
CONSECUENCIAS TEÓRICAS DEL CONCEPTO DE PARASITISMO INTRA-ESPECÍFICO

MARTÍN ORENSANZ

ABSTRACT. THEORETICAL CONSEQUENCES OF THE CONCEPT 'INTRA-SPECIFIC PARASITISM'

When parasitism is defined, it is customary to emphasize that it is about an inter-specific relation, i.e., between individuals of two different species. Here we critically examine that assumption and we turn to the concept of intra-specific parasitism. In the specialized literature, the concept of intra-specific parasitism is used for some deep-water fishes, some species of birds and some insects. Even though it seems innocuous as a concept, the acceptance of intra-specific parasitism has theoretical consequences that affect the way in which mammal evolution is considered. Another outcome is that intra-specific parasitism in birds is not necessarily limited to those cases of intra-specific brood parasitism, where a female lays her eggs in the nest of another female of the same species. On the contrary, every bird can be considered an intra-specific parasite of its female progenitor.

KEY WORDS. Intra-specific parasitism; brood parasitism; parasitic birds; mammal evolution; parental care.

INTRODUCCIÓN

Varios investigadores coinciden en que a lo largo de la historia se ha definido al parasitismo de diversas maneras (Araújo, et al., 2003; Zelmer, 1998; Lewin, 1982; Goff, 1982; Crofton, 1971), y a partir de la segunda mitad del siglo XX se ha intentado encontrar criterios cuantitativos para definir el concepto en cuestión. Crofton (1971) enfatizó la importancia de brindar una definición cuantitativa del parasitismo, y sostuvo que el parasitismo es una relación ecológica entre dos poblaciones de especies diferentes, una de ellas es una población de parásitos y la otra es de hospedadores. Especificó también una serie de características que distinguen al parasitismo de otras relaciones biológicas, de la cual se destaca especialmente la

Becario doctoral del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET),
Argentina. / martin7600@gmail.com

distribución “sobre-dispersada” (*overdispersed distribution*). Años más tarde, Lewin (1982) también hizo hincapié en la necesidad de definir al parasitismo y a la simbiosis con base en criterios cuantitativos, y agregó que las discusiones puramente semánticas no suelen ser demasiado fructíferas. En respuesta a Lewin, Goff (1982) propuso retomar la definición que de Bary (1879) ofreció del concepto de simbiosis, que incorpora al mutualismo, el comensalismo y el parasitismo. Goff también sostuvo que, tras retomar esa definición de simbiosis, es necesario realizar estudios experimentales para determinar cuantitativamente cada tipo de asociación simbiótica. Zelmer (1997) examinó las distintas definiciones históricas del concepto de parasitismo y sostuvo que la característica principal que define al parasitismo es la capacidad que tienen los parásitos de evadir el sistema inmune del hospedador. Araújo, et al. (2003) brindaron una definición amplia del concepto de parasitismo, que incluye a todos los tipos de relaciones simbióticas, y también sostuvieron que no es necesario recurrir al concepto de daño para definir al parasitismo.

Martin y Schwab (2013) realizaron un análisis cuantitativo del concepto de simbiosis; para ello examinaron exhaustivamente una muestra de diez manuales de biología general y diez manuales de ecología general para ver cómo se definía el término “simbiosis” en cada uno de ellos. Los resultados que obtuvieron fueron plasmados en varios gráficos, donde indicaron el porcentaje de manuales donde se define a la simbiosis de distintas maneras. Demostraron que el ciento por ciento de los libros de biología general que fueron examinados definía a la simbiosis a la manera de De Bary (1879), mientras que el cuarenta por ciento de los libros de ecología general utilizaban esa misma definición. Asimismo, mostraron que al combinar ambos tipos de manuales, el ochenta y cinco por ciento definía al mutualismo, el comensalismo y el parasitismo como tipos de simbiosis; mientras que la definición restringida de simbiosis, entendida exclusivamente como sinónimo de mutualismo, ha desaparecido del uso corriente en biología.

Sin desconocer la importancia de brindar elementos cuantitativos para definir al parasitismo, podemos comenzar nuestro examen de este concepto con la siguiente definición cualitativa: el parasitismo es una relación inter-específica, es decir, entre dos organismos de especies distintas. Uno de los organismos se denomina “parásito” y el otro “hospedador”. El parásito generalmente es el más pequeño de los dos, y vive sobre o dentro del hospedador. Además, el parásito tiene una dependencia metabólica con respecto al hospedador, ya que obtiene sus recursos del mismo. Por último, el parásito generalmente le ocasiona un daño al hospedador. A grandes rasgos, esta definición está en consonancia con aquellas que se pueden encontrar en los manuales de parasitología, como los de Goater,

et al. (2014), Bogitsh, et al. (2013), Gunn & Pitt (2012), Roberts & Janovy (2009), Cheng (1986).

Se han realizado numerosos trabajos que examinan críticamente el concepto de parasitismo, y de manera implícita o explícita se han cuestionado algunos de sus supuestos. Por ejemplo, el supuesto más evidente parece ser el siguiente: “los parásitos son seres vivos”. Sin embargo, los autores que han calificado a los virus como parásitos cuestionan ese supuesto básico. Araújo, et al. (2003) sostienen que es lícito hablar de virus parásitos, e incluso de moléculas parásitas. Dado que no hay un consenso respecto de si los virus son seres vivos, es debatible que todos los parásitos son seres vivos. Ciertamente se podría llegar a argumentar que los virus son seres vivos debido a que tienen material genético auto-reproducible, pero también se podría argumentar que no lo son debido a que carecen de organización celular (aunque, para reproducirse, parasitan a una célula hospedadora).

Otros aspectos del concepto de parasitismo también han sido cuestionados. Uno de ellos es el de daño. Mientras que algunos autores como Begon, et al. (1995) sostienen que los parásitos le causan un daño al hospedador, otros autores como Araújo, et al. (2003), Denegri (2001) y Yannarella (2014) afirman que los parásitos no necesariamente lo hacen.

Aquí examinaremos el supuesto de que el parasitismo es una relación inter-específica, y para ello recurriremos al concepto de parasitismo intra-específico, es decir, parasitismo entre dos organismos de la misma especie.

EL PARASITISMO INTRA-ESPECÍFICO

Gunn y Pitt (2012) dedican un apartado de su libro al concepto de parasitismo intra-específico. Ahí presentan el caso de los peces de aguas profundas del orden de los Lophiiformes, y puntualmente del suborden de los Ceratioidea. Dicen al respecto:

Although most parasitic relationships involve two different species of animals, it is not unknown for intra-specific parasitism to take place. This is most often associated with adaptations to sexual reproduction in which the male attaches to the female and becomes dependent upon her for the provision of nutrients. For example, in certain deep-sea angler fish belonging to the suborder Ceratioidea, the larval fish develop in the upper thirty metres of sea water and then gradually descend to deeper regions as they metamorphose into adults (Gunn & Pitt, 2012: 8).

Estos peces presentan un marcado dimorfismo sexual. Los machos son mucho más pequeños que las hembras. Los machos juveniles dejan de alimentarse y recurren a reservas almacenadas en su hígado (Gunn & Pitt, 2012). Cuando un macho contacta a una hembra, se adhiere a su tejido

externo por medio de una dentadura especial, y al poco tiempo comienza su metamorfosis. La piel y los vasos sanguíneos del macho se fusionan con los de la hembra, y el macho permanece adherido a ella durante el resto de su vida. El macho pasa entonces a depender metabólicamente de la hembra (Gunn & Pitt, 2012), tal como lo hacen los parásitos. Es más, hasta se podría decir que el macho se convierte en un ectoparásito de la hembra. Por último, Gunn & Pitt (2012) indican que no todas las especies del suborden de los Ceratioidea presentan el fenómeno anteriormente descrito. En algunas especies los machos son parásitos facultativos, mientras que en otros son parásitos obligados. En otras especies los machos son de vida libre, y sólo se adhiere a las hembras de manera temporal (Gunn & Pitt, 2012).

El caso de los peces del suborden de los Ceratioidea no es el único en donde ocurre el fenómeno biológico de parasitismo intra-específico. En varias especies de aves está bien documentado el fenómeno de parasitismo de puesta intra-específico (*intra-specific brood parasitism*). Antes de abordar ese tema, primero exponemos un caso célebre de parasitismo inter-específico en aves, el de la especie *Cuculus canorus*, más conocido como el “cuco común”. Las hembras de esta especie de ave europea ponen sus huevos en el nido de otras aves, que se consideran hospedadoras. Cuando nacen las crías de *C. canorus* en el nido del ave hospedadora, ésta alimenta a las crías ajenas como si fuesen suyas. Un estudio realizado por Solet, et al. (1995) mostró que las aves hospedadoras a veces detectan las crías de *C. canorus* y no las alimentan. Cuando esto sucede, la hembra adulta esta especie, que permanentemente visita los nidos de las aves hospedadoras, destruye el nido de aquellas aves hospedadoras que no han alimentado a las crías parásitas. Por otra parte, deja intactos los nidos donde las aves hospedadoras sí alimentan a las crías de *C. canorus*. Por este motivo, Soler, et al. (1995) sugirieron una hipótesis que se hizo famosa y que se conoce como la “hipótesis de la acción mafiosa”.

El caso de *C. canorus* es un tipo de parasitismo de puesta inter-específico, y hay muchos de estos casos documentados en varias especies de aves. También se han registrado varios casos de parasitismo de puesta intra-específico. Yom-Tov (1980) realizó una reseña de la bibliografía sobre el tema y elaboró una tabla donde destacó cincuenta y tres especies de aves en las que se ha estudiado el parasitismo de puesta intra-específico.

A partir de esa fecha, se siguieron documentando casos de parasitismo de puesta intra-específico en aves. Lombardo, et al. (1989) estudió este fenómeno en la especie *Sturnus vulgaris*, comúnmente conocido como “estornino europeo”. A diferencia de *C. canorus*, que pone sus huevos en el nido de aves de otra especie, *S. vulgaris* a veces pone sus huevos en el nido de otras aves de su misma especie. Moller, et al. (1989) estudió este fenómeno en aves de la especie *Hirundo rustica*, llamada “golondrina

común". Estos autores sostienen que el parasitismo intra-específico se puede considerar como una estrategia reproductiva de las hembras equivalente a la copulación extra-pareja de los machos (*extra-pair copulations in males*). Birkhead, et al. (1990) registraron casos de parasitismo de puesta intra-específico en la especie *Taeniopygia guttata*, comúnmente nombrada "pinzón cebra", donde utilizaron técnicas de análisis de ADN para determinar la presencia de crías ajenas en el nido de los ejemplares de *T. guttata*.

A la lista anterior se podrían añadir numerosos casos más, pero nuestro propósito aquí no es hacer una reseña sino indicar que el fenómeno del parasitismo intra-específico en aves se encuentra bien documentado y es un campo fértil de investigaciones. Tanto es así, que Yamauchi (1993), con base en el trabajo de Yov-Tom (1980) y de otros investigadores, elaboró una teoría general del parasitismo intra-específico en aves, y desarrolló también un modelo matemático para estudiar el fenómeno en cuestión.

Roldán y Soler (2011) propusieron un nuevo concepto, el "parasitismo de cuidado parental" (*parental-care parasitism*), con base en un estudio acerca de diversos organismos, incluyendo insectos, aves y mamíferos. En algunas de las especies que analizaron ocurre el fenómeno de parasitismo inter-específico, mientras que en otras el cuidado parental involucra el fenómeno de parasitismo intra-específico.

En insectos el parasitismo intra-específico también se encuentra bien documentado, sobre todo en algunas especies de avispas y de abejas. Villalobos y Shelly (1996) estudiaron el parasitismo intra-específico en avispas de la especie *Stictia heros*. Distinguieron tres tipos de parasitismo intra-específico: el parasitismo intra-específico de puesta, el parasitismo intra-específico que se basa en el robo de provisiones, y el parasitismo intra-específico de la usurpación de un nido ajeno (Villalobos & Shelly, 1996: 106). García-González y Gomendio (2003) estudiaron el parasitismo intra-específico en *Phyllomorpha laciniata*, y los resultados que obtuvieron pusieron en tela de juicio la hipótesis del parasitismo intra-específico de puesta para la especie *P. laciniata*. Zink (2003) estudió el parasitismo intra-específico en la especie *Publilia concava* y sus resultados le permitieron sugerir que en esa especie quizás sea más adecuado hablar de mutualismo en vez de parasitismo intra-específico.

A pesar de que en principio parece un concepto restringido a algunas especies de peces de aguas profundas, de aves y de insectos, el concepto de parasitismo intra-específico tiene consecuencias teóricas para otros organismos, por ejemplo, los mamíferos.

CONSECUENCIAS TEÓRICAS DEL CONCEPTO DE PARASITISMO
INTRA-ESPECÍFICO PARA EL CASO DE LOS MAMÍFEROS

Cuando se piensa en mamíferos parásitos, no son muchas las especies que vienen a la mente, salvo el de algunos murciélagos hematófagos que no parecen ser verdaderos parásitos, sino en todo caso ramoneadores (Begon, et al., 1995). Sin embargo, algunos investigadores como Araújo, et al. (2003) sostienen que todos los mamíferos, en el momento en que se encuentran en el vientre materno, se pueden considerar parásitos. Dicen al respecto:

A foetus is a parasite to the female body. If this recent evolutionary concept is accepted (Zelmer, 1998), mammal evolution, for example, is in debt to a whole history of parasitism (Araújo, et al., 2003: 6).

El trabajo de Zelmer (1998) al que se refieren Araújo, et al. (2003) brinda una definición evolutiva del parasitismo, con base en la idea de que una de las características principales del parasitismo es la habilidad que tienen los parásitos de evadir el sistema inmune del hospedador (Zelmer, 1998: 532). Aquí no analizaremos el aspecto inmunológico del parasitismo, sino que queremos hacer hincapié en la consecuencia que señalan Araújo, et al. (2003) para el caso de los mamíferos. Ellos no recurren explícitamente al concepto de parasitismo intra-específico para llegar a la conclusión de que el feto de un mamífero puede ser considerado un parásito de la madre, pero creemos que esa idea se puede reforzar al aceptar dicho concepto. Una de las objeciones que se le podría hacer a la tesis de Araújo, et al. (2003) es que los fetos mamíferos no son parásitos precisamente porque el parasitismo se define como una relación entre dos organismos *de especies distintas*, es decir, como una relación *inter-específica*. Pero si se acepta la validez del concepto de parasitismo *intra-específico*, entonces podemos defender la tesis de Araújo, et al. (2003) si decimos que los fetos mamíferos son parásitos intra-específicos de sus madres. Esto en efecto cambia el modo de ver la historia evolutiva de los mamíferos, al menos el de los mamíferos placentarios.

Lo anterior también tiene consecuencias pedagógicas. Por ejemplo, cuando en el contexto de una clase de zoología o de biología animal se enseña el grupo de los mamíferos, sería un cambio bastante radical presentar a las especies de ese grupo como parásitos intra-específicos en la etapa fetal de su ciclo de vida. Una posible objeción a esta idea sería la siguiente: los mamíferos no son parásitos durante todo su ciclo de vida, ya que los leones, por ejemplo, se convierte en organismos de vida libre después de nacer, y en cuanto a sus hábitos alimenticios, se los clasifica como depredadores. Esa objeción se puede disipar al decir que no hace falta que un organismo sea parásito durante todas las fases de su ciclo de vida para ser considerado como tal, y tampoco es necesario que sea parásito en todo momento. Por ejemplo, algunos nematodos, como

Strongyloides stercoralis, pueden alternar entre el modo de vida parasitario y el modo de vida libre.

El concepto de parasitismo intra-específico no sólo tiene consecuencias teóricas para los mamíferos placentarios, sino también para otros organismos. Consideremos de nuevo el caso de las aves, para examinar algunas consecuencias que no fueron mencionadas anteriormente.

RECONSIDERACIÓN DEL CASO DE LAS AVES

De la aceptación del parasitismo de puesta intra-específico en aves, y del parasitismo intra-específico en los mamíferos placentarios, se deriva una consecuencia que no habíamos examinado: las crías de todas las aves son parásitos intra-específicos, no de otras aves de la misma especie, sino de sus propias aves progenitoras. Expliquemos esta idea con mayor detalle.

Cuando se habla de parasitismo de puesta intra-específico en aves, lo que se quiere decir es que una hembra de una especie pone sus huevos en el nido de otra hembra de la misma especie. Respecto de esto, se puede legítimamente hacer la siguiente pregunta: ¿por qué se limita el concepto de parasitismo de puesta intra-específico a aquellas aves que ponen sus huevos en el nido de otra ave de la misma especie, y no se incluye también a las crías de esa misma ave? El caso de los mamíferos placentarios expuesto anteriormente nos brinda la herramienta conceptual para afirmar que el parasitismo de puesta intra-específico en aves puede incluir también a las crías propias de un ave, y no solamente a las crías ajenas que fueron puestas en su nido por otra ave de la misma especie.

Esto quizás se entienda mejor mediante una analogía. Dijimos que el feto de un mamífero placentario es un parásito intra-específico de su madre. De manera análoga, la cría de un ave es un parásito intra-específico de su madre, y no de una hembra distinta de la misma especie. Las propias crías de un ave son sus parásitos intra-específicos, de manera análoga a como el feto de un mamífero placentario es un parásito intra-específico de su madre. Si este planteo resulta legítimo, entonces no sólo la historia evolutiva de los mamíferos se ve teóricamente afectada, como lo sugieren Araújo, et al. (2003), sino que toda la historia evolutiva de las aves también. El concepto de parasitismo intra-específico resulta así enormemente ampliado, porque no existe ninguna razón teórica profunda para limitar su alcance a las aves que ponen sus huevos en el nido de otras aves de la misma especie. Las propias crías de un ave, insistimos, pueden ser consideradas como parásitos intra-específicos de su progenitora.

Dicho sea de paso, el parasitismo en las aves, tanto inter-específico como intra-específico pone en tela de juicio la distinción entre ectoparásitos y endoparásitos. Un ectoparásito vive sobre el hospedador, como el caso de los monogeneos y el de las pulgas; mientras que un endoparásito vive

dentro del hospedador, como los cestodes. Ahora bien, un ave parásita no vive sobre el cuerpo del ave hospedadora, y tampoco vive dentro de ella, sino que vive en su nido. A pesar de que un ave parásita no es ni un ectoparásito ni un endoparásito, de todas maneras se la sigue considerando "parásita" porque obtiene sus nutrientes del ave hospedadora. En el caso del parasitismo intra-específico en aves, se trata de una cría que obtiene sus nutrientes de un ave de su misma especie, pero que no es su progenitora. Sin embargo, es lícito que nos preguntemos: ¿realmente hay algún motivo teórico por el cual el parasitismo intra-específico se debiera limitar a la relación entre una cría y una hembra de su misma especie pero que no es su progenitora? Nos parece que la respuesta es negativa, motivo por el cual sugerimos que el concepto de parasitismo intra-específico es aplicable a la relación entre una hembra y sus propias crías, y no solamente a la relación entre una hembra y crías ajenas.

CONSIDERACIÓN FINAL

De lo anterior podemos deducir que se pueden considerar parásitos intra-específicos a todos los organismos que atraviesen una etapa de cuidado parental en algún momento de su ciclo de vida.

Para distinguir el parasitismo de puesta intra-específico que ocurre entre una hembra y sus crías, del parasitismo intra-específico entre una hembra y crías ajenas de la misma especie, nos parece que es necesario introducir dos términos nuevos. Podríamos denominar "parasitismo de puesta intra-específico extra-parental" al concepto usual de parasitismo de puesta intra-específico, es decir, a aquellas relaciones de parasitismo entre una hembra y crías ajenas pero de la misma especie. En cambio, podríamos denominar "parasitismo de puesta intra-específico parental" a la relación de parasitismo entre una hembra y sus propias crías. Estas dos precisiones terminológicas no agotan todos los casos de parasitismo intra-específico, ya que en el caso de los peces de aguas profundas no se trata de una relación entre una progenitora y una cría, sino entre un macho y una hembra. Aun así, la distinción anterior sí parece agotar los casos de parasitismo *de puesta* intra-específico.

Para trabajos futuros, sería útil analizar las implicaciones del concepto de parasitismo intra-específico en otros grupos de animales, por ejemplo, en algunas especies de reptiles. Gracias a la cladística y a la biología molecular, hoy en día sabemos que los "reptiles" son en realidad un grupo parafilético, aunque se han realizado distintos trabajos en donde se intenta reconstruir la filogenia de los reptiles con base en grupos monofiléticos, que indefectiblemente los relacionan con las aves. Hecha esta salvedad, podemos decir que algunos tipos de reptiles no atraviesan un estadio parasitario en su ciclo de vida. Por ejemplo, las tortugas marinas depositan

sus huevos en la arena de una playa y luego se internan en el mar. Las crías nacen, se dirigen al agua, y se desarrollan sin que sus progenitoras las alimenten. En ese caso, no hay parasitismo. En otros reptiles, como en algunas especies de cocodrilos, las madres suelen alimentar a sus crías. En el caso de los cocodrilos sería legítimo hablar de parasitismo intra-específico, ya que las crías son alimentadas por su madre.

Podríamos decir, incluso, que todos los casos de cuidado parental entre dos organismos de la misma especie son casos de parasitismo intra-específico. Allí donde un investigador ve una relación de cuidado parental entre una madre y su cría, otro investigador podría ver una relación de parasitismo intra-específico entre un hospedador y un parásito. Estos dos puntos de vista parecen ser igualmente posibles, aunque incompatibles entre sí. Somos conscientes de que nuestra sugerencia de considerar a las relaciones de cuidado parental como relaciones de parasitismo intra-específico es polémica. Sin embargo, creemos que no hemos introducido esa sugerencia “desde afuera” o de manera arbitraria, sino que solamente hemos seguido el hilo lógico de las consecuencias del concepto de parasitismo intra-específico. Si resulta ser que las relaciones de cuidado parental no pueden ser consideradas como casos de parasitismo intra-específico, entonces habría que introducir restricciones teóricas a este último concepto para que no sea posible llegar a las consecuencias que aquí se exponen.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue posible gracias al financiamiento de una Beca Interna Doctoral del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), periodo 2015-2019; y de subsidios de la UNMdP (EXA 668/14 y EXA 794/16) y de CONICET (PIP 0029). El autor también agradece al doctor Guillermo Denegri por sus correcciones, sugerencias, objeciones y críticas a este trabajo.

BIBLIOGRAFÍA

- Araújo, A., Jansen, A. M., Bouchet, F., Reinhard, K., & Ferreira, L. F. (2003), "Parasitism, the diversity of life, and paleoparasitology", *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 98: 5-11.
- Begon, M.; Harper, J.; & Townsend, C. (1995), *Ecología: Individuos, poblaciones y comunidades*, Barcelona: Ediciones Omega.
- Birkhead, T. R., Burke, T., Zann, R., Hunter, F. M., & Krupa, A. P. (1990), "Extra-pair paternity and intraspecific brood parasitism in wild zebra finches *Taeniopygia guttata*, revealed by DNA fingerprinting", *Behavioral Ecology and Sociobiology* 27(5): 315-324.
- Bogitsh, B. J., Carter, C. E., & Oeltmann, T. N. (2013), *Human Parasitology*. Oxford: Academic Press.
- Crofton, H. D. (1971), "A quantitative approach to parasitism", *Parasitology* 62(02), 179-193.
- De Bary, A. (1879), *Die erscheinung der symbiose*. Strassburg, Alemania: Verlag von Karl J. Trubner.
- Denegri, G. (2001), *Cestodosis de herbívoros domésticos de la República Argentina de importancia en medicina veterinaria*, Mar del Plata: Editorial Martín.
- García-González, F., & Gomendio, M. (2003), "A field test of the intraspecific brood parasitism hypothesis in the golden egg bug (*Phyllomorpha laciniata*)", *Behavioral Ecology and Sociobiology* 53(5): 332-339.
- Cheng, T. C. (1978), *Parasitología general*, Madrid: Editorial AC.
- Goater, T. M., Goater, C. P., & Esch, G. W. (2014), *Parasitism: the Diversity and Ecology of Animal Parasites*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Goff, L. J. (1982), "Symbiosis and parasitism: another viewpoint", *BioScience* 32(4): 255-256.
- Gunn, A., & Pitt, S. J. (2012), *Parasitology: an Integrated Approach*. NY: John Wiley & Sons.
- Lewin, R. A. (1982), "Symbiosis and parasitism—definitions and evaluations", *BioScience* 32(4): 254-260.
- Lombardo, M. P., Power, H. W., Stouffer, P. C., Romagnano, L. C., & Hoffenberg, A. S. (1989), "Egg removal and intraspecific brood parasitism in the European starling (*Sturnus vulgaris*)", *Behavioral Ecology and Sociobiology* 24(4): 217-223.
- Martin, B. D., & Schwab, E. (2013), "Current usage of symbiosis and associated terminology". *International Journal of Biology*, 5(1): 32-45.
- Møller, A. P. (1989), "Intraspecific nest parasitism in the swallow *Hirundo rustica*: the importance of neighbors", *Behavioral Ecology and Sociobiology* 25(1): 33-38.
- Roberts, L. S. S., & Janovy, G. D. (2009), *Gerald D. Schmidt & Larry S. Roberts' Foundations of Parasitology*. New York: McGraw Hill.
- Roldán, M., & Soler, M. (2011), "Parental-care parasitism: how do unrelated offspring attain acceptance by foster parents?", *Behavioral Ecology* 22, 4: 679-691.
- Soler, M., Soler, J. J., Martinez, J. G., & Moller, A. P. (1995), "Magpie host manipulation by great spotted cuckoos: evidence for an avian mafia?", *Evolution* 770-775.
- Villalobos, E. M., & Shelly, T. E. (1996), "Intraspecific nest parasitism in the sand wasp *Stictia heros* (Fabr.) (Hymenoptera: Sphecidae)", *Journal of Insect Behavior* 9(1): 105-119.
- Yamauchi, A. (1993), "Theory of intraspecific nest parasitism in birds," *Animal Behaviour* 46(2): 335-345.

- Yannarella, F. G. (2014), "Breves consideraciones sobre parasitismo animal", en Denegri, G. (compilador), *Elogio de la sabiduría. Ensayos en homenaje a Mario Bunge en su XCV aniversario*, Buenos Aires: EUDEBA.
- Yov-Tom, Y. (1980), "Intraspecific nest parasitism in birds", *Biological Reviews* 55(1): 93-108.
- Zelmer, D. A. (1998), "An evolutionary definition of parasitism", *International Journal for Parasitology* 28(3): 531-533.
- Zink, A. G. (2003), "Intraspecific brood parasitism as a conditional reproductive tactic in the treehopper", *Publilia concava*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 54(4): 406-415.