

María Cecilia De Mársico,
Romina Scardamaglia y
Juan Carlos Reboreda

Instituto de Ecología, Genética y Evolución (IEGEB),
UBA-Conicet

Aves que parasitan nidos ajenos

Parasitismo de cría

A lo largo de la evolución de muchas especies de animales, tanto vertebrados como invertebrados, han aparecido distintas formas de cuidar las crías. Para mamíferos y aves, el cuidado de la progenie constituye un rasgo preponderante en la definición de su conducta. En las segundas, lo más común es el *cuidado biparental*, por el que ambos progenitores participan en las tareas relacionadas con la crianza. Seguramente a todos nos resulta familiar la imagen de unos padres emplumados esforzándose por construir su nido o proveer alimento a sus pichones. Menos sabido es que algunas especies de aves han perdido por completo ese comportamiento y, en lugar de hacer su propio nido, depositan sus huevos en nidos de aves de otras especies. Las últimas, que llamamos *hospedadoras*, toman a su cargo el cuidado parental.

Esta peculiar forma de reproducción se conoce como *parasitismo de cría*. Se estima que caracteriza a unas cien es-

pecies de aves en todo el mundo, lo que equivale al 1% de las actuales especies de ellas. Pese a ser poco frecuente, el hábito se conoce desde la antigüedad; tanto Aristóteles (384-322 a.C.) como Plinio el Viejo (23-79 a.C.) mencionan al cuco europeo (*Cuculus canorus*), la más emblemática de las aves parásitas. Bien entrado el siglo XIX, a partir de Darwin, el comportamiento de las aves parásitas comenzó a ser analizado desde la perspectiva de la evolución basada en la selección natural. Con este enfoque, el parasitismo de cría es parte de la diversidad de formas reproductivas presentes en la naturaleza, y sus cambios constituyen el resultado de procesos evolutivos. Así, para el éxito reproductivo de los integrantes de ciertas poblaciones, la delegación del cuidado parental resultó más ventajosa que su ejercicio.

Igual que el parasitismo al que estamos más acostumbrados, por ejemplo, el de piojos, pulgas o gusanos intestinales, el parasitismo de cría implica costos para los hospedadores, ya que los padres sustitutos invierten tiempo

¿DE QUÉ SE TRATA?

Una sorprendente forma de reproducción que caracteriza a algunas especies de aves, a la que llegaron como resultado de la evolución por selección natural.



Ejemplares de las cuatro especies parásitas que habitan territorio argentino. De arriba a abajo y de izquierda a derecha, tordo pico corto (*Molothrus rufoaxillaris*), hembra de tordo renegrido (*M. bonariensis*), tordo gigante (*M. oryzivora*) y crespín (*Tapera naevia*).

y energía en el cuidado de las crías parásitas, generalmente a expensas de las propias. De hecho, para algunos hospedadores, el parasitismo implica la pérdida total de su descendencia. Esto les sucede, por ejemplo, a las víctimas del cuco europeo, del indicador de miel africano (*Indicator indicator*) o del crespín (*Tapera naevia*), cuya área de distribución abarca el norte y el centro de la Argentina. Las crías recién nacidas de estas tres especies se dedican tenazmente a eliminar todos los huevos y pichones del hospedador, con el fin de quedar como únicas ocupantes del nido. Los pequeños cucos llevan a cabo lo anterior empujando

a huevos y pichones, uno por uno, hasta arrojarlos del nido, mientras que los indicadores de miel y los crespines lo hacen matando a picotazos a las crías del hospedador. Pero no todos los parásitos son tan virulentos: los tordos americanos (*Molothrus* sp.), los pinzones africanos (*Vidua* sp.) y el críalo africano y del Mediterráneo (*Clamator glandarius*) no atacan a sus compañeros de nido, sino que se crían junto con ellos y compiten por el alimento que traen los padres. En esos casos, el precio pagado por los hospedadores depende de la capacidad de sus crías de sobrellevar tal competencia de los pichones parásitos.

Parasitismo y coevolución

Las pérdidas reproductivas que provoca el parasitismo favorecen la evolución de comportamientos defensivos en los hospedadores, como obstaculizar el acceso de las hembras parásitas al nido, o rechazar los huevos y pichones extraños. A su vez, la aparición de defensas antiparasitarias en los hospedadores puede favorecer la evolución en los parásitos de mecanismos para eludirlas, los que a su vez conducen a la evolución de más eficientes defensas en los hospedadores, y así sucesivamente en una suerte de carrera armamentista coevolutiva de parásitos y hospedadores.

Este tipo de interacciones convierte los sistemas parásito-hospedador en modelos muy útiles para estudiar cómo los procesos coevolutivos producen cambios adaptativos en los participantes. Dichos sistemas proveen algunos ejemplos paradigmáticos de adaptaciones recíprocas, entre ellos la evolución de huevos miméticos en las hembras parásitas en respuesta al rechazo de huevos extraños por el hospedador. Numerosas investigaciones científicas realizadas en los últimos cuarenta años han procurado comprender cómo procesos coevolutivos han moldeado la diversidad de especies parásitas que vemos hoy, con su amplio abanico de adaptaciones morfológicas, fisiológicas y comportamentales. Esas investigaciones han constituido uno de los pilares del estudio ecológico y evolutivo del comportamiento animal. Conocer la ecología de las especies parásitas resulta necesario también para el propósito práctico de manejar y conservar especies hospedadoras amenazadas, cuya situación, complicada por la pérdida o fragmentación del hábitat, puede verse agravada por el parasitismo.

Depender de otra especie para la reproducción no es tan sencillo como se podría suponer. Que las crías parásitas tengan posibilidades de sobrevivir depende de que sus madres lidien con una serie de obstáculos o dificultades antes y durante el momento de poner sus huevos, entre ellos, reconocer a los potenciales hospedadores, localizar sus nidos, monitorear el progreso de estos y aparecer en el momento apropiado para sincronizar el parasitismo con la puesta de huevos del hospedador, y al mismo tiempo eludir las defensas de los dueños del nido. No son pocas las ocasiones en que los intentos reproductivos del parásito culminan en rotundo fracaso.

Muy poco se sabe sobre cómo las hembras de la mayoría de las especies parásitas localizan y parasitan nidos, a pesar de lo críticos que resultan para su reproducción los pasos que den. La ausencia de información se debe en gran medida a lo difícil que resulta seguir los movimientos de hembras individuales, detectar sus visitas a nidos y determinar si están asociadas con el parasitismo.



Ejemplar adulto de músico (*Agelaioides badius*), principal hospedador del tordo pico corto.

Casi todo lo que se conoce hasta el momento se refiere a unas pocas especies, principalmente el cuco europeo, el críalo y algunos tordos.

Las hembras parásitas por lo general observan la actividad de los hospedadores para localizar sus nidos y están adaptadas a poner su huevo en cuestión de pocos segundos, muchas veces sin siquiera sentarse en el nido. Se han advertido algunas diferencias de comportamiento entre las especies parásitas relacionadas con el mantenimiento de territorios exclusivos o solapados, el horario en el que parasitan los nidos y los métodos que usan para evadir o enfrentar las defensas del hospedador.

Investigaciones recientes

El grupo de investigación al que pertenecemos los autores viene realizando estudios detallados del comportamiento en materia de búsqueda de nidos de hospedadores y de los demás pasos de su conducta parasítica de dos especies nativas de la Argentina, el tordo pico corto (*Molothrus rufoaxillaris*) y el tordo renegrido (*M. bonariensis*). La primera es la más antigua y especializada del grupo de los tordos, es decir, la que adquirió hace más tiempo sus características actuales y la que tiene hábitos parasíticos más específicos; la segunda es más reciente y es una especie cuyo parasitismo menos diferenciado se ha constatado en nidos de más de 250 especies a la fecha. El tordo pico corto recurre como hospedador

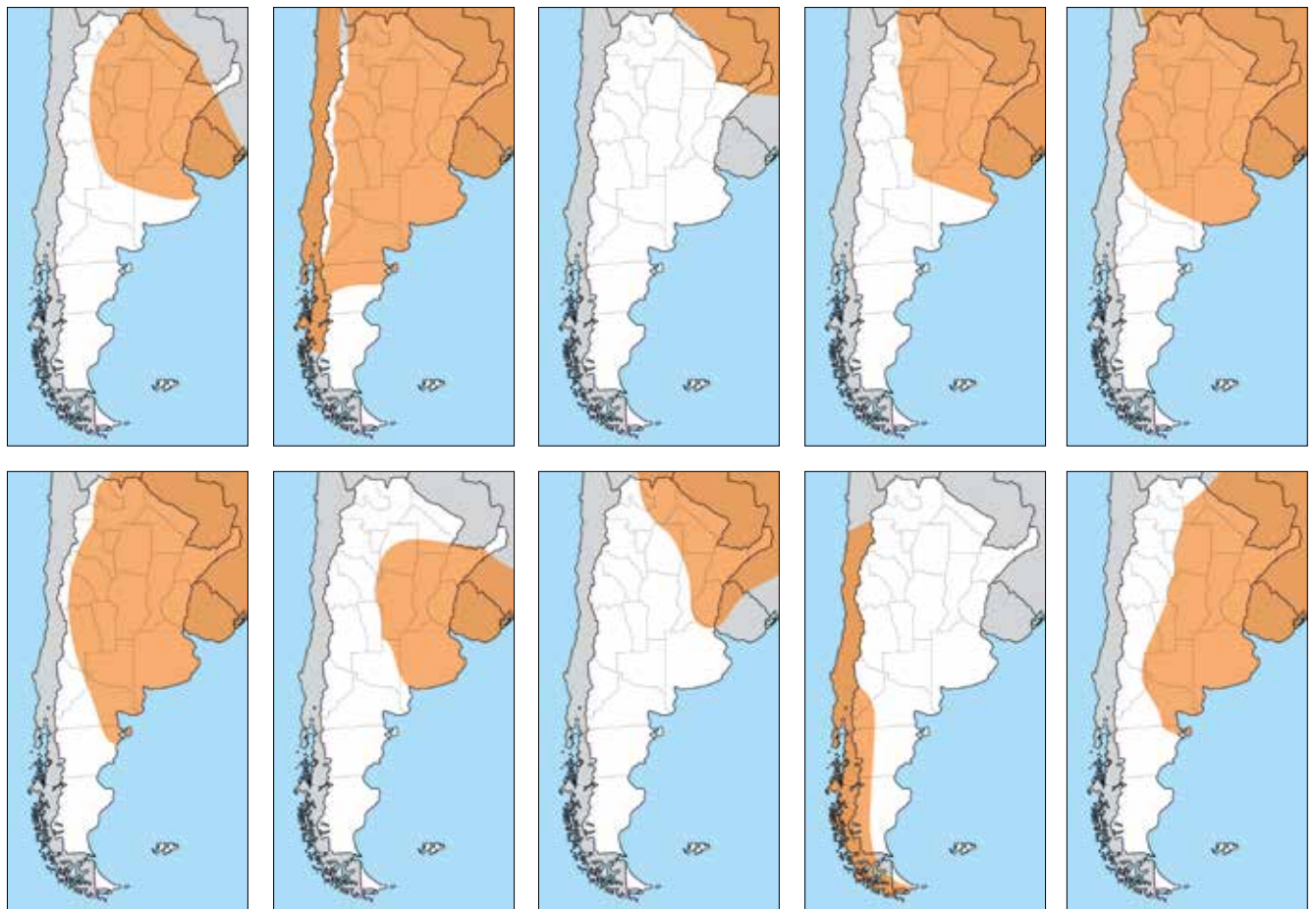
principal al músico (*Agelaioides badius*), aunque en algunas partes de su distribución geográfica parasita secundariamente al charrúa o chopí (*Gnorimopsar chopi*), al dragón o pecho amarillo chico (*Pseudoleistes virescens*) y al tordo patagónico (*Curaeus curaeus*).

La relación tordo pico corto-músico exhibe varias características que sugieren una larga historia coevolutiva. Quizá la más llamativa es que los juveniles de ambas especies son casi indistinguibles en cuanto a coloración del plumaje y vocalizaciones, lo cual parece un caso en que la evolución llevó al mimetismo por parte del parásito en respuesta a la discriminación de juveniles extraños por parte del hospedador. Este nivel tan alto de especialización relacionado con sus interacciones con el músico hace del tordo pico corto un caso particularmente interesante de estudiar, en especial los desafíos que enfrenta y los pasos que da para localizar y parasitar los nidos, así como para sortear las defensas del hospedador.

Un desafío básico que enfrentan todos los parásitos es sincronizar la puesta de sus huevos con los de



Típico nido de músico ocupando uno abandonado de añumbí o leñatero (*Anumbius annumbi*).



Áreas aproximadas de distribución de las aves que habitan el territorio argentino mencionadas en el texto. De izquierda a derecha y de arriba abajo, los mapas corresponden a las siguientes especies: tordo pico corto (17cm), tordo renegrado (19cm), tordo gigante (37cm), crespín (27cm), músico (16cm), hornero común (19cm), dragón o pecho amarillo chico (22cm), charrúa o chopí (24cm), tordo patagónico (27cm) y añumbí o leñatero (19cm). Las cifras entre paréntesis indican el largo aparente aproximado del adulto. Adaptado de AAVV, *Nueva guía de las aves argentinas*, Fundación Acindar, Buenos Aires, 1991.

sus hospedadores, algo obviamente fundamental para que los huevos parásitos sean incubados y puedan eclosionar en tiempo y forma. El tordo pico corto y el músico tienen períodos de incubación similares (respectivamente de 12 y 13 días), por lo cual, si los huevos parásitos son puestos aproximadamente en el mismo momento que los del hospedador, eclosionan un día antes y el pequeño tordo parásito adquiere una importante ventaja inicial en la competencia por el alimento. Sin embargo, un estudio mostró que del total de huevos de tordo pico corto registrados en nidos de músico solo la mitad fue puesta de manera sincrónica, y en la mayoría de los casos en que el parasitismo no fue sincrónico los huevos parásitos fueron depositados antes del inicio de la puesta del hospedador.

En estos últimos casos, los músicos casi siempre removieron del nido a los huevos parásitos asincrónicos, por lo cual sus perspectivas de éxito fueron prácticamente nulas. Tales ausencias de sincronización constituyen una pérdida reproductiva importante para las hembras parásitas: se estima que tres de cada diez huevos de tordos pico corto puestos en nidos de músicos fracasan por haberlo sido de manera anticipada. En una temporada reproductiva, para una población esto significa cientos de episodios de parasitismo fallidos. Si la sincronización es crucial, ¿cómo se explica entonces semejante desperdicio de huevos en un parásito tan especializado? La clave está en el comportamiento del músico, que es capaz de engañar a las hembras parásitas sobre el momento en que pone sus huevos.

En las aves, por lo general, la puesta de huevos ocurre de manera predecible poco después de que el nido esté listo. En el músico, por el contrario, el período que va desde que el nido está listo hasta que se inicia la puesta puede variar entre un par de días y dos o tres semanas. Durante ese tiempo no se producen cambios en la apariencia del nido ni en el comportamiento de los músicos que permitan a las hembras del parásito deter-

minar cuándo las del hospedador empezarán la puesta. De ahí los frecuentes errores de sincronización. El comportamiento impredecible de los músicos no elimina el parasitismo, pero funciona como una efectiva defensa antiparasitaria por reducir la cantidad de huevos parásitos a incubar y, por lo tanto, los costos del parasitismo para el hospedador.

La puesta impredecible del músico se complementa con otra defensa que opera inmediatamente después de que la primera se complete. Cuando el número de huevos parásitos iguala o supera a los propios, el músico remueve todos los que haya en el nido y, al cabo de un tiempo, realiza una nueva puesta en reemplazo de la eliminada.



Nidada parasitada compuesta por huevos de músico (base gris verdosa con manchas pardas) y huevos de tordo pico corto (base crema o rosada y manchas marrón rojizas).

Etapa	Defensas del hospedador	Contra defensas del parásito
Antes y durante la puesta de los huevos	<ul style="list-style-type: none"> • Agredir a las hembras parásitas • Iniciar la puesta en forma impredecible • Dar mayor atención al nido • Rechazar huevos parásitos asincrónicos 	<ul style="list-style-type: none"> • Comportarse de modo elusivo al visitar los nidos • Visitar frecuentemente los nidos
Durante la incubación de los huevos	<ul style="list-style-type: none"> • Rechazar puestas completas 	<ul style="list-style-type: none"> • Volver a visitar nidos ya parasitados
Durante la cría de pichones y juveniles	<ul style="list-style-type: none"> • Rechazar pichones o juveniles distintos de los propios 	<ul style="list-style-type: none"> • Producir crías que se mimeticen visual y vocalmente con las del hospedador

Defensas del músico en su situación de hospedador ante el parasitismo de cría que tiene al tordo pico corto como parásito.

Ello ocurre con frecuencia, porque los territorios de las hembras del tordo pico corto se superponen durante la temporada reproductiva, por lo cual casi todos los nidos de músico sufren parasitismo por dos o más hembras parásitas. Las puestas de reemplazo tienen la misma probabilidad de ser parasitadas que las originales, pero el número de huevos parásitos que reciben se reduce, en promedio, el 75%. Por lo tanto, eliminar las puestas superparasitadas es una forma eficiente de mejorar el éxito reproductivo, y evita malgastar energía en criar pichones parásitos a expensas de los propios. Aquí surge la pregunta de por qué el músico rechaza la nidada completa en lugar de simplemente sacar los huevos extraños y seguir con el intento reproductivo. La respuesta podría estar influida por el hecho de que los músicos no nidifican en estructuras de propia construcción sino, principalmente, en nidos abandonados construidos por leñateros (*Anumbius annumbi*) y horneros comunes (*Furnarius rufus*), que son cerrados y tienen en su interior escasa luz natural, lo cual les impediría distinguir entre los huevos propios y los del parásito.

Las defensas del músico plantean serios desafíos para el tordo pico corto a la hora de parasitar los nidos. ¿Cómo lidiar con un hospedador impredecible? ¿Cómo

contrarrestar las pérdidas de huevos producto del rechazo de las puestas superparasitadas? Una de nuestras recientes investigaciones aporta algunas claves para responder estas preguntas. En ella, para registrar las visitas que realizan las hembras de dicho tordo a los nidos antes y durante la puesta del músico, pusimos a cada hembra un pequeño radiotransmisor, cuya señal resultaba registrada en forma automática todas las veces que se encontraba a menos de cierta distancia de un nido de músico. Complementamos además los registros con filmaciones. Así nos fue posible detectar las visitas realizadas por cada hembra de tordo pico corto a cada nido de músico, establecer la identidad de la visitante y saber si puso un huevo.


Los resultados revelaron que las hembras parásitas realizan visitas de prospección en las que monitorean el estado de los nidos a los que podrían regresar a depositar su huevo cuando comenzase la puesta del músico. En el mismo estudio comparamos el comportamiento de las hembras de tordo pico corto con el de hembras de tordo renegrido, cuyos hospedadores son mucho más predecibles que el músico. Observamos que las primeras visitaron los nidos más asiduamente y fueron las únicas en volver a un nido luego de haberlo parasitado.



Juvenil de tordo pico corto (derecha) junto a juveniles de músico. Las crías del parásito se mimetizan con las del hospedador hasta que estas comienzan a adquirir su plumaje negro definitivo. Este mimetismo es la principal evidencia de la coevolución de ambas especies.

Este patrón sugiere que las hembras de tordo pico corto no solo realizan un seguimiento más minucioso de los nidos posibles de parasitar: también supervisan los ya parasitados, en los que un eventual rechazo de la nidada entera por parte del músico podría abrir nuevas oportunidades de parasitismo. En conjunto, estos datos apoyan la idea de que el comportamiento de exploración de nidos en el tordo pico corto está moldeado por las defensas de su principal hospedador. Algo que resta por ver a futuro es si, además de realizar visitas de prospección, las hembras de tordo se espían entre ellas, lo que permitiría a cada una localizar más nidos.

A modo de conclusión

El estudio de los parásitos de cría y sus hospedadores muestra una compleja trama de interacciones que resulta ideal para explorar cuestiones centrales de la biología evolutiva, como el modo en que la coevolución puede generar adaptaciones recíprocas. Conocer las especies en cuestión y entender cómo sus características reflejan esas interacciones es importante para desmitificar creencias populares que atribuyen cualidades humanas a conductas de los animales, como creer que se trata de aves perezosas o que exhiben aberraciones del instinto maternal. Para quien las investiga, esas conductas constituyen una de las formas reproductivas más fascinantes y complejas del reino animal. 



Hembra adulta de tordo pico corto en cuyo dorso los autores colocan un radiotransmisor mediante un arnés. La operación es inocua para el pájaro y permite registrar sus movimientos, en especial sus visitas a nidos de músico.

LECTURAS SUGERIDAS

DAVIES NB, 2000, *Cuckoos, Cowbirds and Other Cheats*, T & AD Poyser, Londres.
DE MÁRSICO MC et al., 2019, 'Coevolutionary arms race between a specialist brood parasite, the screaming cowbird, and its host, the baywing', *Journal of Ornithology*, 160, 4: 1221-1233. DOI 10.1007/s10336-019-01697-0.

SCARDAMAGLIA R et al., 2017, 'Planning host exploitation through prospecting visits by parasitic cowbirds', *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 71: 23. DOI 19.1007/s00265-016-2250-8.



María Cecilia De Mársico

Doctora en ciencias biológicas, UBA.
 Investigadora adjunta del Conicet en el IEGEBA, UBA-Conicet.
 Jefa de trabajos prácticos, FCEN, UBA.
de_marsico@ege.fcen.uba.ar



Romina Scardamaglia

Doctora en ciencias biológicas, UBA.
 Investigadora asistente del Conicet en el IEGEBA, UBA-Conicet.
 Docente auxiliar, FCEN, UBA.
rscardamaglia@ege.fcen.uba.ar



Juan Carlos Reboreda

Doctor en ciencias biológicas, UBA.
 Investigador superior del Conicet en el IEGEBA, UBA-Conicet.
 Profesor titular, FCEN, UBA.
reboreda@ege.fcen.uba.ar