



CENTRO
MONTES Y ASERRADERO
DE VALSAÍN



ESTUDIO A LARGO PLAZO DE LAS POBLACIONES DE AVES INSECTÍVORAS FORESTALES EN LOS MONTES DE VALSAÍN

Santiago MERINO RODRÍGUEZ

Investigador Científico-CSIC

Departamento de Ecología Evolutiva

Museo Nacional de Ciencias Naturales-CSIC

Desde 1991 se ha venido estudiando la biología reproductiva de aves insectívoras forestales mediante la colocación de cajas-nido en un robledal cercano a la localidad de Valsain. Durante todos estos años se ha avanzado muchísimo en el conocimiento de las variables que influyen sobre el éxito reproductor de varias especies de aves y en este caso nos vamos a centrar en los resultados que hemos obtenido en los últimos nueve años sobre los factores que generan estrés fisiológico en las aves y como estas responden a dicho estrés. Nos referiremos especialmente al parasitismo como factor selectivo primordial y veremos mecanismos de adaptación de las aves hospedadoras a sus parásitos y viceversa.

El ave sobre la que hemos centrado nuestros estudios en estos aspectos es el Herrerillo común (*Cyanistes caeruleus*; Figura 1). Esta es una ave sedentaria de poco más de 10 gramos de peso, de dieta fundamentalmente insectívora, que se reproduce en cavidades y que acepta con facilidad las cajas-nido artificiales que le suministramos. Los niales se colocan a una altura de entre tres y cinco metros con ayuda de una pértiga y son revisadas al principio de cada estación en busca de pistas sobre el inicio de la anidación. El nido de estas aves está compuesto fundamentalmente de musgo, que luego rellenan con pelo y plumas colocados en el cuenco donde situaran su puesta que comprende entre 6 y 12 huevos blancos moteados de pardo-rojizo. La construcción del nido comienza a finales de abril y tras la puesta, los huevos se incuban durante unos 13 días antes de la eclosión. Los polluelos nacen prácticamente desnudos, apenas cubiertos de algún escaso plumón y con los ojos cerrados. Esto obliga a la madre a permanecer empollando durante los primeros días de desarrollo de los polluelos para evitar que mueran de frío ya que son incapaces aún de mantener una temperatura estable. El desarrollo de los polluelos sin embargo se produce a gran velocidad y en unos 15-18 días han superado el peso de sus padres y se encuentran perfectamente emplumados y listos para volar. A primeros de junio es fácil ver a los padres llamando a sus polluelos y dándoles todavía de comer entre las ramas de los robles de Valsaín.

Sin embargo, hay muchos factores que pueden impedir que la reproducción sea un éxito. La presencia de depredadores es una de las más evidentes. Los gavilanes y arrendajos son probablemente los mayores peligros para los jóvenes volantones e incluso para los herrerillos adultos. Mientras se encuentran en el nido también pueden ser víctimas del ataque de serpientes, mamíferos, como la jineta o la garduña, y aves como el pico picapinos. Gran parte de estos ataques se pueden evitar gracias a un proceso de “blindaje” de las cajas-nido que consiste fundamentalmente en forrarlas con malla metálica para evitar el ataque de los pájaros carpinteros y a la colocación de un tubo de entrada para que los mamíferos depredadores no alcancen con sus patas el fondo del nidal. Sin embargo, los problemas no acaban con los depredadores y ahí es donde entran en juego nuestros otros protagonistas los parásitos. Las aves que crían en cajas nido son hospedadores de gran cantidad de parásitos y la población de herrerillos de Valsaín es, en este sentido, especialmente espectacular. Entre el material del nido podemos encontrar larvas hematófagas de moscas del género *Protocalliphora*, pulgas y miles de ácaros. Pero además el nido es visitado por cientos de mosquitos de varias especies que transmiten a su vez minúsculos parásitos de varios géneros: *Plasmodium*, *Haemoproteus*, *Leucocytozoon*, *Lankesterella*, microfilarias y *Trypanosoma*. Afortunadamente estos parásitos son específicos de aves y no son capaces de sobrevivir en mamíferos de ningún tipo, incluido el hombre. Sin embargo, su presencia en el herrerillo nos permite estudiar varios aspectos de la relación entre parásitos y aves que pueden llegar a ser relevantes para el ser humano, tanto desde un punto de vista de la conservación de especies amenazadas como desde un punto de vista veterinario e incluso como modelo de estudio para algunas enfermedades de los seres humanos. Por otro lado, hemos de mencionar que el hecho de que estas relaciones entre parásitos y hospedadores se encuentren intactas en los montes de Valsaín son un reflejo de hasta que punto

estos bosques son todavía un fiel reflejo de una situación natural, puesto que la alteración de los ecosistemas suele implicar en sus fases iniciales la destrucción de muchas de estas relaciones entre organismos.

Otros problemas surgen para el herrerillo a la hora de encontrar suficiente alimento para sacar adelante a la prole ya que estos pájaros tienen unas altas tasas de crecimiento que solo pueden mantenerse con un aporte de nutrientes elevado. Los adultos que atienden al nido se pasan gran parte del día buscando alimento con el que aplacar el hambre de sus polluelos y por eso son los mejores controladores de plagas. Pero este esfuerzo también tiene costes para estas aves como mostraremos más adelante.

Otra cuestión relacionada es si las aves muestran de alguna manera a sus parejas su capacidad o predisposición a invertir en la reproducción. Esto es, algunos individuos por su experiencia, estado nutricional, etc, pueden estar en mejores condiciones para invertir en sus polluelos y esto puede verse reflejado en algún rasgo, de forma que las parejas puedan formarse en función de dicho rasgo o cambiar su inversión, su esfuerzo dedicado a la nidada, en función de la calidad esperable de la misma. En este sentido se ha propuesto recientemente que el color de la cáscara del huevo puede ser una señal de la calidad de la puesta e inducir a los machos a invertir más en la misma. Estudiamos esta posibilidad comparando el colorido de la puesta y las características de la pareja que atendía el nido en el herrerillo común.

Finalmente profundizaremos en un aspecto más relacionado con los parásitos pero esta vez desde su punto de vista más que desde el de las aves. Al igual que los herrerillos los parásitos sanguíneos que los infectan se las tienen que arreglar para llegar al mosquito que los transmite y reproducirse en él. Cuando la densidad de parásitos se reduce en la sangre de las aves las dificultades para el parásito aumentan pero pueden intentar mejorar sus posibilidades de fecundación en el mosquito alterando la proporción de sexos producida por el parásito en el ave.

Estos son solo algunos de los estudios que hemos desarrollado en los Montes de Valsain en los últimos años y a continuación los explicaremos con mayor profundidad.

1. Efecto de los parásitos sobre sus hospedadores.

Una de las primeras preguntas que nos hicimos en cuanto descubrimos la gran variedad de parásitos que conviven con los herrerillos fue cual era el impacto real de estas enfermedades. Los herrerillos suelen sacar adelante a sus polluelos y se reproducen varios años en la zona de estudio así que quizá estos parásitos no eran realmente dañinos. Estudiar este tipo de aspectos en la naturaleza es realmente complejo porque los hospedadores más afectados por los parásitos pueden resultar eliminados antes de poder ser capturados, de forma que los que se capturan, los herrerillos que llegan a reproducirse, son aquellos que mantienen la infección bajo control evitando efectos muy dañinos. Aún así los parásitos pueden mostrar efectos menos graves pero con importantes consecuencias para el valor adaptativo del individuo

aparentemente sano. Para estudiar el efecto de los parásitos sanguíneos sobre la biología reproductiva del herrerillo realizamos un experimento para reducir la abundancia de algunos de estos parásitos en las aves adultas y ver como afectaba a su éxito reproductor. Para ello capturamos a las hembras de herrerillo cuando atendían a sus polluelos en el nido tres días tras la eclosión. En ese momento les tomamos una muestra de sangre de la vena braquial y les inyectamos subcutáneamente 0.1 ml de una solución de primaquina, un medicamento contra la malaria. Cada ave fue pesada y medida y liberada rápidamente para que siguiera atendiendo a sus polluelos. Otro grupo de hembras fue tratado igual pero se les inyectó 0.1 ml de suero salino en vez del medicamento. Este grupo de hembras, llamado grupo control, nos permitía comparar los efectos de la medicación con un grupo no medicado. Diez días después volvimos al nido y capturamos de nuevo a la hembra para tomar una segunda muestra de sangre que nos permitiera evaluar el éxito de la medicación por comparación con la primera muestra. Tras la segunda captura de las hembras anillamos y medimos todos los polluelos.

Nuestros resultados mostraron que el experimento tuvo éxito en reducir la presencia de dos de los parásitos sanguíneos más comunes en los herrerillos, *Haemoproteus* (Figura 2) y *Leucocytozoon*. En ambos casos la reducción de parásitos fue mayor en las aves medicadas que en las aves controles. Los efectos de la medicación sobre el éxito reproductor también fueron notorios. Así las hembras medicadas sacaron adelante más volantones respecto a su puesta que las hembras control. Además la densidad de parásitos *Haemoproteus* estaba relacionada con el peso de las hembras control de forma que a mayor densidad de parásitos menor peso mientras que no había relación entre ambas variables en las hembras medicadas. Esto indica que al menos las hembras con infecciones más severas sufrían un coste debido a la infección. Por lo tanto, nuestros resultados demostraron experimentalmente que las enfermedades crónicas producidas por estos parásitos sanguíneos muestran claramente un coste incluso en los individuos con energías suficientes como para ser capaces de reproducirse con éxito.

2. El esfuerzo parental y el estrés

En un segundo estudio nos decidimos a explorar los costes parentales a los que tiene que enfrentarse el herrerillo cada temporada. La reproducción supone un gran esfuerzo para las aves parentales ya que demanda una gran cantidad de energía sacar adelante a sus polluelos. Este esfuerzo puede implicar importantes costes para los parentales que pueden verse reflejados a nivel fisiológico. La existencia de estos costes determina la producción de polluelos, imponiendo un nivel máximo de inversión reproductiva. En otras palabras, existe un límite para el número de huevos y polluelos que las aves son capaces de criar con éxito cada estación. El esfuerzo reproductor puede verse reflejado a nivel fisiológico en los niveles de varias proteínas que pueden reflejar el estrés. En este estudio buscaremos el efecto potencial de un aumento experimental del esfuerzo reproductor sobre los niveles de dos grupos distintos de proteínas sanguíneas: las proteínas de estrés y las inmunoglobulinas. Estas proteínas pueden medirse a partir de pequeñas cantidades de sangre obtenida

fácilmente de aves vivas, lo cual permite estudiar su variación durante la reproducción en poblaciones silvestres sin generar ningún perjuicio a las mismas.

Las llamadas proteínas de estrés están presentes en todos los organismos estudiados hasta el momento. Estas proteínas funcionan a varios niveles dentro de las células para mantener la homeostasis, es decir, evitar que la célula deje de funcionar debido a la pérdida de equilibrio en la producción y funcionamiento de proteínas por el efecto de algún agente estresante. Estas proteínas son, por tanto, una respuesta primaria frente a la presencia de cualquier factor que afecte negativamente a la célula. Se encuentran en el interior de las células y podemos medirlas a partir de una pequeña cantidad de sangre en la fracción celular de la misma. El hecho de que las aves tengan los glóbulos rojos nucleados y por tanto sean células metabólicamente más activas que las células de mamífero nos permite medir el efecto de las proteínas de estrés en estas células.

El segundo grupo de proteínas que estudiamos son las inmunoglobulinas. Estas son proteínas implicadas en la respuesta frente a patógenos y son producidas por células del sistema inmunitario. Su producción puede verse reprimida durante periodos de aumento de ciertas hormonas como, por ejemplo, durante la época reproductiva de las aves. Estas proteínas son excretadas al exterior para que se unan a moléculas específicas de patógenos y los “marquen” de forma que el sistema inmune pueda actuar sobre ellos. Medimos la cantidad total de inmunoglobulina G en el suero sanguíneo obtenido mediante centrifugación de la pequeña muestra de sangre que tomamos de cada ave.

En este caso nuestro diseño experimental consistió en la captura de las hembras adultas y toma de la muestra sanguínea el día 3 de edad de los polluelos e inmediatamente después modificamos el tamaño de nidada. En unos nidos retiramos dos polluelos (grupo de nidos reducido) y los trasladamos a otros nidos (grupo de nidos aumentado). En un tercer grupo de nidos se sacaron dos polluelos y se volvieron introducir en el nido (grupo de nidos control). De esta forma modificamos el esfuerzo reproductor que la pareja había planificado y conseguimos que unas parejas deban aumentar su esfuerzo y otra disminuirlo por lo que podemos estudiar los costes reproductivos en las aves. Sin la manipulación experimental cada pareja podría ajustar su puesta al nivel de esfuerzo capaz de desarrollar y, por lo tanto, sería difícil saber cuáles son los costes reales de dicho esfuerzo, salvo que las condiciones ambientales fueran mas adversas de lo previsto por cada individuo y tuvieran que incrementar su inversión en la nidada. Ni que decir tiene que los intercambios de polluelos y la asignación a cada grupo experimental se realizaron entre nidos con un número inicial similar de polluelos y que se intercambiaron polluelos de la misma edad. El día 13 de edad de los polluelos se recapturaron las hembras adultas y se extrajo una segunda muestra de sangre. Al mismo tiempo los polluelos se contaron y se midió su peso en gramos.

Nuestro experimento tuvo éxito en cuanto a la modificación del tamaño de nidada puesto que en la segunda captura los nidos del grupo aumentado tuvieron aproximadamente dos polluelos más que los del grupo control y estos dos más que los del grupo reducido (Figura 3). Comprobamos también que el aumento experimental del tamaño de nidada afecta a variables fisiológicas y comportamentales en el herrerillo común puesto que las hembras de herrerillo reducen sus niveles de proteínas de estrés (HSP60) cuando se reduce experimentalmente su esfuerzo reproductor, es decir, las hembras del grupo reducido también redujeron sus niveles de estrés. Además, las hembras a las que se les aumenta el esfuerzo reproductor, las del grupo aumentado, vieron reducidos sus niveles de respuesta inmune (inmunoglobulinas) con respecto a las de otros grupos. Por otro lado, la magnitud del cambio (nivel final menos inicial) de cada tipo de proteína estuvo directamente relacionado con la magnitud del cambio en la otra, indicando que ambos tipos de respuesta están relacionados de forma que ambas no se pueden aumentar simultáneamente. Nuestras aves en el grupo aumentado redujeron sus niveles de inmunoglobulinas y eso probablemente les permitió no reducir sus niveles de proteínas de estrés y en el grupo reducido la reducción de los niveles de estas últimas les permitió mantener niveles adecuados de inmunoglobulinas. Si a todos estos datos unimos el hecho de que el peso de los polluelos no se vio afectado negativamente por el aumento experimental del tamaño de nidada podemos concluir que los padres pagaron el coste de criar dos polluelos extra.

En conclusión, el mantenimiento y producción de varias proteínas puede ser costoso para el individuo. El esfuerzo reproductivo se refleja en importantes variables fisiológicas que pueden comprometer la supervivencia y/o la reproducción futura en el herrerillo común y el esfuerzo reproductivo puede estar limitado por la inmunosupresión inducida por estrés en estas aves.

3. ¿Es el color de la cáscara del huevo una señal honesta de estrés y condición?

Varias hipótesis se han propuesto para explicar la variación en el color de la cáscara de los huevos de las aves. Entre ellas podemos mencionar la del “reconocimiento del huevo” que dice que el color permitiría discriminar a las aves cuales son sus huevos y evitar el parasitismo de cría, la del “mimetismo” que indica que el color de la cáscara permite al huevo confundirse con el terreno y evitar ser descubierto por depredadores, la de la “heredabilidad” que indica que el patrón de coloración es simplemente un rasgo heredado, la de la “condición de la hembra” que indica que la coloración de la cáscara es un reflejo del estado de la hembra que pone el huevo y la de “la señalización sexual” que estaría enlazada con la última y que propone que mediante la coloración de la cáscara la hembra está señalizando su estado y/o la calidad de la puesta al macho de manera que le indicaría la inversión realizada e induciría a la inversión paternal en la prole. Esta última hipótesis ha recibido mucho apoyo empírico en experimentos realizados con el papamoscas cerrojillo (*Ficedula hypoleuca*) en los montes de Valsain pero aquí vamos a presentar también algunos datos en este sentido para el herrerillo común.

Los huevos del herrerillo común están compuestos de una matriz cálcica de color blanco y manchas rojizas distribuidas de distinta forma por la cáscara (Figura 4). Estas manchas están formadas por protoporfirinas, moléculas implicadas en el anabolismo de la hemoglobina que, además, inducen estrés oxidativo en las células del ave. Esto nos permite postular que una acumulación de protoporfirinas en el ave aumentara el estrés oxidativo y ambas cosas afectarían negativamente a la condición del ave. Además, el estrés oxidativo puede desencadenar respuestas mediadas por proteínas de estrés que pueden afectar negativamente a la capacidad de respuesta inmune como mostramos en el trabajo anterior. Por tanto, ante la acumulación de protoporfirinas, la hembra puede liberarse de ellas colocándolas en la cáscara del huevo. Esto le permite por una parte señalar el estrés al que esta sometida pero también podría reducir la cantidad de calcio empleada en el huevo puesto que estas moléculas son más abundantes en áreas de menor espesor de la cáscara. Nuestra predicción por tanto es que las hembras que pongan puestas con más manchas sufrirán un mayor estrés (mayor nivel de proteínas de estrés: HSPs), presentarán un menor índice de condición (peso/tarso) y un menor nivel de defensa inmune (inmunoglobulinas).

Para comprobar nuestra predicción fotografiamos las puestas de herrerillo una vez completas y el color de cada huevo se midió con un colorímetro portátil. Los adultos se capturaron cuando los polluelos tenían tres días de edad y se obtuvieron medidas corporales y una gota de sangre. Las medidas del colorímetro se agruparon en dos componentes principales que reflejaban variación especialmente con respecto al rojo. Además, a partir de las fotografías se calculó el porcentaje de manchas de cada huevo como el área ocupada por las manchas dividido por el área total del huevo $\times 100$. Los datos obtenidos del colorímetro coincidieron con esta medida del porcentaje de manchas ya que como era de esperar las puestas más manchadas eran más rojizas. Encontramos también que las hembras con puestas más rojizas tuvieron mayores niveles de estrés medidos como niveles de la proteína de estrés HSP70. Por otra parte, las hembras con puestas más rojizas (o con más manchas) tuvieron peor condición corporal medida como la relación entre la longitud del tarso y el peso del individuo. También encontramos que los machos apareados con hembras que pusieron puestas más rojizas tuvieron mayores niveles de estrés y menores niveles de inmunoglobulinas y que los machos y las hembras de la misma pareja tuvieron niveles similares de proteínas de estrés. Todos estos datos nos indican que el color y el manchado de la cáscara del huevo en el herrerillo común son indicadores de salud y condición de las aves. Este hecho tiene una clara utilidad en conservación de especies puesto que solo midiendo las características de las puestas en un área de estudio podríamos obtener una indicación de el estado de la población.

4. Estrategias Parasitarias: reproducción óptima en parásitos de la malaria

Para terminar vamos a volver por un momento a los parásitos sanguíneos que infectan nuestra población de herrerillos en los montes de

Valsain. En concreto nos vamos a centrar en el parásito mas abundante de todos ellos que es *Haemoproetus majoris* un parásito causante de malaria aviar. Este parásito se transmite de un pájaro a otro mediante la picadura de un pequeño mosquito del género *Culicoides*. El parásito se reproduce en varios órganos del ave y finalmente genera unos estadios pre-sexuales (Figura 2) que infectan los glóbulos rojos de las aves y que serán ingeridos por el mosquito mediante su picadura. Normalmente cada parásito que va a ser macho infecta un glóbulo rojo y cada parásito que va a ser hembra infecta otro glóbulo rojo. Esto implica que para que el ciclo vital del parásito se complete en el interior del mosquito, este debe al menos ingerir un parásito macho y uno hembra. Si solo se alimenta con sangre que contenga parásitos hembra o macho no se producirá la infección del mosquito. Sin embargo, si hay una gran cantidad de parásitos en sangre y las posibilidades de que el mosquito se alimente con muchos de ellos es elevada, la proporción de sexos mas apropiada para el parásito sería una sesgada hacia hembras puesto que cada parásito macho genera de 6 a 8 microgametos y cada uno de ellos puede fertilizar un microgameto, es decir un parásito hembra. Invertir en la producción de más machos es un desperdicio puesto que no podrán fecundar más hembras y solo llevará a competencia entre machos por la fecundación. Sería más eficaz invertir en una proporción de hembras de seis a ocho veces mayor que de machos. Esto es lo que se puede esperar según la hipótesis de la “competición local por la pareja” enunciada por William Hamilton en 1967 para explicar la proporción de sexos en algunos himenópteros parasitoides y que ocurriría cuando unas pocas hembras ponen huevos y los descendientes resultantes se aparean entre si y posteriormente sólo las hembras se dispersan para buscar otro lugar donde poner huevos. Esta hipótesis podría aplicarse a las infecciones por parásitos de la malaria ya que suelen ser producidas por sólo unas pocas líneas parasitarias y los gametos producidos por estas líneas se aparean entre sí en el insecto vector. Sin embargo, cuando la densidad de parásitos disminuye en sangre podemos esperar una mayor inversión en machos y que el sesgo desaparezca puesto que el riesgo de que no lleguen machos al interior del mosquito y por tanto no haya fecundación aumenta. ¿Son estos parásitos capaces de variar de esta forma su proporción de sexos en función de la densidad de la infección?

Para comprobar esta posibilidad estudiamos la variación en la proporción de sexos de estos parásitos en extensiones sanguíneas (frotis) de la sangre de nuestras aves. La proporción de sexos se cuantificó como la proporción de microgametocitos (machos) por 100 parásitos. Comprobamos que en el caso de *Haemoproteus* las proporciones de sexos no aparecen muy desviadas hacia hembras. Incluso en ocasiones aparecen ligeramente sesgadas hacia machos.

Esto puede deberse a varias posibilidades:

- Las infecciones por *Haemoproteus* están formadas por muchas líneas parasitarias. En este caso se establecería competencia entre los machos de distintas líneas por fecundar hembras por lo que se reduciría el sesgo en la población.

- Como ya hemos mencionado existe la posibilidad de que no todas las hembras sean fertilizadas debido a la baja densidad de gametocitos u otros factores que afecten a la producción de microgametos por los machos.

Podemos descartar la primera posibilidad puesto que mediante la amplificación de un fragmento de ADN del parásito correspondiente al gen del citocromo b y su secuenciación posterior hemos encontrado una sola línea de *Haemoproteus* en nuestra población de estudio. Sin embargo, la segunda posibilidad podría ocurrir puesto que se produce una reducción de la densidad de *Haemoproteus* a lo largo de la estación reproductora del hospedador y los vectores de la enfermedad son muy pequeños.

Para comprobar si esta posibilidad era cierta realizamos un experimento que consistió en la toma de una muestra de sangre inicial de las aves (hembras) cuando sus polluelos tenían 3 días de edad y la inyección con una dosis sub-curativa del medicamento contra la malaria primaquina (0.1mg/0.1ml; grupo medicado) o la misma cantidad de suero salino (grupo control). Diez días más tarde se tomó una muestra de sangre final. En ambas muestras se realizaron conteos de densidad de parásitos (nº por 2000 eritrocitos) y se cuantificó la proporción de sexos. De ser cierta la hipótesis de que los parásitos varían su proporción de sexos en función de la densidad esperaríamos que al mostrar los individuos medicados con primaquina una mayor reducción en la densidad de *Haemoproteus* que los controles, esta mayor reducción fuera acompañado de un cambio en la proporción de sexos hacia una menor proporción de hembras. Es decir, cuando menos densidad de parásitos más machos se producen para asegurar la fertilización. El exceso de hembras puede no ser adaptativo en esta situación y aunque se desperdicien energías en producir machos al menos se garantiza la fecundación.

Nuestros resultados mostraron efectivamente que la medicación produjo una mayor reducción en la intensidad de infección por parásitos *Haemoproteus* con respecto a los controles y que efectivamente esta mayor reducción fue acompañada por un mayor cambio en la proporción de sexos. A mayor reducción de densidad de parásitos más machos se produjeron. Por lo tanto, los parásitos causantes de malaria son capaces de responder a estímulos que causan la disminución en densidad cambiando su proporción de sexos de forma adaptativa para maximizar sus posibilidades de fertilización exitosa en el insecto vector.

Los estudios que hemos llevado a cabo en los últimos años en las aves de los bosques de Valsaín nos han permitido conocer con gran detalle cuales son los desafíos a los que se enfrentan estas aves para sobrevivir. Conocemos mejor cuales son sus amenazas, como encuentran un equilibrio para superarlas y como pueden señalar su salud a sus parejas para obtener una reproducción optima. Pero también hemos aprendido como algunos de los seres que dependen de ellas para vivir se las arreglan para transmitirse eficazmente de un ave a otra aún en condiciones de baja densidad. Todavía nos queda mucho por aprender de la vida de las aves en los Montes de Valsaín.

Agradecimientos

Javier Donés (Director de Montes de Valsain) Nos permitió trabajar en el área de estudio. La Junta de Castilla y León autorizó el anillamiento y manejo de las aves. Los siguientes co-autores participaron en los trabajos aquí presentados: Juan Moreno, Juan José Sanz, Elena Arriero, Gustavo Tomás, Cristina Folgueira, Javier Martínez, Judith Morales, Josué Martínez de la Puente, José Luís Osorno, Elisa Lobato, Sonia García-Fraile. Algunas fotografías de herrerillos para la presentación han sido cedidas por Ángel M. Sánchez. Rafa, Sara y Juan ayudaron con el trabajo de campo. Nuestro trabajo ha sido financiado por los proyectos: PB97-1233, BOS2000-1125, BOS2003-05724, BOS2001-0587 y CGL2004-00787/BOS del Ministerio de Educación y Cultura. Este trabajo es una contribución a la investigación desarrollada por la Estación Biológica de El Ventorrillo-CSIC. Nuestro agradecimiento a Javier Dones y Marisol Redondo por invitarnos a participar en las Jornadas.

Referencias

Los resultados presentados aquí corresponden a los siguientes trabajos publicados en revistas científicas:

- Merino, S., Moreno, J., Sanz, J.J. y Arriero, E. 2000. Are avian blood parasites pathogenic in the wild? A medication experiment in blue tits. *Proceedings of the Royal Society of London B* 267: 2507-2510.
- Merino, S., Moreno, J., Tomás, G., Martínez, J., Morales, J., Martínez-de la Puente, J., y Osorno, J. L. 2006. Effects of parental effort on blood stress protein HSP60 and immunoglobulins in female blue tits: a brood size manipulation experiment. *Journal of Animal Ecology*, 75: 1147-1153.
- Martínez-de la Puente, J., Merino, S., Moreno, J., Tomás, G., Morales, J., Lobato, E., García-Fraile, S. y Martínez, J. 2007. Are eggshell spottiness and colour indicators of health and condition in blue tits? *Journal of Avian Biology* 38: 377-384.
- Merino, S., Tomás, G., Moreno, J., Sanz, J. J., Arriero, E. y Folgueira, C. 2004. Changes in *Haemoproteus* sex ratios: fertility insurance or differential sex life-span? *Proceedings of the Royal Society of London B* 271: 1605-1609.



Figura 1. Adulto de herrerillo común (*Cyanistes caeruleus*)

Figura 2. Parásitos causantes de malaria aviar del género *Haemoproteus* en el interior de los glóbulos rojos de la sangre del herrerillo. El parásito de la parte superior es un macho y el de la parte inferior una hembra.

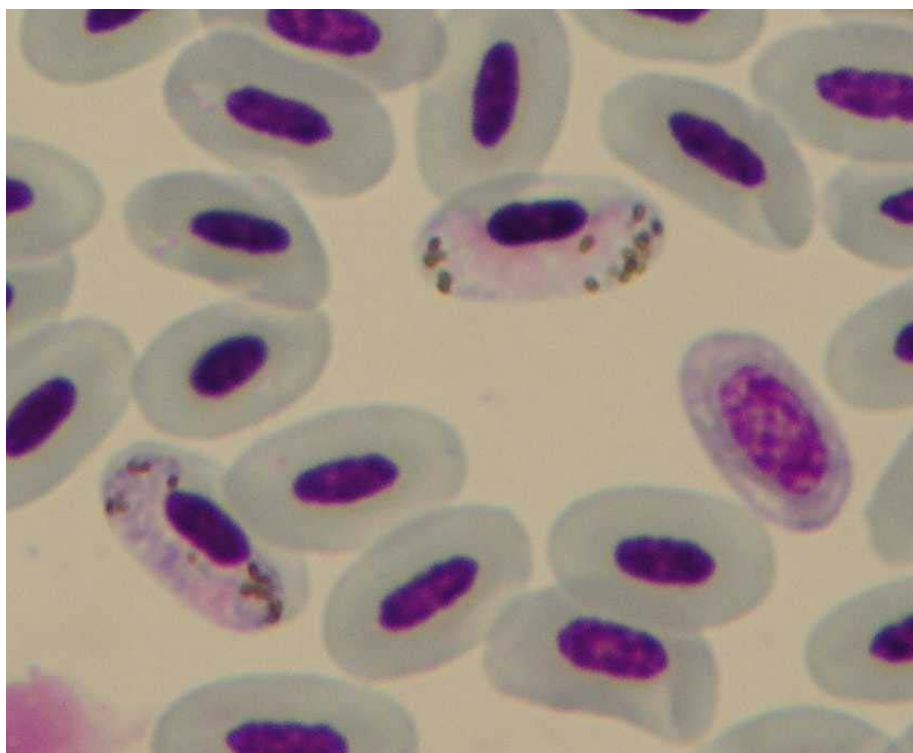


Figura 3. Nuestro experimento para variar el esfuerzo reproductor del herrerillo tuvo éxito. El grupo aumentado tiene aproximadamente 2 polluelos más que el grupo control y 4 más que el grupo reducido.

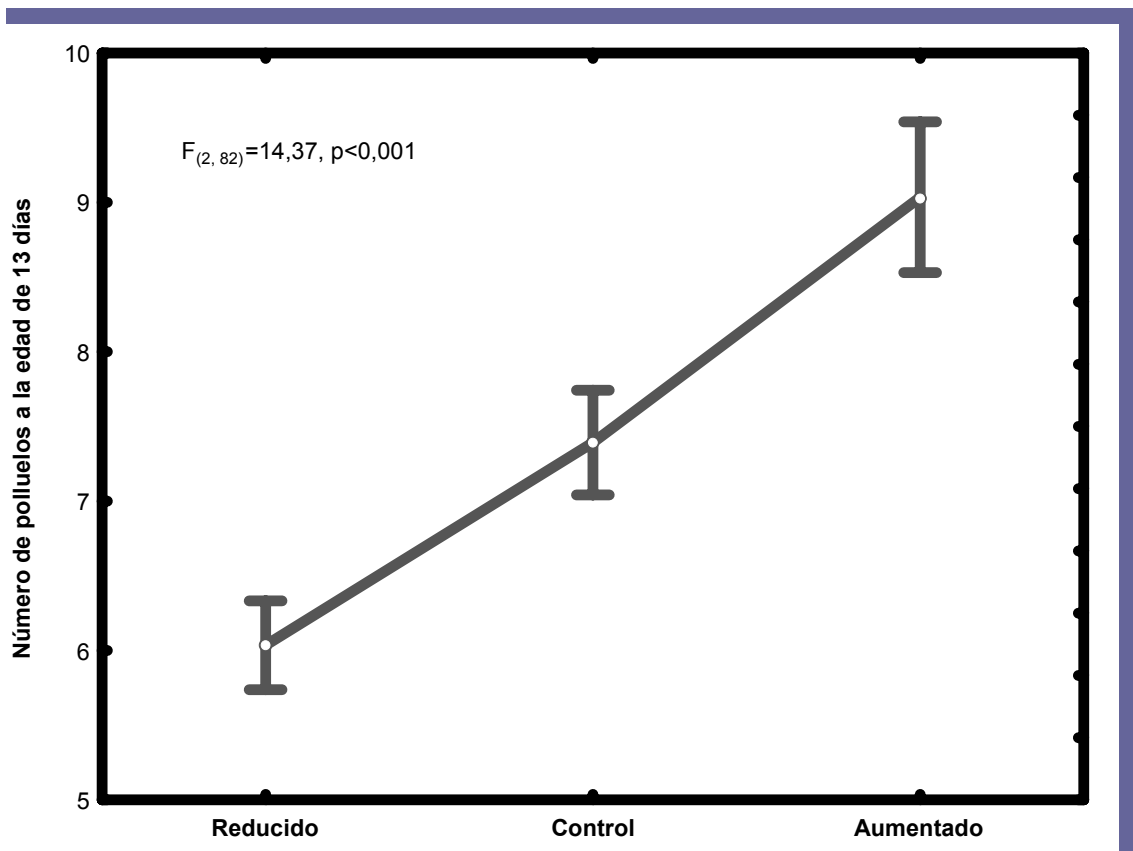


Figura 4. La cáscara del huevo de los herrerillos varía mucho en su patrón e intensidad de manchas. Esta característica nos da información sobre el estado de la hembra que puso el huevo

