

## RECONOCIMIENTO DE HUEVOS EN EL GORRIÓN COMÚN *PASSER DOMESTICUS*, UNA ESPECIE CON PARASITISMO DE CRÍA INTRAESPECÍFICO

Gregorio MORENO-RUEDA\* & Manuel SOLER\*

**RESUMEN.**—*Reconocimiento de huevos en el Gorrión Común* *Passer domesticus*, una especie con parasitismo de cría intraespecífico. El parasitismo de cría intraespecífico es un hecho comprobado en el Gorrión Común *Passer domesticus*. Mediante este mecanismo las hembras parásitas pueden incrementar su eficacia biológica a costa de la de las hembras hospedadoras. Por este motivo la selección natural favorecería en dichas hembras la capacidad de reconocer y rechazar huevos extraños en sus nidos aunque, lógicamente, la relación entre costos y beneficios de expulsar el huevo extraño habrá tenido un papel muy importante en la evolución de este mecanismo de defensa. Mediante la introducción de huevos reales de Gorrión Común pintados de rojo (no miméticos) y otros sin pintar (miméticos) hemos estudiado la capacidad de rechazo de huevos, los mecanismos de rechazo y sus costos en una población cautiva de Gorrión Común. Un 30% de los huevos no miméticos y un 22,7% de los miméticos fueron rechazados. Las respuestas ante el huevo introducido fueron la expulsión del huevo (cuatro casos) y el abandono de la puesta (siete casos). La expulsión del huevo extraño implicó costos importantes ya que rompieron o expulsaron el 44,4% de sus propios huevos.

**Palabras clave:** Costes de expulsión, expulsión de huevos, Gorrión Común, parasitismo de cría intraespecífico, *Passer domesticus*, reconocimiento de huevos.

**SUMMARY.**—*Egg recognition in the House Sparrow* *Passer domesticus*, a species where conspecific brood parasitism is very common. Conspecific brood parasitism has previously been demonstrated in the House Sparrow *Passer domesticus*. By using this strategy parasitic females increase their fitness at the same time as they decrease host females fitness. Thus, natural selection should favour the development of defensive mechanisms such as egg recognition and rejection of unfamiliar eggs by host females. We studied egg-recognition capacity, mechanisms of egg rejection and its costs in a House Sparrow population breeding in captivity, by experimentally introducing real House Sparrow eggs painted red (non-mimetics eggs) or left unpainted (mimetics eggs). A total of 30% of non-mimetics eggs and 22.7% of mimetics eggs were rejected. The responses to the foreign eggs were: removal (four cases) and desertion (seven cases). Female responses against parasitic eggs were costly: they accidentally destroyed or removed 44.4% of their own eggs.

**Key words:** Conspecific brood parasitism, egg recognition, egg rejection, House Sparrow, *Passer domesticus*, rejection costs.

### INTRODUCCIÓN

El Gorrión Común *Passer domesticus* es un ave que nidifica en cavidades, colonial, con puesta indeterminada y con un escaso papel de la hembra en la construcción del nido (ver Kendra *et al.*, 1988, y las referencias dadas en su artículo). Estas cuatro características le convierten en una especie en la que potencialmente puede existir el parasitismo de cría intraespecífico (Kendra *et al.*, 1988). De hecho, es una de las aves en la que se ha demostrado la existencia de dicho parasitismo, que oscila entre un 8,5% (Kendra *et al.*, 1988) y un 10% (Manwell & Baker, 1975). El parasitismo de

cría intraespecífico también se ha detectado en otras especies emparentadas con el Gorrión Común, tanto del género *Passer* (Yom-Tov, 1980a), como del género *Ploceus* (Dhindsa, 1983, 1990; Freeman, 1988; Jackson, 1992).

El parasitismo de cría es una estrategia por la que una hembra pone al menos un huevo en el nido de otra pareja, que es la que lo incuba y posteriormente alimenta al pollo. Parece evidente que si una hembra es capaz de poner huevos en nidos de sus coespecíficos aumentará su eficacia biológica al reducir los costos que conllevan los cuidados parentales, el riesgo de depredación y la competencia entre hermanos (Petrie & Møller, 1991). Por otro lado, al mismo

\* Departamento de Biología Animal y Ecología, Facultad de Ciencias. Universidad de Granada. E-18071, Granada. Spain. E-mail: msoler@goliat.ugr.es

tiempo que el parasitismo de cría beneficia a los parásitos perjudica a los hospedadores, reduciendo su eficacia biológica. Esto no es sólo debido a la inversión realizada en un pollo no emparentado genéticamente sino, además, al hecho de que el parasitismo aumenta el número de pollos en el nido del hospedador y, como muchos estudios demuestran (p.e., para Gorriónes, Schifferli, 1978; Singer & Yom-Tov, 1988), cuanto mayor es el número de pollos en el nido, menor es su tasa de crecimiento, lo que reduce sus probabilidades de supervivencia al abandonar el nido (Martin, 1987; Magrath, 1991; Husby & Slagsvold, 1992), con lo que peligra la supervivencia de los pollos del hospedador (revisiones en Yom-Tov, 1980b; Rohwer & Freeman, 1989; Petrie & Møller, 1991). Por este motivo, el parasitismo de cría provoca importantes presiones selectivas sobre los hospedadores, que favorecen el desarrollo de mecanismos defensivos que consigan reducir sus efectos perjudiciales (véase Petrie & Møller, 1991 para una revisión de las distintas estrategias). Entre dichas defensas destacan la vigilancia del nido (Møller, 1987, 1989), la reducción del tamaño de puesta (Power *et al.*, 1989) o la realización de puestas asincrónicas con los vecinos (Møller, 1989), así como defensas post-parasitación que implican el reconocimiento de los huevos parásitos y una respuesta ante tales huevos, como es la expulsión del huevo extraño (Victoria, 1972, Stouffer *et al.*, 1987) o el abandono de la puesta (Fenske & Burley, 1995).

En el presente estudio trabajamos con una población de Gorrión Común criando en cautividad, con una alta densidad, lo que da lugar a un elevado riesgo de parasitismo intraespecífico (Møller, 1987, 1989; Brown & Brown, 1989; Gowaty & Bridges, 1991). Nuestros objetivos son: (1) determinar la existencia de dichas defensas post-parasitación en el Gorrión Común, (2) cuantificar la frecuencia de cada una de ellas, y (3) cuantificar los costos provocados por dichas defensas a la pareja hospedadora.

## MATERIAL Y MÉTODOS

El presente estudio se realizó en el año 2000 con una población en cautividad de 46 Gorriónes Comunes. La población estaba sesgada hacia hembras (28 hembras frente a 18 machos). El aviario tenía un volumen de 20,5 m<sup>3</sup>, con

una proximidad media entre las cajas-nido de 28,5 cm (DT = 9,4; rango = 20-55 cm). La densidad de individuos en el aviario era por tanto alta, aunque esto no pareció afectar a las condiciones reproductivas de los animales ya que criaron exitosamente (Moreno-Rueda & Soler, 2002). Teniendo en cuenta que los resultados obtenidos en este trabajo son muy similares a los encontrados en condiciones naturales por otros autores (Kendra *et al.*, 1988), parece que las condiciones de cautividad no afectan negativamente al estudio del reconocimiento de huevos, mientras que tienen una serie de ventajas importantes. Por ejemplo, todas las hembras están perfectamente identificadas, se pueden controlar todos los nidos de la población y, además, resulta fácil hacer observaciones del comportamiento de las distintas hembras. El aviario estaba aislado visualmente del resto del laboratorio por cortinas, y los animales disponían de alimento *ab libitum*.

Durante la primera puesta se realizó un primer experimento para comprobar la capacidad de reconocimiento de huevos extraños (no miméticos). Para ello se introdujo un huevo real de Gorrión Común pintado de rojo con látex vinílico al agua en 20 nidos. La utilización de huevos reales permitía detectar fielmente los costos de las respuestas antiparasitarias, ya que los modelos de escayola tienden a incrementarlos (Martín-Vivaldi *et al.*, en prensa). Los huevos usados procedían de otros nidos de igual fenología. Los nidos experimentales se revisaron posteriormente cada 24, 48 ó 72 horas hasta la eclosión de los pollos o hasta que se produjo la respuesta antiparasitaria de la pareja hospedadora. Durante la segunda puesta se realizó otro experimento con el fin de determinar si el Gorrión Común es capaz de distinguir y expulsar huevos miméticos de hembras parásitas de su misma especie. En 22 nidos se introdujeron huevos (uno en cada nido) sin pintar (miméticos). Los huevos procedían de puestas de fenología sincrónica y se revisaron cada 1 a 3 días hasta que se produjo algún cambio. En 18 nidos se realizaron los dos experimentos, pero en ningún caso se introdujo más de un huevo de cada tipo a la misma hembra. El hecho de que un experimento se haya llevado a cabo durante la primera y otro durante la segunda puesta no es relevante para los resultados ya que, aunque otros factores como número de huevos existentes en el nido cuando se realiza el experimento

sí afectan significativamente, que sea la primera o segunda puesta no parece tener ninguna influencia, al menos en otras especies (Soler *et al.*, 1998). Además, el porcentaje de rechazo en nuestro estudio durante la primera (30%) y la segunda puesta (22,7%) fue muy similar (véase más adelante). Los huevos fueron introducidos durante el periodo de puesta entre el tercer y el último huevo (cuatro no miméticos y ocho miméticos), inmediatamente después de puesto el último huevo (siete no miméticos y ocho miméticos), o entre uno y tres días después de terminar la puesta (nueve no miméticos y seis miméticos). La introducción de los huevos se realizó durante la revisión rutinaria de las cajas-nido, accediendo a ellas por el exterior del aviario, de manera que el estrés producido a las aves era el mínimo posible y no podían ver la introducción del huevo experimental. Cincuenta nidos revisados de idéntica manera y con la misma periodicidad pero en los que no se introdujo el huevo experimental, sirvieron como control. La desaparición de huevos de la hembra hospedadora sin afectar al huevo introducido (un caso), o bien el encuentro de este último en la entrada del nido a punto de caer (otro caso), fueron considerados como intentos fallidos de expulsión del huevo extraño. La desaparición del huevo introducido se consideró como expulsión del mismo. Como abandono directo de la puesta se consideraron aquellos casos en los que la pareja hospedadora cesó en el proceso de incubación de la misma (los huevos estaban fríos) poco después de introducirse el huevo experimental.

Los resultados son dados como porcentajes o como la media  $\pm$  la desviación típica. En la comparación entre tratamientos se usa la prueba exacta de Fisher de dos colas, salvo que se especifique lo contrario, o bien una Chi-cuadrado. Para las correlaciones se utilizó la correlación de Spearman, al tratarse de variables con distribución no normal.

## RESULTADOS

Los huevos no miméticos fueron rechazados en seis de los 20 casos (30%) y los huevos miméticos en cinco de 22 (22,7%), no existiendo diferencias significativas entre los dos tratamientos (prueba exacta de Fisher;  $P = 0,73$ ). Tampoco hubo diferencias estadísticamente significativas entre el porcentaje de rechazo según que el tratamiento se realizara durante la puesta (no miméticos: 0 de 4; miméticos: 2 de 8), después de terminada la puesta (no miméticos: 4 de 9; miméticos: 1 de 6) o justo el día en que se puso el último huevo (no miméticos: 2 de 7; miméticos: 2 de 8) (huevos no miméticos:  $\chi^2_2 = 2,62$ ;  $P = 0,27$ ; huevos miméticos:  $\chi^2_2 = 1,73$ ;  $P = 0,92$ ). El porcentaje de rechazo tendía a disminuir conforme aumentaba el número de huevos existentes en el nido (no miméticos:  $r_s = -0,23$ ;  $P = 0,3$ ; miméticos:  $r_s = -0,36$ ;  $P = 0,1$ ), aunque no de forma significativa. Sin embargo, al incrementar el tamaño de muestra agrupando los datos de ambos experimentos la correlación sí resultó estadísticamente significativa ( $r_s = -0,31$ ;  $P < 0,05$ ; Fig. 1).

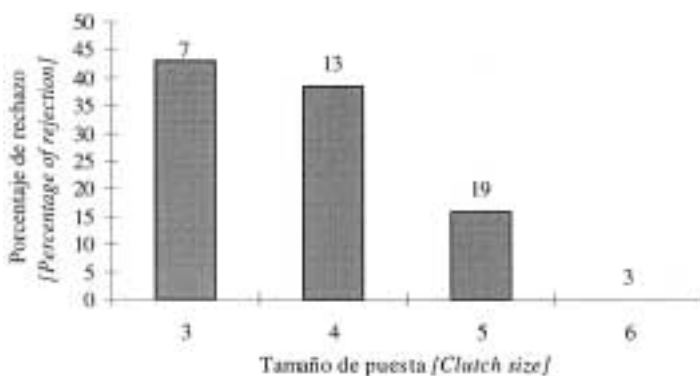


FIG. 1.—Porcentaje de rechazo del huevo introducido según del tamaño de puesta. Los números sobre las barras representan el tamaño de muestra.

[Percentage of odd egg rejection according to clutch size. Numbers on bars show sample sizes.]

Las respuestas antiparasitarias fueron la expulsión del huevo introducido (cuatro casos) y el abandono directo de la puesta (cinco casos; Tabla 1). Además, en otros dos casos se observaron indicios de intentos fallidos de expulsión del huevo extraño (véase Material y Métodos). En uno se expulsaron dos huevos de la pareja hospedadora, pero no el introducido. En el otro caso el huevo experimental fue encontrado en la entrada del nido 24 horas después de su introducción. En estos dos casos, más en tres en que se expulsó con éxito el huevo introducido, posteriormente se abandonó la puesta, por lo que en 10 de los 11 casos de rechazo hubo deserción. La puesta fue abandonada en cuatro de los 50 nidos control, y en

tres de ellos previamente se detectó parasitismo (un huevo diferente y rotura de huevos), de modo que el porcentaje de nidos control abandonados (8%), fue significativamente menor que el encontrado en los nidos experimentales (23,8%; prueba exacta de Fisher de una cola;  $P = 0,03$ ).

El abandono de la puesta (cinco casos) tuvo como costo asociado la pérdida de la puesta completa. La expulsión o intento de expulsión del huevo extraño también fue muy costosa, ya que se perdieron el 83,3% de los huevos propios (Tabla 2), siendo un 44,4% de ellos rotos o expulsados por error (y el resto abandonados), y el 83,3% de las puestas fueron posteriormente abandonadas.

TABLA 1

Frecuencia de las respuestas antiparasitarias. Entre paréntesis el porcentaje de ocasiones en que sucedió el evento.

[*Frequency of antiparasitic responses. Percentage of occasions in which each event occurred is between brackets.*]

	Expulsión del huevo [Egg rejection]	Intento de expulsión [Rejection attempt]	Abandono de puesta [Brood desertion]	Total de rechazo [Rejection (total)]	Aceptación del huevo [Egg acceptance]
<b>Huevos no miméticos</b> [ <i>Non-mimetics eggs</i> ]					
Durante la puesta [ <i>During laying</i> ]	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)	4 (20%)
Al terminar la puesta [ <i>Day of clutch completion</i> ]	1 (5%)	1 (5%)	0 (0%)	2 (10%)	5 (25%)
Después de la puesta [ <i>After clutch completion</i> ]	2 (10%)	0 (0%)	2 (10%)	4 (20%)	5 (25%)
Total [Total]	3 (15%)	1 (5%)	2 (10%)	6 (30%)	14 (70%)
<b>Huevos miméticos</b> [ <i>Mimetics eggs</i> ]					
Durante la puesta [ <i>During laying</i> ]	1 (4,5%)	0 (0%)	1 (4,5%)	2 (9,1%)	6 (27,3%)
Al terminar la puesta [ <i>Day of clutch completion</i> ]	0 (0%)	1 (4,5%)	1 (4,5%)	2 (9,1%)	6 (27,3%)
Después de la puesta [ <i>After clutch completion</i> ]	0 (0%)	0 (0%)	1 (4,5%)	1 (4,5%)	5 (22,7%)
Total	1 (4,5%)	1 (4,5%)	3 (13,6%)	5 (22,7%)	17 (77,3%)
Total	4 (9,5%)	2 (4,8%)	5 (11,9%)	11 (26,2%)	31 (73,8%)

TABLA 2

Costos asociados al rechazo de los huevos. Entre paréntesis los porcentajes. Los promedios son referidos por puesta. Abandono de la puesta, puestas  $n = 5$ , huevos  $n = 15$ ; expulsión del huevo (incluyendo casos de intento fallido), puestas  $n = 6$ , huevos  $n = 18$ .

[Costs associated to egg rejection. Percentages are between brackets. Means are per brood. Brood desertion, broods  $n = 5$ , eggs  $n = 15$ ; egg rejection (failed attempts are included), broods  $n = 6$ , eggs  $n = 18$ .]

	Puestas perdidas [Brood losses]	Huevos perdidos [Egg losses]	Promedio de huevos perdidos [No. of egg lost]	Éxito de eclosión [Hatching success]
Abandono [Desertion]	5 (100%)	15 (100%)	$3 \pm 0,89$	0
Expulsión [Rejection]	5 (83,3%)	15 (83,3%)	$2,5 \pm 1,26$	$0,5 \pm 1,12$
Total	10 (90,9%)	30 (90,9%)	$2,7 \pm 1,13$	$0,27 \pm 0,86$

## DISCUSIÓN

Nuestros resultados sobre la frecuencia de rechazo de los huevos miméticos (de coespecíficos) no difieren estadísticamente (prueba exacta de Fisher;  $P = 0,73$ ) de los de Kendra *et al.* (1988), quienes encontraron un 35,3% de rechazo en una población norteamericana. Las respuestas antiparasitarias encontradas en el estudio de estos autores fueron también las de abandono de la puesta y expulsión del huevo introducido, pero además encontraron una tercera respuesta por la que la hembra no ponía al día siguiente de añadir el huevo experimental. Como consecuencia de ello las hembras control pusieron más huevos que las experimentales (5,13 frente a 4,35). En nuestro caso no se detectó dicho comportamiento, así como tampoco diferencias entre el tamaño de puesta de los nidos experimentales y los no manipulados que sirvieron como control ( $4,52 \pm 1,06$  y  $4,48 \pm 1,01$  respectivamente). Una posible explicación es que, como argumentan estos autores, dicha táctica es más frecuente en nidos parasitados experimentalmente antes de que fuera puesto el tercer huevo, cosa que no ocurrió en nuestros experimentos (véase Material y Métodos).

Se ha sugerido que la fuerza selectiva que impulsa la variabilidad en la morfología de los huevos de distintas hembras es el parasitismo de cría tanto intraespecífico (Freeman, 1988) como interespecífico (Davies & Brooke, 1989; Øien *et al.*, 1995; Soler & Møller, 1996). Por tanto, el reconocimiento de huevos se produciría con base en la alta variabilidad que presen-

tan los huevos de hembras diferentes, en comparación con la baja variabilidad existente dentro de una misma puesta (obs. pers.). Esto permitiría a las hembras, cuando realizan su primera puesta, aprender la morfología de sus huevos y, a partir de aquí, reconocer los huevos extraños y expulsarlos (Victoria, 1972; Rothsstein, 1974, 1978). De hecho, se ha demostrado en el Gorrión Común que los huevos que a veces hay en los nidos, que presentan una morfología diferente a la del resto de la puesta, pertenecen a hembras parásitas (Manwell & Baker, 1975; Kendra *et al.*, 1988).

En cuanto a las distintas tácticas empleadas para rechazar el huevo parásito, la de expulsión del mismo se ha mostrado como la más efectiva al tener un menor costo que la de abandono (la única pareja que reconoció el huevo introducido y sacó sus pollos adelante empleó esta técnica). Aún así presenta un costo muy alto: el 83,3% de las puestas se perdieron, y hasta un 44,4% de los huevos de los hospedadores fueron rotos o expulsados por error. Además, esta actividad implica un gasto energético elevado que puede ser el responsable de que esta estrategia no haya evolucionado en otras especies como el Pinzón Cebrá *Taeniopygia guttata* (Fenske & Burley, 1995), que son capaces de detectar huevos extraños, pero que responden sólo abandonando la puesta.

El hecho de que conforme mayor sea el tamaño de puesta mayor es el porcentaje de aceptación (Fig. 1) puede ser debido a que un mayor número de huevos podría dificultar el reconocimiento del huevo extraño, aunque esto es

poco probable, ya que los resultados son muy similares cuando se utilizan los huevos no miméticos. Otra posibilidad es que los Gorriones Comunes sean capaces de valorar los costos del rechazo según las circunstancias, y si éstos aumentan con el tamaño de puesta (p.e. al incrementar las probabilidades de romper un mayor número de sus propios huevos) opten por aceptar el huevo.

En resumen, entre el 22,7% y el 30% de los huevos introducidos son rechazados por las parejas hospedadoras. Ante la presencia de huevos extraños emplean dos estrategias: (1) expulsión del huevo extraño y (2) abandono de la puesta. Ambas estrategias antiparasitarias presentaron un costo, que puede ser el causante de que no se encuentren en el 100% de la población, permitiendo la existencia de parasitismo de cría intraespecífico.

AGRADECIMIENTOS.—Javier Molina Jiménez, David Martín Gálvez y Francisco José Esteban Delgado colaboraron durante la captura de los Gorriones. David Martín Gálvez y Francisco José Esteban Delgado colaboraron también en la preparación del aviarío donde se llevó a cabo el estudio. Rubén Rabaneda Bueno y Patricia Praena Rodríguez colaboraron en el cuidado de los animales. G.M.-R. fue financiado por una beca - colaboración para el curso 1999-2000 del Ministerio de Educación y Cultura. Dos revisores anónimos aportaron sugerencias que contribuyeron a mejorar el trabajo.

## BIBLIOGRAFÍA

- BROWN, C. R. & BROWN, M. B. 1989. Behavioral dynamics of intraspecific brood parasitism in colonial Cliff Swallows. *Animal Behaviour*, 37: 777-796.
- DAVIES, N. B. & BROOKE, M. de L. 1989. An experimental study of coevolution between the Cuckoo, *Cuculus canorus*, and its hosts. I. Host egg discrimination. *Journal of Animal Ecology*, 58: 207-224.
- DHINDSA, M. S. 1983. Intraspecific nest parasitism in two species of Indian Weaverbirds *Ploceus benghalensis* and *P. manyar*. *Ibis*, 125: 243-245.
- DHINDSA, M. S. 1990. Intraspecific brood parasitism in the Baya Weaverbird *Ploceus philippinus*. *Bird Behaviour*, 8: 111-113.
- FENSKE, B. & BURLEY, N. T. 1995. Responses of Zebra Finches (*Taeniopygia guttata*) to experimental intraspecific brood parasitism. *Auk*, 112: 415-420.
- FREEMAN, S. 1988. Egg variability and conspecific nest parasitism in the *Ploceus* Weaverbirds. *Ostrich*, 59: 49-53.
- GOWATY, P. A. & BRIDGES, W. C. 1991. Nestbox availability affects extra-pair fertilizations and conspecific nest parasitism in Eastern Bluebirds, *Sialia sialis*. *Animal Behaviour*, 41: 661-675.
- HUSBY, M. & SLAGSVOLD, T. 1992. Post-fledgling behaviour and survival in male and female Magpies *Pica pica*. *Ornis Scandinavica*, 23: 483-490.
- JACKSON, W. M. 1992. Estimating conspecific nest parasitism in the Northern Masked Weaver based on within-female variability in egg-appearance. *Auk*, 109: 435-443.
- KENDRA, P. E., ROTH, R. R. & TALLAMY, D. W. 1988. Conspecific brood parasitism in the House Sparrow. *Willson Bulletin*, 100: 80-90.
- MAGRATH, R. D. 1991. Nestling weight and juvenile survival in the Blackbird, *Turdus merula*. *Journal of Animal Ecology*, 60: 335-351.
- MANWELL, C. & BAKER, C. M. A. 1975. Molecular genetics of avian proteins. XIII. Protein polymorphism in three species of Australian Passerines. *Australian Journal of Biological Sciences*, 28: 545-557.
- MARTIN, T. E. 1987. Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18: 453-487.
- MARTÍN-VIVALDI, M., SOLER, M. & MØLLER, A. P. 2002. High costs of rejecting artificial models for cuckoo *Cuculus canorus* hosts. *Journal of Avian Biology*, 00: 000-000.
- MØLLER, A. P. 1987. Intraspecific nest parasitism and anti-parasite behaviour in Swallows, *Hirundo rustica*. *Animal Behaviour*, 35: 247-254.
- MØLLER, A. P. 1989. Intraspecific nest parasitism in the Swallow *Hirundo rustica*: the importance of neighbors. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 25: 33-38.
- MORENO-RUEDA, G. & SOLER, M. 2002. Cría en cautividad del Gorrión Común *Passer domesticus*. *Ardeola*, 49: 000-000.
- ØIEN, I. J., MOKSNES, A. & RØSKAFT, E. 1995. Evolution of variation in egg color and marking pattern in European Passerines: adaptations in a coevolutionary arms race with the Cuckoo, *Cuculus canorus*. *Behavioral Ecology*, 6: 166-174.
- PETRIE, M. & MØLLER, A. P. 1991. Laying eggs in other's nests: intraspecific brood parasitism in birds. *Trends in Ecology and Evolution*, 6: 315-320.
- POWER, H. W., KENNEDY, E. D., ROMAGNANO, L. C., LOMBARDO, M. P., HOFFENBERG, A. S., STOFFER, P. C. & MCGUIRE, T. R. 1989. The parasitism insurance hypothesis: why Starlings leave space for parasitic eggs. *Condor*, 91: 753-765.
- ROHWER, F. C. & FREEMAN, S. 1989. The distribution of conspecific nest parasitism in birds. *Canadian Journal of Zoology*, 67: 239-253.

- ROTHSTEIN, S. I. 1974. Mechanisms of avian egg recognition: possible learned and innate factors. *Auk*, 91: 796-807.
- ROTHSTEIN, S. I. 1978. Mechanisms of avian egg recognition: additional evidence for learned components. *Animal Behaviour*, 26: 671-677.
- SCHIFFERLI, L. 1978. Experimental modification of brood size among House Sparrows *Passer domesticus*. *Ibis*, 120: 365-369.
- SINGER, R. & YOM-TOV, Y. 1988. The breeding biology of the House Sparrow *Passer domesticus* in Israel. *Ornis Scandinavica*, 19: 139-144.
- SOLER, J. J. & MØLLER, A. P. 1996. A comparative analysis of the evolution of variation in appearance of eggs or European Passerines in relation to brood parasitism. *Behavioral Ecology*, 7: 89-94.
- 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*. En S. I. Rothstein & S. K. Robinson (Eds.): *Parasitic birds and their hosts*. pp. 113-128. Oxford University Press. Oxford.
- STOUFFER, P. C., KENNEDY, E. D. & POWER, H. W. 1987. Recognition and removal of intraspecific parasite eggs by Starlings. *Animal Behaviour*, 35: 1583-1584.
- VICTORIA, J. K. 1972. Clutch characteristics and egg discriminative ability of the African Village Weaverbird *Ploceus cucullatus*. *Ibis*, 114: 367-376.
- YOM-TOV, Y. 1980a. Intraspecific nest parasitism among Dead Sea Sparrow *Passer moabiticus*. *Ibis*, 122: 234-237.
- YOM-TOV, Y. 1980b. Intraspecific nest parasitism in birds. *Biological Review*, 55: 93-108.

[Recibido: 9-2-01]

[Aceptado: 17-9-01]