propensos a rechazar el huevo del parásito (Lotem, Nakamura & Zahavi, 1992). Por lo tanto, a través de la experiencia, el individuo será capaz de reconocer sus propios huevos y rechazar aquellos huevos diferentes a los suyos (Victoria, 1972). De este modo, cabe esperar que la primera puesta sea un periodo susceptible a la parasitación, ya que los individuos jóvenes carecen de experiencia y este es el momento en el que deben aprender la apariencia de su propia puesta.

Por otro lado, se sabe que los críalos discriminan los nidos a parasitar por las características que muestran las urracas en la construcción del nido (Soler et al., 1995). Ciertas características del nido pueden estar relacionadas con la parasitación. Por ejemplo, Langmore et al. (2005) encuentran que especies con nidos más luminosos identifican mejor los huevos de parásito. El ambiente puede influir también en las características de los huevos, tanto del parásito como del hospedador, como

encuentran Avilés et al. (2007) en el caso de la coloración. Es posible, por tanto, que los críalos discriminen entre las características de los huevos.

En cuanto a la forma de los huevos, puede existir una relación entre las características físicas del huevo y la edad del progenitor, dadas las características de la cloaca. Hay evidencias en algunas especies de una relación positiva entre la edad y la anchura del huevo (Coulson, 1963; Mills, 1979; Weimerskirch, 1990). Hembras más jóvenes, en especial en su primera puesta, pondrían huevos más estrechos. Las dimensiones físicas de huevo podrían ser también un indicador de la condición física del individuo, por lo que esperamos diferencias en las dimensiones físicas de huevos de nidos parasitados y no parasitados. Así las encontramos, en la zona de Granada, para la anchura del huevo, siendo el grupo parasitado el que presenta la media más baja (Figura 5). El ancho del huevo podría estar relacionado también con la capacidad del individuo para defender el nido, quizá por su relación con la edad del individuo o con su condición física (Dufva, 1996). El críalo parece estar discriminando selectivamente también aquellos nidos con los huevos menos anchos (correspondientes a individuos más jóvenes), como indicador de éxito en la parasitación.

Hay que tener en consideración que en la zona de Chimeneas, Granada, la parasitación es muy alta, por encima del 50% de los nidos (Arias de Reyna, 1998; Soler et al., 1998). Este alto grado de parasitación se ha mantenido constante a lo largo de los años, lo que implica un bajo éxito en la reproducción de las urracas de esta zona, ya que sabemos que los nidos parasitados tienen menos éxito reproductivo (Arias de Reyna et al., 1982; Soler, 1990; Payne, 1997). Debido a la intensa parasitación, cabría esperar una disminución de la población de urracas (May & Robinson, 1985). Sin embargo dicha población se mantiene elevada y constante en la zona, por lo que la mayor parte de los individuos de la zona podrían ser jóvenes dispersantes provenientes de zonas colindantes en las que la parasitación no es tan elevada. Si la edad del individuo, como creemos, es un factor determinante en la defensa ante la parasitación, esto convierte a la zona de Granada en una zona sensible a dicho fenómeno, fuertemente explotada por el críalo.

Dada la carrera armamentística entre parásitos y hospedadores (Brooke & Davies, 1988), esperamos observar una coevolución entre los huevos de parásito y

hospedador, así como diferencias entre los huevos de aquellas zonas fuertemente sometidas a esta presión y zonas con baja (o libres de) parasitación. Observamos, de este modo, diferencias entre los huevos de Granada y los huevos de Córdoba, que nos permiten confirmar nuestra segunda hipótesis, en la que esperamos que los huevos de urraca de zonas altamente parasitadas sean distintos a aquellos de zonas con baja o nula parasitación. Los huevos de Córdoba se diferencian tanto de los huevos parasitados de Granada como de los no parasitados. Tan sólo no se diferencian de los huevos parasitados en el valor B, el color fundamental menos afectado por la presencia de pigmentos (Kennedy & Vevers, 1976; Miksik, Holan & Deyl, 1996) y a los no parasitados en el valor del Eje 2, quizá porque las edades de las hembras de ambos grupos no sean sustancialmente distintas.

Sin embargo, no hemos encontrado un mayor parecido de los huevos de críalo a aquellos de la zona que parasita, como cabría esperar los procesos coevolutivos existentes entre estas dos especies (Soler & Soler, 2000) y por lo tanto no podemos aceptar la tercera hipótesis que planteamos, en la que se espera que los huevos de críalo fuesen más parecidos a los huevos de la zona que parasitan que a los de otras áreas no parasitadas. A la vista de estos resultados podemos pensar que en la zona de Granada los críalos están discriminando la capacidad del hospedador de distinguir un huevo extraño, frente a su condición física, por lo que no sería extraño que los individuos con una peor condición física sean parasitados con una mayor probabilidad al coincidir estos con los individuos más jóvenes (inexpertos). Según Birkhead (1991), en un estudio con urracas, las hembras más jóvenes ponen sus huevos más tarde que las hembras de mayor edad. Basándose en estos resultados, Soler et al. (2000) infieren la edad de las hembras de urraca de su estudio, según el tiempo en el que se produjo la puesta, concluyendo que la edad no estaba relacionada con la habilidad de reconocimiento de los huevos. Tanto el estudio de Soler et al. (2000), como nuestro trabajo, se basan en un método indirecto para calcular la edad de los individuos. Es crucial que en la investigación futura se utilicen métodos directos para conocer la edad de los individuos, como por ejemplo la medición de características morfológicas que varíen con la edad (Miller, 1946; Crunden, 1963), para determinar la relación entre la edad del individuo y la parasitación por parte del críalo en la urraca.

No hemos encontrado que la distribución de las manchas del huevo sea una variable importante para distinguir huevos de urraca de nidos parasitados, de huevos de urraca de nidos no parasitados. Soler et al. (2000) encuentran, sin embargo, que la distribución de las manchas puede ser una variable fundamental en el reconocimiento de huevos no miméticos por parte de la urraca. La teoría de la coevolución predice que una baja variación intra-nido conllevaría a un mejor reconocimiento de los huevos del parásito, por lo que aquellos individuos con nidos cuyos huevos se parezcan más entre sí deberían ser los individuos más proclives a rechazar un huevo de parásito. Sin embargo Avilés et al. (2004) encuentran en urracas el efecto contrario, donde individuos con una mayor variabilidad intra-nido rechazan con mayor frecuencia los huevos de parásito. En este estudio no hemos podido encontrar evidencias de que la distribución de las manchas en el huevo sea un factor determinante para discriminar entre nidos de urraca parasitados y no parasitados. Si, como pensamos, en la zona de Chimeneas hay una gran concentración de individuos jóvenes, en su primer año de puesta, cabe esperar que no hayan tenido experiencia con sus propios huevos.

Debemos tener en cuenta que la condición física de hospedador está estrechamente relacionada con las defensas ante la parasitación, ya que la conducta de rechazo del huevo parasitado puede implicar la expulsión del huevo del nido o bien el abandono de éste (Redondo, 1993). Los individuos con una peor condición física serán menos capaces de afrontar una nueva nidada, perdiendo completamente sus oportunidades de reproducción en esa temporada.

Para entender la extensión del parasitismo en esta zona, deberíamos atender a las fluctuaciones poblacionales a lo largo del tiempo. Una zona históricamente muy parasitada, donde los hospedadores hubieran desarrollado una mayor habilidad para distinguir los huevos del parásito, se convertiría en una zona menos óptima para la parasitación. Cuando hospedadores y parásitos han estado coexistiendo en la misma zona durante mucho tiempo se observa que los hospedadores rechazan los huevos de parásito con más frecuencia, tanto los miméticos como los no miméticos (Soler & Møller, 1990). Con la progresiva disminución de la parasitación hasta desaparecer, los costes de rechazar un huevo propio serían los únicos presentes, por lo que las defensas del hospedador disminuirían, volviendo a convertir la zona en una zona óptima para la parasitación (Marchetti, 1992). Por lo tanto, para una

mejor comprensión del fenómeno aplicado a nuestra zona de estudio, sería conveniente la realización de un estudio longitudinal donde se observase la evolución de la parasitación a lo largo de los años.

Estudiar el ciclo de dicha población podría explicar por qué encontramos que aquellos individuos cuyos huevos tienen una menor "calidad" (valores cromáticos más bajos, menor ancho del huevo), son los más parasitados. Cabe esperar que el críalo seleccione aquellos nidos en los que el hospedador tenga una condición física óptima para cuidar del nido, pero a la vez una menor capacidad para identificar un huevo extraño. Aquellos hospedadores con una peor capacidad para reconocer los huevos de parásito podrían ser precisamente aquellos más jóvenes o con una peor condición física. Soler et al (1995) encuentran que las urracas de nidos parasitados son más capaces de criar más crías que las de nidos no parasitados, por lo que concluyen que el críalo selecciona positivamente aquellas urracas con una mejor condición física. Quizá una alta presencia de individuos jóvenes, sin experiencia con la parasitación, esté influyendo en la dispersión del críalo en esta zona a pesar de una peor condición física de los hospedadores.

De acuerdo con el estudio de Davies & Brooke (1988) el rechazo de huevos es un mecanismo complejo, con dos importantes costes asociados: un coste de expulsión, o expulsar accidentalmente un huevo propio cuando se está expulsando un huevo de parásito, y un coste de reconocimiento, o expulsar un huevo propio al confundirlo con un huevo parásito. Davies et al. (2003) muestran, en una especie paseriforme, que por debajo de un umbral del 19-41% de parasitación la conducta predominante suele ser la de aceptación del huevo extraño, porque los costes del rechazo superan a los beneficios.

Las aves que presentan comportamientos de rechazo ante los huevos extraños, muestran una conducta de reconocimiento de sus propios huevos (Rothstein, 1975). Si se trata de una habilidad aprendida con la experiencia (Rothstein, 1974), tras la primera puesta, los individuos más jóvenes presentan una clara desventaja ante la parasitación. La edad sería, por lo tanto, uno de los factores determinantes a la hora del desarrollo de unas respuestas efectivas ante la parasitación, por lo que zonas con una amplia distribución juvenil serían zonas más expuestas a la dispersión de las aves parásitas.

Hemos visto que los críalos responden selectivamente ante las características del nido, tales como el tamaño de éste, y su relación con la calidad del individuo (Soler et al., 1995). Si responden selectivamente o no ante la edad del hospedador, utilizando claves visuales como podría ser la presencia de plumaje juvenil en el plumaje del hospedador, es una cuestión que queda aún abierta. Lo que parece claro es que la presencia de unas características físicas concretas en el huevo, puede tener una relación estrecha con la probabilidad de que el nido sea parasitado.

## **Conclusiones**

Los resultados de nuestro estudio nos permiten concluir:

1. Existen diferencias estadísticamente significativas entre los huevos parasitados y no parasitados de Granada, siendo los valores de rojo, azul y ancho del huevo las variables más influyentes. El críalo podría estar discriminando positivamente a individuos más jóvenes (con menor anchura de huevo) y posiblemente con una peor condición física que les incapacita para pigmentar mucho sus huevos.
2. Los huevos de urraca de Granada (zona de alta parasitación) son significativamente distintos a los huevos de urraca de Córdoba (zona de baja parasitación). La evolución hacia el mimetismo de los huevos de parásito supone una importante presión evolutiva para el hospedador.
3. No encontramos evidencias estadísticas de que los huevos de críalo se parezcan más a los huevos de urraca de la zona parasitada. Las características de la población de estudio y la amplia presencia de jóvenes dispersantes de otras zonas podría explicar esta disminución del mimetismo, en favor de la explotación de la capacidad del hospedador para reconocer sus propios huevos.

## **Agradecimientos**

No estaría completo este trabajo sin expresar el más sincero agradecimiento a todas aquellas personas que con su colaboración lo han hecho posible. Gracias...

A Tomás Redondo, Gregorio Moreno, Carlos Marfil, David Ochoa y Fernando Aparicio, por la ayuda prestada en el trabajo de campo.

A Soledad Valero por facilitar el acceso a la finca de Villanueva.

A Pilar Recuerda, además de por la ayuda en el trabajo de campo, por todo el apoyo prestado en el asesoramiento académico y el constante esfuerzo para que todo estuviese en orden.

A Alberto Redondo, por su disposición a la hora de ayudar y los consejos ofrecidos en la búsqueda de TFM.

A Javier Ábalos, Norma González y Sergio Díaz, porque sin unos buenos amigos a quienes pedir ayuda todo habría sido diferente.

A Alex, porque la idea de realizar este master empezó con él, y terminó con él revisando este trabajo.

A Ian Wallace, por enseñarme la forma adecuada de saludar a una pareja de urracas.

A mis padres, que desde el principio me han ayudado a llegar hasta aquí, bien peinado y bien vestido.

A mi hermano, quien un día velará por la seguridad de los bosques.

Y sobre todo, a Luis Arias de Reyna y Rafael Villafuerte, los directores y verdaderos artífices de este trabajo. Gracias por la atención prestada, los correos electrónicos y la atractiva idea de utilizar R introduciendo comandos de control.

## Referencias

- Álvarez, F., & Arias de Reyna, L. (1974). Mecanismos de parasitación por *Clamator glandarius* y defensa por *Pica pica*. *Doñana Acta Vertebrata*, 1, 43-65.
- Arias-de-Reyna, L. (1998). Coevolution of the great spotted cuckoo and its hosts. *Oxford Ornithology Series*, 9, 129-142.
- Arias de Reyna, L. ; Recuerda, P., Corvillo, M., & Aguilar, I. (1982). Reproducción del críalo *Clamator glandarius* en Sierra Morena Central. *Doñana Acta Vertebrata*, 9, 177-193.
- 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. (2008). Egg colour mimicry in the common cuckoo *Cuculus canorus* as revealed by modelling host retinal function. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1649), 2345-2352.
- Avilés, J. M., & Parejo, D. (2012). Intra-clutch variation in egg appearance assessed by human vision does not relate to rejection of parasite eggs in Iberian Azure-winged Magpies. *Chinese Birds*, 3, 302-311.
- Avilés, J. M., Stokke, B. G., Moksnes, A., Røskaft, E., & Møller, A. P. (2007). Environmental conditions influence egg color of reed warblers *Acrocephalus scirpaceus* and their parasite, the common cuckoo *Cuculus canorus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61(3), 475-485.
- Avilés, J. M., Soler, J. J., Pérez-Contreras, T., Soler, M., & Møller, 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., & Møller, A. P. (2004). Rejection of parasitic eggs in relation to egg appearance in magpies. *Animal Behaviour*, 67 (5), 951-958.
- Birkhead, T. R. (1991). The magpies. *The ecology and behaviour of black-billed and yellow-billed magpies*. T & A D Poyser. London.

- Brooke, M. D. L., & Davies, N. B. (1988). Egg mimicry by cuckoos *Cuculus canorus* in relation to discrimination by hosts. *Nature*, 335(6191), 630-632.
- Cherry, M. I., & Bennett, T. D. (2001). Egg colour matching in an African cuckoo, as revealed by ultraviolet-visible reflectance spectrophotometry. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 268(1467), 565-571.
- Coulson, J. C. (1963). Egg size and shape in the Kittiwake (*Rissa tridactyla*) and their use in estimating age composition of populations. *Proceedings of the Zoological Society of London* (Vol. 140, No. 2, pp. 211-226). Blackwell Publishing Ltd.
- Cramp, S. (1998). Cramp's the complete birds of the Western Palearctic. Oxford: *Optimedia. Oxford University Press*.
- Crunden, C. W. (1963). Age and sex of sage grouse from wings. *The Journal of Wildlife Management*, 846-849.
- Davies, N. B., & Brooke, M. D. L. (1988). Cuckoos versus reed warblers: adaptations and counteradaptations. *Animal Behaviour*, 36(1), 262-284.
- Davies, N. B., Brooke, M. D. L., & Kacelnik, A. (1996). Recognition errors and probability of parasitism determine whether reed warblers should accept or reject mimetic cuckoo eggs. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 263(1372), 925-931.
- Dawkins, R., & Krebs, J. R. (1977). Arms races between and within species. *Proceedings of the Royal Society of London, Series, B* 205: 489 - 511
- Dufva, R. (1996). Blood parasites, health, reproductive success, and egg volume in female Great Tits *Parus major*. *Journal of Avian Biology*, 83-87.
- Hoyt, D. F. (1979). Practical methods of estimating volume and fresh weight of bird eggs. *The Auk*, 73-77.
- Kennedy, G. Y., & Vevers, H. G. (1976). A survey of avian eggshell pigments. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry*, 55(1), 117-123.

- Kilner, R. M. (2005). The evolution of virulence in brood parasites. *Ornithological Science*, 4 (1), 55-64.
- Langmore, N. E., Kilner, R. M., Butchart, S. H. M., Maurer, G., Davies, N. B., Cockburn, A., & Dowling, D. K. (2005). The evolution of egg rejection by cuckoo hosts in Australia and Europe. *Behavioral Ecology*, 16(4), 686-692.
- Lotem, A., Nakamura, H., & Zahavi, A. (1992). Rejection of cuckoo eggs in relation to host age: a possible evolutionary equilibrium. *Behavioral Ecology*, 3 (2), 128-132.
- Marchetti, K. (1992). Costs to host defence and the persistence of parasitic cuckoos. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 248(1321), 41-45.
- Martín-Gálvez, D., Soler, J. J., Martínez, J. G., Krupa, A. P., Richard, M., Soler, M., & Burke, T. (2006). A quantitative trait locus for recognition of foreign eggs in the host of a brood parasite. *Journal of evolutionary biology*, 19(2), 543-550.
- May, R. M., & Robinson, S. K. (1985). Population dynamics of avian brood parasitism. *American Naturalist*, 475-494.
- Mikšík, I., Holáň, V., & Deyl, Z. (1996). Avian eggshell pigments and their variability. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 113(3), 607-612.
- Miller, A. H. (1946). A method of determining the age of live passerine birds. *Bird-Banding*, 33-35.
- Mills, J. A. (1979). Factors affecting the egg size of red-billed gulls *Larus novaehollandia escopulinus*. *Ibis*, 121(1), 53-67.
- Moskát, C., Avilés, J. M., Bán, M., Hargitai, R., & Zölei, A. (2008). Experimental support for the use of egg uniformity in parasite egg discrimination by cuckoo hosts. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62(12), 1885-1890.
- Payne, R. B. (1997). Avian brood parasitism. *Host-parasite evolution: General principles and avian models*, 338-369.

- Redondo, A. J., & Arias-de-Reyna, L. (2002). A photographic method for measuring eggs. *Journal of Field Ornithology*, 73(2), 197-198.
- Redondo, T. (1993). Exploitation of host mechanism for parental care by avian brood parasites. *Etología*, 3, 235-297.
- Reynolds, S. J., Martin, G. R., & Cassey, P. (2009). Is sexual selection blurring the functional significance of eggshell coloration hypotheses?. *Animal Behaviour*, 78(1), 209-215.
- Rothstein, S. I. (1974). Mechanisms of avian egg recognition: possible learned and innate factors. *The Auk*, 796-807.
- Rothstein, S. I. (1975). Mechanisms of avian egg-recognition: Do birds know their own eggs?. *Animal Behaviour*, 23, 268-278.
- Soler, M. (1990). Relationships between the great spotted cuckoo *Clamator glandarius* and its corvid hosts in a recently colonized area, *Ornis Scandinavica*, 21, 212-223.
- Stokke, G., Moksnes, A., Røskaft, E., Rudolfson, S., & Honza, M. (1999). Rejection of artificial cuckoo (*Cuculus canorus*) eggs in relation to variation in egg appearance among reed warblers (*Acrocephalus scirpaceus*). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 266(1427), 1483-1488.
- Soler, J. J., Aviles, J. M., Møller, A. P., & Moreno, J. (2012). Attractive blue-green egg coloration and cuckoo-host coevolution. *Biological Journal of the Linnean Society*, 106(1), 154-168.
- Soler, J. J., Aviles, J. M., Soler, M., & Møller, A. P. (2003). Evolution of host egg mimicry in a brood parasite, the great spotted cuckoo. *Biological Journal of the Linnean Society*, 79(4), 551-563.
- Soler, M., & Møller, A. P. (1990). Duration of sympatry and coevolution between the great spotted cuckoo and its magpie host. *Nature*, 343(6260), 748-750.
- Soler, J. J., Navarro, C., Contreras, T. P., Avilés, J. M., & Cuervo, J. J. (2008). Sexually selected egg coloration in spotless starlings. *The American Naturalist*, 171(2), 183-194.

Soler, J., & Soler, M. (2000). Brood-parasite interactions between great spotted cuckoos and magpies: a model system for studying coevolutionary relationships. *Oecologia*, 125(3), 309-320.

Soler, M., Soler, J. J., & Martínez, J. G. (1998). Duration of sympatry and coevolution between the great spotted cuckoo (*Clamator glandarius*) and its primary host, the magpie (*Pica pica*). *Oxford Ornithology Series*, 9, 113-128.

Soler, J. J., Soler, M., Møller, A. P., & Martínez, J. G. (1995). Does the great spotted cuckoo choose magpie hosts according to their parenting ability? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 36(3), 201-206.

Soler, J. J., Soler, M., & Møller, A. P. (2000). Host recognition of parasite eggs and the physical appearance of host eggs: the magpie and its brood parasite the great spotted cuckoo. *Etología*, 8, 9-16.

Victoria, J. K. (1972). Clutch characteristics and egg discriminative ability of the African village weaverbird *Ploceus cucullatus*. *Ibis*, 114(3), 367-376.

Villafuerte, R., & Negro, J. J. (1998). Digital imaging for colour measurement in ecological research. *Ecology Letters*, 1, 151-154.

von Schantz, T., Bensch, S., Grahn, M., Hasselquist, D., & Wittzell, H. (1999). Good genes, oxidative stress and condition-dependent sexual signals. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 266(1414), 1-12.

Weimerskirch, H. (1990). The influence of age and experience on breeding performance of the Antarctic Fulmar, *Fulmarus glacialisoides*. *The Journal of Animal Ecology*, 867-875.