

ESTUDIO COMPARADO DE LOS PRINCIPALES PARAMETROS REPRODUCTIVOS DE *PASSER HISPANIOLENSIS* Y *PASSER DOMESTICUS* EN ESPAÑA CENTRO-OCCIDENTAL

Juan Carlos Alonso*

1. INTRODUCCIÓN

El estudio de los parámetros reproductivos es fundamental para comprender la problemática ecológica y evolutiva de las distintas especies animales, especialmente de aquellas que están filogenéticamente más emparentadas (LACK, 1968, 1971; CODY, 1971, 1974). Algunas especies del género *Passer* plantean interesantes cuestiones a este respecto, no faltando estudios comparativos sobre poblaciones de Gorriónes Comunes (*Passer domesticus*) y Molineros (*P. montanus*) en diferentes zonas dentro de su amplia área de distribución (véase revisión en PINOWSKI & KENDEIGH, 1977). Sin embargo, a pesar de que algunos autores han llamado la atención sobre la compleja situación en la que se encuentran el Gorrión Común y el Gorrión Moruno (*Passer hispaniolensis*) en la cuenca mediterránea, las relaciones entre estas dos especies sólo han sido estudiadas desde los puntos de vista sistemático, evolutivo y de distribución (MEISE, 1936; SUMMERS-SMITH, 1963, 1977-78, 1979; JOHNSTON, 1969; BULATOVA *et al.*, 1972; SAÇARRAO, 1973).

En el presente trabajo se aportan datos básicos sobre las productividades de ambas especies y se discuten, a la luz de los mismos, sus estrategias reproductivas en relación con la estabilidad del ambiente en que viven.

2. MÉTODOS

Los datos se tomaron en las provincias de Cáceres y Toledo, en un total de ocho colonias: cinco de Gorrión Moruno, con nidos construidos sobre árboles o arbustos en zonas de encinar-alcornocal (39.50 N, 6.51 W y 39.47 N, 6.37 W), o áreas con cultivo de cereal (39.58 N, 6.20 W; 40.03 N, 4.20 W y 40.12 N, 4.05 W) y tres de Gorrión Común, con nidos situados bajo tejas de edificios en zonas cultivadas (39.58 N, 6.20 W). Se realizaron visitas cada 5-6 días (Cáceres) o cada 1-2 días (Toledo) a las colonias durante toda la temporada de nidificación (marzo-agosto), registrando en cada caso la cantidad, estado y contenido de los nidos. Los huevos infértiles y con embrión muerto se agruparon en una sola clase. Cuando entre dos visitas se había producido la eclosión, las pérdidas

* Cátedra de Vertebrados, Facultad de Biología, Universidad Complutense, Madrid-3. Dirección actual: Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC), Castellana, 80; Madrid-6.

registradas en la segunda visita se atribuyeron a mortalidad de pollos, puesto que, generalmente, los huevos que no eclosionan no suelen ser eliminados por los adultos durante los primeros días; sin embargo, los pollos muertos sí son alejados. Las puestas de reposición fueron tratadas conjuntamente con las de orden siguiente. Se asumió que cada pareja utilizó un sólo nido por temporada. Los datos analizados proceden de 686 puestas de Gorrión Moruno y de 355 de Gorrión Común. Los nidos con puesta incompleta, los que fueron destruidos o abandonados a causa de la intervención humana, los que se encontraron una vez iniciada la incubación o nacidos los pollos y aquellos que ofrecían dudas respecto a cualquiera de los aspectos estudiados fueron excluidos de los análisis. El parámetro de dispersión de las muestras utilizado en el texto es, salvo que se indique otro, la desviación estándar. Los tests estadísticos empleados son chi cuadrado, *t* de Student, *F* para análisis de varianza y correlación de Spearman.

3. RESULTADOS

3.1. *Número de puestas, fenología y duración de la nidificación*

Ambas especies pueden realizar más de una puesta por nido y temporada, siendo los casos más frecuentes los de una puesta en el Gorrión Moruno y dos en el Común (tabla I). Tanto la diferencia interespecífica en el número medio de puestas por nido y temporada como las diferencias interanuales en ambas especies fueron significativas. Las duraciones medias del ciclo de cría, del intervalo entre puestas y de la nidificación son menores en el Gorrión Moruno (tabla II). Estudiando las relaciones existentes entre a) número de puestas por nido, b) intervalo entre los días de comienzo de dos puestas consecutivas en un mismo nido y c) grado de sincronización de la nidificación para distintas colonias de ambas especies, se revela en primer lugar una correlación positiva entre a) y b) ($r_s = 0.964$; $p < 0.01$; fig. 1). Además existe una correlación negativa entre a) y c) ($r_s = -0.75$; $p < 0.05$). Es decir, para una colonia dada de cualquiera de las dos especies, a un número bajo de puestas por nido le corresponden valores bajos de intervalo entre puestas consecutivas y valores altos de sincronización entre los componentes de dicha colonia. Por último, relacionando estos tres parámetros con el tipo de hábitat de nidificación, se observa que existe una gradación desde las colonias de Gorrión Moruno instaladas en zonas más áridas (los dos valores de la izquierda de la fig. 1) hasta las colonias de Gorrión Común, instaladas en edificios (tres valores de la derecha de la figura). Tanto las colonias de Gorrión Moruno en áreas cultivadas (valores centrales de la fig. 1), como las de Gorrión Común en árboles (GIL-DELGADO *et al.*, 1979; ESCOBAR, 1981) presentan valores intermedios.

En cuanto a la fenología, existe una coincidencia notable entre las fechas medias de comienzo de las primeras puestas en ambas especies (fig. 2). La comparación de las gráficas de esta figura muestra que la sincronización del comienzo de la puesta es mucho mayor en el Gorrión Moruno. En numerosas

TABLA I
 Número de puestas por nido en el Gorrion Moruno y en el Gorrion Común
 (Number of clutches per nest for the Spanish sparrow and the House sparrow)

	I puesta	% de nidos con			4 puestas	Total nidos	Total puestas	Puestas/nido ± σ _{n-1}
		2 puestas	3 puestas	4 puestas				
Gorrion Moruno	72,4	26,5	1,1	—	374	481	1,29 ^b ± 0,47	
	53,6	46,4	—	—	112	164	1,46 ^b ± 0,50	
	TOTAL	68,1	31,1	0,8	—	486	645	1,33 ^a ± 0,49
Gorrion Común	25,4	36,1	36,9	1,6	122	262	2,15 ^c ± 0,82	
	42,0	48,0	10,0	—	50	84	1,68 ^c ± 0,65	
	TOTAL	29,6	39,8	29,0	1,6	172	346	2,01 ^a ± 0,80

Valores de significación de las diferencias:

aa: t= 10,47; p<0,001.

bb: t= 3,20; p<0,001.

cc: t= 3,98; p<0,001.

TABLA II

Duración en días de distintos parámetros de la nidificación en el Gorrion Moruno y en el Gorrion Común
 (Duration, in days, of some nesting parameters in the Spanish sparrow and House sparrow)

	Gorrion Moruno		Gorrion Común		Test «t» diferencia	
	x ± σ _{n-1}	Limites	n	Limites		
Ciclo de cria ¹	27,43 ± 1,49	(25-31)	29	31,00 ± 2,81	(25- 36) 25	5,83; p<0,001
Ciclo de cria más intervalo entre puestas consecutivas ²	32,86 ± 4,29	(26-48)	44	40,23 ± 6,97	(29- 66) 71	7,02; p<0,001
Duración total de la nidificación en distintas colonias ³	71,9 ± 26,4	(30-95)	10	111,8 ± 16,4	(88-124) 4	5,75; p<0,001

¹ Desde el día de puesta del primer huevo hasta el de salida del nido del último pollo, ambos inclusive.

² Intervalo entre los días de puesta del primer huevo en dos puestas consecutivas con éxito en el mismo nido.

³ Desde la fecha de puesta del primer huevo hasta la de vuelo del último pollo en una colonia.

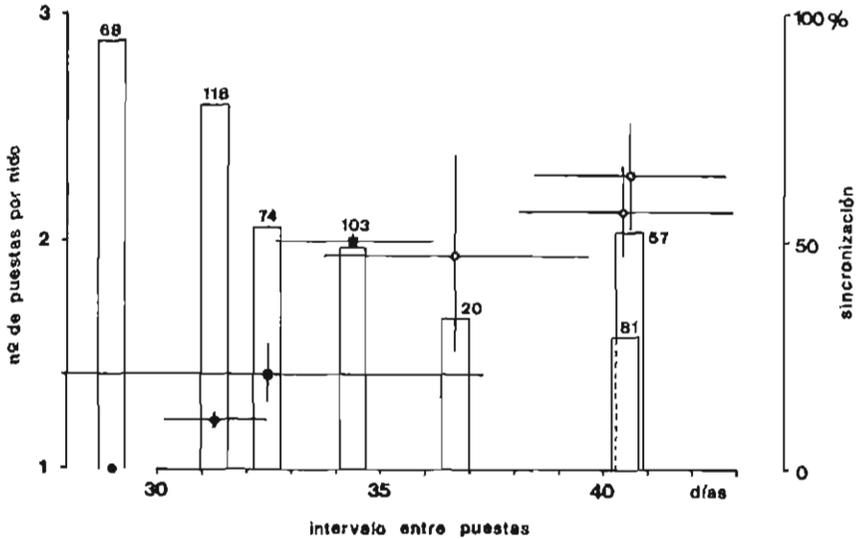


FIG. 1.—Relación entre algunos parámetros del periodo reproductor en diferentes colonias de Gorrión Moruno, en zonas no cultivadas (círculos negros) y cultivadas (cuadrados negros), y de Gorrión Común (círculos blancos). Las barras verticales indican los porcentajes de primeras puestas comenzadas en una semana. Los números son los totales de primeras puestas en cada colonia. Trazos verticales y horizontales: intervalos de confianza al 95%. El punto de la izquierda corresponde a una colonia en la que sólo hubo una puesta, no representándose, por tanto, el valor de intervalo entre puestas.

Relationships among the number of clutches, nesting duration and synchronization for different Spanish sparrow colonies in natural habitats (black dots) and cultivated areas (black quadrats), and for House sparrow colonies (open dots). Bars indicate the percentage of first clutches initiated in one week. Figures are totals of first clutches. Vertical and horizontal lines: 95% confidence intervals. The value on the extreme left corresponds to a colony in which only one clutch was laid.

ocasiones se pudo comprobar que aquellas aves que perdían su primera puesta esperaban, independientemente del momento de la pérdida, de forma que la puesta de reposición coincidiera exactamente con las segundas puestas de las demás parejas de la colonia. En casos extremos, la pérdida por depredación u otra causa de sólo una parte de los nidos de una colonia provocó el abandono repentino y masivo de la misma por parte de todos sus integrantes. Por otra parte, en colonias grandes se observó la existencia de subgrupos coloniales con fenologías reproductivas ligeramente desfasadas entre sí (ALONSO, 1982). Estos hechos sugieren que la sincronización de las actividades reproductoras debe tener en el Gorrión Moruno una importancia fundamental.

En otras latitudes los Gorriones Morunos suelen realizar también sólo una puesta por nido, con dos puestas únicamente en hábitats menos áridos (BACHKIROFF, 1953; MAKATSCH, 1955; GAVRILOV, 1962, 1963; DE BALSAC y MAYAUD, 1962; PAPADOL, 1965; BORTOLI, 1969, 1973; RADU, 1976). En Libia, donde esta especie puede nidificar en edificios, pueden sucederse hasta tres puestas en un mismo nido (MIRZA, 1974).

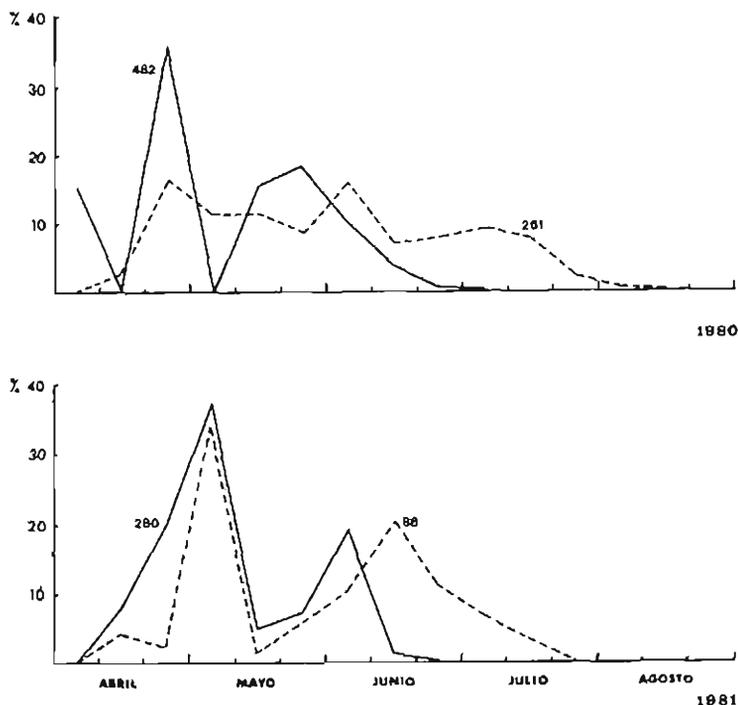


FIG. 2.—Variación estacional del porcentaje de puestas iniciadas según periodos de diez días en el Gorrión Moruno (línea continua) y Gorrión Común (línea discontinua), en 1980 y 1981. Los números son cantidades de nidos.

Percentages of clutches started on each 10-day period throughout the 1980 and 1981 seasons in the Spanish sparrow (solid line) and the House sparrow (dashed line). Figures are numbers of nests.

3.2. Tamaño de puesta

En ambas especies el tamaño de puesta oscila entre 2 y 8 huevos, siendo las de 5 las más frecuentes (tabla III). La diferencia interespecífica en el tamaño medio no es significativa ($t=1.89$; $p>0.05$). Sin embargo, si son distintas las cantidades relativas de cada tamaño entre una y otra especie ($\chi^2=23.82$; 6 g.l.; $p<0.01$).

El tamaño medio obtenido por nosotros para el Gorrión Moruno es, con la excepción del registrado en Grecia (MAKATSCH, 1955), superior a otros valores citados en la bibliografía (BACHKIROFF, 1953; GAVRILOV, 1963; BORTOLI, 1969). Por lo que respecta al Gorrión Común, el tamaño medio obtenido en este estudio no se ajusta a los gradientes de latitud ni de continentalidad encontrados en Europa para algunas especies (LACK, 1948, 1954; CODY, 1966; KLUMP, 1970). Tampoco DYER *et al.* (1977) hallaron un gradiente claro de longitud a través de Europa continental en el Gorrión Común.

TABLA III

Variación interanual y con el orden de puesta del tamaño medio de puesta en los Gorriónes Moruno y Común. En cada caso se indican valor medio y desviación típica; entre paréntesis, el número de nidos [Inter-annual variation and variation with clutch order of the mean clutch size in the Spanish sparrow and House sparrow. Mean and standard deviation and, in parenthesis, number of nests are given]

	1ª puesta	2ª puesta	3ª puesta	4ª puesta	GLOBALES
1980	4,94 ^{aa} ± 0,95 (387)	5,25 ^a ± 0,81 (99)	5,00 ± 0,82 (4)	—	5,00 ± 0,93 (490)
1981	4,94 ± 0,83 (140)	5,12 ± 0,89 (56)	—	—	4,99 ± 0,79 (196)
TOTAL	4,94 ^b ± 0,92	5,20 ^b ± 0,77	5,00 ± 0,82	—	4,997 ± 0,89
1980	4,95 ± 0,92 (131)	4,99 ^c ± 1,25 (91)	4,21 ^c ± 1,06 (47)	3,00 ± 0,0 (2)	4,82 ± 1,11 (271)
1981	5,08 ± 1,03 (50)	4,97 ± 1,02 (29)	4,80 ± 0,45 (5)	—	5,02 ± 0,98 (84)
TOTAL	4,99 ± 0,95	4,98 ^d ± 1,20	4,27 ^d ± 1,03	3,00 ± 0,0	4,873 ± 1,08

Diferencias significativas:

aa: t=3,27, p<0,001; bb: t=3,53, p<0,001; cc: t=3,85, p<0,001; dd: t=3,94, p<0,001.

Variación interanual del tamaño de puesta.—No hubo diferencias interanuales significativas en primeras, segundas ni terceras puestas consideradas por separado, ni tampoco entre los valores anuales globales, para ninguna de las dos especies (tabla III).

Variación del tamaño de puesta con el orden de la misma.—En el Gorrión Moruno las segundas puestas fueron mayores que las primeras (tabla III). En el Gorrión Común no hubo diferencias significativas en el tamaño medio ($t=0.08$; $p>0.05$) ni en las cantidades relativas de cada tamaño ($\chi^2=7.49$; $p>0.05$) entre primeras y segundas puestas, pero el tamaño de las terceras fue menor que el de las segundas ($t=3.94$; $p<0.001$).

Variación local del tamaño de puesta.—No existen diferencias significativas entre los tamaños medios de puesta en dos localidades en una misma temporada, siempre que la fenología reproductiva sea la misma (ALONSO, 1982).

Variación estacional del tamaño de puesta.—Existe una diferencia muy significativa entre los valores medios mensuales del tamaño de puesta, tanto en el Gorrión Moruno ($F_{0.01;2;688}<9.02$) como en el Gorrión Común ($F_{0.01;3;344}<22.29$), sufriendo este parámetro una variación estacional que se puede ajustar, en ambas especies, a una ecuación parabólica (fig. 3). En las dos especies existen valores altos al comienzo de la temporada, que pueden

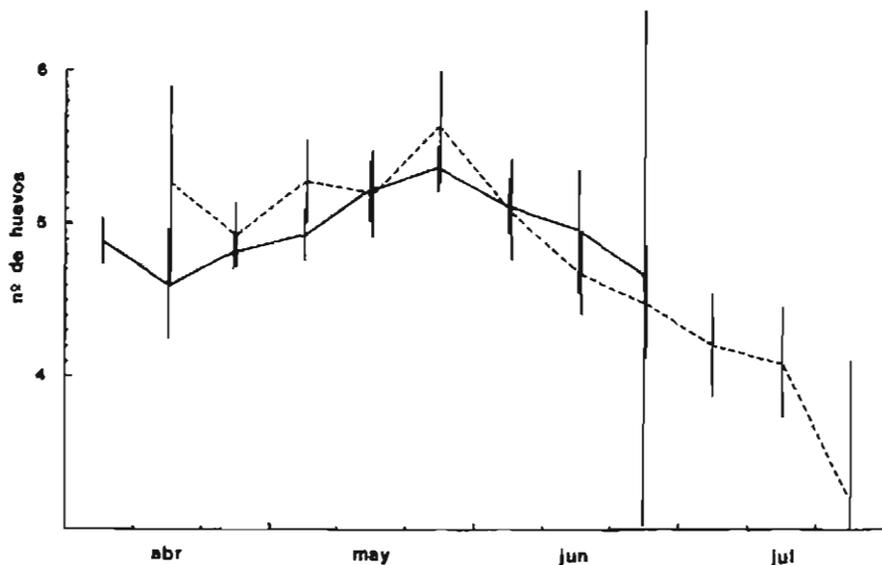


FIG. 3.—Variación estacional del tamaño medio de puesta en el Gorrión Moruno (línea continua) y en el Común (línea discontinua). Trazos verticales: intervalos de confianza al 95%. Datos de 1980 y 1981 sumados. Las ecuaciones parabólicas correspondientes son, respectivamente:

$$y = 3.451 + 0.605x - 0.051x^2; \quad y = 3.506 + 0.634x - 0.053x^2.$$

Seasonal variation of the clutch size in the Spanish sparrow (solid line) and the House sparrow (dashed line). Vertical lines: 95% confidence intervals. Data of 1980 and 1981 combined.

corresponder a las aves de más edad (SEEL, 1968). La correspondencia entre los valores obtenidos y la ecuación parabólica es menos precisa en el Gorrión Común, especialmente al término de la estación, quedando en esas fechas la curva francamente por encima de los tamaños medios reales. La variación del tamaño medio en primeras, segundas y terceras puestas estudiadas separadamente y sólo en nidos que presentaron más de una puesta sigue tendiendo al modelo parabólico, con máximos invariablemente a últimos de mayo (datos propios, inéditos), lo que sugiere que las diferencias entre puestas de distinto orden son explicables, en ambas especies, por la fecha de puesta.

3.3. *Pérdidas de huevos*

La diferencia entre las tasas de supervivencia de huevos de ambas especies es altamente significativa ($\chi^2=21.16$; $p<0.001$, tablas IV y V). Los distintos valores que tomó este parámetro en las diferentes colonias de Gorrión Moruno estudiadas fueron 45.9, 62.0, 64.4, 69.1, 80.7, 81.2 y 82.2, poniéndose de relieve una variabilidad local muy significativa ($\chi^2=157.57$; $H_p<0.001$). Sin embargo, en aquellas colonias que fueron estudiadas durante las dos temporadas, las diferencias interanuales no fueron significativas ($\chi^2=2.85$; $H_p>0.05$, en Toledo $\chi^2=0.22$; $p>0.05$, en Cáceres). Por su parte, los valores individuales de las colonias de Gorrión Común —71.1, 74.2, 75.0 y 77.6— no muestran diferencias locales ni interanuales significativas ($\chi^2=6.14$; $p>0.05$). La diferencia interespecífica se debe a la mayor incidencia en el Gorrión Moruno de las pérdidas de puestas completas, como consecuencia de la mayor vulnerabilidad de sus nidos frente a condiciones meteorológicas adversas y depredación, que fueron responsables de la pérdida del 0-30% de los nidos, según las colonias (ALONSO, 1982). Las pérdidas de parte de los huevos durante la incubación y aquellas debidas a infertilidad o mortalidad embrionaria fueron, por el contrario, significativamente menores en el Gorrión Moruno (tabla VI). Nuestros valores de pérdida de huevos para el Gorrión Moruno no difieren significativamente de los de Gorriónes Comunes nidificantes en árboles (33.43%; $\chi^2=0.62$; $p>0.05$) (ESCOBAR, 1981).

Relación de las pérdidas con el orden de puesta.—En el Gorrión Moruno las primeras puestas presentan porcentajes de pérdidas más elevados que las segundas (tabla IV; $\chi^2=22.28$; $p<0.001$), debido a una relativa mayor incidencia en fechas tempranas del viento y de la lluvia fundamentalmente: en numerosas ocasiones pudimos constatar en abril porcentajes de nidos caídos a causa del viento de hasta un 29%. En el Gorrión Común, con nidos más protegidos, las pérdidas globales aumentan ligeramente con el orden de puesta, aunque las diferencias no son significativas entre primeras y segundas ($\chi^2=1.03$; $p>0.05$), ni entre éstas y las terceras ($\chi^2=0.32$; $p>0.05$) (tabla V).

Relación de las pérdidas con el tamaño de puesta.—En el Gorrión Común existe una correlación inversa significativa entre el porcentaje de pérdida de

TABLA IV
 Pérdidas de huevos según el tamaño de puesta y el orden de la misma en el Gorrion Moruno
 (*Egg losses according to clutch size in first and second clutches in the Spanish sparrow*)

		Tamaño de la puesta						
		2	3	4	5	6	7	GLOBAL
Primeras puestas	n	6	60	408	1.100	552	70	2.196
	% perdidos durante la incubación	66,7	25,0	36,8	29,2	25,0	20,0	29,2
	" infértiles o embrión muerto	16,7	8,3	5,4	3,9	3,1	15,7	4,5
Segundas puestas	n	—	6	88	340	300	21	755
	% perdidos durante la incubación	—	0,0	13,6	20,6	22,0	33,3	20,5
	" infértiles o embrión muerto	—	0,0	6,8	4,4	2,3	9,5	4,0
TOTALES	n	6	66	496	1.440	852	91	2.951
	% perd. d. i.	66,7	22,7	32,7	27,2	23,9	23,1	27,0
	% infért. o e. m.	16,7	7,6	5,6	4,0	2,8	14,3	4,4
" de pérdidas totales		83,3	30,3	38,3	31,2	26,8	37,4	31,4

n = número de huevos puestas.

TABLA V
 Pérdidas de huevos según el tamaño de puesta y el orden de la misma en el Gorrión Común
 [Egg losses according to clutch size in first, second, third and fourth clutches in the House sparrow]

Tamaño de la puesta		2	3	4	5	6	7	8	GLOBALES
Primeras puestas	n	2	30	136	400	228	63	—	859
	% perdidos durante la incubación	0,0	20,0	20,6	18,5	11,8	22,2	—	17,3
	% infértiles o embrión muerto	0,0	6,7	6,6	4,0	9,6	7,9	—	6,3
Segundas puestas	n	4	33	96	240	144	56	24	597
	% perdidos durante la incubación	100,0	18,2	33,3	18,3	16,0	0,0	0,0	18,3
	% infértiles o embrión muerto	0,0	9,1	8,3	5,8	8,3	8,9	16,7	7,7
Terceras puestas	n	4	33	60	95	30	—	—	222
	% perdidos durante la incubación	0,0	18,2	30,0	20,0	20,0	—	—	22,1
	% infértiles o embrión muerto	0,0	9,1	6,7	5,3	6,7	—	—	6,3
Cuartas puestas	n	—	6	—	—	—	—	—	6
	% perdidos durante la incubación	—	0,0	—	—	—	—	—	0,0
	% inf. o e. m.	—	0,0	—	—	—	—	—	0,0
TOTALES	n	10	102	292	735	402	119	24	1.684
	% perd. d. i.	40,0	17,6	26,7	18,6	13,9	11,8	0,0	18,2
	% inf. o e. m.	0,0	7,8	7,2	4,8	9,0	8,4	16,7	6,8
% de pérdidas totales		40,0	25,5	33,9	23,4	22,9	20,2	16,7	25,0

n= número de huevos puestas.

TABLA VI

Porcentajes de pérdidas de huevos según distintas causas
 en el Gorrión Moruno y en el Gorrión Común (véase texto)
Percentages of eggs lost owing to different causes (see text)

	Gorrión Moruno (2.951 huevos)	Gorrión Común (1.684 huevos)
Pérdida de puestas completas	26,63 ^a	16,27 ^a
Pérdida de parte de la puesta	0,37 ^b	1,96 ^b
Fallo en la eclosión por infertilidad o mortalidad embrionaria	4,37 ^c	6,77 ^c

En todos los casos, diferencias interespecificas muy significativas ($p < 0.001$): aa: $X^2 = 65.29$; bb: $X^2 = 28.71$; cc: $X^2 = 12.41$.

huevos y el tamaño de la puesta ($r_s = -0.96$; $p < 0.01$; tabla V). En el Gorrión Moruno la relación es menos clara, sufriendo las puestas de 2, 4 y 7 huevos las mayores pérdidas (tabla IV). Analizando por separado la relación entre el éxito en la eclosión y el tamaño de puesta, se observa que las puestas que menores pérdidas sufren por infertilidad o mortalidad embrionaria son precisamente aquellas que son más frecuentes en cada especie ($r_s = -0.943$; $p < 0.01$ en el Gorrión Moruno, y correlación no significativa en el Común; tablas IV y V).

3.4. Mortalidad de los pollos

Las pérdidas globales de pollos son significativamente más elevadas en el Gorrión Moruno ($X^2 = 45.21$; $p < 0.001$; tablas VII y VIII). Sin embargo, si se suprime la influencia del porcentaje de pérdida de polladas completas, que generalmente son debidas a la caída del nido, se anulan las diferencias

TABLA VII

Mortalidad en los pollos de Gorrión Moruno según el tamaño de pollada; datos de todas las puestas sumados y separados los nidos con fallo total (A) de aquellos en los que voló algún pollo (B)
Percentage nestling mortality in relation to brood size in the Spanish sparrow; data for losses in unsuccessful nests (A) and successful nests (B)

Tamaño de pollada	Pollos nacidos	"„pollos perdidos \pm e.s.	A	B
1	1	0,0 \pm 0,0	0,0 \pm 0,0	0,0 \pm 0,0
2	26	19,2 \pm 7,7	7,7 \pm 5,2	11,5 \pm 6,3
3	108	38,9 \pm 4,7	19,4 \pm 3,8	19,4 \pm 3,8
4	440	42,3 \pm 2,4	21,8 \pm 2,0	20,4 \pm 1,9
5	870	55,3 \pm 1,6	25,3 \pm 1,4	24,4 \pm 1,4
6	546	43,2 \pm 2,1	8,8 \pm 1,2	34,4 \pm 2,0
7	14	57,1 \pm 13,2	0,0 \pm 0,0	57,1 \pm 13,2
Mortalidad global	2.005	47,8 \pm 1,1	20,6 \pm 0,9	27,2 \pm 1,0

TABLA VIII

Mortalidad en los pollos de Gorrión Común según el tamaño de la pollada; datos de todas las puestas sumados y separados los nidos con fallo total (A) de aquéllos en los que voló algún pollo (B)

Percentage nestling mortality in relation to brood size in the House sparrow; data for losses in unsuccessful nests (A) and successful nests (B)

Tamaño de la pollada	Pollos nacidos	%, pollos perdidos \pm e.s.	A	B
1	6	66.7 \pm 19.2	66.7 \pm 19.2	0.0 \pm 0.0
2	36	22.2 \pm 6.9	5.6 \pm 3.8	16.7 \pm 6.2
3	123	27.6 \pm 4.0	7.3 \pm 2.3	20.3 \pm 3.6
4	260	29.6 \pm 2.8	7.7 \pm 1.6	21.9 \pm 2.6
5	525	40.4 \pm 2.1	11.4 \pm 1.4	28.9 \pm 2.0
6	228	34.2 \pm 3.1	0.0 \pm 0.0	34.2 \pm 3.1
7	77	48.0 \pm 5.7	18.2 \pm 4.4	29.9 \pm 5.2
Mortalidad global	1.255	35.9 \pm 1.3	8.7 \pm 0.8	27.2 \pm 1.3

interespecificas, siendo idéntica la mortalidad de pollos en los nidos en los que voló al menos un pollo, mortalidad que está fundamentalmente determinada por la inanición de uno o dos pollos durante los primeros días de vida (WIENS y JOHNSTON, 1977, y datos propios en ALONSO, 1982).

Relación de la mortalidad con el orden de puesta.—Los modelos de variación de las mortalidades de parte o de toda la pollada con el orden de puesta son diferentes entre una y otra especie (fig. 4). Mientras que en el Gorrión Común la mortalidad parcial disminuye algo con el orden de puesta —aunque las diferencias no son significativas—, en el Moruno aumenta, resultando las escasas terceras puestas de esta especie especialmente afectadas por este factor ($\chi^2=5.23$; $p<0.05$, entre primeras y segundas, y $\chi^2=4.43$; $p<0.05$, entre segundas y terceras). Por otra parte, mientras que en el Gorrión Moruno la mortalidad de toda la pollada desciende significativamente entre primeras y segundas polladas ($t=4.56$; $p<0.001$), en el Común se mantiene entre primeras y segundas y aumenta en las terceras ($t=3.61$; $p<0.001$).

Relación entre mortalidad y tamaño de pollada.—En ambas especies existe una correlación directa entre la tasa de mortalidad parcial y el tamaño de la pollada ($r_s=1.0$ en el Gorrión Moruno; tabla VII; $r_s=0.964$; $p<0.01$ en el Gorrión Común; tabla VIII), circunstancia también observada por GAVRILOV (1962) en *P. hispaniolensis transcaspicus*. Respecto a *P. domesticus*, los datos de los distintos autores son contradictorios (véase DYER *et al.*, 1977).

3.5. Número de pollos volados por nido y productividad anual

El número medio de pollos volados por nidificación con éxito es idéntico en ambas especies: 3.10 ± 1.16 en el Gorrión Moruno ($n=339$ nidos) y 3.13 ± 1.23 en

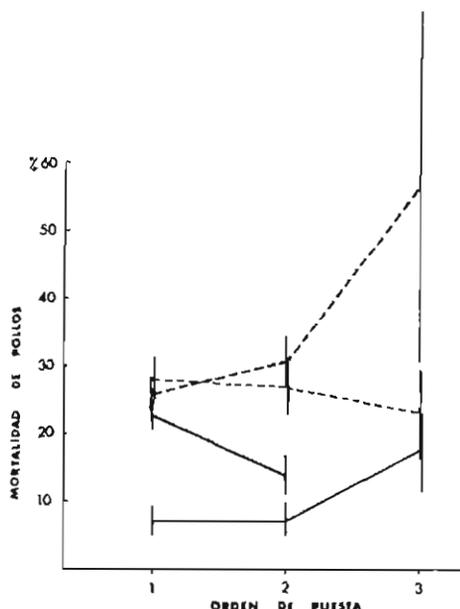


FIG. 4.—Variación de la mortalidad de pollos con el orden de puesta en el Gorrión Moruno (líneas de trazo grueso) y Común (trazo fino). Porcentajes de pollos muertos en polladas con algún superviviente (líneas discontinuas) y en polladas sin supervivientes (líneas continuas). Trazos verticales: intervalos de confianza al 95%.

Variation of nestling mortality with clutch order in the Spanish sparrow (thick line) and House sparrow (thin line) in successful broods (dashed lines) and unsuccessful broods (solid lines). Vertical lines: 95% confidence intervals.

el Común ($n=255$ nidos). En las dos, este parámetro aumenta significativamente con el tamaño de puesta ($r_s=0.943$; $p<0.01$ en el Moruno y $r_s=1.0$ en el Común) y de pollada ($r_s=0.893$; $p<0.01$ en el Moruno y $r_s=1.0$ en el Común) (véase en ALONSO, 1982). Por otra parte, el mismo sufre una variación estacional aproximadamente parabólica, con máximos para las dos especies en la segunda decena de junio (fig. 5). En el Gorrión Moruno, sin embargo, se observan oscilaciones más pronunciadas, con valores altos al comienzo y al final de la estación y mínimos intermedios significativamente más bajos que los valores correspondientes del Gorrión Común ($t=3.53$; $p<0.01$, y $t=2.11$; $p<0.05$, respectivamente).

El éxito reproductor, entendido como número de pollos volados en relación a la cantidad de huevos puestos, es significativamente menor en el Gorrión Moruno ($\chi^2=72.49$; $p<0.001$; tabla IX). Las diferencias interanuales no fueron significativas en ninguna de las dos especies ($t=1.88$; $p>0.05$ en el Gorrión Moruno, y $t=1.01$; $p>0.05$ en el Común). Tampoco fueron importantes en el Gorrión Común las diferencias entre puestas de distinto orden (tabla IX) ni entre diferentes colonias (46%, 46%, 48% y 52%; $\chi^2=3.68$; $p>0.05$). Sin

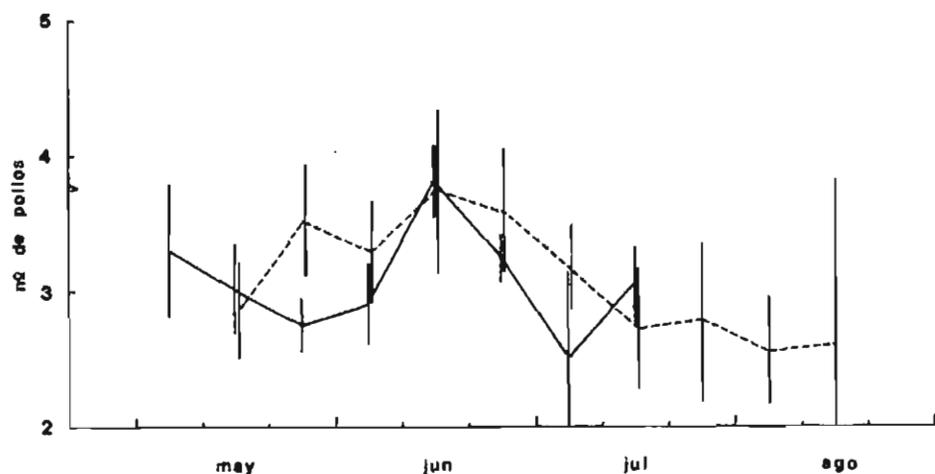


FIG. 5.—Variación estacional del número medio de pollos volados por nidificación con éxito en el Gorrión Moruno (línea continua) y en el Gorrión Común (línea discontinua). Trazos verticales: intervalos de confianza al 95%. Datos de 1980 y 1981 sumados.
 Seasonal variation of the mean number of fledglings in the Spanish sparrow (solid line) and House sparrow (dashed line). Vertical lines: 95% confidence intervals. Data of 1980 and 1981 combined.

TABLA IX

Variación interanual y con el orden de puesta del éxito reproductor en el Gorrión Moruno y en el Gorrión Común: las cantidades son porcentajes de huevos que acaban en pollos volados
 Summary of breeding success in the Spanish sparrow and in the House sparrow: figures are percentages of eggs yielding fledged young

		1980	1981	Global
Gorrión Moruno	1.ª puesta	33.23 ± 1.16	34.29 ± 2.01	33.50 ± 1.0
	2.ª puesta	38.66 ± 2.19	46.07 ± 3.05	41.26 ± 1.78
	3.ª puesta	30.00 ± 10.25	—	30.00 ± 10.25
	GLOBAL	34.44 ± 1.02	38.11 ± 1.69	35.45 ± 0.87
Gorrión Común	1.ª puesta	50.25 ± 2.03	46.85 ± 3.13	49.24 ± 1.71
	2.ª puesta	49.01 ± 2.35	45.83 ± 4.15	48.24 ± 2.04
	3.ª puesta	42.93 ± 3.52	37.50 ± 9.88	42.34 ± 3.32
	4.ª puesta	83.33 ± 15.21	—	83.33 ± 15.21
	GLOBAL	48.81 ± 1.41	45.97 ± 2.43	48.10 ± 1.22

embargo, en el Gorrión Moruno las segundas puestas muestran mayor éxito que las primeras ($t=3.81$; $p<0.001$), y existe una marcada variabilidad local en esta especie (10%, 27%, 35%, 42%, 42%, 43% y 44%; $\chi^2=151.33$; $p<0.001$).

La productividad anual media es globalmente mayor en el Gorrión Común —9.79 huevos puestos y 4.71 pollos volados por nido— que en el Moruno —6.65 huevos puestos y 2.36 pollos volados—. La pérdida media absoluta de huevos más pollos es menor en esta última especie —4.29 frente a 5.08—.

4. DISCUSIÓN

Duración del período reproductor.—Entre las adaptaciones más notables que caracterizan al desarrollo del período reproductor en el Gorrión Moruno frente al Gorrión Común destacan el alto grado de colonialismo, reflejado en un mayor tamaño medio de colonia en el primero (ALONSO, 1982), la elevada sincronización y la corta duración de su período reproductor. Las tres están interrelacionadas y seguramente resultan selectivamente favorecidas en situaciones a) de gran abundancia de recursos durante un período de tiempo relativamente corto, facilitándose así una explotación más eficaz de dichos recursos (ORIAN, 1961; CROOK, 1963; WARD, 1965; MACLEAN, 1973; ROWLEY, 1973, en WIENS y JOHNSTON, 1977; JONES y WARD, 1976), y b) de mayor vulnerabilidad de los nidos frente a los depredadores, aumentando entonces la efectividad de los mecanismos comunales de defensa (ASHMOLE, 1963; PATTERSON, 1965; IMMELMAN, 1971). Ambas situaciones son características de los hábitats de nidificación del Gorrión Moruno, que presenta en este sentido unos hábitos reproductores más especializados, al mismo tiempo que una mayor capacidad de adaptación a condiciones ambientales cambiantes en el tiempo y en el espacio, y una mayor estacionalidad que su congénere, el Gorrión Común. El comensalismo con el hombre permite a esta especie prolongar la temporada de reproducción, por un lado alargando cada uno de los períodos de la nidificación y, por otro, realizando por término medio un ciclo de crianza más. Otros períodos significativos del ciclo reproductor no analizados aquí, tales como las fases de ocupación de la colonia, construcción del nido, incubación y estancia de los pollos en el nido, son también más cortos en el Gorrión Moruno (ALONSO, 1982).

Variabilidad en el éxito reproductor y estrategia reproductiva.—El tamaño de puesta se muestra como el parámetro más constante, con valores idénticos para ambas especies, existiendo una variación estacional parabólica del mismo, similar y paralela en las dos especies.

Por otra parte, las mayores tasas globales de pérdida de puestas y polladas completas en el Gorrión Moruno, mientras que los valores de pérdidas parciales en puestas y polladas con éxito son similares o incluso inferiores a los del Gorrión Común, indican que son precisamente las causas de pérdida total —fundamentalmente irregularidades meteorológicas y depredación— las responsables del menor éxito global en el Gorrión Moruno.

En ambas especies, la interacción de las relaciones de variación del éxito de puestas y de polladas con el tamaño de puesta resulta en un mayor éxito global de las puestas de tamaño más frecuente, cumpliéndose así la tesis de LACK (1954) acerca del valor adaptativo inmediato del tamaño de puesta más común.

Desde un punto de vista estacional, en el Gorrión Moruno resultan favorecidas las segundas puestas, por ser las que menores pérdidas sufren. En el Gorrión Común, las tasas de pérdida de puestas y polladas completas experimentan una variación estacional menos importante, si bien aumentan significa-

tivamente en las terceras puestas, debido, probablemente, a un agotamiento de los progenitores como consecuencia del considerable esfuerzo reproductor que supone la realización de tres crianzas consecutivas (KENDEIGH *et al.*, 1977). Mortalidades adultas elevadas durante la reproducción, atribuibles al esfuerzo reproductor, especialmente en hembras, han sido detectadas en multitud de especies (revisiones en VON HAARTMAN, 1971, y CODY, 1971). El Gorrión Moruno, por su parte, suprime estas puestas tardías, que son las que menor éxito presentan en el Gorrión Común (CREUTZ, 1949; ELISEEVA, 1961, en DYER *et al.*, 1977; PINOWSKI, 1968; NOVOTNY, 1970, en DYER *et al.*, 1977; NAIK y MISTRY, 1973; presente estudio) y en muchas otras especies de aves (KLUIJVER, 1951; LACK, 1966; VON HAARTMAN, 1967, 1971), tanto por lo que respecta a la supervivencia de los pollos en nido, como a la de los jóvenes emancipados (PERRINS, 1955, en KLOMP, 1970; LACK, 1966; CAVE, 1968). Por otra parte, la mortalidad juvenil debe verse además seguramente reducida en el Gorrión Moruno gracias al mayor peso con que abandonan los pollos de esta especie el nido (ALONSO, 1982), y a la notable sincronización de sus actividades reproductoras, que facilita una mayor agregación de jóvenes y adultos en bandos una vez finalizada la cría, con las ventajas que tal comportamiento conlleva (DARLING, 1952; EMLÉN, 1952; MCGILLIVRAY, 1980).

La más amplia variabilidad local en el éxito reproductor del Gorrión Moruno refleja la mayor influencia del hábitat a que se ve sometida esta especie, y ha debido favorecer la marcada flexibilidad que exhibe la misma en los valores de esfuerzo reproductor, entendido como número de crianzas consecutivas. Es precisamente este parámetro el que mayores diferencias intra e interespecíficas presenta. La preponderancia de este factor en la determinación de la productividad ha sido subrayada por diversos autores (DYER *et al.*, 1977; WIENS y JOHNSTON, 1977; PINOWSKI, 1968; SIEGFRIED, 1973). La mayor inversión del Gorrión Moruno, apoyada además por la relativa facilidad con que los individuos de esta especie abandonan las colonias ante determinadas circunstancias desfavorables (GAVRILOV, 1962; BORTOLI, 1969; ALONSO, 1982), debe estar relacionada con una mayor estabilidad (CODY, 1971) del ambiente en que se desenvuelve esta especie. En tales condiciones resulta favorecida selectivamente la decisión por parte de los progenitores de no llevar a cabo un intento de reproducción poco seguro (WILLIAMS, 1966). Se ha demostrado que cuando la probabilidad de éxito es baja y/o variable se obtienen más descendientes repartiendo el esfuerzo reproductor de los adultos en unidades menores a lo largo de la vida de los mismos, lo que aumenta sus probabilidades de supervivencia (MURPHY, 1968; CODY, 1971).

Los aspectos discutidos más arriba sugieren que el Gorrión Común tiene carácter de especie colonizadora frente al Gorrión Moruno en nuestra área de estudio, estando la primera especie mejor preparada para aprovechar rápidamente los «espacios vacíos» que aparecen continuamente, debido al proceso expansivo del hombre, y para resistir la inestabilidad propia de los ambientes urbanizados. Por su parte, el Gorrión Moruno presenta una menor tasa de

renovación, seguramente asociada a una mayor estabilidad de sus poblaciones, como consecuencia de una mayor especialización de las relaciones entre éstas y el ambiente que ocupan.

RESUMEN

En el presente estudio se analizan comparativamente algunos parámetros reproductivos fundamentales del Gorrión Moruno y del Gorrión Común en España centro-occidental. El comienzo de la puesta tiene lugar en las dos especies a mediados de abril, pero la menor sincronización, el mayor número de puestas y la mayor duración del ciclo de cría en el Gorrión Común hacen que la temporada de reproducción se prolongue aproximadamente un mes más en esta especie. El tamaño medio de puesta y la variación estacional de este parámetro son iguales en ambas especies. Aunque en el Gorrión Moruno las pérdidas parciales de huevos, por infertilidad o rotura, son menores que en el Común, las pérdidas de puestas y de polladas completas son mayores en el primero, debido fundamentalmente al mayor porcentaje de destrucción y abandono de nidos en esa especie. El número medio de pollos volados por nidificación con éxito es idéntico en ambas especies, pero la productividad anual es mayor en el Gorrión Común. Se mencionan algunos aspectos de la biología del Gorrión Moruno que deben reducir su tasa de mortalidad y se discuten las estrategias reproductivas de ambas especies en relación con la estabilidad de los ambientes que ocupan.

SUMMARY

*A comparative study of the basic reproductive parameters
of Passer hispaniolensis and Passer domesticus in west-central Spain*

This study presents a comparative analysis of some basic reproductive parameters of the Spanish sparrow and the House sparrow in Iberia. The dates for the initiation of the first clutches are nearly identical in both species. For both the interval between the laying of the first egg in two consecutive successful clutches is longer, the mean number of clutches per nest-season higher, but the synchronization is lower in the House sparrow. Therefore, the breeding season lasts longer for the House sparrow. The mean clutch size is 4.997 eggs in the Spanish sparrow and 4.87 eggs in the House sparrow, but the seasonal variation patterns of this parameter are very similar in both species. Losses of eggs are 31.4% in the Spanish sparrow and 25.0% in the House sparrow, and nestling mortalities 47.8% and 35.9% respectively, the difference owing to the higher percentage of nest destruction and desertion in the former species as a consequence of their higher vulnerability. However, losses of eggs in successful clutches are higher in the House sparrow. The mean number of fledged young per successful nesting is 3.1 in both species, but the productivity is higher in the House sparrow (4.71 young fledged per nest-season) than in the Spanish sparrow (2.36). In addition, several aspects of the biology of the Spanish sparrow that may reduce the mortality rate in adults and juveniles are mentioned, and the relationships between the reproductive strategies of both species and the different environmental stabilities of their nesting habitats are discussed.

BIBLIOGRAFIA

- ALONSO, J. C. (1982). *Contribución a la biología del Gorrión Moruno, Passer hispaniolensis (Temm.) en la Península Ibérica y sus relaciones ecológicas con el Gorrión Común, Passer domesticus (L.)*. Tesis doctoral. Universidad Complutense, Madrid. 316 págs.
- ASHMOLE, N. P. (1963). *The regulation of numbers of tropical oceanic birds*. *Ibis*, 103b: 458-473.

- BACHKIROFF, Y. (1953). Le moineau steppique au Maroc. *Serv. Def. Veg. Trav. originaux*, 3: 1-135.
- BORTOLI, L. (1969). Contribution à l'étude du problème des oiseaux granivores en Tunisie. I. Les moineaux (Aves, Ploceidae). *Bull. de la Fac. d'Agronomie*, 22-23: 33-153.
- (1973). Sparrows in Tunisia. *Productivity, population dynamics and systematics of granivorous birds* (ed. por S. C. Kendeigh y J. Pinowski), págs. 249-252. Warszawa: PWN-Polish Scient. Publ.
- BULATOVA, N. Sh.; RADJABLI, S. I. & PANOV, E. N. (1972). Karyological description of three species of the genus *Passer*. *Experientia*, 28 (11): 1369-1371.
- CAVE, A. J. (1968). The breeding of the Kestrel, *Falco tinnunculus*, in the reclaimed area Oostelijk Flevoland. *Neth. Journ. of Zool.*, 18 (3): 313-407.
- CODY, M. L. (1966). A general theory of clutch size. *Evolution*, 20 (2): 174-184.
- (1971). Ecological aspects of reproduction. *Avian biology* (ed. por D. S. Farner y J. R. King), vol. I, págs. 461-512. Academic Press, New York.
- (1974). *Competition and the structure of bird communities*. Monographs in Population Biology, núm. 7, 318 págs. Princeton Univ. Press.
- CREUTZ, G. (1949). Untersuchungen zur Brutbiologie des Feldsperlings (*Passer m. montanus* L.). *Zool. Jahrb. Abteilung für Syst., Oekol., der Tiere*, 78: 133-172.
- CROOK, J. H. (1963). Comparative studies on the reproductive behaviour of two closely related weaver species (*Ploceus cucullatus* and *Ploceus nigerrimus*) and their races. *Behaviour*, 21: 177-232.
- DARLING, F. F. (1952). Social behaviour and survival. *Auk*, 69: 183-191.
- DYER, M. I.; PINOWSKI, J. & PINOWSKA, B. (1977). Population dynamics. *Granivorous birds in ecosystems* (ed. por J. Pinowski y S. C. Kendeigh), págs. 53-106. Cambridge Univ. Press, London.
- EMLEN, J. T. jr. (1952). Flocking behaviour in birds. *Auk*, 69: 160-170.
- ESCOBAR, J. V. (1981). *Estrategia en la nidificación del Gorrión Común, Passer domesticus*. Tesis de Licenciatura, Valencia.
- GAVRILOV, E. I. (1962). Biologiya ispaskogo vorob'ya (*Passer hispaniolensis* Temm.) i mery bor'by nim u Kazakhstane. *Trudy Nauchno-Issledovatel'skogo Inst. Zashchity Rastenii*, 7: 459-528.
- (1963). The biology of the Eastern Spanish Sparrow in Kazakhstan. *Journ. of the Bombay Nat. Hist. Soc.*, 60: 301-317.
- GIL-DELGADO, J. A.; PARDO, R.; BELLOT, J. & LUCAS, I. (1979). Avifauna del naranjal valenciano. II) El Gorrión Común (*Passer domesticus* L.). *Mediterránea*, 3: 69-99.
- HEIM DE BALSAC, H. & MAYAUD, N. (1962). *Les Oiseaux du Nord-Ouest de L'Afrique*. Paul Lechevalier. Paris.
- IMMELMAN, K. (1971). Ecological aspects of periodic reproduction. *Avian biology* (ed. por D. S. Farner y J. R. King), vol. I, págs. 341-389. Academic Press, New York.
- JOHNSTON, R. F. (1969). Taxonomy of House Sparrow and their allies in the Mediterranean basin. *Condor*, 71: 129-139.
- JONES, P. J. & WARD, P. (1976). The level of reserve protein as the proximate factor controlling the timing of breeding and clutch-size in the red-billed quelea *Quelea quelea*. *Ibis*, 118: 547-574.
- KENDEIGH, S. C.; DOLNIK, V. R. & GAVRILOV, V. M. (1977). Avian energetics. *Granivorous birds in ecosystems* (ed. por J. Pinowski y S. C. Kendeigh), págs. 127-204. Cambridge Univ. Press, London.
- KLOMP, H. (1970). The determination of clutch-size in birds. A review. *Ardea*, 58: 1-124.
- KLUUYVER, H. N. (1951). The population ecology of the Great Tit *Parus m. major* L. *Ardea*, 39: 1-135.
- LACK, D. (1948). The significance of clutch size. *Ibis*, 89: 302-352; *Ibis*, 90: 25-45.
- (1954). *The natural regulation of animal numbers*. Oxford. Clarendon Press. 343 págs.
- (1966). *Population studies of birds*. Oxford Univ. Press (Clarendon). London.
- (1968). *Ecological adaptations for breeding in birds*. London Methuen & Co. Ltd. XII. 409 págs.
- (1971). *Ecological isolation in birds*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts. 404 págs.
- MACLEAN, G. L. (1973). The sociable weaver. Part 3: breeding biology and moult. *Ostrich*, 44: 191-218.

- MAKATSCH, W. (1955). Beitrag zur Biologie des Weidensperlings. *Aquila*, 59-62: 347-360.
- MC GILLIVRAY, W. B. (1980). Nest grouping and productivity in the house sparrow». *Auk*, 97 (2): 396-398.
- MEISE, W. (1936). Zur Systematik und Verbreitungsgeschichte der Haus-und Weidensperlinge, *Passer domesticus* (L.) und *Passer hispaniolensis* (Temm.). *Jour. f. Orn.*, 84: 631-672.
- MIRZA, Z. B. (1974). A preliminary study of the breeding, food, sexual dimorphism and distribution of the Spanish Sparrow, *Passer hispaniolensis* Temm. in Lybia». *Int. Studies on Sparrows*, 7: 76-87.
- MURPHY, G. I. (1968). Pattern in life history and the environment. *Amer. Natur.*, 102: 391-403.
- NAIK, R. M. & MISTRY, L. (1973). Breeding season and reproductive rate of *Passer domesticus* (L.) in Baroda, India. *Productivity, population dynamics and systematics of granivorous birds* (ed. por S. C. Kendeigh y J. Pinowski), págs. 133-140. Warszawa: PWN-Polish Scient. Publishers.
- ORIAN, G. H. (1961). Social stimulation within blackbird colonies. *Condor*, 63: 330-337.
- PAPADOL, A. (1965). Le moineau espagnol (*Passer h. hispaniolensis* Temm.) en Roumanie (Aves, Passeridae). *Trav. Mus. Hist. Nat. Grigore Antipa*, 5: 509-513.
- PATTERSON, I. J. (1965). Timing and spacing of broods in the Blackheaded Gull *Larus ridibundus*. *Ibis*, 107: 433-459.
- PINOWSKI, J. (1968). Fecundity, mortality, numbers and biomass dynamics of a population of the tree sparrow (*Passer m. montanus* L.). *Ekol. Polska. Ser. A*, 16: 1-58.
- & KENDEIGH, S. C. (1977) (eds.). *Granivorous birds in ecosystems*. Cambridge Univ. Press, London. 431 págs.
- RADU, D. (1976). Die neuliche Verbreitung des Weidensperlings, *Passer h. hispaniolensis* (Temm.), in Rumänien. *Larus*, 29-30: 209-210.
- SACARRAO G. F. (1973). *Passer hispaniolensis* (Temm.) em Portugal com breve introdução ao estudo das relações ecológicas com *Passer domesticus* (L.). *Publ. Mus. e Lab. Zool. e Antrop., Fac. de Cienc., Lisboa*, 2.ª serie, vol. VI, 1.
- SEEL, D. C. (1968). Breeding season of the house sparrow and the tree sparrow *Passer spp.* at Oxford. *Ibis*, 110: 129-144.
- SIEGFRIED, W. R. (1973). Breeding success and reproductive potential in the Cape sparrow, *Passer melanurus* (Müller). *Productivity, population dynamics and systematics of granivorous birds* (ed. por S. C. Kendeigh y J. Pinowski), págs. 167-180. Warszawa, PWN-Polish Scient. Publishers.
- SUMMERS-SMITH, D. (1963). *The House Sparrow*. Collins Clear Type Press, London. XVI. 269 págs.
- (1978). The Spanish Sparrow in Malta. *II Merill*, 19: 9-10.
- (1979). *Passer species on Sardinia*. *II Merill*, 20: 18-19.
- VON HAARTMAN, L. (1967). Clutch size in the Pied Flycatcher. *Proc. 14th Int. Orn. Congr., 1966*, págs. 155-164.
- (1971). Population dynamics. *Avian Biology* (ed. por D. S. Farner y J. R. King), vol. I, págs. 392-459. Acad. Press, New York.
- WARD, P. (1965). The breeding biology of the black-faced dioch *Quelea quelea* in Nigeria. *Ibis*, 107: 326-349.
- WIENS, J. A. & JOHNSTON, R. F. (1977). Adaptive correlates of granivorous birds. *Granivorous birds in ecosystems* (ed. por J. Pinowski y S. C. Kendeigh), págs. 301-340. Cambridge Univ. Press, London.
- WILLIAMS, G. C. (1966). Natural selection, the costs of reproduction and a refinement of Lack's principle. *Amer. Natur.*, 100: 687-690.