

Vigilancia del nido en una población de *Passer domesticus* (Aves: Passeridae) con elevado riesgo de infanticidio y parasitismo de cría intraespecífico: un estudio en cautividad

Nest guarding in a *Passer domesticus* (Aves: Passeridae) population with high risk of infanticide and intraspecific brood parasitism: a study in captivity

G. MORENO-RUEDA

Departamento de Biología Animal y Ecología, Facultad de Ciencias, Universidad de Granada. E-18071, Granada (Spain). E-mail: gmr@ugr.es.

Recibido el 2 de septiembre de 2002. Aceptado el 17 de noviembre de 2003.

ISSN: 1130-4251 (2002-2003), vol. 13/14, 219-237

Palabras clave: gorrión común, vigilancia del nido, nidificación colonial, cuidados parentales, presupuesto de tiempo, infanticidio, parasitismo de cría intraespecífico.

Key words: house sparrow, nest guarding, colonial nesting, parental care, time budget, infanticide, intraspecific brood parasitism.

RESUMEN

La nidificación en colonias por las aves puede tener asociados unos beneficios, pero también conlleva una serie de costes entre los que destacan el infanticidio y el parasitismo de cría intraespecífico. Estos dos costes se dan en el gorrión común (*Passer domesticus*). En el presente trabajo se utiliza una colonia de gorrión común criando en cautividad, en la que el riesgo de infanticidio y de parasitismo de cría intraespecífico son altos, para estudiar los patrones de guardia del nido. Se mide la tasa de vigilancia del nido desde el exterior, el tiempo que los individuos están dentro del nido, y el tiempo que el nido queda sin ningún tipo de vigilancia. Se detectan diferencias para estos patrones según el momento del ciclo reproductor (antes de comenzar la puesta, durante la puesta de huevos, incubación, crianza de pollos pequeños, y crianza de pollos grandes), así como diferencias entre ambos sexos. Las hembras pasan más tiempo dentro del nido, y el tiempo que el nido queda sin ninguna vigilancia es mínimo durante los períodos del ciclo reproductor en que es más vulnerable. Las hembras parecen más constreñidas para la vigilancia por otras actividades reproductoras

en determinados momentos del ciclo. La defensa del nido por parte de la hembra incrementa con el tamaño de puesta. Estos patrones son explicados según el tiempo disponible por los individuos para la vigilancia del nido en relación con el disponible para otras actividades, el riesgo de sufrir infanticidio o parasitismo de cría intraespecífico, y el valor reproductivo relativo de la nidada.

SUMMARY

Nesting in colonies may be profitable for birds, but it also have costs as infanticide and intraspecific brood parasitism. These costs have been described in the house sparrow (*Passer domesticus*). In this paper an artificial colony of house sparrows breeding in captivity is used. Risk of infanticide and intraspecific brood parasitism is high in this colony, and the patterns of nest guarding by sparrows are studied. Nest guarding rate outside the nest, time employed inside the nest, and time without neither guarding to the nest, are measured. These variables showed differences according to the nesting cycle (before egg laying, during egg laying, incubation, rearing little chicks, and rearing older chicks). Sexual differences have been also found, with females employing more time inside the nest. Nests were lesser time without either guarding when risk of infanticide or intraspecific brood parasitism were higher (during the nesting cycle periods of egg laying, incubation and rearing of young chicks). Clutch size increased nest guarding by females. These patterns are explained in basis to the time that birds have available to nest guarding in relation to the time they must invest in other activities, the risk of infanticide and intraspecific brood parasitism, and the reproductive value of the broods.

INTRODUCCIÓN

Aproximadamente el 13% de las aves crían colonialmente (Lack, 1968; Hoyo *et al.*, 1992). Las aves que crían de forma colonial defienden pequeños territorios que contienen únicamente la zona de nidificación, en contraposición a las aves territoriales, que defienden territorios dentro de los cuales se encuentra también la zona de forrajeo (Perrins & Birkhead, 1983). El que un ave decida reproducirse colonialmente o en solitario dependerá de los costes y beneficios relativos asociados a cada tipo de estrategia reproductiva. Entre las ventajas de la colonialidad pueden estar una mayor facilidad para encontrar alimento (Ward & Zahavi, 1973; Brown, 1986; Sasvári & Hegyi, 1994), y la disminución del riesgo de depredación (e.g. Hoogland & Sherman, 1976). No obstante, la cría en colonias también tiene asociado una serie de costes. En las colonias se puede incrementar la competencia por parejas o por lugares de nidificación, así como la atracción de depredadores, la transmisión de enfermedades, y el riesgo de cópulas fuera de pareja (Alexander, 1974; Møller & Birkhead, 1993; Møller & Erritzøe, 1996). El parasitismo de cría

intraespecífico, una estrategia por la cual determinadas hembras ponen algunos de sus huevos en los nidos de hembras coespecíficas (Yom-Tov, 1980; Petrie & Møller, 1991), y el infanticidio, asesinato de huevos o pollos (Hrdy, 1979), han sido también considerados como un coste de la nidificación en colonias (p.e., Hoogland & Sherman, 1976; Møller, 1987a).

El gorrión común (*Passer domesticus*, Linnaeus, 1758) es un ave granívora comensal del hombre, que normalmente nidifica en colonias, aunque también puede nidificar en solitario (Summers-Smith, 1988). El infanticidio ha sido descrito en el gorrión común (Veiga, 1990, 1993). Este comportamiento suele ser realizado por machos sin pareja con la intención de forzar el divorcio de la pareja víctima y emparejar con la hembra, y también es realizado por hembras secundarias de machos poliginicos sobre las hembras primarias con el objetivo de incrementar la atención del macho hacia sus nidos (Veiga, 1990). El parasitismo de cría intraespecífico también ha sido descrito en esta especie, en la que hasta un 8,5% de los nidos llegan a estar parasitados (Kendra *et al.*, 1988; Veiga & Boto, 2000). Evidentemente, las víctimas de ambos tipos de comportamiento sufren un costo al ver reducido su éxito reproductor.

Las aves poseen un tiempo limitado a lo largo del día durante el cual deben realizar sus actividades. En primer lugar necesitan adquirir la cantidad de alimento necesaria para su propio mantenimiento, dirigiendo el resto del tiempo disponible a otras actividades como son el cuidado de la descendencia (Ydenberg, 1994). El reparto del tiempo entre diversas actividades es lo que se conoce como presupuesto del tiempo (p.e. Barnard, 1980). Emplear tiempo en la vigilancia del nido puede reducir algunos costes de la colonialidad. Por ejemplo, la defensa del nido en la golondrina común (*Hirundo rustica*) reduce el riesgo de parasitismo de cría intraespecífico (Møller, 1989). Sin embargo, la vigilancia del nido es costosa en términos de tiempo (Biermann & Robertson, 1983), y debe comprometerse con otros requerimientos del ave. Así, por ejemplo, la tasa de defensa del nido por la hembra de golondrina es mínima durante el período de puesta de huevos, cuando el riesgo de parasitismo de cría intraespecífico es mayor, ya que durante este periodo las hembras ven constreñido su tiempo disponible para vigilar por los altos requerimientos energéticos que le supone la producción de huevos (Møller, 1987b).

En el presente estudio se analizan los patrones de vigilancia del nido por el gorrión común en una situación de alto riesgo de infanticidio y parasitismo de cría intraespecífico en una colonia criando en cautividad. El alto riesgo de infanticidio es causado por un sesgo de la razón de sexos a favor de las hembras, lo que provoca la existencia de hembras poliginicas secundarias, potenciales infanticidas (Veiga, 1990). El alto riesgo de parasitismo de cría intraespecífico es causado por la proximidad entre las cajas-nido vecinas, lo

que aumenta la facilidad de los parásitos para localizar nidos potenciales a los que parasitar (Semel *et al.*, 1988; Gowaty & Bridges, 1991). De hecho, el infanticidio en la colonia es muy común y la tasa de parasitismo de cría intraespecífico es mayor que la encontrada en la naturaleza (Moreno-Rueda & Soler, 2002).

Según la teoría del presupuesto de tiempo se predice lo siguiente:

- 1°—Como consecuencia de las distintas funciones reproductivas de los dos sexos cabe esperar diferencias en los patrones de vigilancia de machos y hembras.
- 2°—Los requerimientos de tiempo para otras actividades y el riesgo de infanticidio y parasitismo de cría intraespecífico varían según el momento fenológico de la reproducción, por lo que cabe esperar que existan diferencias en los patrones de vigilancia según el momento del ciclo reproductor.
- 3°—Los requerimientos de tiempo para otras actividades también pueden variar a lo largo del año (o con alguna otra variable ecológica), por lo que son predecibles diferencias en los patrones de vigilancia a lo largo de la temporada de cría.
- 4°—Conforme mayor es el valor reproductivo de la nidada mayores son los beneficios de invertir tiempo en su protección, por lo que la vigilancia del nido debe incrementarse con su valor reproductivo.

MATERIAL Y MÉTODOS

El estudio fue llevado a cabo durante el año 2001 en una colonia de gorrion común criando en cautividad en la Facultad de Ciencias de la Universidad de Granada, situada en el casco urbano de Granada. Veintitrés machos y 27 hembras fueron introducidos en un aviario de 20,5 m³ de volumen. Se crearon 11 parejas y 5 sistemas de emparejamiento de poliginia formados por un macho y dos o tres hembras. En total se reprodujeron 22 hembras. Treinta cajas nido, así como abundante material de construcción para el nido (materia vegetal y algodón) estaban disponibles para la reproducción. La comida y el agua fueron suministrados *ab libitum*. Una cortina aislaba el aviario del resto del laboratorio, de forma que los gorriones no eran conscientes de la presencia del observador. Una serie de agujeros rectangulares situados regularmente en la cortina permitían la observación de los animales. Para más información sobre las condiciones de cautividad véase Moreno-Rueda & Soler (2002).

A lo largo de la temporada de cría se realizaron 129 observaciones válidas de una hora de duración cada una. Las observaciones se realizaron a

lo largo de todo el día, y no se detectó ningún efecto significativo entre la hora del día y las variables de vigilancia medidas (datos no mostrados). Durante las observaciones los gorriones no eran conscientes de la presencia del investigador, como muestra el hecho de que en ocasiones se posaban a menos de 30 centímetros del observador. Dichas observaciones se realizaban sobre un determinado nido focal. Ninguna nidada fue observada dos veces durante el mismo momento del ciclo reproductor, aunque en varias parejas se realizaron observaciones en puestas distintas a lo largo de la temporada de cría. La situación fenológica de la pareja que ocupaba el nido focal era conocida. Se distinguieron los siguientes momentos fenológicos: a) pre-puesta ($n = 6$ observaciones), cuando la pareja aún no había comenzado la puesta de huevos; b) puesta ($n = 24$), cuando la hembra propietaria del nido había comenzado la puesta de huevos, pero no había puesto todos los huevos en el nido; c) incubación ($n = 32$), cuando la puesta de huevos ya había terminado y éstos aún no habían eclosionado; d) pollos pequeños ($n = 43$ observaciones), cuando ya había pollos en el nido con edades comprendidas entre 3 y 5 días desde la eclosión; e) pollos grandes ($n = 24$), cuando en el nido había pollos de edades entre 10 y 12 días. Los pollos pequeños aún no tenían plumas, mientras que los grandes sí (véase Harrison, 1991; página 45), lo que implica que los pollos pequeños tenían una deficiente capacidad de termorregulación y requerían del empolle por parte de sus padres para mantenerse calientes, mientras que los pollos grandes ya sí poseían capacidad de termorregulación (Choi & Bakken, 1990).

Durante los períodos de observación cinco variables relacionadas con la vigilancia del nido fueron medidas. Se anotó el tiempo que el macho y la hembra (por separado) permanecieron vigilando posados en un radio de 30 centímetros alrededor de la entrada de la caja-nido. Se utilizó este radio ya que la distancia media entre las cajas-nido era de 28,5 cm (Moreno-Rueda & Soler, 2002), por lo que, más allá de este valor los individuos podrían alcanzar la entrada de la caja-nido vecina. Al estar posados fuera del nido los individuos tenían que estar agarrados a la tela metálica que conforma las paredes del aviario, lo cual posiblemente sea una actividad costosa y no de reposo de los animales, por lo que muy probablemente esté dirigida a la vigilancia del nido. Esta variable es denominada como tasa de vigilancia (en minutos por hora). Hay que tener en cuenta, no obstante, que algunos individuos podían estar guardando su nido desde perchas cercanas, lo que proporciona una fuente de error de esta variable. También se midió el tiempo que macho y hembra estuvieron dentro del nido. Dentro del nido los individuos realizaban diversas actividades (descansar, arreglar y sanear el nido, incubar, empollar, cebar a los pollos...), pero el tiempo empleado dentro del nido (en minutos por hora) fue considerado como otra variable de vigilancia, ya que

mientras este comportamiento está siendo realizado por algún miembro de la pareja el nido puede considerarse seguro del ataque o parasitación por coespecíficos. Por último, se midió el tiempo sin vigilancia (en minutos por hora), considerado como el tiempo que el nido permaneció totalmente desprotegido, es decir, ningún miembro de la pareja se encontraba vigilándolo ni dentro de él.

La tasa de cebas de ambos padres (número de viajes con comida para los pollos hasta el nido realizados en una hora) también fue anotado durante los períodos en que había pollos en el nido. El número de huevos y de pollos era conocido mediante la revisión diaria del contenido de los nidales. La temperatura fue medida, pero no pudo obtenerse para determinadas observaciones, lo que reduce el tamaño de muestra en determinados análisis. Cuando esto ocurre, el nuevo tamaño de muestra es señalado.

Se utilizó el programa Statistica (StatSoft, 1998) para la mayoría de los análisis. Un test de Kolmogorov-Smirnov reveló que todas las variables utilizadas tuvieron una distribución normal, excepto las tasas de vigilancia por la hembra y el macho. Estas variables no pudieron ser normalizadas debido al elevado sesgo que tenían hacia el cero. Por este motivo, en los análisis en los que estas variables son introducidas se utilizaron pruebas estadísticas no paramétricas, empleándose pruebas estadísticas paramétricas en los restantes análisis.

RESULTADOS

Patrones de vigilancia según el momento del ciclo reproductor

La tasa de vigilancia de la hembra varió significativamente según el momento del ciclo reproductor (Kruskal-Wallis ANOVA; $H_{4, 129} = 16,8$; $p = 0,002$; Fig. 1), debido a la alta tasa de vigilancia durante el período de pre-puesta (no hay diferencias significativas entre los demás períodos; Kruskal-Wallis ANOVA; $H_{3, 123} = 2,2$; $p > 0,5$). No existieron diferencias significativas en la tasa de vigilancia del macho según el momento del ciclo (Kruskal-Wallis ANOVA; $H_{4, 129} = 5,6$; $p > 0,2$; Fig. 1). La tasa de vigilancia fue siempre mayor en el macho que en la hembra, salvo en el período pre-reproductivo, pero las diferencias sólo fueron estadísticamente significativas durante la incubación (Fig. 1).

El tiempo que los individuos permanecieron dentro de la caja-nido varió según el momento del ciclo reproductor, tanto en el caso de la hembra, como en el caso del macho (ANOVA de una vía; para ambos sexos: $F_{4, 124} > 10$; $p < 0,0001$; Fig. 2). Estas diferencias fueron debidas al menor tiempo empleado

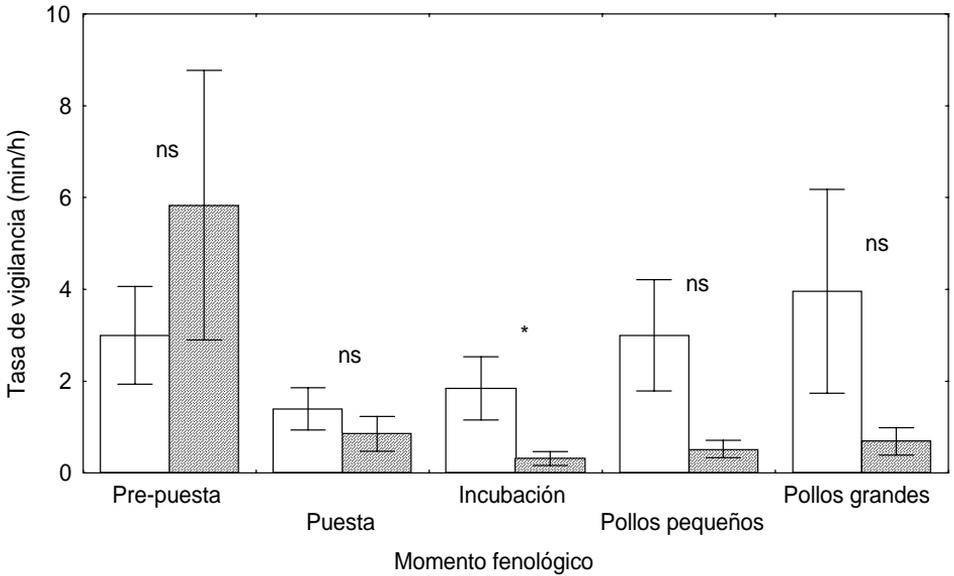


Fig. 1.—Tasa de vigilancia (min/h) según el momento fenológico. Blanco: machos, gris: hembras. Prueba pareada de Wilcoxon, ns: no significativo, * $p < 0,02$. Las líneas representan el error estándar.

Fig. 1.—Nest guarding rate (min/h) according to the phenologic moment. White: males, grey: females. Wilcoxon matched pairs test; ns: non significant; * $p < 0.02$. Lines show the standard error.

dentro del nido durante los períodos de pre-puesta y de pollos grandes con respecto a los períodos de puesta, incubación y pollos pequeños (prueba a posteriori de Scheffé; para todas las comparaciones $p < 0,01$; en el caso del macho las diferencias entre período de pre-puesta y los tres períodos centrales no fueron significativas). No hubo diferencias significativas entre los períodos de puesta, incubación y pollos pequeños (prueba de Scheffé, siempre $p > 0,3$). El tiempo empleado dentro del nido fue mayor en la hembra que en el macho de forma altamente significativa, excepto antes de comenzar la puesta (Fig. 2).

Durante la puesta de huevos, la incubación y cuando los pollos eran pequeños el macho empleó significativamente más tiempo dentro del nido que vigilando (comparar Figuras 1 y 2; prueba de Wilcoxon; $p < 0,0005$ para los tres períodos). Durante los períodos de pre-puesta y cuando los pollos eran grandes las diferencias no fueron significativas ($p > 0,3$). En el caso de la hembra el tiempo empleado dentro del nido fue significativamente mayor

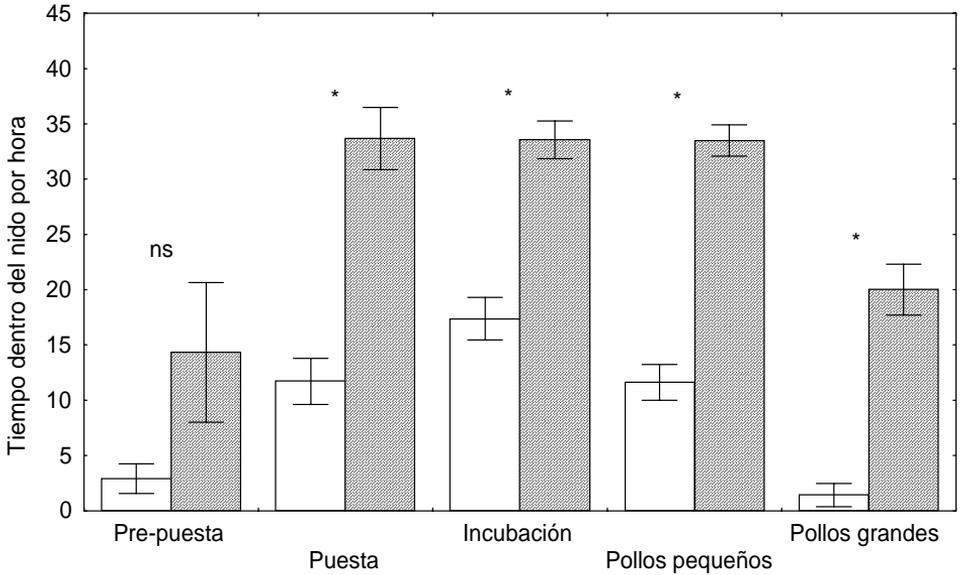


Fig. 2.—Tiempo empleado dentro del nido (min/h) según el momento fenológico. Blanco: machos, gris: hembras. Prueba pareada de la *t* de Student; ns: no significativo; * $p < 0,0001$. Las líneas indican el error estándar.

Fig. 2.—Time employed inside the nest (min/h) according to the phenologic moment. White: males, grey: females. T-test for dependent samples, ns: non significant; * $p < 0,0001$. Lines show the standard error.

que el empleado en vigilancia en todos los períodos salvo en el de pre-puesta (prueba de Wilcoxon; para los períodos en que hubo diferencias: $p < 0,0005$; para el período de pre-puesta: $p > 0,1$).

El tiempo total que el nido quedó sin vigilancia también varió según el momento del ciclo reproductor (ANOVA; $F_{4, 124} = 13,4$; $p < 0,0001$; Fig. 3). A pesar de la mayor tasa de vigilancia, el tiempo sin vigilancia fue máximo durante la pre-puesta debido al menor tiempo en que hubo algún miembro de la pareja en el nido (Fig. 2). El tiempo sin vigilancia fue también muy alto cuando los pollos eran grandes, no existiendo diferencias entre este período y el de pre-puesta (prueba de Scheffé; $p > 0,1$). El tiempo sin vigilancia durante los períodos de puesta, incubación y pollos pequeños fue significativamente inferior al tiempo sin vigilancia durante la pre-puesta y cuando los pollos eran grandes (prueba de Scheffé; siempre $p < 0,002$, excepto en la comparación entre el período de puesta y de pollos grandes, donde $p = 0,076$).

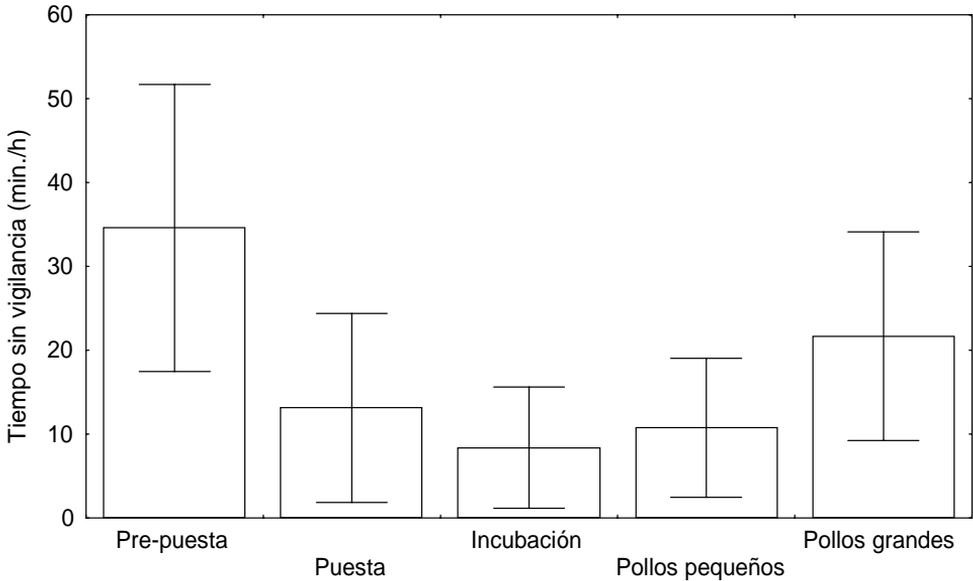


Fig. 3.—Tiempo total (min/h) que el nido quedó sin vigilancia según el momento reproductivo. Las líneas indican el error estándar.

Fig. 3.—Total time (min/h) in which the nest was without neither guarding according to the reproductive moment. Lines show the standard error.

Debido a estas diferencias en el comportamiento de vigilancia del nido según el momento del ciclo reproductor, el resto de los análisis se realizaron considerando cada momento del ciclo reproductor independientemente. El período pre-reproductivo ha sido excluido de los posteriores análisis debido a su bajo tamaño de muestra ($n = 6$).

Efecto de la fecha y la temperatura sobre los patrones de vigilancia

Se realizaron correlaciones entre las variables de vigilancia y la fecha (Tabla I). La hembra incrementa su tasa de la vigilancia y el tiempo empleado dentro del nido conforme avanza la temporada de cría (Tabla I). En el caso del macho, la fecha sólo influyó significativamente, de forma negativa, sobre el tiempo que empleó vigilando durante la puesta de huevos (Tabla I).

La temperatura tuvo efectos significativos y positivos sobre la vigilancia de la hembra durante la puesta de huevos y durante la estancia de los pollos pequeños en el nido, pero la temperatura no tuvo efectos significativos sobre

Tabla I.—Coeficientes de correlación entre la fecha de la temporada de cría y las variables de vigilancia. Correlación de Pearson (r) para tiempo sin vigilancia y dentro del nido por ambos sexos. Correlación de Spearman (r_s) para tasas de vigilancia por ambos sexos. * $p < 0,05$; ** $p < 0,001$.

Table I.—Relationship between date and nest guarding variables. Pearson Product-Moment Correlation (r) for time without nest guarding and time inside the nest by both males and females. Spearman Rank Correlation (r_s) for nest guarding rates by both males and females. * $p < 0.05$; ** $p < 0.001$.

| | Puesta [egg-laying] | Incubación [incubation] | Pollos pequeños [young chicks] | Pollos grandes [older chicks] |
|--|------------------------|----------------------------|-----------------------------------|----------------------------------|
| Vigilancia por el macho [nest guarding by males] | -0,40 * | -0,18 | 0,01 | -0,33 |
| Vigilancia por la hembra [nest guarding by females] | 0,14 | -0,13 | 0,33 * | 0,08 |
| Sin vigilancia [without nest guarding] | -0,28 | 0,15 | -0,08 | 0,33 |
| El macho dentro del nido [males inside the nest] | 0,06 | 0,04 | -0,24 | -0,13 |
| La hembra dentro del nido [females inside the nest] | 0,22 | -0,09 | 0,53 ** | 0,23 |

la tasa de vigilancia de la hembra durante el período de incubación y de pollos grandes (Tabla II). El tiempo empleado por la hembra dentro del nido incrementó significativamente con la temperatura cuando los pollos eran pequeños, pero no en otros momentos del ciclo reproductor (Tabla II). La temperatura no tuvo efectos significativos sobre los patrones de vigilancia del macho. El tiempo sin vigilancia incrementó significativamente conforme incrementaba la temperatura cuando los pollos eran grandes (Tabla II).

Si se comparan las tablas I y II se puede observar que, básicamente, se han obtenido los mismos efectos sobre los patrones de vigilancia por la temperatura y por la fecha. Debido a la alta colinearidad entre temperatura y fecha (ambas variables están altamente correlacionadas; $r = 0,96$; $p < 0,001$; $n = 110$), no se pudo separar estadísticamente el efecto de ambas variables al no poder emplearse estadística multivariante (Sokal & Rohlf, 1995; Forbes, 2002).

Influencia del tamaño de puesta y del tamaño de nidada

El tiempo empleado en vigilancia por la hembra fue mayor cuanto mayor era el tamaño de puesta (Tabla III). El macho no alteró su comportamiento de

Tabla II.—Coeficientes de correlación entre la temperatura y las variables de vigilancia. Correlación de Pearson (r) para tiempo sin vigilancia y dentro del nido por ambos sexos. Correlación de Spearman (r_s) para tasas de vigilancia por ambos sexos. * $p < 0,02$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$.

Table II.—Effects of temperature on nest guarding variables. Pearson Product-Moment Correlation (r) for time without nest guarding and time inside the nest by both males and females. Spearman Rank Correlation (r_s) for nest guarding rates by both males and females. * $p < 0.02$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$.

| | Puesta [egg-laying] (n = 17) | Incubación [incubation] (n = 29) | Pollos pequeños [young chicks] (n = 40) | Pollos grandes [older chicks] (n = 24) |
|--|------------------------------------|--|---|--|
| Vigilancia por el macho [nest guarding by males] | -0,24 | 0,02 | 0,08 | -0,33 |
| Vigilancia por la hembra [nest guarding by females] | 0,62 ** | -0,06 | 0,37 * | 0,06 |
| Sin vigilancia [without nest guarding] | -0,38 | -0,06 | -0,05 | 0,49 * |
| El macho dentro del nido [males inside the nest] | 0,03 | 0,24 | -0,27 | -0,13 |
| La hembra dentro del nido [females inside the nest] | 0,25 | -0,18 | 0,55 *** | 0,19 |

Tabla III.—Coeficientes de correlación entre el tamaño de nidada y las variables de vigilancia. Correlación de Pearson (r) para tiempo sin vigilancia y dentro del nido por ambos sexos. Correlación de Spearman (r_s) para tasas de vigilancia por ambos sexos. * $p < 0,03$; ** $p < 0,01$.

Table III.—Relationship between brood size and nest guarding variables. Pearson Product-Moment Correlation (r) for time without nest guarding and time inside the nest by both males and females. Spearman Rank Correlation (r_s) for nest guarding rates by both males and females. * $p < 0.03$; ** $p < 0.01$.

| Edad [age] | Tamaño de puesta [clutch size] | 3-5 días [days] | 10-12 días [days] |
|---|-----------------------------------|-----------------|-------------------|
| Sin vigilancia [without nest guarding] | -0.41* | -0,14 | -0,08 |
| Machos dentro del nido [males inside the nest] | 0.31 | 0,35 * | 0,29 |
| Hembras dentro del nido [females inside the nest] | -0.07 | -0,42 ** | -0,46 * |
| Vigilancia del macho [nest guarding by males] | 0.03 | -0,04 | -0,11 |
| Vigilancia de la hembra [nest guarding by females] | 0.39* | 0,09 | 0,35 |

forma significativa con el tamaño de puesta. La mayor tasa de vigilancia de las hembras con puestas mayores probablemente no estuvo mediada por la temperatura o por la fecha, ya que ninguna de estas dos variables se correlacionó significativamente con el tamaño de puesta ($p > 0,5$).

El número de pollos en el nido cuando los pollos eran pequeños no afectó a las tasas de vigilancia ni al tiempo que el nido quedó sin vigilancia (Tabla III). El macho incrementó su frecuencia de cebas con el número de pollos en el nido ($r = 0,50$; $p = 0,001$), y el tiempo que estuvo dentro del nido incrementó con la frecuencia de cebas ($r = 0,44$; $p = 0,003$), lo que puede ser la causa de la relación positiva entre el tiempo empleado dentro del nido y el número de pollos (Tabla III). Al controlar estadísticamente ambas variables mediante un modelo de regresión múltiple se observa que es la tasa de cebas la causa del incremento del tiempo empleado dentro del nido por el macho conforme aumenta el tamaño de la nidada (Tabla IV). La hembra no incrementó significativamente su frecuencia de cebas con el número de pollos en el nido ($r = 0,24$; $p > 0,1$), y, al contrario que el macho, disminuyó el tiempo que empleaba dentro del nido conforme incrementaba su frecuencia de cebas ($r = -0,33$; $p = 0,03$). A pesar de que la relación entre número de pollos y tasa de cebas no resultó significativa, esta cadena de relaciones podría ser la causa de la relación negativa encontrada entre el número de pollos en el nido y el tiempo que la hembra empleó dentro de él (Tabla III). En este caso, única-

Tabla IV.—Regresión múltiple del número de pollos y de la frecuencia de cebas sobre el tiempo empleado dentro del nido por cada sexo.

Table IV.—Multiple regression of brood size and feeding rate on the time employed inside the nest by each sex.

| Determinantes del tiempo empleado dentro del nido por la hembra [Factors affecting time employed inside the nest by females] | | |
|---|--------------------------------|-------------|
| Total [total] | $F_{2,40} = 5,99$; $R = 0,48$ | $p = 0,005$ |
| Efecto número de pollos [effect of brood size] | Corr. Parc. = $-0,37$ | $p < 0,02$ |
| Efecto frecuencia de cebas [effect of feeding rate] | Corr. Parc. = $-0,26$ | $p > 0,05$ |
| Determinantes del tiempo empleado dentro del nido por el macho [Factors affecting time employed inside the nest by males] | | |
| Total [total] | $F_{2,40} = 5,40$; $R = 0,46$ | $P < 0,01$ |
| Efecto número de pollos [effect of brood size] | Corr. Parc. = $0,16$ | $P > 0,3$ |
| Efecto frecuencia de cebas [effect of feeding rate] | Corr. Parc. = $0,33$ | $P < 0,05$ |

mente el tamaño de la nidada, y no la frecuencia de cebas, determinó significativamente el tiempo que empleó la hembra dentro del nido (Tabla IV). Fecha y temperatura no parecieron mediar en estos efectos, ya que no tuvieron relación significativa con el número de pollos en el nido (siempre $p > 0,05$; $n = 40$).

En el caso de pollos grandes, la hembra disminuyó el tiempo empleado dentro del nido conforme mayor era el tamaño de pollada (Tabla III). Temperatura y fecha no mantuvieron correlación con el tamaño de pollada (para ambos $p > 0,1$; $n = 24$). La tasa de ceba de las hembras, en cambio, sí incrementó con el número de pollos ($r = 0,49$; $p < 0,02$), pero, por otro lado, la tasa de cebas no tuvo efectos significativos sobre el tiempo empleado por la hembra dentro del nido ($r = -0,16$; $p > 0,3$). Por tanto, únicamente el número de pollos pareció afectar el tiempo empleado por la hembra dentro del nido, tanto cuando se trataba de pollos pequeños como en el caso de pollos grandes.

Relación entre las variables de vigilancia

Durante el período de puesta, el tiempo que el nido quedó sin vigilancia estuvo principalmente afectado por la tasa de vigilancia de la hembra y el tiempo que ésta se encontró dentro del nido (ambas variables tuvieron una correlación negativa con el tiempo sin vigilancia; $r < -0,5$; $p < 0,01$). El comportamiento de vigilancia del macho no afectó al tiempo en que el nido quedó sin vigilancia (siempre $p > 0,1$). El tiempo empleado dentro del nido estuvo correlacionado con la tasa de vigilancia en ambos sexos ($r_s > 0,4$; $p < 0,05$ para el macho, $p = 0,056$ para la hembra). El tiempo que macho y hembra emplearon dentro del nido estuvo negativamente correlacionado ($r = -0,61$; $p = 0,002$). Las tasas de vigilancia de machos y hembras no estuvieron correlacionadas ($r_s = -0,001$; $p > 0,9$).

Durante la incubación, aunque la hembra permaneció dentro del nido más tiempo que el macho (arriba), fue el tiempo empleado por el macho dentro del nido el factor que explicó la mayor varianza del tiempo sin vigilancia ($r = -0,56$; $p = 0,001$; para la hembra: $r = -0,08$; $p > 0,8$). Las tasas de vigilancia de ambos sexos no tuvieron efectos significativos sobre la varianza del tiempo sin vigilancia ($p > 0,1$). Tiempo que macho y hembra emplearon dentro del nido volvieron a estar negativamente correlacionados ($r = -0,76$; $p < 0,001$), mientras que las tasas de vigilancia de ambos sexos estuvieron correlacionadas de forma positiva ($r_s = 0,35$; $p < 0,05$). Tiempo empleado en vigilar y tiempo empleado dentro del nido no mantuvieron ninguna relación durante este período para ninguno de los dos sexos (siempre $r_s \approx 0,0$; $p > 0,1$).

Cuando en el nido había pollos de 3-5 días de edad, la varianza en el tiempo que el nido quedó sin vigilancia fue significativamente explicada por el tiempo empleado dentro del nido por ambos sexos (macho: $r = -0,59$; $p < 0,001$; hembra: $r = -0,36$; $p < 0,02$). El tiempo empleado por ambos sexos dentro del nido, de nuevo, estuvo negativamente correlacionado ($r = -0,44$; $p = 0,003$). Las tasas de vigilancia de ambos sexos no tuvieron un efecto significativo sobre la varianza del tiempo sin vigilancia, no mostraron correlación significativa entre sí ni con los tiempos empleados dentro del nido por cada sexo (para todos los casos $p > 0,05$). Cuando los pollos eran grandes (10-12 días de edad) no se detectó ninguna relación significativa entre las variables de vigilancia medidas (siempre $p > 0,05$).

DISCUSIÓN

En el presente estudio se analizan los patrones de vigilancia en el gorrión común. Estos patrones pueden ser explicados en base a los presupuestos de tiempo que realicen las aves. Debido a los costes de la colonialidad, vigilar los nidos reporta un beneficio, pero el tiempo que los gorriones están vigilando sus nidos es tiempo que no pueden emplear en otras actividades. Además, los beneficios obtenidos de la vigilancia del nido serán mayores conforme mayor sea el valor reproductivo de la nidada a proteger, y mayor sea el riesgo de daño que sufra dicha nidada. En resumen, el tiempo empleado en vigilar las nidadas vendría determinado por tres factores: el tiempo necesario para otras actividades, el valor de la nidada y el riesgo de parasitismo de cría intraespecífico e infanticidio.

Diferencias entre los sexos en los patrones de vigilancia del nido según el momento del ciclo reproductor

Durante el período de puesta de huevos la hembra afronta importantes costes energéticos para la producción de huevos (Kremmentz & Ankney, 1986). Estos costes le obligarían a incrementar su tasa de forrajeo, lo que limitaría el tiempo disponible para otras actividades como la vigilancia del nido. Durante el período de incubación la hembra asume la mayor parte de esta actividad (Anderson, 1978; Summers-Smith, 1988), por lo que permanecería más tiempo dentro del nido, pero menos vigilando desde fuera. Cuando los pollos están ya en el nido la hembra asume la mayor parte de las cebas, especialmente cuando los pollos son mayores, momento en que el macho reduce su colaboración (Moreno-Rueda & Soler, enviado; Moreno-Rueda,

enviado). Cuando los pollos son pequeños, tienen dificultades para tragar la comida, lo que requiere un mayor tiempo de ceba (Rydén & Bengtsson, 1980) y, además, carecen de capacidad termorreguladora, por lo que deben ser empollados (p.e. Lozano & Lemon, 1995). Estos dos factores incrementarían el tiempo que la hembra permanece en el nido durante este período. En el período de pre-puesta estas limitaciones no existen ya que la única actividad reproductiva es la construcción del nido y ésta es realizada principalmente por el macho (Summers-Smith, 1988). Durante este periodo no hay peligro de infanticidio ni de parasitismo de cría, pero sí de robo de material.

De acuerdo con esta información, cabría esperar que la tasa de vigilancia de la hembra será mayor en el período de pre-puesta, cuando las constricciones temporales son menores. Efectivamente, los datos soportan esta idea (Fig. 1). El tiempo empleado dentro del nido debería ser superior durante los períodos de incubación y, en menor medida, durante el período de pollos pequeños (debido al empolle). Durante estos dos períodos y el período de puesta de huevos el tiempo empleado por la hembra dentro del nido es máximo (Fig. 2). La hembra permanece menos tiempo en el nido cuando los pollos son grandes. Por qué permanece tanto tiempo dentro del nido durante la puesta de huevos es desconocido. Tiempo dentro del nido y tasa de vigilancia están correlacionadas durante la puesta de huevos, pero no en los demás períodos. Esto sugiere que el tiempo empleado dentro del nido por la hembra durante la puesta de huevos obedecería a un comportamiento de vigilancia.

El macho, en cambio, no está tan constreñido temporalmente como la hembra por las labores reproductivas, ya que no tiene que producir huevos, y su esfuerzo durante la incubación y la ceba de los pollos es menor. Por este motivo sería lógico que empleara más tiempo vigilando, pero también podría invertir dicho tiempo en otras actividades, como la búsqueda de más hembras o cópulas fuera de pareja (Wesneat & Sherman, 1993). Debido al sesgo a favor de hembras en el aviario, esta actividad puede ser importante para la decisión de inversión tomada por los machos. Su tasa de vigilancia es mayor que la de la hembra. Por otro lado, los machos emplean significativamente menos tiempo dentro del nido. A pesar de estar menos constreñido temporalmente por otras actividades reproductivas que la hembra, su participación en la defensa del nido es menor en líneas generales. Esto coincide con su menor participación en la ceba de los pollos (Moreno-Rueda & Soler, enviado; Moreno-Rueda, enviado), y sugiere que los machos emplean mucho tiempo intentando obtener beneficios reproductivos extra.

El tiempo que el nido quedó sin vigilancia fue mínimo durante la puesta de huevos, la incubación y mientras había pollos pequeños. Estos son los momentos de mayor riesgo de parasitismo de cría intraespecífico (puesta de huevos) y de infanticidio (incubación y pollos pequeños) (Yom-Tov, 1980;

Veiga, 1990). Con los pollos grandes el infanticidio es más raro por el tamaño y movilidad de los pollos (Veiga, 1990; observaciones personales). El tiempo que el nido quedó sin vigilancia fue minimizado por el comportamiento de la hembra durante la puesta de huevos, probablemente porque el macho guardó a la hembra en ese periodo con el objetivo de minimizar las cópulas fuera de pareja (Møller, 1987b). El comportamiento del macho fue, por otro lado, el que minimizó el tiempo que el nido quedó sin vigilancia durante la incubación, probablemente porque la hembra debía dedicar la mayor parte de su tiempo durante ese periodo a la incubación. El comportamiento de ambos sexos explicó la varianza en el tiempo que el nido quedó sin vigilancia cuando había pollos pequeños, precisamente en una etapa en la que ambos progenitores cumplían la misma función, cebar a los pollos.

Efecto de la fecha y la temperatura sobre los patrones de vigilancia del nido

Conforme la temporada de cría avanza y las nidadas se suceden, las aves van acumulando un cansancio físico que les hace disponer de menos tiempo para actividades como la vigilancia (Gebhardt-Henrich *et al.*, 1998). Por otro lado, el valor reproductivo de las nidadas disminuye conforme avanza la temporada de cría (Klomp, 1970; Perrins & Birkhead, 1983; Moreno, 1998), lo que explicaría una menor inversión en la nidada (Curio, 1983). Ambas hipótesis predicen un descenso en la vigilancia conforme avanza la fecha. Esto podría explicar el descenso de la tasa de vigilancia del macho durante la puesta de huevos.

La temperatura incrementa con la fecha, y su efecto sería el de disminuir los requerimientos energéticos de los animales para la termorregulación (p.e., Caraco & Bayham, 1982). Esto disminuiría el tiempo empleado en la búsqueda de alimento para el automantenimiento y puede incrementar el tiempo disponible para otras actividades como son la guardia del nido. Las correlaciones positivas de la temperatura con la vigilancia por parte de la hembra y con el tiempo que la hembra permanece dentro del nido obtenidas en este estudio pueden explicarse, por tanto, por esta hipótesis.

Valor reproductivo de la nidada y patrones de vigilancia del nido

La teoría predice una mayor inversión en vigilancia del nido en las nidadas con mayor valor reproductivo (Montgomerie & Weatherhead, 1988; Redondo, 1989). Efectivamente, de acuerdo con esta hipótesis, la hembra incrementa su tasa de vigilancia cuanto mayor es el tamaño de puesta. El

macho incrementa su tiempo dentro del nido cuanto mayor es el número de pollos pequeños, pero esto es un efecto de su incremento en la frecuencia de cebas. El por qué la hembra pasa menos tiempo dentro del nido conforme mayor es el número de pollos dentro de él es desconocido, pero la tasa de cebas no parece influir en este comportamiento, ya que no guarda relación con el tiempo que la hembra pasa dentro del nido.

CONCLUSIONES

Las hembras tienen una mayor importancia en la vigilancia del nido. Los patrones de vigilancia varían según el momento del ciclo reproductor, siendo mínimo el tiempo que el nido queda sin vigilancia en aquellos momentos de máximo riesgo para la nidada. La temperatura, al disminuir el tiempo necesario para forrajeo, tendría un efecto positivo sobre los patrones de vigilancia de la hembra. Conforme incrementa el tamaño de puesta (y, por tanto, el valor reproductivo de la nidada), incrementa la vigilancia del nido por parte de la hembra. El presupuesto de tiempo, el riesgo de parasitismo de cría intraespecífico y de infanticidio, y el valor reproductivo de la nidada pueden explicar los patrones de vigilancia encontrados.

AGRADECIMIENTOS

Juan Diego Ibáñez, Rubén Rabaneda y Manuel Soler colaboraron durante el cuidado de los animales. Los comentarios de Francisco Sánchez Piñero y un revisor anónimo contribuyeron a mejorar el manuscrito.

BIBLIOGRAFÍA

- ALEXANDER, R. D. 1974. The evolution of social behavior. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5: 325-383.
- ANDERSON, T. R. 1978. Population studies of European sparrows in North America. *Occasional Papers of the Museum of Natural History*, 70: 1-58.
- BARNARD, C. J. 1980. Flock feeding and time budgets in the house sparrow (*Passer domesticus* L.). *Animal Behaviour*, 28: 295-309.
- BIERMANN, G. C. & ROBERTSON, R. J. 1983. Residual reproductive value and parental investment. *Animal Behaviour*, 31: 311-312.
- BROWN, C. R. 1986. Cliff swallow colonies as information centers. *Science*, 234: 83-85.
- CARACO, T. & BAYHAM, M. C. 1982. Some geometric aspects of house sparrow flocks. *Animal Behaviour*, 30: 990-996.
- CURIO, E. 1983. Why do young birds reproduce less well? *Ibis*, 125: 400-404.

- CHOI, I.-H. & BAKKEN, G. S. 1990. Begging responses in nestling red-winged blackbirds (*Agelaius phoeniceus*): effect of body temperature. *Physiological Zoology*, 63: 965-986.
- FORBES, S. 2002. Statistical challenges in the study of nestling begging. En: WRIGHT, J. & LEONARD, M. L. (Editores). *The Evolution of Begging*: 473-491. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht.
- GEBHARDT-HENRICH, S. G., HEEB, P., RICHNER, H. & TRIPET, F. 1998. Does loss of mass during breeding correlate with reproductive success? A study on Blue Tits *Parus caeruleus*. *Ibis*, 140: 210-213.
- GOWATY, P. A. & BRIDGES, W. C. 1991. Nestbox availability affects extra-pair fertilizations and conspecific brood parasitism in eastern bluebirds, *Sialia sialis*. *Animal Behaviour*, 41: 661-675.
- HARRISON, C. 1991. *Guía de campo de los nidos, huevos y polluelos de las aves de España y Europa*. Omega. Barcelona.
- HOOGLAND, J. L. & SHERMAN, P. W. 1976. Advantages and disadvantages of bank swallow (*Riparia riparia*) coloniality. *Ecological Monographs*, 46: 33-58.
- HOYO, J. DEL, ELLIOT, A. y SARGATAL, J. 1992. *Handbook of the Birds of the World. Vol. 1*. Lynx. Barcelona.
- HRDY, S. B. 1979. Infanticide among animals: a review, classification and examination of the implications for the reproductive strategies of females. *Ethology and Sociobiology*, 19: 197-206.
- KENDRA, P. E., ROTH, R. R. & TALLAMY, D. W. 1988. Conspecific brood parasitism in the house sparrow. *Wilson Bulletin*, 100: 80-90.
- KLOMP, H. 1970. The determination of clutch-size in birds: a review. *Ardea*, 58: 1-124.
- KREMMENTZ, D. G. & ANKNEY, C. D. 1986. Bioenergetics of egg production by female house sparrows. *Auk*, 103: 299-305.
- LACK, D. 1968. *Ecological adaptations for breeding in birds*. Chapman & Hall. London.
- LOZANO, G. A. & LEMON, R. E. 1995. Food abundance and parental care in yellow warblers (*Dendroica petechia*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 37: 45-50.
- MONTGOMERIE, R. D. & WEATHERHEAD, P. J. 1988. Risks and rewards of nest defense by parent birds. *Quarterly Review of Biology*, 63: 167-187.
- MORENO, J. 1998. The determination of seasonal declines in breeding success in seabirds. *Etología*, 6: 17-31.
- MORENO-RUEDA, G. & SOLER, M. 2002. Cría en cautividad del Gorrión Común *Passer domesticus*. *Ardeola*, 49: 11-17.
- MØLLER, A. P. 1987a. Advantages and disadvantages of coloniality in the swallow, *Hirundo rustica*. *Animal Behaviour*, 35: 819-832.
- MØLLER, A. P. 1987b. 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.
- MØLLER, A. P. & BIRKHEAD, T. R. 1993. Cuckoldry and sociality: a comparative study of birds. *American Naturalist*, 142: 118-140.
- MØLLER, A. P. & ERRITZØE, J. 1996. Parasite virulence and host immune defense: host immune response is related to nest reuse in birds. *Evolution*, 50: 2066-2072.
- PERRINS, C. M. & BIRKHEAD, T. R. 1983. *Avian Ecology*. Blackie. Glasgow.
- 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.
- REDONDO, T. 1989. Avian nest defense: Theoretical models and evidence. *Behaviour*, 111: 161-195.

- RYDÉN, O. & BENGTSSON, H. 1980. Differential begging and locomotory behaviour by early and late hatched nestlings affecting the distribution of food in asynchronously hatched broods of altricial birds. *Ethology*, 53: 209-224.
- SASVÁRI, L. & HEGYI, Z. 1994. Reproductive effort of colonial and solitary breeding tree sparrows *Passer montanus* L. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 34: 113-123.
- SEMEL, B., SHERMAN, P. W. & BYERS, S. M. 1988. Effects of brood parasitism and next-box placement on wood duck breeding ecology. *Condor*, 90: 920-930.
- SOKAL, R.R. & ROHLF, F. J. 1995. *Biometry*, 3rd ed. Freeman. New York.
- STATSOFT, INC. 1998. *STATISTICA for Windows* (Programa de computadora). Statsoft, Inc. Tulsa.
- SUMMERS-SMITH, J. D. 1988. *The Sparrows, a study of the genus Passer*. T & AD Poyser. Calton.
- VEIGA, J. P. 1990. Infanticide by male and female house sparrows. *Animal Behaviour*, 39: 496-502.
- VEIGA, J. P. 1993. Prospective infanticide and ovulation retardation in free-living house sparrows. *Animal Behaviour*, 45: 43-46.
- VEIGA, J. P. & BOTO, L. 2000. Low frequency of extra-pair fertilisations in house sparrows breeding at high density. *Journal of Avian Biology*, 31: 237-244.
- WARD, P. & ZAHAVI, A. 1973. The importance of certain assemblages of birds as "information-centres" for food finding. *Ibis*, 115: 517-534.
- WESTNEAT, D. F. & SHERMAN, P. W. 1993. Parentage and the evolution of parental behavior. *Behavioral Ecology*, 4: 66-77.
- YDENBERG, R. C. 1994. The behavioral ecology of provisioning in birds. *Ecoscience*, 1: 1-14.
- YOM-TOV, Y. 1980. Intraspecific nest parasitism in birds. *Biological Reviews*, 55: 93-108.