

# Aspectos de la ecoetología de la nidificación en el gorrión molinero (*Passer m. montanus* (L.)) y el gorrión común (*Passer d. domesticus*, (L)) en Cataluña

Pedro Javier Cordero Tapia

**ADVERTIMENT.** La consulta d'aquesta tesi queda condicionada a l'acceptació de les següents condicions d'ús: La difusió d'aquesta tesi per mitjà del servei TDX ([www.tesisenxarxa.net](http://www.tesisenxarxa.net)) ha estat autoritzada pels titulars dels drets de propietat intel·lectual únicament per a usos privats emmarcats en activitats d'investigació i docència. No s'autoritza la seva reproducció amb finalitats de lucre ni la seva difusió i posada a disposició des d'un lloc aliè al servei TDX. No s'autoritza la presentació del seu contingut en una finestra o marc aliè a TDX (framing). Aquesta reserva de drets afecta tant al resum de presentació de la tesi com als seus continguts. En la utilització o cita de parts de la tesi és obligat indicar el nom de la persona autora.

**ADVERTENCIA.** La consulta de esta tesis queda condicionada a la aceptación de las siguientes condiciones de uso: La difusión de esta tesis por medio del servicio TDR ([www.tesisenred.net](http://www.tesisenred.net)) ha sido autorizada por los titulares de los derechos de propiedad intelectual únicamente para usos privados enmarcados en actividades de investigación y docencia. No se autoriza su reproducción con finalidades de lucro ni su difusión y puesta a disposición desde un sitio ajeno al servicio TDR. No se autoriza la presentación de su contenido en una ventana o marco ajeno a TDR (framing). Esta reserva de derechos afecta tanto al resumen de presentación de la tesis como a sus contenidos. En la utilización o cita de partes de la tesis es obligado indicar el nombre de la persona autora.

**WARNING.** On having consulted this thesis you're accepting the following use conditions: Spreading this thesis by the TDX ([www.tesisenxarxa.net](http://www.tesisenxarxa.net)) service has been authorized by the titular of the intellectual property rights only for private uses placed in investigation and teaching activities. Reproduction with lucrative aims is not authorized neither its spreading and availability from a site foreign to the TDX service. Introducing its content in a window or frame foreign to the TDX service is not authorized (framing). This rights affect to the presentation summary of the thesis as well as to its contents. In the using or citation of parts of the thesis it's obliged to indicate the name of the author.

DEPARTAMENTO DE ZOOLOGIA  
FACULTAD DE BIOLOGIA  
UNIVERSIDAD DE BARCELONA



"ASPECTOS DE LA ECO-ETOLOGIA DE LA NIDIFICACION  
EN EL GORRION MOLINERO (Passer m. montanus, (L.)) Y  
EL GORRION COMUN (Passer d. domesticus, (L.))  
EN CATALUÑA"

MEMORIA REDACTADA PARA OPTAR  
AL GRADO DE DOCTOR EN CIENCIAS  
BIOLOGICAS PRESENTADA POR, EL  
LICENCIADO PEDRO-JAVIER  
CORDERO TAPIA

A handwritten signature in black ink, appearing to read "Pedro-Javier Cordero Tapia".

VºBº DEL DIRECTOR DE LA MEMORIA  
Dr. JOSE DOMINGO RODRIGUEZ-  
TEIJEIRO, PROFESOR TITULAR DEL  
DEPARTAMENTO DE ZOOLOGIA  
(VERTEBRADOS) DE LA FACULTAD DE  
BIOLOGIA DE LA UNIVERSIDAD DE  
BARCELONA



Barcelona, a ... de ..... de .....

1986

5.2.

¿Cabe esperar alguna influencia en la selección  
del lugar del nido en el gorrión molinero  
en presencia del gorrión común?

### 5.2.1. Variaciones en el hábitat y el lugar-nido.

Es conocido que existen diferencias de hábitat en el gorrión molinero y el gorrión común (SUMMERS-SMITH, 1963; PINOWSKI, 1967; LACK, 1971; CODY, 1974; DYER et al. 1977). Sin embargo, en el área aquí estudiada, esta separación de hábitat no explica por sí las diferencias encontradas en la selección del lugar del nido. (Ver p.e., LACK, 1971).

En los lugares de estudio ambas especies presentan amplias áreas de sintopía (ver también ANDERSON, 1978), siendo las granjas agrícola-ganaderas en sus distintas dependencias y mas inmediatos alrededores influenciados por el hombre: campos de labor, de ruderales, sotos o bordes de bosque; los lugares más densamente poblados por una y otra especie. En lugares más apartados de la influencia humana al abrigo de muros de contención, barracas, puentes, pozos y otras construcciones en campos de labor o baldíos, se presentan ambas especies en poca cantidad, mientras que en la ciudad solo nidifica el gorrión común y es relativamente poco abundante (ver también TURCEK, 1972) faltando el gorrión molinero. En áreas suburbanas ambas especies vuelven a coincidir si bien el gorrión común es más constante que el gorrión molinero quien ocasionalmente se presenta numeroso, ocupando lugares-nido en exceso y poco utilizados por el gorrión común (p.e.: interior de farolas).

En la comarca del Maresme donde la densidad humana es muy alta y las edificaciones alejadas de la actividad del hombre son raras, muy pocas veces se han encontrado colonias estables y exclusivas de gorrión molinero y allí donde llega el gorrión molinero, prácticamente siempre se presenta el gorrión común; a la inversa es frecuente que el gorrión común sea la única especie que nidifica en muchos lugares en los que, a modo de mosaico, falta el gorrión molinero y se alterna con otros en los que ambas especies coexisten en una misma área.

...//...

En este mosaico las mayores densidades de gorrión molinero y gorrión común para un mismo lugar se alcanzan solamente allí donde abundan las distintas clases de lugar-nido más utilizadas por una y otra especie (figura 4.1.4.1.1) p.e.: un complejo agrícola-ganadero (donde se supone que el recurso alimentario es abundante), en el que haya un tejado con tejas rotas o no cimentadas y al mismo tiempo distintos compartimentos con otras cavidades disponibles, tal vez un muro de contención de tierras con agujeros respiraderos o cajas anidaderas en gran número.

En muchos lugares bajo estudio resulta constante encontrar una disminución del gorrión molinero a medida que se simplifica la variedad de lugares-nido, mientras que en otros puntos de este mosaico el gorrión común nidifica en colonias numerosas bajo las tejas de los tejados y en cobertizos, no observándose gorrión molinero alguno.

Experimentos de laboratorio realizados en los escarabajos Tribolium confusum y Oryzaephilus suranimensis por CROMBIE (Roy.Soc.Lond.,Proc.B.133: 76-109, 1946), citado por MACARTHUR, 1972) demuestran que en un medio simplificado la primera especie excluye a la segunda, pero al añadir trozos de tubitos de cristal ambas coexisten en el mismo medio. MACARTHUR (1972) sostiene que una heterogeneidad ambiental es esencial para la coexistencia; allí donde no se da, la coexistencia es rara, sino imposible. En el caso de los escarabajos los trozos de tubitos de cristal sirven de lugar de refugio para la especie menos competitiva. En el caso del gorrión molinero la ocupación de un lugar-nido poco utilizado por el gorrión común le permite coexistir con esta especie (ver también WILBUR, 1972; ANDERSON, 1978).

Sin embargo, en ocasiones, se encuentran bajas densidades de gorrión molinero (1 ó 2 parejas) en colonias mayoritarias de gorrión común ante una aparente uniformidad en el sustrato de nidificación. Casos parecidos se interpretan de modo que la especie dominada pasaría desapercibida, inconspicua, entre los individuos de la especie dominante en cuya colonia nidifica (ver también PITELKA, 1951).

...//...

La alta densidad humana, el sistema de microparcelamiento del terreno agrícola sobre laderas de montaña poco pronunciadas y el mosaicismo en las urbanizaciones residenciales en todo tipo de hábitat en parte del área de estudio investigada, facilita una gran disponibilidad y heterogeneidad de clases de lugar-nido que es indudable proueven la coexistencia entre el gorrión molinero y el gorrión común.

La enorme plasticidad en la elección del lugar nido por el gorrión común y el gorrión molinero (figura 4.1.4.1.1.) les permite un amplio espectro de posibilidades de ocupación de cavidades de distinta categoría según recurso disponible en los lugares de nidificación. En el caso del gorrión común, debido a su mayor competitividad sobre el gorrión molinero (SUMMER-SMITH, 1963; PINOWSKI, 1967; DYER et al., 1977; ANDERSON, 1978; etc.), la utilización de clases de lugar-nido de peor calidad es para aquella especie una alternativa cuando faltan lugares nido preferentes. De ello deriva que lugares-nido de primera elección para el gorrión molinero se vuelvan de este modo inaccesibles para esta última especie, y por tanto puede quedar excluída.

El ejemplo del lugar B, en el que el total de la población de gorrión común ocupa los nidales, se interpreta por una falta de otras cavidades disponibles. La baja proporción de ocupación de gorrión molinero en el lugar apoya esta idea (p.e. figura 4.1.2.4.2.).

Debido al enfoque observacional en condiciones naturales, la variación en la ocupación de distintas clases de lugar-nido no permite demostrar la existencia de una divergencia en la conducta de nidificación en lo que respecta al gorrión molinero y el gorrión común en áreas con y sin sintopía. Más bien la aproximación es indirecta a ser muy difícil realizar pruebas de reemplazamiento eliminando los individuos de la especie dominante en vertebrados tan móviles como las aves y, en particular, tan abundantes como los gorriones (ver DAVIS, 1973; BALAT, 1977). En caso de eliminación total de la especie dominante en un lugar - casi imposible en el área de estudio - sería necesario, además, dejar transcurrir un tiempo prudencial que permita a la especie subordinada ajus-  
...//...

tarse a la nueva situación. Paradójicamente KREBS (1971) obtiene que las aves que nidifican en hábitats subóptimos se mantienen en ellos una vez que quedaban vacantes territorios en el hábitat óptimo. En el caso del gorrión molinero vimos en 5.1.3. como los jóvenes que consiguieron un hábitat subóptimo durante el celo de otoño son capaces de pasar a un hábitat óptimo cuando éste permite alguna vacante (PINOWSKI, 1967) sin embargo, nada se dice del destino de aquéllos que consiguen reproducirse en un lugar subóptimo.

La competencia es muy difícil de interpretar en estudios de campo (pe. PIANKA, 1982; SCHOENER, 1983) sin embargo el estudio observacional intenta explicar las diferencias de una forma indirecta y permite la elaboración de predicciones. (SCHOENER, 1974).

En el presente caso la mayor amplitud de hábitat del gorrión común impide obtener muestras en las que el gorrión molinero pudiera potencialmente reemplazar a aquél y así testar divergencias en situaciones de simpatria con sintopía y sin ella, al igual que se obtienen en zonas donde falta el gorrión común, o es estival, el gorrión molinero nidifica en los tejados desempeñando el papel de gorrión común (ver 1.1.). Mayor información en la divergencia se obtiene en relación a la altura del nido que se discute a continuación.

#### 5.2.2. Variaciones en la altura y otras características del lugar-nido

En 5.1.3. se vió cómo existe buen número de observaciones para asegurar que una altura de nido con valores muy bajos resulta comprometida para las aves que la eligen y confiere un alto grado de incertidumbre acerca del éxito reproductor de las nidadas, principalmente por acción de los depredadores. Como se sabe, la depredación es una causa principal de fallo reproductor en las aves (p.e. CODY, 1971) y este hecho es indudable que evita la selección de un lugar-nido que la favorezca (ver también NILSSON, 1984). Sin embargo el go-

...//...

gorrión molinero tiende a presentar con mayor frecuencia alturas mucho más bajas (como vimos la accesibilidad está casi siempre en función de la altura) que el gorrión común (fig. 4.1.4.2.1.).

Examinando las muestras de nido obtenidas en este estudio se demuestra que sólo el gorrión molinero presenta una variación que abarque el segmento correspondiente a valores de accesibilidad a los depredadores en lo que respecta a la altura.

Una constante en los resultados del presente estudio está en el hecho de que el gorrión molinero eleva la altura del nido hasta valores muy superiores a los encontrados habitualmente en la especie cuando utiliza una clase de lugar-nido indeseable para el gorrión común. El ejemplo de la figura 4.1.1.4.1. muestra cómo ocupando el interior de estrechas vigas metálicas el gorrión molinero aumenta la frecuencia de nidos a alturas incluso por encima de la media de los utilizados por gorrión común. Los máximos valores de altura de esta especie se dan precisamente en el interior de farolas, lugar-nido ocasional en el gorrión común. Nidos a mayores alturas ya se citaron en la bibliografía para la especie en 5.1.3., obteniéndose en algunas zonas como en Hungría, que el gorrión molinero acostumbra a nidificar alto, muy por encima de los valores obtenidos por el carbonero común (UDVARDI, 1951).

De estas observaciones se infiere que el gorrión molinero no presenta una restricción intrínseca a la especie en cuanto a la ocupación de un lugar-nido alto, por lo que otra explicación debe buscarse para interpretar los datos obtenidos en este estudio.

En el apartado 4.1.1.5. se obtienen resultados que merecen una especial atención. Del análisis de las colonias ubicadas en muros de contención se deduce que aquéllas en las que domina en abundancia el gorrión común, los nidos de gorrión molinero se sitúan por debajo de la media de las alturas de aquellos disponibles en la colonia, mientras que en aquellos

muros en los que predomina el gorrión molinero, la altura de los nidos de esta especie está por encima del valor medio para los agujeros disponibles. Se obtiene además que la altura de los nidos ocupados por gorrión molinero, cuando esta especie domina en abundancia sobre el gorrión común, es superior a la altura alcanzada por la misma especie cuando se presenta en colonias mixtas, con una proporción inferior al 85% y resulta prácticamente idéntica a la altura de los nidos de gorrión común cuando esta especie predomina ampliamente sobre el gorrión molinero.

La correlación parcial negativa obtenida entre la proporción de nidos ocupados de gorrión común en las colonias mixtas y la altura alcanzada por los nidos de gorrión molinero es significativa (fig. 4.1.4.2.3. y Tabla 4.1.4.2.3.) y explica la variación en las alturas de nido en el gorrión molinero.

Esta conclusión queda aún más reforzada en virtud de lo expuesto en 5.1.4. acerca de la dinámica de ocupación de los nidales. Recordemos que para el cálculo de la curva de predicción teórica (fig. 4.1.4.2.2.) los nidales de primera elección AP se ocupaban en primer lugar por el gorrión molinero y en virtud de su grado de saturación se ocupaban los nidales BP. Dada la igual repartición en la ocupación del gorrión común por los nidales AP y AG (ver 5.1.3.), en cualquier caso sólo altos, la ocupación de nidales AP por esta especie reduce el recurso disponible AP para el gorrión molinero, y por lo tanto aumenta la ocupación de los nidales BP. Así, a mayor número de gorriones comunes presentes en las colonias de cajas-nido en paredes, mayor proporción de gorriones molineros ocuparán los nidales bajos.

En el caso del lugar B en 1984, el gorrión molinero ocupa un nidal BP, en la colonia de gorrión común instalada principalmente en los nidales AP, lo que concuerda plenamente con esta predicción.

Resultados obtenidos por NILSSON (1984) con otras especies de nidificantes en agujeros se ajustan a las conclusiones

...//...

aquí obtenidas. Dicho autor encuentra que la altura de los nidos depende de la densidad de la población, y en el caso concreto del carbonero palustre (Parus palustris) la densidad de otras especies dominantes de paseriformes nidificantes en agujeros, que por tanto son competidores por el lugar-nido. También encuentra valores significativos de correlación negativa en sus estudios, y concluye que, independientemente de la densidad, todas las especies por él investigadas prefieren nidificar alto, lo que implica una competencia por los lugares más seguros, conducta adaptativa seleccionada por la depredación.

Otras características del lugar-nido, como la amplitud de agujero, no permiten un análisis equilibrado por su irregular distribución y el predominio de agujeros desmesuradamente grandes no limitantes para la especie de mayor tamaño. En cualquier situación el gorrión molinero no duda en ocupar agujeros muy pequeños, limitantes para el gorrión común y tal vez los casos de ocupación en tejados sean debidos a esto y no a la posibilidad de pasar desapercibido en colonias de la especie dominante. El gorrión molinero no duda en utilizar agujeros amplios, a varios metros del suelo cuando falta el gorrión común o cuando el recurso está muy lejos de la saturación y faltan tamaños limitantes para la especie dominante.

### 5.2.3. Dinámica

Distintos autores encuentran diferencias en la selección de la altura y diámetro de agujero del lugar-nido en comunidades de especies de paseriformes que nidifican en cavidades (p.e. LÖHRL, 1966, 1970; VAN BALEN et al., 1982, etc.).

LÖHRL, (1970) opina que "la competencia por los lugares de cría en agujeros en la naturaleza es en gran parte evitada por las diferentes preferencias por los lugares de nido entre las especies".

Diferencias ecológicas entre especies simpátricas estrechamente emparentadas se han interpretado como adaptaciones que reducen la competencia por el alimento (ver LACK, 1947, 1954, 1966; MAYR, 1963). Para LACK (1947, 1971) "la diferenciación ecológica es la condición necesaria para la coexistencia de las especies", idea en la actualidad discutida (p.e. COLE, 1960; MURRAY, 1971; PONTIN, 1982). Dicho autor sólo aceptó la competencia por el alimento. Inspirado en GAUSE (1934) sostuvo que en la avifauna europea dos especies presentan un mismo hábitat sólo cuando viven en distinta área geográfica, y opina que la violenta competencia entre las especies de aves nidificantes en agujeros serían casos especiales que no pueden ser comparados con la expulsión de una de las especies del hábitat entero (1947). LACK (1954, 1966) refiere que las diferencias ecológicas actuales entre especies simpátricas son reflejo de la competencia que entre ellas ocurrió en el pasado, y que ahora está resuelta. Por último, siguiendo un modelo determinista, sugirió que ligeras variaciones referentes a la selección del hábitat entre especies simpátricas muy emparentadas deberían ser de tipo genético (LACK, 1971).

Entre otros, SVÄRDSON (1949), MILLER (1967) y WILLSON (1969) sostiene que la dominancia social modifica el hábitat de una especie y confiere primera elección sobre los hábitats óptimos. SVÄRDSON (1949) propuso un modelo para interpretar la variación en la selección del hábitat en aves en función de la competencia, referencia poco citada por la bibliografía.

...//...

fía, a pesar de dar una visión del problema muy acorde con los resultados obtenidos por muchos autores posteriores a él. La revisión de SVÄRDSON (1949) fue omitida por LACK en su obra, como aquí se pueden omitir referencias relevantes aunque su motivo no se cree fuera por ignorancia o inaccesibilidad a la misma. Según SVÄRDSON (1949) cada especie presentaría unos mecanismos liberadores (siguiendo los conceptos de TINBERGEN, 1948) por los que ciertos estímulos externos adecuados desencadenarían el reconocimiento del hábitat y liberarían una reacción innata de conducta territorial en un hábitat óptimo para la especie. Dicho mecanismo de liberación ante los estímulos apropiados estaría modulado por una motivación interna del ave o base neuroendocrina y fisiológica que, a través de la respuesta territorial, intervendrían en la decisión de selección del hábitat. Sin embargo en virtud de la existencia de una competencia intraespecífica un individuo podría ser desplazado hasta hábitats subóptimos por conducta territorial de acuerdo con la presión de la población dominante. Las características del hábitat subóptimo al que sería relegado el individuo o especie dominada sólo permitiría estimular algunas de las unidades de reacción de reconocimiento del hábitat, por lo que una conducta territorial no se desencadenaría hasta que la motivación interna aumentase, descendiendo así el umbral de respuesta de reconocimiento (reproductores más tardíos) en el hábitat subóptimo. Según se deduce de las ideas de este autor, la competencia actuaría de forma directa sobre los individuos a través de los "factores inmediatos" ("proximate factors" ver p.e. LACK, 1949) que liberan una respuesta de selección del hábitat.

MORSE (1974) sostiene que la dominancia social sería un "factor inmediato" importante en la repartición de los recursos entre especies móviles al igual que DAVIES (1978), quien opina que un "factor inmediato" importante que determina el tamaño y calidad del territorio es la forma como las aves se instalan en primavera en los lugares de cría: un intruso que detecta un territorio ocupado se inhibirá de penetrarlo (ver KREBS, 1971). Múltiples ejemplos demuestran que esto también

...//...

es así entre distintas especies de aves (p.e. SIMMONS, 1951; LANYON, 1956; ORIANIS y WILLSON, 1964; CODY, 1974, 1978; CATCHPOLE, 1978, REED, 1982, etc.).

MURRAY (1971) sostiene que la territorialidad interespecífica es un fenómeno mucho más frecuentemente demostrado que la competencia interespecífica por alimento, cuya evidencia es habitualmente indirecta (ver sin embargo ALATALO, 1982; SAVARD, 1982; AMAT, 1984 y que la competencia interespecífica puede ser un factor causal de las diferencias ecológicas en vez de ser estas diferencias ecológicas una adaptación que evite la competencia entre dos especies simpátricas emparentadas. La especie subordinada en este caso cambiaría su conducta evitando la lucha con la especie dominante (p.e. mimetizándose entre individuos de la especie dominante en el hábitat óptimo); sufriría una divergencia morfológica o la especie subordinada se adaptaría plenamente a los hábitats subóptimos. EBERSOLE (1985) opina que es probable que las interacciones agresivas, una forma de competencia por interferencia, sean responsables de la evolución de las distintas preferencias de hábitat, si bien la función principal de la territorialidad interespecífica estudiada por él sería la protección de los recursos alimentarios de una posible competencia por explotación de la otra especie.

Se conoce bien que la herencia dictaría las preferencias de hábitat a grandes rasgos, detalles más precisos en la selección del mismo estarían influenciados por el aprendizaje una vez que las especies han "testado" un abanico de posibilidades (p.e. microhábitats alternativos a los que fueron relegados los individuos) (PARTRIDGE, 1978). Se reconocen algunas formas de aprendizaje precoz en el reconocimiento del hábitat en varias especies de aves (ver revisión en SMITH, 1983). En el gorrión común no parece existir una forma de aprendizaje precoz que interprete las diferencias en la selección del lugar del nido en la especie (CINK, 1976), ver también 5.1.2. Tanto en el gorrión común como en el gorrión molinero, especies que presentan una gran amplitud en lo que

...//...

se refiere al uso del lugar-nido, existiría una particular plasticidad en la respuesta de reconocimiento del lugar-nido que vendría determinada por distintos factores ambientales tales como presencia de alimento en el área elegida, densidad de población, disponibilidad de distintas clases de lugar nido, edad de los individuos, presencia de depredadores y competidores por distintas fuentes de recursos, entre otros factores ecológicos.

Varias conclusiones derivan de la existencia de una dinámica en la competencia:

1) La competencia intraespecífica favorece la amplitud en la selección de distintas clases de lugares-nido y distintas características de los mismos (5.1.4.; fig. 4.1.4.2.2.) (BROWN, 1969b; KREBS, 1971; etc.).

2) La competencia interespecífica reduce la amplitud de selección de clases de lugares-nido para la especie dominada (gorrión molinero). Este segundo punto tiene mayor evidencia con la figura 4.1.4.2.3.: el gorrión molinero se ciñe a segmentos de altura por debajo de aquéllas que adoptaría en una situación de "liberación ecológica" (p.e. PIANKA, 1982), es decir, en ausencia del gorrión común.

Ambos puntos son típicos resultados en el fenómeno de la competencia (p.e. SVÁRDSON, 1949; MACARTHUR, 1972, etc.).

3) En caso de que el recurso del lugar-nido sea abundante y diversificado, ambas especies de gorrión coexisten en un mismo lugar (suponiendo otros factores distintos a los de lugar-nido favorables) en virtud de:

a) ligeras diferencias intrínsecas a las especies (p.e. menor tamaño del gorrión molinero, que le permite la utilización de agujeros de diámetro limitante para el gorrión común (ver ANDERSON, 1978).

b) modificaciones debidas a la conducta territorial interespecífica por dominancia social de gorrión común sobre el gorrión molinero, que hace que esta especie ocupe lugares subóptimos para el gorrión común respecto a la



calidad de la clase de lugar-nido y a la altura del mismo (p.e. MORSE, 1974; NILSSON, 1984).

c) Evitación de la conducta agresiva de la especie dominante y/o por mimetismo de la especie dominada (gorrión molinero) en colonias de la especie dominante (gorrión común) (PITELKA, 1951; MURRAY, 1971, 1981).

4) En caso de que el recurso del lugar-nido esté limitado, sea impredecible, o requiera considerable esfuerzo de encontrar, la especie dominante (gorrión común) tiene opción al recurso e, hipotéticamente, lo ocupará en su totalidad (LEVINS, 1968).

5) Es posible que la competencia por el lugar-nido entre el gorrión común y el gorrión molinero sean causa de la divergencia en el hábitat, al menos en algunas partes de su área de simpatría (ver p.e. ALATALO et al., 1985).

6) La reducida área geográfica alcanzada por el gorrión molinero tras su introducción en zonas donde previamente había gorrión común, se interpreta en virtud de la competencia por los lugares de nidificación entre ambas especies (SUMMERS-SMITH, 1963; PINOWSKI, 1967; ANDERSON, 1978).

### 5.3.

¿Cuáles son los mecanismos y cómo es la competencia  
por los lugares de nidificación  
en el gorrión común y el gorrión molinero?

### 5.3.1. Mecanismos y formas de competencia

Clásicamente se conocen dos formas de competencia:

- a) por explotación
- b) por interferencia (según PARK, 1962)

a) Opera cuando las especies dependen de un recurso común determinado, que está presente en cantidad limitada; cuanto más limitado está y mayor sea la población, aumentará la competencia.

b) Opera cuando las interacciones agonísticas entre los organismos afectan su eficacia biológica (PARK, 1962). Otros autores definen la competencia por interferencia como aquélla en la que ocurren luchas u otras conductas y se asume que son perjudiciales para las especies (p.e. PONTIN 1982).

Siguiendo a MACARTHUR (1972) se considera la existencia de competencia entre dos especies cuando el incremento de una de las dos perjudica a la otra. Otros autores refieren un efecto negativo de la competencia sobre ambas especies (PONTIN, 1982). La competencia por explotación y por interferencia no tienen que ser necesariamente exclusivas (MORSE, 1974).

Puede existir competencia por los recursos sin interferencia sin embargo, la competencia mediante interacciones conductuales (interferencia) se considera como el resultado de una subyacente competencia por los recursos ya que, de otro modo, la lucha no tendría premio (MACARTHUR, 1972). Para hablar de competencia hay que tener en cuenta la cantidad y distribución de los recursos disponibles, por ejemplo: un amplio solapamiento no tiene porqué dar una alta competencia entre especies, todo depende del grado de disponibilidad del recurso. (PIANKA, 1982).

En el caso del gorrión molinero y el gorrión común, en lo que se refiere al recurso lugar-nido, se han observado tres mecanismos de competencia, descritos ya por otros autores (p.e. SCHOENER, 1974):

- 1) Por gasto del recurso directamente
- b) Interfiriendo en la habilidad de obtener dicho recurso
- 3) por encuentros agresivos

El mecanismo primero sería una forma de competencia por explotación; el segundo y tercero por interferencia. Sin embargo, en el presente caso no están nada claros los límites de unos y otros, por lo que se tratan en conjunto.

Es bien conocido que la falta de agujeros limita las posibilidades de las especies que nidifican en el interior de cavidades cerradas, y que la ocupación de dichos agujeros comporta un gasto del recurso para otras aves que persiguen ese mismo o parecido recurso común (NICE, 1957; VON HAARTMANN, 1957, 1971; COLLIAS y COLLIAS, 1984; etc.). Prácticamente en la mayoría de estudios sobre competencia por los lugares-nido en nidificantes en agujeros, ocurre una particular agresividad interespecífica por la que unas especies desplazan a otras y además se puede ocasionar daño directo a las nidadas o a las aves reproductoras (NICE 1957; VON HAARTMAN, 1957; SLÄGSVOLD, 1975; LÖHRL, 1978, etc.).

Como vimos en 4.1.2., más del 90% de los nidales mostraban cada año signos de haber sido utilizados en alguna ocasión en las distintas temporadas, incluyendo otros usos alternativos a los de reproducción. La construcción en el gorrión molinero de un nido durante el celo otoñal es bien conocido como mecanismo que contribuye a reservar un lugar-nido para la primavera siguiente, previniendo que sea ocupado por otras especies (BALÁT, 1974; LÖHRL, 1978).

En el presente estudio el porcentaje de nidales con material es directamente proporcional a la calidad de los mismos lo que demuestra que el gorrión molinero visita con más asidui-

dad los nidales de primera elección, aunque no críe en ellos. Sin embargo, en 4.1.3. se obtienen resultados respecto a la cantidad de material por nidal contrarios a lo que cabría esperar (PINOWSKI, 1967): los nidos más voluminosos construidos en otoño pertenecen a nidales de tercera elección (AG) en los que no hay reproducción (ver explicación dada en 5.1.4.). Ambos usos en los nidales disminuyen la disponibilidad del recurso a otras especies de aves (Paridae, Muscipidae), especies de las que se sabe bien, sufren la falta de lugares de nidificación por competencia con el gorrión molinero (p.e. CREUTZ, 1949; UDVARDI 1951; BERCK, 1961; PINOWSKI, 1967; KREBS, 1971; BALAT, 1974). LOHRL (1978) encuentra que un nidal lleno de material de nido de gorrión molinero no es utilizado por Parus major. En algunos de los citados estudios se encuentra una disminución de la densidad de Parus sp. y Ficedula sp a medida que aumenta el número de gorriones molineros nidificantes. BALAT (1977) demostró experimentalmente que eliminando gorriones molineros reproductores de un lugar se incrementaba la población de carbonero común (Parus major) y especies afines.

Basándonos en la idea de HINDE (1956) de que el propietario de un territorio tiene ventaja en los encuentros agresivos, por mayor familiaridad y motivación hacia el lugar, aumentando el potencial de lucha, se espera que un intruso, cuya motivación y familiaridad sean escasas, adopte una conducta más propensa a la retirada (ver p.e. la descripción de la conducta de estos intrusos dada por SUMMERS & SMITH, 1963)), lo que confiere cierta predicibilidad en el resultado: todo dependerá de la eficacia de la estrategia defensiva del dueño del territorio (lugar-nido), que por el hecho de ocuparlo le confiere un cierto grado de inmunidad. Un inicio temprano diríase precoz - en otoño - en la selección del lugar del nido es por tanto ventajoso para el gorrión molinero, a fin de prevenir la usurpación del lugar del nido.

En el caso de las colonias mayoritarias de gorrión común en muros de contención, donde la cantidad de agujeros es grande

...//...

queda un alto porcentaje de ellos desocupado (Tabla 4.1.3.2.1.) y se encuentra que el gorrión molinero modifica su altura en relación inversa a la densidad del gorrión común, (ver 5.2.2.). En estos casos la presencia de machos de g. común no reproductores y la eventual conducta de defensa de más de un agujero por algunos reproductores (ver observaciones registradas en 4.1.3.) limitarían el recurso disponible al gorrión molinero, impidiendo a éste la ocupación de lugares nido altos, utilizados por g. común sin que exista reproducción final.

La interpretación de los resultados obtenidos en 4.2.2.2. ha de tomarse con precaución. Si bien en ese apartado los términos "alto-bajo" simplemente relativizan las posiciones de dos agujeros en los muros de contención (ver 3.4.2.) y no una altura igual o inferior a 2m, o superior a ese valor (4.1.1.5.), asumamos que dicha relación se extrapola a alturas reales: en virtud de la dinámica de ocupación en los nidales expuesta en 5.1.4. ocurriría un orden preferencial en la ocupación de agujeros altos sobre los bajos (ver p.e. fig. 4.1.1.2.2.) en función de la densidad de aves. De este modo sería difícil establecer la relación causa-efecto entre el nidificar "más alto" y el éxito en los encuentros agonísticos, ya que una ocupación más temprana confiere mayor disponibilidad de recursos, y ésta a su vez aumenta la posibilidad de ocupación de un lugar más alto(óptimo)(HINDE, 1956) El fallo en el apareamiento de machos que reclaman desde lugares-nido subóptimos ya se ha citado en el gorrión común (SUMMERS-SMITH, 1958; CINK, 1956), ver también HINDE (1956), por lo que dichos individuos serían más móviles en la colonia y se desplazarían ocasionalmente hasta nidos ocupados más altos (4.1.3.2.), siendo así rechazados por los reproductores de posiciones más elevadas por su mayor ventaja cara al éxito en los encuentros agonísticos (HINDE, 1956). ROBINSON (1986) encuentra en cierto ictérico colonial que las aves que llevan cierto tiempo en la colonia, criando en estrecha proximidad, tienden a presentar una disminución progresiva de los encuentros agonísticos entre ellas, y una elevada propensión a los encuentros agresivos hacia individuos recién llegados a las colonias.

...//...

Tanto la ocupación (pollos en los nidos) como la utilización sin reproducción de agujeros en el gorrión común, aumentan al ser mayor el recurso disponible; sin embargo ello no sucede en el caso del gorrión molinero cuando comparte colonias de cría con predominio del gorrión común, lo que indica la influencia negativa de ésta sobre aquélla especie (fig. 4.1.1.5.2. y 4.1.3.2.1.). Los machos que pululan más por la colonia de cría sin alimentar pollos durante la época de reproducción y que permanecen más tiempo en la entrada de los agujeros que las hembras, seguramente juegan un papel importante en la evitación de una ocupación tardía de parejas de gorrión molinero que no disponen aún de lugares de nidificación; las interacciones agonísticas serían el mecanismo de evitación de la especie subordinada de los lugares seleccionados por estos machos (MORSE, 1974) que son reproductores negligentes en el cuidado de las polladas o individuos no apareados ("floaters" - "flotantes" - en el sentido de BROWN 1969). Hágase notar que si bien SUMMERS-SMITH (1959) detectó en las colonias individuos de ambos sexos no reproductores, aquí sólo se han encontrado machos, siendo rara toda hembra que no se dedique a las actividades reproductoras. Una valoración de vuelos efectivos e inefectivos entre ambos sexos apoya esta idea (ver 4.2.2.1.). El hecho de que tanto el gorrión común como el gorrión molinero defiendan más de un agujero es conocido (SUMMERS-SMITH, 1963; LUNIAK, 1983). Se ha citado incluso el caso de un gorrión común que defendía un agujero excesivamente pequeño para él y al que aportaba briznas desde el exterior (FLEGG y GLUE, 1971).

Algunas premisas acerca de la competencia entre especies merecen mención antes de seguir con el caso Passer, aunque es conocido que los principios de la teoría de la competencia no son universalmente válidos (MAC ARTHUR, 1972)

a) La competencia se elimina allí donde es innecesaria si el esfuerzo requerido para la interacción no es compensado por un mejor acceso a los recursos, la competencia interespecífica tiende a desaparecer (ORIAN y WILSON, 1964). La evitación de la competencia es siempre ventajosa cuando es posible (PIANKA, 1982).

...//...

- b) La evolución impondrá tajantemente la agresión sobre los recursos a repartir si el luchar beneficia a alguna de las especies; no beneficiará obviamente a ambas, y la especie dominada se retira sin obtener beneficios (MAC ARTHUR, 1972).
- c) La selección favorece evitar al dominante si el resultado es altamente predecible en las interacciones que ocurren cuando dominante y subordinado inicialmente se encuentran lo que fija la mayor parte de la conducta ulterior entre los individuos. (MORSE, 1974).
- d) Si el sistema territorial de una especie impide a ciertos individuos reproducirse en lugares óptimos se espera una reproducción en hábitats usados por especies ecológicamente similares, y entonces la agresión ocurre (ORIAN y WILLSON, 1964).
- e) En una "distribución despótica" el acceso a los mejores hábitats viene determinado por las interacciones agresivas (FRETWELL y LUCAS, 1970). La conducta agresiva reduce una caótica competencia por los recursos en una ordenada competencia por interferencia (WILSON, 1971). La competencia por interferencia tiene mucha importancia entre las especies transformando la habilidad en combate por la habilidad en utilizar recursos que determinan un resultado (MAC ARTHUR, 1972). En la repartición de los recursos tiene más importancia la evitación que la agresión entre especies (MORSE, 1974). La competencia por interferencia es la principal causa de desplazamiento de una especie por otra... La estratificación en el tiempo o en el espacio disminuyen la interferencia y promueven la coexistencia (PONTIN, 1982). La competencia interespecífica sería un mecanismo influyente en la organización de comunidades (SIMBERLOFF, 1982).
- f) La coexistencia es probable cuando la competencia por explotación y por interferencia funcionan dando la posibilidad de balances entre gastos y beneficios. Las especies pueden coexistir así incluso con alto grado de solapamiento (SCHOENER, 1983).

Dado que la defensa del territorio es alrededor del agujero de entrada del nido en muchas especies de aves nidificantes en cavidades (VON HAARTMAN, 1957) al igual que en los gorriones (DAANJE, 1941; SUMMERS-SMITH, 1963), la escasez de este recurso promueve la competencia, y por tanto las interacciones agonísticas en la entrada del nido. La importancia que tiene el ser propietario (HINDE, 1956) cara a la defensa del mismo es un factor que introduce variabilidad en relación de dominancia-subordinación entre ambas especies, en cuanto al resultado final, especialmente si el intruso es un joven gorrión común de primer año (p.e. ANDERSON, 1978).

Es fácil deducir que una defensa adecuada, que conlleva a la conservación del recurso, es ventajosa en la especie subordinada (gorrión molinero) si su estrategia para repeler al intruso provoca un daño por aumento del gasto energético y de la "negligencia agresiva" ("agressive neglect") en las tareas reproductoras (ver ese concepto en UDVARDI, 1951; RIPLEY, 1959; HUTCHINSON y MAC-ARTHUR, 1959) de magnitud inferior al daño que derivaría de perder el lugar-nido ante la posibilidad de no encontrar alternativas de elección. Al contrario, resulta igualmente evidente que una eficaz estrategia de usurpación de nido puede ser, en algunas ocasiones, la única oportunidad de reproducirse. Ambas tendencias opuestas ocurren en la competencia interespecífica g. común y g. molinero. En este caso, en el que una especie es de mayor tamaño y domina claramente a la otra, cabe preguntar:

¿Qué estrategia seguirán ambas especies, en especial el gorrión molinero, cuyo menor tamaño y condición de subordinación confieren un resultado altamente predecible en los encuentros agonísticos?

Del estudio observacional se obtiene cómo la pareja de g. molinero permanece junta buena parte del tiempo (ver p.e. BETHUNE, 1961) realizando actividades idénticas y permitiéndose unas distancias mínimas muy inferiores a las alcanzadas por la pareja de gorrión común, entre la que existe una evidente mayor independencia fuera de la época de reproducción

...//...

(datos pers. no publ.). Esta evidente diferencia en la conducta de la pareja en una y otra especie permite al gorrión molinero repeler en buen número de casos un ataque de un intruso o, alternativamente, organizar un ataque sobre un agujero ocupado por gorrión común. De la motivación de unos y otros contendientes derivará el resultado.

Dos conductas bien sistematizadas se registraron para el gorrión molinero; una de defensa : "defensa muy juntos" (4.2.1.3.) , la otra de ataque: "ataque coordinado" (4.2.2.3. ), ésta desplegada principalmente en colonias mixtas, en las que el recurso de lugares-nido es utilizado principalmente por gorrión común. Tanto una conducta como la otra buscan dominar la entrada del agujero situándose fuera del mismo, a pocos centímetros de la entrada, cuando físicamente es imposible de otra forma, u ocupando ambas aves el agujero de entrada en el primer caso. La expulsión de un gorrión común del interior de un agujero y ocupar su puesto para así interactuar desde dentro, gozando de la protección física del mismo, es la base de la estrategia en el segundo caso ("ataque coordinado").

Si bien se conoce la importancia de la posesión de un agujero para la formación de la pareja en el gorrión común (DAANJE 1941; SUMMERS-SMITH, 1958, 1963) y en el gorrión molinero (BERCK, 1961, 1962; DECKERT, 1962, etc.) parejas ya formadas de una y otra especie se observan en primavera realizando la conducta de exploración de agujeros ("Nest-site prospecting" SUMMERS-SMITH, 1963) (ver también WEAVER, 1939; SUMMER-SMITH, 1958 en el gorrión común; BETHUNE, 1961; PINOWSKI, 1967 en el gorrión molinero). En la mayoría de ocasiones en ambos casos la pérdida de un lugar-nido anterior o el cambio a otro mejor es motivo del movimiento de una pareja ya unida hasta nuevos lugares de nidificación.

Esta conducta de prospección de lugares-nido en la que interviene la pareja, es más frecuente en el gorrión molinero en el área de estudio que en el gorrión común.

...//...

El hecho de actuar en pareja es ventajoso para el gorrión molinero: la efectividad de la "Defensa muy juntos" es del 100% de los encuentros en repeler intrusos intra o interespecíficos en nidos de gorrión molinero que persisten como tales. Sin embargo, cuando el gorrión común se presenta en pareja puede hacer inefectiva esa estrategia. Estos casos coinciden con los nidos en los que el gorrión molinero fue finalmente expulsado y nidificó el gorrión común, o en nidos en que ambas especies nidificaron en la misma temporada (ver 4.2.1.3.) . La atracción de una pareja de gorrión común por un determinado lugar-nido de gorrión molinero decide el resultado en igualdad numérica a favor de aquéllos; en lo sucesivo, conductas de "Defensa muy juntos" son inefectivas. En aquellos casos en los que el gorrión común usurpa el lugar-nido al molinero, y éstos últimos siguen visitando su antiguo lugar-nido, la referida estrategia defensiva se desvincula del agujero y tiene lugar lejos de la entrada del nido, al contrario de lo que sucede en aquellos lugares-nido conservados por el gorrión molinero, en los que se produce este acercamiento. La colaboración de la pareja hace menos cruento, más rápido y más eficaz un encuentro que cuando interviene un sólo individuo, de ahí que la "Defensa muy juntos" sea la interacción más frecuente de todas (Tabla 4.2.1.3.1.) . Ello confiere mayor posibilidad de éxito al gorrión molinero, a lo que hay que añadir la ventaja de posesión del lugar-nido. El hecho de que la mayoría de intrusiones sean efectuadas por individuos aislados en el gorrión común, y el que las observaciones de parejas formadas en el gorrión común sin posesión de lugar-nido sean muy escasas, proporciona un alto porcentaje de éxito a la defensa del gorrión molinero allí donde la densidad del gorrión común no puede alterar el balance de gastos y beneficios ocasionados por adoptar esta conducta defensiva. En ocasiones, y bajo condiciones apropiadas para el gorrión molinero, tiene lugar la usurpación por aquella especie, y falla esa conducta de defensa contra el gorrión común, la cual se ha visto eficaz absolutamente en todos los encuentros intraespecíficos. Estos casos se registran en situaciones límite para el g. común: falta de lugar-nido óptimo, lo cual hace posible la

existencia de aves apareadas sin un definitivo lugar-nido (p.e. ver cómo las farolas son una clase de lugar-nido muy marginal en la especie, Tabla 4.1.1.7.1 ;fig. 4.1.4.1.1.), donde la calidad o escasez de los mismos puede haber determinado un eventual abandono (por competencia intraespecífica, presencia constante de depredadores, accidentes atmosféricos etc.) del lugar-nido que habría facilitado con anterioridad la formación de dicha pareja "nómada", capaz ahora de coordinarse en su intrusión contra lugares-nido del g. molinero.

Inicialmente (ver 3.4.1.) el gorrión molinero ocupó de forma exclusiva las farolas en 1972 y 1973, observándose posteriormente las primeras nidificaciones de gorrión común. Por razones obvias, el éxito reproductor de estos nidos no se pudo estudiar, sin embargo, las elevadas temperaturas a las que llegaba la estructura metálica de las farolas hacen suponer una alta mortandad de pollos en el mes de julio y agosto (ver WILL, 1969), lo que iría en favor de que esta clase de lugar-nido está lejos de ser preferente. Nos encontraríamos aquí en la premisa a) de ORIANIS y WILLSON (1964).

Una táctica exitosa del gorrión común observada en este estudio consiste en la reiterada insistencia en las visitas o presencia continuada en los nidos que se pretenden usurpar lo que finalmente lleva al abandono de los mismos por sus dueños (p.e. BURGER, 1976);; premisa c) MORSE (1974).

Puesto que dominar la posición de entrada del agujero protege físicamente al ave que lo ocupa, y al mismo tiempo previene a la otra especie de entrar en él, la estrategia que conduzca a esta conducta tendrá mayor probabilidad de éxito en conservar el lugar-nido que otra en la que se defendiera con mayor intensidad los alrededores del mismo. Pero tal solución supondría una baja exposición para atraerse hembras e impide conductas de búsqueda de alimento, por lo que la conducta de "Taponar agujero" (ver 4.2.1.3. y 4.2.2.3.)., se convierte en un mecanismo defensivo-ofensivo de importancia, ya que implica un mínimo de daño al defensor en aquellos casos en los que la presencia y conducta de un intruso no dan lugar a dudas de su intencionalidad de penetrar en el

interior del lugar-nido de aquél. La observación de conductas de "Caída en lucha" tras la intrusión de un ave en el interior del nido de otra es siempre una forma cruenta de respuesta por parte del defensor, y que por sus características es preferible prevenir (ver 4.2.1.3.).

Todo intento del gorrión molinero por traspasar un agujero ocupado por un pareja de gorrión común es rechazado violentamente por cualquiera de las dos aves mediante "Persecución" (un sólo perseguidor), bien por "Caída en lucha", siendo poco comunes las situaciones de reiteración en las visitas, al contrario de lo que puede suceder cuando los intrusos son gorriones comunes, y los defensores gorriones molineros (p.e. en el estudio de farolas). Sin embargo, aquellos encuentros no son raros en colonias de alta densidad de nidos de gorrión común (p.e. muros de contención) en los que el gorrión molinero ha de "testar agujeros" "aparentemente" desocupados, sufriendo violentos rechazos por parte de sus ocupantes.

Obsérvese cómo en 4.2.1.3. se obtiene que el 75% de las conductas agonísticas más cruentas ("Caída en lucha") son interespecíficas, obsérvese también la falta de estas conductas en el caso del gorrión molinero. Diferencias semejantes se obtienen mediante "Persecución", con amplio predominio entre las dos especies sobre los encuentros específicos, y especialmente en la conducta "Evitación", en la que el 91% del total de casos ocurre entre ambas especies, siendo realizada de forma particular por el gorrión molinero en nidos de gorrión común, como respuesta ante un resultado predecible en un eventual encuentro entre las especies, bajo las condiciones ambientales favorables al gorrión común (lugar-nido de esta especie), ver premisa c) de MORSE (1974).

En el "Ataque coordinado" (4.2.2.3.) un gorrión molinero ha de provocar una "Caída en lucha" con el gorrión común que "taponar" la entrada de un lugar-nido; este encuentro es aprovechado por la pareja que ocupa en ese instante el lugar-nido que queda libre. Un sólo gorrión molinero se vería im-

...//...

potente para ocupar la entrada del agujero tras la lucha (caída). Del mismo modo esta conducta es ineficaz del todo ante una pareja formada de gorrión común, ya que entonces tanto en la eventual "Persecución" interespecífica que es "individuo tras individuo", como en la eventual "Caída en lucha", un miembro de la pareja quedaría en la retaguardia defendiendo la entrada del nido o arremetería con violencia sobre el otro gorrión molinero que hubiera penetrado en su nido.

Como vimos en 4.2.2.3. : el "Ataque coordinado" tiene éxito de forma temporal en la consecución de un lugar-nido. Hace falta investigar el alcance de dicha estrategia en la adquisición y mantenimiento del lugar-nido así conseguido, y el subsecuente éxito reproductor en el gorrión molinero. Distintas circunstancias en los encuentros interespecíficos g. molinero-g. común mediante "Ataque coordinado" sobre machos no reproductores de gorrión común, pueden intervenir modificando el desenlace final de estos encuentros, en los que la especie subordinada es, paradójicamente, la especie atacante. Entre estas circunstancias cabe citar: época del año (durante el celo otoñal el gorrión molinero tiene mayor tendencia a ocupar lugares-nido que el gorrión común; a finales de mayo y en junio la mayor motivación es por imperiosidad de iniciar las tareas reproductivas); clase del lugar-nido defendido por el gorrión común; número de agujeros defendidos por el mismo macho; posibilidad y frecuencia de visitas de hembras de gorrión común desapareadas; densidad de aves reproductoras de ambas especies y distancia de otros vecinos conespecíficos; otras características de las aves interactuantes, como edad, peso de las mismas, etc.

De los resultados obtenidos en 4.2.1.4. se obtiene que las interacciones por lugar-nido son más frecuentes allí donde de un año para otro ocurre un cambio de ocupación en la especie (de gorrión molinero pasa a gorrión común al año siguiente, nido Cat.3) (Tablas 4.2.1.4.1. a 4.2.1.4.3. ), siendo además más frecuentes las interacciones interespecíficas que las intraespecíficas (Tabla 4.2.1.4.5. ), tanto

...//...

las activas como las pasivas (Tablas 4.2.1.4.8. y 4.2.1.4.10. ). La tolerancia en estos lugares nido es mayor para individuos conespecíficos (0.64) que para los heteroespecíficos (0.54), siendo la tolerancia total superior a la de los nidos de gorrión molinero que se mantienen como tales (Tabla 4.2.1.4.4) . Una elevada frecuencia de interacciones pasivas justifica esta mayor tolerancia en estos lugares nido, a pesar de que interacciones agonísticas anteriores, más intensas, hayan determinado ya el resultado final de la ocupación; el gorrión común "ignora" entonces a los gorriones molineros que coinciden con ellos encima de la farola, pero que ya no defienden el lugar con la intensidad mostrada en los primeros encuentros y ocupan finalmente una farola contigua, mientras que aquéllos hacen uso de lugar-nido usurpado. Una falta de apetencia de otros individuos de gorrión común por estos nidos puede justificar la escasez de interacciones intraespecíficas.

En los nidos de gorrión molinero (Cat.1) los resultados son distintos. Los encuentros intraespecíficos superan, en general, a los encuentros interespecíficos (Tabla 4.2.1.4.6.) ; la mitad de los encuentros activos son interespecíficos (Tabla 4.2.1.4.8.) y predominan los encuentros pasivos intraespecíficos sobre los interespecíficos, siendo por tanto la tolerancia intraespecífica mayor (0.5) que la interespecífica (0.39).

En los nidos en los que sólo hubo éxito de gorrión común (Cat. 2), el número de interacciones registrado fue elevado, pero no tanto como en nidos de Cat.3 (Tablas 4.2.1.4.1.) a 4.2.1.4.3. ). La "Tolerancia" alcanzó valores altos, próximos a los de aquellos lugares-nido en los que no hubo finalmente signos de reproducción (Cat. 5). De todas formas la Tolerancia intraespecífica (0.73) fue superior a la interespecífica (0.59) con predominio de las interacciones interespecíficas, de valores sólo ligeramente inferiores a los de Cat.3 (Tablas 4.2.1.4.6. a 4.2.1.4.10. ). Nuevamente la presencia de gorrión molinero en estos lugares-nido dan estos valores tan altos en las interacciones interespecíficas.

...//...

En la figura 4.2.1.1.1 se observa la escasa asistencia de gorriones comunes en los lugares-nido de primeros de agosto hasta febrero, mientras que es en el celo otoñal cuando el gorrión molinero alcanza sus máximas densidades (PINOWSKI, 1965<sub>a</sub>; 1967). Durante este periodo algunos gorriones molineros retienen lugares-nido sin llegarse a aparear, siendo posteriormente desalojados por el gorrión común durante el recrudecimiento de las interacciones interespecíficas que tienen lugar en marzo (fig. 4.2.1.4.2.). Como en el caso de los nidos de Cat.3, los gorriones molineros se observan en esos lugares-nido ya usurpados por el gorrión común hasta finales de abril o principios de mayo, en que se inicia la puesta en aquella especie (ver 4.3.1.), para volver a reaparecer en el celo otoñal (compárense las figuras 4.2.1.1.3. y 4.2.1.1.4.). En varias ocasiones se observó un gorrión molinero solo, reclamando en el dorso de una farola en otoño y luego, durante la primavera, coincidía en su actividad con una pareja de gorrión común que entraba y salía del agujero del nido sin aparente interacción activa entre ambas especies: el "ignorar" a un individuo subordinado que no ofrece resistencia a la hora de un eventual encuentro agonístico es preferido por la especie dominante. Téngase en cuenta que una menor Tolerancia interespecífica sobre la intraespecífica es en buena parte debida a actitudes de "Defensa muy juntos" y "Evitación" en el gorrión molinero, y no a verdaderos ataques iniciados por el gorrión común (válido también para nidos Cat.3).

La información acerca de los lugares-nido compartidos es escasa, predominando también las interacciones interespecíficas sobre las intraespecíficas y los encuentros activos sobre los pasivos.

En observaciones de nidos compartidos en nidales, la ocupación previa del gorrión común tuvo lugar en tres casos frente a uno del gorrión molinero; es posible que el abandono por muerte de algún adulto o de los pollos por causas distintas o coadyuvantes a las interacciones (ver lugar B en 4.1.1.2. y lugar A en 4.1.2.3. y 4.1.2.4.) influyan en estos cambios. PINOWSKI (1967) cita ejemplos de este tipo en el que el orden de ocupación fue de 1:1 para ambas especies, y

...//...

no observó interacciones agresivas entre las mismas.

SUMMERS-SMITH (1963) hace notar que el gorrión común expulsa al gorrión molinero en todas las áreas donde ambas especies se encuentran juntas, a excepción del Sudoeste de Asia, sin embargo no especifica el mecanismo seguido en su conducta. PINOWSKI (1967) apunta a la importancia de la restricción de los lugares de nidificación del gorrión molinero por el gorrión común en el hábitat urbano.

Dos puntos importantes se deducen de las interacciones observadas en la colonia en farolas:

- a) El predominio de las interacciones interespecíficas sobre las intraespecíficas.
- b) La importancia de la participación de la pareja de gorriónes molineros en los encuentros frente al gorrión común.

a) Al ser las farolas una clase de lugar-nido relativamente frecuente en el gorrión molinero, la única especie que las ocupó tras su inmediata instalación en un hábitat adecuado para el mismo, donde el alimento era abundante y el número de cavidades (farolas) ilimitado, la competencia intraespecífica sería baja y cursaría de forma estabilizada, en la que los encuentros serían predecibles según el número de contendientes intraespecíficos y conllevarían a una ordenada repartición de los lugares-nido siguiendo un gradiente preferencial según la ubicación de las farolas (ver fig. 3.4.1.1.) Sin embargo, la aparición de una especie dominante buscando el mismo recurso desestabilizaría esta dinámica. La especie subordinada sería capaz de reconocer de alguna forma a la especie dominante, ante la que es necesario adoptar actitudes de defensa y evitación más intensas que ante miembros de la propia especie, lo que supone un aumento de registros interespecíficos (según método empleado). El gorrión común no respondería siempre de igual modo ante conductas defensivo-ofensivas del gorrión molinero, a diferencia de lo que cabe esperarse en un encuentro frente a otro gorrión molinero. Esta impredecibilidad de respuesta del intruso heteroespecí-

...//...

fico y su particular querencia por un lugar-nido del que aún no es propietario, es posible que sea asimilado por el gorrión molinero, a nivel local, mediante alguna forma de reconocimiento por aprendizaje que dicte su conducta ulterior ante este particular intruso. Así CATCHPOLE y LEISLER (1986) encuentran diferencias notables en la existencia de territorialidad interespecífica entre dos especies de Acrocephalus en dos localidades separadas solamente 5 kms: la respuesta interespecífica experimentada (provocada por canto grabado en cinta magnética) tiene lugar solamente allí donde las especies viven en una misma área, y es de magnitud igual a la respuesta intraespecífica. BURGER (1976) observó como Furnarius rufus ataca selectivamente al gorrión común, quien a menudo usurpa su nido, y no a otras especies que le resultan indiferentes. La fidelidad del gorrión molinero por el lugar-nido ya perdido ante el gorrión común, provocaría un aumento de encuentros interespecíficos: más por defensa del antiguo ocupantes que por ataque de la especie dominante.

Desde Darwin, muchos autores han subrayado la mayor importancia de la competencia intraespecífica sobre la interespecífica (LACK, 1949; UDVARDI, 1951; ORIANS y WILLSON, 1964; MURRAY, 1971; etc.) y la mayoría de estos autores, consideran casos especiales aquéllos relacionados con las aves nidificantes en agujeros, y no las tratan en sus revisiones. Hágase notar que los resultados aquí discutidos son consecuencia de la puesta en contacto de una población de gorrión molinero con individuos "flotantes" de una población de gorrión común, que no pudiendo acceder a mejores lugares de nidificación de los alrededores (ver fig. 4.1.4.1.1.) acuden a las farolas, tal vez jóvenes de un año. La atracción de estos individuos hacia algunos nidos de gorrión molinero, en vez de ocupar otros libres, es difícil de interpretar, aunque es posible que la distribución de lugares-nido ocupados por gorrión molinero coincida con las áreas de mayor abundancia de alimento (fig. 3.4.1.1.). También puede interpretarse que estos individuos, inexpertos, "tomarían muestra" de los lugares-nido del gorrión molinero, aprendiendo a utilizarlos por imitación, y finalmente mediante la usurpación

...//...

se evitarían buena parte de las tareas de construcción del nido: las entradas de los nidos están a 9.5m del suelo y el aporte de material, es indudable, comporta cierto gasto energético para construir uno nuevo.

Es bien conocida la acción del gorrión común expulsando otras especies de aves nidificantes en agujeros que no están emparentados con él: en el caso de Delichon urbica para autores como SUMMERS-SMITH (1963) la usurpación en algunas colonias llega al 63% de los nidos, aunque para otros autores (BOULDIN, 1968), la usurpación sería sólo del 2.5 al 5.4%. A este respecto BALÁT (1974) opina que la ocupación de nidos de avión por el gorrión común ocurre de forma desigual aunque esa especie permite al gorrión común colonizar parajes a los que no podría acceder de otra forma.

Información sobre interacciones en nidos de otras especies de golondrinas da SUMMERS-SMITH (1963) como la golondrina de acantilado (Petrochelidon pyrrhonota) de Norte América y la golondrina de las hadas (Petrochelidon ariel) de Australia. En el caso de la primera especie del 15 al 37% de los nidos son usurpados tanto antes como después de la puesta, conociéndose aunque indirectamente, la acción dañina del gorrión común sobre puestas y polladas (SAMUEL, 1969). Lo mismo se ha citado para otras especies de golondrina, p.e. la golondrina púrpura de Norte América (Progne subis) (JACSON y TATE, 1974) y otras aves a las que el gorrión común llega a causar daño en las puestas (WERLER y FRANKS, 1975; LÖHRL, 1978). Parece ser que el gorrión común, junto con el estornino pinto (Sturnus vulgaris) son las especies causantes de la disminución en Norte América de especies como el Pájaro del Este (Scialia scialis) por competencia por los lugares de nidificación (COLLIAS y COLLIAS, 1984). Estos ejemplos son mencionados aquí a modo de información de cómo el gorrión común puede competir con otras especies nidificantes en cavidades distintas al gorrión molinero, actuando de forma variable según las circunstancias. Es indudable que las interacciones con esas especies son realizadas por individuos que no tienen acceso a lugares-nido preferentes, como en el caso del pre-

...//...

sente estudio en los nidos ubicados en farolas. Los muros de contención no serían uno de estos casos, ya que en ellos hay un gradiente preferencial en la ocupación de los lugares-nido y las colonias pueden ser exclusivas de gorrión común. Es conocido que el gorrión común nidifica principalmente bajo las tejas de las casas, en otros agujeros apropiados y en enredaderas sobre edificios, y el gorrión molinero nidifica principalmente en agujeros de árboles. Las dos especies pueden competir por los agujeros de aquellos árboles más próximos a los edificios, y el gorrión común es generalmente vencedor (SUMMERS-SMITH, 1963 ...). Este ejemplo es un caso típico más de cómo el éxito en la competencia por los lugares-nido puede variar según circunstancias preferenciales de hábitat. Obsérvese respecto a este último caso la relativa escasez de gorrión molinero nidificando en agujeros de árboles del área de estudio, y la relativa frecuencia del gorrión común utilizando esta clase de lugar-nido.

Los resultados obtenidos sobre interacciones interespecíficas en las dos especies deben asimilarse al tipo de hábitat (suburbano) y lugar-nido (interior de farolas) en el que se ha realizado el estudio, y es preferible no extrapolar a otros tipos de colonia en los que el gorrión común predomine sobre el gorrión molinero. De cualquier forma, se intuye una relación de dominancia-subordinación de orden semejante en las observaciones recogidas en muros de contención (ver 4.2.2.3.), pero requiere mayor investigación, pues parecen predominar otro tipo de conductas interactivas derivadas de la circunstancia de ser el gorrión molinero la especie en inferioridad numérica frente al gorrión común.

b) La importancia de la participación de la pareja en las interacciones defensivo-ofensivas ha sido discutida más arriba, y es una modalidad de interacción interespecífica en una especie subordinada muy poco tenida en cuenta en la bibliografía.

Si los encuentros agonísticos ocasionan gasto de tiempo y energía, es beneficioso que en la época de reproducción sean poco frecuentes:

Los resultados de los encuentros entre ambas especies en las colonias en farolas permiten deducir que las interacciones son más frecuentes en el periodo de reposo que durante la estación reproductora, tanto para las interacciones intra como interespecíficas, si bien la Tolerancia disminuye en época de cría. Como que existe una relación directa entre la presencia de aves encima de las farolas y la frecuencia de interacciones activas, cabe suponer que al iniciarse la reproducción los individuos se espacian en las farolas, si bien hay un periodo importante en el que las interacciones interespecíficas se hacen más numerosas, y corresponde a los meses de marzo y parte de abril previos al inicio de la puesta en el gorrión común y molinero (p.e. fig. 4.2.1.4.1. ). Adviértase cómo las interacciones intraespecíficas son más frecuentes en todas las categorías de farolas entre enero y febrero, siendo las interespecíficas más típicas de marzo y abril (figs. 4.2.1.4.1. a 4.2.1.4.7. más próximas por tanto al inicio de la puesta en el gorrión común. Se sugiere que las interacciones intraespecíficas ritualizadas promueven la repartición de un abundante recurso de nidificación disponible en etapas tempranas, debido a una mayor predicibilidad en los encuentros repetidos entre los mismos individuos. Por el contrario, en el calendario de las interacciones interespecíficas, los encuentros no son decisivos respecto a la ocupación final de una u otra especie hasta que dichas interacciones aumentan al aproximarse el inicio de la reproducción, ya que es en esta época en la que el resultado de la ocupación de un lugar-nido tiene suma importancia cara al éxito reproductor: la dicotomía de ocupar o abandonar un lugar-nido se hace imperiosa en esta etapa del inicio de la estación reproductora. Una mayor crudeza de los encuentros agonísticos deciden el resultado final de la ocupación, y son punto de partida de una etapa de ausencia de interacciones. HINDE (1956) hace notar que las conductas territoriales de defensa se hacen más vigorosas en el periodo de formación de la pareja, y disminuyen cuando se inicia la

puesta. SUMMERS-SMITH (1963) encuentra que es en marzo cuando ocurre el pico más alto de frecuencias de formación de parejas en el gorrión común. Téngase en cuenta la ventaja que confiere al gorrión común apareado interaccionar con el gorrión molinero. Se desconoce hasta qué punto un macho de gorrión común puede aparearse reclamando ocasionalmente desde un lugar-nido visitado también por gorrión molinero, y así expulsar definitivamente a los gorriones molineros. Un aumento de los encuentros interespecíficos en primavera se ha observado en otros estudios de otras especies (p.e. MORSE 1971; CATCHPOLE, 1978, etc.) y se relaciona con el establecimiento de los territorios.

Las interacciones que tienen lugar en el cielo otoñal son también destacables. PINOWSKI (1965a) observa mayor número de interacciones intraespecíficas en el gorrión molinero durante el cielo otoñal que durante el primavera, y lo atribuye a una mayor densidad de aves en los lugares de nidificación. En las figuras 4.2.1.4.2. y 4.2.1.4.3. se observan estos mismo resultados, a diferencia de lo que ocurre en el gorrión común (ver también fig. 4.2.1.4.4. ). En cualquier caso las interacciones interespecíficas en otoño son menos frecuentes que las ocurridas en marzo-abril, aunque representan un segundo pico de frecuencia.

Otro aspecto a comentar se relaciona con la información indirecta obtenida sobre una posible depredación de nidos de una especie sobre la otra. Más arriba en este mismo apartado (5.3.1.) se han citado las referencias bibliográficas que, tanto en el caso del gorrión molinero como en el del gorrión común, se han registrado sobre otras especies de aves. Las observaciones registradas en 4.3.2.1. son indirectas, y debido a su reciprocidad según el lugar, es posible que las interacciones entre una y otra especie sean mutuas, resultando ambas perjudicadas según el caso, lo que concuerda con la definición de competencia dada por PONTIN (1982). De todas formas, debido al bajo porcentaje de interacciones interespecíficas registradas en la época de reproducción, es posible que la acción directa sobre puestas o polladas de la otra especie sea de poca envergadura, lo que requiere - no obstante - nuevas líneas de investigación.

5.4.

La selección del lugar del nido  
¿influye sobre el éxito reproductor  
de las aves que lo eligen?

#### 5.4.1. Variaciones intrínsecas a los reproductores y extrínsecas debidas al lugar-nido

Dando ya por sentado la evidencia de un orden jerárquico de dominancia-subordinación que promueve una "distribución despótica" en el reparto de los recursos (FRETWELL y LUCAS, 1970) y la importancia que tienen las interacciones agonísticas en la repartición de dichos recursos, (p.e. MAC ARTHUR 1972; PONTIN, 1982, etc.), se deduce que algunas características de los individuos interactuantes en los encuentros agonísticos determinan por un lado qué lugar-nido toman, y por otro, independientemente del lugar, unas cualidades reproductoras particulares no evidenciables en la mayoría de los casos.

Es conocido que en especies de aves coloniales el grado de agresividad de los individuos determina un mejor acceso a los lugares de cría preferentes (p.e. COLLIAS y JAHN, 1959; LAPRADE y GRAVES, 1982; YASUKAWA y SEARCY, 1982; ROBINSON, 1986, etc.), lo que también se ha observado respecto a territorios de alimentación en otras especies (p.e. SCHOENER, 1968). Es evidente que en la competencia interespecífica el tamaño de las especies es decisivo en el orden jerárquico de dominancia-subordinación: las especies mayores tienen preferencia por los recursos potencialmente comunes con especies de menor tamaño (MORSE, 1974). Recientemente se han obtenido resultados idénticos a nivel intraespecífico: ROBINSON, (1986) obtiene que las hembras de mayor peso de cierto Ictérido americano ganan en los encuentros agresivos intraespecíficos, y por tanto ocupan los mejores lugares-nido, forzando a hembras más pequeñas a nidificar en lugares más vulnerables a los depredadores, con lo que las primeras obtienen un mayor éxito reproductor. Pocos estudios más sobre aves documentan que un mayor tamaño intraespecífico confiere un mejor acceso por los recursos (p.e. PETRIE, 1983). COULSON (1968) en su clásico estudio sobre colonias de gaviota tridáctila (Rissa tridactyla) encontró que las aves que crían en el centro de la colonia son más pesadas que las que crían

en los bordes, siendo su éxito reproductor superior a las de éstas últimas; en este caso el fallo reproductor de los nidificantes más livianos de la periferia no fue debido a depredación, sino a valores inferiores en el tamaño de la puesta, eclosión y pollos volados de los nidos, así como a una mayor mortalidad entre los adultos. Una mayor competencia por los mejores lugares-nido en el centro de la colonia, se sugiere, relegaría a los individuos menos competitivos hacia la periferia. Entre otros estudios, el de POTTS et al. (1980) muestra unos resultados interesantes: individuos adultos de cierta especie de cormorán ocupan los mejores lugares-nido en las colonias, y obtienen así mejor éxito reproductor que los individuos de menor edad, en parte debido a que las condiciones atmosféricas y el oleaje afectan principalmente a los nidos peor situados de estos individuos cuya llegada a las colonias es más tardía que en los de más edad. El acceso de estas aves a lugares de nidificación mejores, tras una temporada de alta mortandad en la población, les permite equiparar su tasa reproductiva con la de aquéllos. Información parecida obtienen también TENAZA (1971), BALDA y BATEMAN (1972), en el que el fallo reproductor de las aves que crían en la periferia es por depredación. Gradientes de éxito reproductor en aves coloniales según distribución espacial se han obtenido también en otros estudios (p.e. ROBERTSON, 1972; HOLM, 1973; CACCAMISE, 1976, etc.).

Análogamente, gradientes en la distribución de alturas de nido tienen también consecuencias en el éxito reproductor de los mismos, por una variación en la depredación (BEST, 1978; OSBORNE y OSBORNE, 1980; NILSSON, 1984), de forma similar a lo obtenido por otros autores en una distribución horizontal.

Partimos de la base de que existe un orden de ocupación y distribución de reproductores en el gorrión común y el gorrión molinero, nidificantes sintópicos., consecuencia del funcionamiento de una dinámica competencia por los lugares de nidificación intra o interespecífica (5.2.). Dado que

...//...

existe un gradiente de variabilidad en los lugares-nido (bajo tejas; entre vigas y techumbres; en cajas-nido de distinto tipo, etc.), se espera que aquel orden de ocupación y distribución de nidificantes de ambas especies tome forma según una ocupación preferencial en relación a las características individuales y tamaño de las poblaciones respectivas.

Diferencias intralocales respecto al éxito reproductor de nidos de una misma especie pueden ser debidas a distintos factores, en pocas ocasiones bien delimitados o fáciles de separar, y tal vez estrechamente relacionados unos con otros. Se ha diseñado una clasificación para delimitar estos factores:

- a) Diferencias intrínsecas, individuales, de las aves reproductoras.
- b) Características intrínsecas al lugar-nido, como forma, tamaño, aislamiento y abrigo frente a perturbaciones en el microclima interno o frente a agentes atmosféricos, etc.
- c) Características relativas a la accesibilidad del nido frente a agentes perturbadores y dañinos: competidores y depredadores.

Académicamente es fácil establecer esta clasificación; en la realidad, simples estudios de producción comparada no permiten separar algunos de los factores que intervienen ni establecer una relación causa-efecto entre ellos (ver KREBS, 1971).

- a) Características intrínsecas a las aves reproductoras.

Como se ha mencionado más arriba, en este mismo apartado 5.4.1., la dominancia social (competencia por interferencia) y el tamaño y/o edad de los individuos están asociados. Referido a su equivalente en la competencia por explotación, existe también una asociación entre precocidad de acceso a

...//...

los recursos (lugar-nido) y edad de los individuos, ya que vimos la importancia de acudir tempranamente a los lugares-nido, puesto que su posesión confiere ventaja cara a la posibilidad de conservarlo y tener éxito reproductor en él (5.3.).

Se conoce la relación entre edad e inicio reproductor precoz en muchas especies de aves (LACK, 1954; PERRINS, 1970). La edad también influye en el tamaño de la puesta, y a su vez un inicio tardío se asocia en muchas especies de aves a una disminución del tamaño de la puesta (p.e. KLOMP, 1970).

En el gorrión común hay alguna información acerca de posibles variaciones por edad e interindividuales: hembras de primer año inician la primera puesta más tarde que aquéllas de más edad (SUMMERS-SMITH, 1963; SEEL, 1968a; DAWSON, 1972). SEEL (1968b) encuentra un tamaño de la puesta mayor en los "reproductores más tempranos" que en los "tardíos". DAWSON (1972) obtiene una relación entre el tamaño de la puesta y la edad de las hembras e, independientemente de la edad, entre aquélla y el tamaño de la hembra. Una asociación positiva entre el peso de las hembras y el tamaño de la puesta, calculado por disección, encuentra también PINOWSKA (1976, 1979).

Sin embargo no se han encontrado relaciones entre el tamaño corporal de las aves y el tipo de nido elegido (cavidad natural o caja anidera) (MURPHY, 1978a, 1980), aunque este autor, en su muestra, considera la totalidad de individuos que no pertenecen a los nidales como reproductores en agujeros en edificios, sin tener en cuenta las posibles variaciones inherentes a una subpoblación "flotante", no reproductora, que pudiera introducir una eventual variación. MURPHY (loc. cit.) tampoco encontró una clara evidencia de que el tamaño de los individuos influya en el éxito reproductor, aunque sí obtuvo una asociación positiva entre el peso de las hembras de gorrión común y el peso de sus huevos.

Un inicio tardío en las puestas de hembras de primer año respecto a las de más edad se asocia a una reducción en el

número de puestas por temporada (SUMMERS-SMITH, 1963) y, consecuentemente, dichas hembras tienen menor probabilidad de producir un elevado número de pollos por año (p.e. DAWSON, 1972).

En el gorrión molinero la información acerca de las variaciones de edad e interindividuales respecto al éxito reproductor es poco clara, y faltan hasta la fecha estudios que relacionen el lugar del nido con las variables biométricas de los reproductores. No existe una clara relación entre edad de la hembra e inicio temprano en la puesta (PINOWSKI, 1968) aunque hay observaciones de que aves de primer año empiezan a criar tan tarde como el mes de junio (BETHUNE, 1961). SEEL (1968a) sin embargo, sugiere que las aves de primer año empezarían la puesta sólo ligeramente más tarde que los adultos, de forma que el pico en el inicio de las puestas en las poblaciones de esta especie quedaría claramente unimodal a diferencia de lo que sucede en el gorrión común. En el gorrión molinero un inicio tardío en la puesta se asocia también a una reducción en el número de las mismas (PINOWSKI 1968), por lo que cabe suponer que hay también una reducción en la amplitud de la estación reproductora. Respecto al tamaño de la puesta no hay una clara evidencia de su dependencia con la edad, en parte debido tal vez a que diferencias poblacionales en grupos de edad en colonias instaladas en cajas anideras, tienen lugar principalmente entre hábitats distintos (PINOWSKI, 1965 a, 1967) y en el gorrión molinero la puesta varía de forma significativa entre hábitats, independientemente de la proporción de aves de primer año que crien en las colonias (PINOWSKI, 1968).

#### b) Características intrínsecas al lugar-nido

Algunos estudios detallados muestran la influencia de las características microclimáticas del lugar-nido en el éxito reproductor (p.e. RICKLEFS y HAINSWORTH, 1968; MERTENS, 1977) o de las características de forma y dimensiones del mismo en el tamaño de la puesta (ver LÖHRL, 1973 y especialmente su experimento posterior en LÖHRL, 1980). La forma del

nido puede influir también en el éxito de las polladas: NOVOTNÝ (1965) en el gorrión común encuentra una mayor mortandad en polladas por caída al vacío en nidos ubicados en "semicavidades" que aquéllos en que la cámara del nido está separada del exterior por un estrecho pasadizo. Tanto en este caso como en otros ejemplos dados en el gorrión común (WILL, 1969; NOVOTNÝ, 1970; MITCHELL et al., 1973; ANDERSON, 1978; McGILLIVRAY, 1981; ESCOBAR y GIL-DELGADO, 1984, etc.) posibles diferencias en el éxito reproductor no se pueden atribuir solamente a las características del nido, ya que tanto la edad como otras fuentes de variabilidad morfofisiológica entre los individuos juegan un papel en la selección del nido, debido a la existencia de una dominancia social, y, puesto que en algunas especies existe la asociación entre el ser subordinado y presentar un menor potencial reproductor, cabe tener en cuenta si dichas diferencias en el éxito reproductor son debidas a las características del nido per sé, a las características reproductoras de los individuos que seleccionan esos nidos debido a una presión de dominancia social ejercida sobre ellos, o si ambos factores actúan conjuntamente. Dos ejemplos más arriba citados demuestran la existencia de estas alternativas (COULSON, 1968; POTTS et al., 1980).

c) Características relativas a la accesibilidad del nido frente a competidores y depredadores.

En distintos apartados y subapartados de esta discusión se ha hecho referencia a la importancia de la ubicación del nido respecto a la depredación y a la relación existente entre dicha ubicación y un orden de dominancia-subordinación social en aves coloniales.

Es conocido que en ocasiones factores atmosféricos y la depredación actúan inversamente respecto al éxito reproductor en distintas especies de aves (p.e. MITCHELL et al., 1973; LAWTON y LAWTON, 1980, etc.).

#### 5.4.2. Inicio de la reproducción

El inicio de la reproducción en el gorrión molinero durante los tres años de estudio no se aparta de las fechas de inicio encontradas por otros autores europeos (BETHUNE, 1961; PINOWSKI, 1968; SEEL, 1968a; BALAT, 1971, etc.) aunque aquí las primeras puestas están ligeramente más retrasadas, resultando sin embargo, más tempranas que las obtenidas en España Central (SANCHEZ-AGUADO, 1984). En cambio, en lo que respecta al gorrión común las primeras puestas son algo retrasadas en relación a otros estudios europeos, si bien existen variaciones interanuales al respecto (SUMMERS-SMITH, 1963; SEEL 1968a; NOVOTNI, 1970; PINOWSKA y PINOWSKI, 1977) y españoles (GIL-DELGADO et al., 1979). En realidad ambas especies no se diferencian globalmente en lo que respecta a la fecha media de inicio de la puesta en la población aunque si se adelanta la fecha del primer huevo "per sé" como obtienen estudios en áreas de simpatía de otros países, en los que el inicio del gorrión común es siempre más precoz (SEEL, 1968a; MACKOWICZ et al., 1970; ION, 1978; ANDERSON, 1978). En el gorrión común se conocen iniciadores "tempranos" y "tardíos" (SEEL, 1968a), lo que se asimila a clases de edad: aves de primer año ponen más tarde que las de más edad (SUMMERS-SMITH, 1963; DAWSON, 1972 etc.). Los siguientes datos recogidos en el área de estudio indican que el inicio de las puestas en el gorrión común es más temprano en aquellos nidos ubicados bajo tejas de tejados: 27.IV.1971 1 pollo fuera del nido de 13 días de edad; 4.IV.72, una puesta en incubación; 6.V.76, pollos volantones; 2.IV.80 se inician puestas (Mataró), mientras que en el lugar A los primeros pollos volantones procedentes de nidos ubicados en los tejados aparacen en la primera decena de mayo en las distintas temporadas de estudio. Estas primeras fechas de inicio de la puesta en nidos inaccesibles en el área de estudio coincidirían con las fechas de primeras puestas obtenidas por otros autores en España y el resto de Europa. MACKOWICZ et al., (1970) mencionan que el gorrión común empieza a poner antes en los lugares naturales (agujeros en edificios) que en cajas anideras. Lamentablemente, tanto en ese estudio como en muchos otros no se da información acerca de la proporción de nidos de gorrión común en nidales y cavidades

naturales, lo que daría idea de las características poblacionales de los individuos que ocupan los nidales investigados por esos autores para un mismo lugar, en virtud de lo discutido en 5.1. La poca cantidad de nidos en cavidades naturales investigados y sus características (principalmente nidos accesibles en cobertizos y en nidos de otras especies de aves) no permiten tal distinción, que resulta obvia para aquéllos que nidifican en lugares más inaccesibles en los tejados y son mayoría.

Lo hasta aquí expuesto apoya la idea de que la fracción poblacional del gorrión común que nidifica en cajas anideras estaría formada principalmente por aves de inicio tardío, aves de primer año cuyas fechas de reproducción no se diferencian ostensiblemente del inicio de la puesta del gorrión molinero. Ya que un inicio precoz en las puestas de gorrión común respecto al gorrión molinero parece ser de importancia en el resultado de las interacciones interespecíficas por la consecución de un lugar-nido (SUMMERS-SMITH, 1963; ANDERSON, 1978), un inicio más retrasado en la primera especie para las clases de lugares-nido investigados aumentaría la posibilidad de éxito en el gorrión molinero en la conservación de un lugar de nidificación ya elegido por esta especie (ver también 5.3.).

Respecto a los tipos de nidal ocupados por el gorrión molinero, obsérvese como, a pesar de la no significación, las fechas de inicio en los nidales sigue un orden cronológico idéntico al orden preferencial de las ocupaciones, y cómo en los nidales menos preferidos, BG, el inicio de la puesta es francamente tardío (n=2). Esta puntualización va en favor de lo arriba expuesto sobre el gorrión común y reafirma aún más el valor de la curva de predicción teórica en la ocupación de nidales (fig. 4.1.4.2.2.): no solamente se trata de diferencias en la proporción de ocupaciones, sino que además existen diferencias en el inicio de las puestas, pequeñas pero suficientes para confirmar la existencia de una dinámica ordenada en la ocupación de las paredes con distintos tipos de nidales.

Estas pequeñas diferencias en el inicio de la puesta coinciden con aquéllas sugeridas por SEEL (1968a) para aves de primer año y aves de más edad en el gorrión molinero. A este respecto, es indudable que, en 1982, la proporción de aves de más de un año (debido a la fidelidad por el lugar del nido, ver p.e. PINOWSKI, 1967), ocuparían mayoritariamente los nidales de la serie 81V (ya presentes en 1981), mientras que en los nidales de la serie 82 predominarían aves de un año (nidales instalados en febrero de 1982). Ambas series de nidales en 1982 dieron ligeras diferencias respecto al inicio de la puesta en ambas subpoblaciones, compatibles con distintas categorías de edad, pero tales diferencias persisten los tres años de estudio, tal vez reflejando unas características de los nidales (altura y diámetro de agujero de la entrada) más uniformes en la serie 81V que en la serie 82. Como en otros estudios, las diferencias en el inicio de la reproducción en el gorrión molinero respecto a posibles variaciones interindividuales no queda aclarada (ver también DYER et al., 1977), sin embargo, los resultados obtenidos en 4.3.1. van en favor de la opinión de SEEL (1968a) (ver también 5.4.1.).

#### 5.4.3. Tamaño de la puesta

El tamaño de la puesta en el gorrión molinero resulta ligeramente inferior al obtenido por todos los autores europeos (BETHUNE, 1961; PINOWSKI, 1968; SEEL, 1968b; BALÁT, 1971, etc.). Mientras que en el área de estudio las puestas de gorrión molinero no pasan de 6 huevos, puestas de 7 no son excepcionales en la bibliografía, siendo ya raras de 8 o incluso 9 huevos (ver revisión en DYER et al., 1977). El tamaño de la puesta mayor en Europa lo obtiene SCHERNER (1972) en la República Federal Alemana (5.46 huevos), aunque este valor queda aún por debajo del obtenido en el Japón: 5.6 huevos (ABE, 1969). En el centro de España, SANCHEZ-AGUADO (1984) obtiene también valores algo superiores a los encontrados en este estudio (entre 4.7 y 4.9 huevos).

Respecto al gorrión común, el tamaño de la puesta es mayor al obtenido p.e. en Inglaterra (SUMMERS-SMITH, 1963; SEEL, 1968b; DAWSON, 1972) y en Moravia (NOVOTNÝ, 1970), no diferenciándose de los valores obtenidos en Polonia por PINOWSKA y PINOWSKI (1977), quienes encuentran una notable variabilidad según los 14 años de estudio, oscilando de 4.3. a 5.26 huevos por puesta. Tampoco se diferencia de los resultados obtenidos en la España central (ALONSO, 1982) y es inferior al obtenido en el Levante español por GIL-DELGADO et al. (1979). Prácticamente en todas las localidades donde ambas especies se han estudiado conjuntamente en Europa (SEEL, 1968b; MACKOWICZ et al., 1970; PINOWSKI y WIELOCH, 1973; ION e ION, 1978) y en Norte América (ANDERSON, 1978), las puestas son parecidas o ligeramente superiores en favor del gorrión molinero. Aquí sin embargo sucede de otra forma, y se interpreta en parte por las diferencias de nidos investigados para ambas especies: en los estudios a los que hemos hecho mención se utilizaron nidales con características uniformes. Aquí, si sólo consideramos los nidales AP, cuyas características son más semejantes a las de otros estudios, el tamaño medio de la puesta en el gorrión molinero sería mayor y se asemeja más a aquéllos (p.e. SANCHEZ-AGUADO, 1984) ya que otras características de nidal distintas a los AP dan valores inferiores en el tamaño de la puesta de esta especie. Del mismo modo, si consideramos solamente los nidales ocupados por gorrión común, la puesta de esta especie sería inferior para el lugar A que si se incluyen los agujeros naturales (n=60). De cualquier forma, en los nidales del lugar A el bajo número de puestas investigadas no es por falta de muestreo, sino por baja ocupabilidad de los nidales, es decir, a pesar de ser "ene" bajo, se está describiendo lo que ocurre cuando ambas especies nidifican juntas en la misma clase de lugar-nido (nidales); no puede opinarse lo mismo de los nidos en cavidades naturales.

Entre los factores que modifican el tamaño de la puesta en las aves (ver p.e. LACK, 1954; KLOMP, 1970; CODY, 1971), interesan en este estudio sólo aquéllos relacionados con posibles variaciones interindividuales que justifiquen las diferencias aquí observadas.

...//...

Los resultados obtenidos en 4.3.1.4. indican que en los nidales preferentes para el gorrión molinero, el tamaño de la puesta es mayor que en nidales de segunda elección, BP o BG (tabla 4.3.1.4.4.). El tamaño de la puesta en nidales de agujero grande no superó en ningún año los 5 huevos, y el tamaño de puesta (n=41) fue francamente bajo, de 4.2 huevos, sólo por encima de la media de 3.7 huevos obtenida por WARD (referido por DYER et al., 1977) en Singapore.

Distintos autores no han obtenido una clara relación entre la edad de las aves y el tamaño de la puesta en el gorrión molinero. PINOWSKI (1968) encontró valores ligeramente superiores en el tamaño de la puesta en colonias de bosque que en colonias de campos (en las colonias de bosque se supone que la participación de jóvenes de un año en la población reproductora es mayor que en colonias de pueblo o de campos agrícolas, PINOWSKI, 1967). A propósito de este hallazgo este autor hace notar la variabilidad del tamaño de la puesta en el gorrión molinero en relación al hábitat (ver también BALÁT, 1971).

Como se indicó en la Tabla 4.3.1.4.1., el experimento de colocar los nidales de la serie 82 no dió diferencias en la temporada 1982 respecto al tamaño de la puesta entre nidales ya presentes (S-81V) y los recién instalados (S-82), con lo que es posible que otros factores distintos a la edad intervengan en el tamaño de la misma, si suponemos existe fidelidad al lugar-nido. Obsérvese como incluso en los nidales AP en 1982, el tamaño de la puesta es ligeramente superior al obtenido ese mismo año en los nidales 81V.

Un experimento similar llevado a cabo en el mismo lugar en 1984, dió ligeras diferencias en el tamaño de la puesta de los nidos instalados este año (S-84N), aunque en estos nidales el número de puestas en la temporada fue inferior al de aquéllos (Tabla 4.3.1.3.3.). La alternativa de que un número distinto de puestas en los nidales pudiera alterar el resultado del tamaño de la puesta medio, en virtud de que las segundas puestas son más grandes que las primeras, y éstas a su vez mayores que la tercera (p.e. PINOWSKI, 1968) no es

válida, al menos en el caso en el que se obtienen diferencias de tamaño de puesta mayores (AP y AG). Según 4.3.1.3., no hay diferencias entre el número de puestas de ambos tipos de nidales ni tampoco en lo que respecta a la serie 81V y 82 en el año 1982.

Se sugiere que algunas características de los individuos que eligen los lugares-nido serían responsables, al menos para nidales AG, de las diferencias en el tamaño de la puesta. Se desconoce la posible influencia de los tipos de nidal (p.e. AG, diámetro de agujero 5 cm.) en la variación de la puesta en una especie en la que no se habían abordado estudios que relacionasen éxito reproductor y características del lugar-nido. Variaciones en el tamaño de la puesta en función de la superficie interna del lugar de nido se han encontrado en distintas especies de paseriformes (LÖHRL, 1973, 1980; LUDESCHER, 1973; KARLSSON y NILSSON, 1977; VAN BALEN, 1984, etc.) pero no se han encontrado referencias que relacionen el diámetro de agujero de entrada al nido con el tamaño de la puesta.

Respecto al gorrión común, debido al bajo número de nidos investigados, las diferencias en el tamaño de la puesta según clase de lugar-nido han de tomarse con precaución. No obstante, las diferencias para el lugar A son notables. En cavidades naturales la puesta oscila entre 5 y 7, 6 de media mientras que en los nidos ubicados en nidales oscila entre 3 y 6, con media de 4.6 (Tabla 4.3.1.4.4.) y pudieran estar influenciadas por el sesgo introducido por una pareja instalada en un nido de paloma cuyas puestas oscilaron entre 6 y 7 huevos. No obstante, en virtud de las variaciones en distintos parámetros reproductores en los nidos de gorrión común instalados en nidales, se sugiere que al menos en el lugar A las aves que los ocupan son de primer año (ver p.e. LOWTHER, 1983). Otros autores encuentran distintos resultados en el tamaño de la puesta en el gorrión común, según clases de lugar-nido, aunque en la mayoría de casos las variaciones son pequeñas, y a veces no significativas (ver p.e. NOVOTNÝ, 1965; ANDERSON, 1978; MCGILLIVRAY, 1981; ESCOBAR y GIL-DELGADO, 1984, etc.).

...//...

La influencia de la densidad de la población sobre el tamaño de la puesta en paseriformes ya se ha hecho notar por KLUIJVER (1951), LACK (1955), PERRINS (1965), etc., y en el gorrión molinero por ANDERSON (1978) y SANCHEZ-AGUADO (1984). Una mayor densidad de la especie está inversamente relacionada con una disminución del tamaño de la puesta. Paradójicamente ANDERSON (1978) encuentra que las puestas de gorrión común aumentan al crecer la población de gorrión molinero en el mismo hábitat, resultado que conviene tomar con especial precaución, aunque casos semejantes de especies que compiten entre sí han sido observados por otros autores (p.e. RICE, 1978).

En el lugar A la densidad de gorrión molinero es alta: de 23 parejas en 1982 hasta 50 parejas por hectárea en 1984, valores muy superiores a los dados por SANCHEZ-AGUADO (1984) en la España central, y que en parte pudieran explicar el tamaño de la puesta inferior al obtenido por ese autor, aunque aquí la disminución en el tamaño de la puesta al aumentar la densidad es poco ostensible (Tabla 4.3.1.4.4.), y por supuesto no significativa. En contra de la influencia de la densidad sobre el tamaño de la puesta está el hecho de que se obtienen valores decrecientes en función de las preferencias por los distintos tipos de nidal, y por tanto un efecto de densidad y de competencia intraespecífica en los lugares-nido no se cree que determine una reducción en el tamaño de la puesta, al contrario, los nidos menos preferidos, y por tanto menos visitados por otras aves distintas al dueño del mismo, presentan un tamaño de la puesta menor que aquellos lugares más codiciados, y por tanto más expuestos a ser visitados por extraños.

#### 5.4.4. Número y distribución de las puestas. Duración de la estación reproductora.

Los resultados de participación de nidales con 1 (33%), 2 (42%) ó 3(25%) puestas en el gorrión molinero son semejantes a los obtenidos por PINOWSKI (1968) y BALÁT (1971), si bien

...//...

el primer autor encontró valores iguales para nidales con 1 y 2 puestas. BETHUNE (1961) encontró mayor proporción de nidos con 3 puestas (65%) que con 2 (31.5%), al contrario que SCHERNER (1972), quien obtuvo hasta un 71% de nidos con 2 y sólo un 8% con 3 puestas. Una baja participación de segundas y terceras puestas obtienen sin embargo SEEL (1968a) en Inglaterra. Resultados parecidos a los expuestos en 4.3.1.3. obtiene SANCHEZ-AGUADO (1984) en España Central. En pocos casos se encuentran hasta 4 puestas por nido (BETHUNE, 1961; WIELOCH y FRYSKA, 1975; ANDERSON, 1978).

Respecto al gorrión común la participación de nidos con 1 (54%), 2(30%) ó 3(16%) puestas, con media de 1.6 puestas por nido, son valores bajos respecto a otros estudios europeos (SUMMERS-SMITH, 1963; SEEL, 1968a; NOVOTNÝ, 1970; MACKOWICZ et al., 1970; PINOWSKI y WIELOCH, 1973; PINOWSKA y PINOWSKI, 1977, etc.), aunque semejantes a los valores obtenidos en el Levante español por GIL-DELGADO et al. (1979), si bien en ese estudio se encuentran hasta 4 y 5 puestas por nido, como en otras de las referencias más arriba citadas. Allí donde ambas especies se han estudiado conjuntamente, en unos casos el gorrión común ha presentado un mayor número de puestas por nido y temporada que el gorrión molinero: 2.1 frente a 1.6 respectivamente (SEEL, 1973); en otros no ha habido diferencias sustanciales entre las dos especies (MACKOWICZ et al., 1970; PINOWSKI y WIELOCH, 1973; ION e ION, 1978), y por último en otros el gorrión molinero dió valores más altos que el gorrión común, 2.92 frente a 2.42 respectivamente (ANDERSON, 1975). Hágase notar que solamente en este último estudio queda claro que ambas especies son sintópicas (ANDERSON, 1978).

En lo que aquí concierne a las variaciones respecto a los distintos tipos de nidales, el gorrión molinero presenta el mayor número de puestas en aquéllos de primera elección (AP) y el valor mínimo de los de segunda elección (BP) en los dos primeros años, aunque no así en el tercero (1984). Una detallada observación de los resultados listados en las tablas 4.3.1.3.1. a 4.3.1.3.4. muestra como no existe una clara

tendencia en las variaciones del número de puestas, según tipos de nidal, que se mantenga en las distintas temporadas de estudio, por lo que es preferible evitar interpretaciones. Sólo las diferencias entre gorrión molinero y gorrión común quedan claras, sobre todo si se tienen en cuenta únicamente los nidos ubicados en nidales. El número de puestas de gorrión común es en ellos ~~mu~~ inferior al obtenido para el gorrión molinero (ver también fig. 4.3.1.3.1.) y, como se ha dicho más arriba, es también inferior a la mayoría de estudios europeos. Aquí sigue siendo válida la interpretación de que los gorriones comunes que toman los nidales son aves de primer año, y por tanto no solamente presentarían un unicio de las puestas tardío, sino que además el número de puestas que hacen por temporada sería inferior al de aves de más edad (SUMMERS-SMITH, 1963; DAWSON, 1972). Téngase presente que las ocupaciones de nidales por el gorrión común en el lugar A no se mantienen durante distintas temporadas con la intensidad con que ocurre en el gorrión molinero, lo que contribuye a la idea de la "inestabilidad" de esta fracción poblacional de gorrión común que comparte las cavidades con el gorrión molinero allí donde el grueso de reproductores ocupa lugares-nido alternativos preferentes (ver 5.1.).

La duración media de la ocupación de los distintos tipos de nidales fue menor en los bajos que en los altos para 1982, en parte debido a la depredación que sobre aquéllos ejerció la comadreja (ver 4.3.2.1.). Fue también más breve en los nidales 84N que en los 82 (Tabla 4.3.1.2.4.) en parte debido a un mayor porcentaje de abandono de estos nidales tras las pérdidas de las primeras puestas por tempero adverso (ver 4.3.2.2.). No se obtiene en el gorrión molinero ninguna otra asociación respecto a la duración de la estación reproductora y las características del lugar del nido, siendo los valores totales de la duración de la reproducción sólo ligeramente inferiores o iguales a los encontrados en otros estudios (BETHUNE, 1961; PINOWSKI, 1968; MACKOWICZ et al., 1970; ION e ION, 1978; ANDERSON, 1978; SANCHEZ-AGUADO, 1984), cuando no superiores (SEEL, 1968a).

...//...

Tampoco hay diferencias notables en lo que respecta a la duración de la reproducción del gorrión común por lugar-nido lo cual puede variar según temporadas al comparar largas series de años (PINOWSKA y PINOWSKI, 1977), ver sin embargo la mayor duración de la estación reproductora en esta especie para el Levante español (GIL-DELGADO et al., 1979), y cómo el periodo reproductor puede prolongarse hasta setiembre e incluso octubre en aquellos nidos óptimos más resguardados, en cuyos alrededores el alimento es abundante (NOVOTNÝ, 1970; ver también WILL, 1969.).

#### 5.4.5. Exito reproductor y pérdidas intranido

El número medio de pollos volados por lugar-nido en el total de años investigado en el gorrión molinero es un valor intermedio (5.25) al encontrado por otros autores europeos: no se aparta de los resultados obtenidos por BALÁT (1971), 5.14-5.22; SCHERNER (1972), 5.54; PINOWSKI y WIELOCH (1973), 5; es inferior a los valores obtenidos por PINOWSKI (1968), 7.04; MACKOWICZ, et a. (1970), 6.22; SANCHEZ-AGUADO (1983), 7.66; etc., y es superior a los valores encontrados por SEEL (1970, 1973), 3.9.

En el gorrión común el número medio de pollos volados (3.8) es significativamente menor que en el gorrión molinero (Tabla 4.3.1.5.5.) y semejante a los valores obtenidos por NOVOTNÝ (1970), 3.49; PINOWSKI y WIELOCH (1973), 4; inferior a valor medio obtenido por MACKOWICZ et al. (1970), 5.75 y superior a los valores alcanzados en Inglaterra: SEEL (1970, 1973), 2.9; DAWSON (1972), 3.22 y el Levante Español para nidos tejidos en ramas de árbol, 1.68 (GIL-DELGADO et al., 1979).

ANDERSON (1975) en Norte América encuentra para áreas de sintopía de ambas especies un mayor número de pollos volados que en el presente estudio: 6.98 para el gorrión molinero y 4.58 para el gorrión común.

En la mayoría de estudios el número de pollos volados por nido (= pareja, según autores) y año sufre variaciones. En nuestro casos éstas existen, pero no llegan a la significación (Tabla 4.3.1.5.5.).

En el gorrión molinero, el resultado más destacado se obtiene el año de instalación de los nidales de la serie 82 (1982), dando los nidales altos mayor número de pollos volados que los nidales bajos (Tabla 4.3.1.5.2.). Este resultado se asocia a depredación por comadereja, que fue causa del fracaso del 50% de los nidos bajos; en el caso de los BG provocó el fracaso total de este tipo de nidal, que no se reutilizó en temporadas sucesivas (Tabla 4.3.2.1.1.). La depreda-

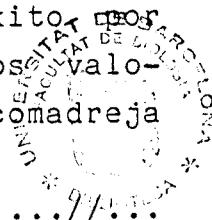
dación por comadreja además fue motivo de una reducción en la reutilización de los nidales afectados (ver Tabla 4.3.1.3.1.; apartado 4.3.2.1. y Tabla 4.3.2.1.8.). Dado que en 1983 y 1984 la acción de la comadreja fue despreciable (fig. 4.3.2.1.2.), las diferencias de pollos volados esas temporadas entre nidales altos y bajos son prácticamente inexistentes. El acceso de la comadreja a los nidales bajos está favorecido en el caso de las paredes primera y segunda, al estar aquellos nidales por debajo de ventanas que comunican con un gallinero y permanecen siempre abiertas, por lo que la comadreja ataca a través de dichas ventanas más fácilmente que desde el suelo; en las paredes tercera y cuarta, sin embargo, la depredación de nidales bajos por esta especie, cuyo único acceso sería desde el suelo, es nula.

Dadas las características del lugar A (ver 3.2.), tanto la ausencia de acciones vandálicas por parte del hombre sobre nidos bajos (p.e. NORTH, 1973) como la ausencia de gato doméstico, reconocido depredador de nidos y pollos (p.e. MURPHY, 1978a) permiten una igualación en el éxito reproductor en ambos tipos de nidales (alto y bajo), aquellas temporadas o en aquellas paredes (colonias, según concepto de FALLET, 1958) en las que la depredación por comadreja es baja. La irregularidad en la depredación por comadreja aquí observada es comparable a los resultados obtenidos sobre depredación de esta especie en estudios sobre poblaciones de carbonero común: la depredación ocurre de forma impredecible, según que temporada, causando verdaderos estragos en años concretos (FLEGG y COX, 1975) y se desconoce hasta el momento por qué dicha depredación fluctúa enormemente de un año para otros (DUNN, 1977).

Fuera del lugar A, casos de vandalismo sobre nidos accesibles de lugares no privados al libre paso del hombre se han registrado en 4 de los 9 muros de contención estudiados, afectando solamente a nidos bajos: en unos casos los nidos fueron extraídos de los agujeros mediante ramas o alambres; en otros los agujeros de entrada fueron taponados con piedras o fueron quemados. Ningún nido por encima de los 2m de altura dio muestras de depredación humana en dichos muros

de contención. El vandalismo es causa de frecuente depredación en aquellos nidos de Passer accesibles (NORTH, 1973; MITCHELL et al. 1973; SACARRAO y SOARES, 1975; DYER et al., 1977), sin embargo la usual inaccesibilidad de los lugares-nido en el gorrión común (WEAVER, 1939; SUMMER-SMITH, 1963) permite a esta especie sufrir menos depredación que la registrada en el caso del gorrión molinero (SEEL, 1970; DYER et al., 1977) Hágase notar, si bien la proporción de puestas y polladas perdidas debidas a depredación por comadreja no es sustancialmente distinta en ambas especies en relación al número de nidos investigados (ver 4.3.2.1.), a nivel poblacional, el número de nidos de gorrión común que se alojan en las cajas anideras en el lugar A es muy bajo, pues la mayoría de ello se sitúan en lugares inaccesibles para la comadreja en el tejado y nave ganadera, por lo que la acción de este depredador sobre la especie es mínima, incidiendo solamente sobre aquellos nidos en nidales o cavidades naturales de más fácil acceso (cobertizos) y que, debido precisamente a esas características de accesibilidad, pudieron ser estudiados.

No obstante, DYER et al. (1977) opinan que la depredación no es el factor más importante de pérdidas intranido en Passer, ya que los nidos suelen estar situados en lugares inaccesibles en el interior de cavidades y sostienen que la falta de alimento a los pollos debe ser causa principal de mortandad intranido. Ello se observa en periodos prolongados de lluvia y baja temperatura durante la estación reproductora (ELISEEVA, 1961; PINOWSKI, 1968; MITCHELL et al., 1973). En el presente estudio un intervalo de mal tiempo, relativamente prolongado, provocó en mayo de 1984 el fallo del 74% de las puestas totales sin éxito de esa temporada en el gorrión molinero, lo que representa el 41% del total de puestas sin éxito en los tres años de estudio, y valores del 60% del total de puestas sin éxito en el gorrión común, que a su vez representa el 33% de puestas sin éxito totales para el gorrión común en los tres años de estudio (ver Tabla 4.3.2.1.3.). En ambas especies el número de puestas sin éxito, por tempero adverso en el mes de mayo de 1984, supera los valores de puestas sin éxito debidas a depredación por comadreja



para el total de años de estudio, lo que va en favor de la opinión de DYER et al. (1977) más arriba citada.

El efecto adverso del tempero no se asocia a diferencias en el tipo de nidal ocupado para ambas especies (ver 4.3.2.1.) sin embargo hay una mayor repercusión de éste sobre nidales de la serie 81V y 84N que sobre aquéllos de la serie 82 (Tabla 4.3.2.1.10.), lo que se refleja en el menor número de pollos volados dicha temporada en aquellos nidales (Tabla 4.3.1.5.4.) y en menor repetición de segundas puestas tras el fracaso de la primera (ver también Tabla 4.3.1.3.4.). Esto es en parte debido a que los nidales en árbol sufrirían más la acción del tempero adverso (efecto directo sobre el propio nido) que los instalados en pared, ya que tanto el número de puestas (4.3.1.3.) como el número de pollos volados (4.3.1.5.) es mayor en aquellos nidales de la serie 84N que se instalaron en paredes que en los que se instalaron en árbol. Sin embargo, las pérdidas de polladas enteras asociadas a ese periodo de mal tiempo deben tener que ver principalmente con causas de muerte por inanición de pollos, al no encontrar los adultos alimento suficiente para ellos (DYER et al., 1977), lo que explicaría las pérdidas de puestas en nidos ubicados en lugares protegidos bajo cobertizos o la alta frecuencia de pollos muertos de gorrión común, encontrados bajo el tejado, procedentes de nidos naturales inaccesibles a este estudio. En el caso de los nidos de la serie 81V y 84N el tempero sería un factor determinante que provoca el definitivo abandono de parejas reproductoras en lugares que resultan subóptimos bajo según que circunstancias, y que hasta entonces no se habrían manifestado (tempero pertinazmente adverso).

El fracaso de nidos en el gorrión molinero (ningún pollo volado por año en nidos con al menos una puesta completa) tuvo una mayor incidencia en aquéllos alojados en nidales bajos que en los altos (ver 4.3.2.2.) y en 1982 el 100% de estos fracasos de nidos bajos fue debido a depredación por comadreja (Tabla 4.3.2.1.1.). Sin embargo, el tempero provocó el fracaso de nidos altos y bajos por igual y una mayor proporción en nidos de la serie 81V y 84N que en la serie 82 (ver 4.3.2.1. ).

A pesar de las diferencias de depredación y su repercusión en los nidales bajos, el rendimiento de pollos volados por huevos puestos es igual o incluso ligeramente superior en estos nidos que en los ubicados en nidales altos (Tabla 4.3.1.6.1.). Esto es en parte debido a una menor proporción de pérdidas intrapuesta (huevos que no eclosionan o pollos que mueren en puestas con éxito de, al menos, un pollo volado) entre los nidos bajos (ver 4.3.2.3.), difícil de interpretar por cuanto que las pérdidas intrapuesta no muestran tendencia alguna en el resto de temporadas en relación a las características de los nidales (Tablas 4.3.2.3.2. a 4.3.2.3.5.) (p.e. PINOWSKI, 1968, analiza las causas de pérdidas intrapuesta: pérdidas de huevos y mortandad de pollos en el gorrión molinero).

El rendimiento de pollos volados por huevos puestos por nido y temporada en el gorrión molinero es del 59.9%, superior a los valores obtenidos por CREUTZ (1949), 44.3%; BETHUNE (1961), 50.5%; SCHERNER (1978), 53.5%; ANDERSON (1978), 51.8% y sólo ligeramente mayor que los valores dados por SEEL (1970), 57%; BALÁT (1971), 56.5%; ION e ION (1978), 58.9% e inferiores a la media obtenida por PINOWSKI (1968), 68.8%. Obsérvese cómo en el conjunto de años las diferencias en el rendimiento de pollos volados por huevos puestos no varía esencialmente en los distintos tipos de nidal en el lugar A (Tabla 4.3.1.6.4.), aunque sí se obtienen valores distintos en relación a la serie de nidal (Tabla 4.3.1.6.3.) dando los valores más bajos los nidales 81V y 84N. Los valores relativamente bajos obtenidos en el lugar E pueden ser debidos a variaciones locales; a diferente composición de edad de las aves (comparables a las de nidales de la serie 84N del lugar A debido a que la introducción de estos nidales tuvo lugar en febrero de 1984) o a interferencia interespecífica con el gorrión común, dado que la desaparición de puestas de gorrión molinero se asocia en este lugar a posible depredación por Passer. En favor de esta última posibilidad está el hecho de que el cobertizo, en cuyo interior se instalaron los nidales ocupados, alojó cinco parejas de gorrión común en cavidades naturales más dos en nidales frente a los cuatro únicos nidos de gorrión molinero alojados en nidales

(ver 4.3.2.1. Adviértase que el ejemplo citado en 4.1.1.2. de una puesta incompleta desaparecida de gorrión molinero en un nidal 81R coupado por gorrión común, no se ha tenido en cuenta en 4.3., en virtud del método empleado, 3.5.).

La falta de una clara tendencia o variación en el rendimiento de pollos volados respecto al número de huevos puestos, para los distintos tipos de nidales de la serie 82 del lugar A (excluyendo los nidos en nidales BG) permiten predecir que una variación en el número de pollos volados para serie o tipos de nidal por temporada es debida a una doble acción ejercida por las noxas adversas de los nidos: una acción directa por pérdida de puestas y polladas enteras y una acción indirecta, secundaria, por abandono definitivo del lugar-nido, lo que determina una interrupción en su reutilización, y por tanto una menor posibilidad de éxito si es que dicha noxa adversa no vuelve a actuar (p.e. depredador).

En lo que respecta al gorrión común, el número de pollos volados en nidales del lugar A es menor que en el gorrión molinero (2.8 frente a 5.5), siendo la diferencia altamente significativa (Tabla 4.3.1.5.5.). El rendimiento de pollos volados en relación al número de huevos puestos por temporada en estos nidales es del 41.3%, estadísticamente inferior al valor obtenido para el gorrión molinero en los nidales del lugar A (61.7%, Tabla 4.3.1.6.4.). El rendimiento del gorrión común es inferior al obtenido por algunos autores: ENCKE (1965), 73%; NOVOTNÝ (1970), 68.73%; ION e ION (1978), 55.47% y superior a los valores obtenidos por SEEL (1970, 1973), 35%; ANDERSON (1975) en áreas de sintopía con el gorrión molinero, 39.7% y GIL-DELGADO (1979) en nidificantes en ramas de árbol, 18.76%.

Obsérvese que en nidos de gorrión común ocurre un mayor porcentaje de fracasos que en nidos de gorrión molinero (ver 4.3.2.2.) y cómo estos valores son más altos para los nidales del lugar A que para otros nidos. Las pérdidas totales en nidos de gorrión común son superiores a las obtenidas para nidos de gorrión molinero (Tabla 4.3.2.3.1.). Teniendo en cuenta sólo los nidales del lugar A, el fracaso de pues-

tas enteras es más del doble en el gorrión común que en el gorrión molinero (4.3.2.1.). Además de la depredación por comadreja, que representa sólo el 16.6% de puestas sin éxito y el tempero el 33.3%, otro 33.3% es debido a causas desconocidas y abandono y un 16.6% a supuesta depredación por Passer: en 4.3.2.1. se trata esta depredación que explicaría en parte la baja tasa de éxito reproductor en nidales del lugar A en relación al lugar B (Tabla 4.3.1.6.5.). En dos puestas de gorrión común los pollos murieron embadurnados con sus propios excrementos, ambos nidales AP, lo que nunca sucedió en el gorrión molinero. Otras causas no se pudieron establecer (Tabla 4.3.2.1.2.).

En las Tablas 4.3.2.3.1. a 4.3.2.3.6. se observa cómo no solamente son superiores las pérdidas de puestas totales en el gorrión común, sino que también lo son las pérdidas intra puesta, dando valores de pérdidas totales mayores en esta especie que en el gorrión molinero. Es conocido que, en lo que se refiere a las pérdidas de huevos y mortandad de pollos en los nidos, en general estos valores son superiores en el gorrión común que en el gorrión molinero (ver revisión en DYER et al., 1977).

Obsérvese cómo los nidos en cavidades naturales presentan un mayor número de pollos volados que los nidos ubicados en nidales del lugar A, aunque en conjunto no dan diferencias estadísticas. Estas diferencias en parte pueden ser debidas a una falta de muestreo de nidos de gorrión común en cavidades naturales. Las pérdidas sufridas en estos nidos fueron del 70% pérdidas intrapuesta, y el 30% pérdidas en puestas totales, mientras que en nidales se obtiene: 69% de pérdidas en puestas enteras frente a un 31% de pérdidas intrapuesta (porcentajes calculados a partir de Tabla 4.3.2.3.2.).

El barajar pequeñas cifras de nidos de gorrión común es en cierto modo arriesgado cara a las interpretaciones, sin embargo, las diferencias notables de éxito reproductor en los lugares A y B para el gorrión común son muy llamativas. Tanto el número de pollos volados por nido y año (6.0), como el rendimiento de los nidos (61 %) del lugar B (ver 4.3.1.5.

y Tabla 4.3.1.6.3.) son valores estadísticamente superiores a los encontrados en el lugar A para los nidos ubicados en nidales. En el lugar B sólo hubo un fracaso de nido (14%) debido a tempero y no se registró depredación. Las pérdidas intrapuesta fueron del 73% y las pérdidas de puestas enteras el 27%, valores semejantes a los obtenidos en las cavidades naturales del lugar A.

La variación en el éxito reproductor entre granjas distintas es conocida en el gorrión común, y se asocia a numerosos factores (LOWTHER, 1979). Uno de los factores importantes es la cantidad de alimento disponible en las granjas donde nidifican las aves, y éste es directamente proporcional al número de cabezas de ganado que alojan (LOWTHER, 1983). En el presente caso, el lugar B no aloja ganado alguno, a diferencia del lugar A (ver 3.2.) y sin embargo los nidos de nidales investigados tienen un éxito reproductor comparable al obtenido por el gorrión molinero en el lugar A (ver 4.3.1.5.1.). Si suponemos que los individuos que toman los nidales en el gorrión común son aves de primer año, las diferencias en ambos lugares no se explican por una misma composición de edad de las aves en uno y otro lugar. Mayor interpretación tendría el efecto de densidad de aves en el lugar A: es posible que la motivación de la ocupación de nidales en el lugar A y B sea la misma: aves que no consiguen cavidades naturales utilizan finalmente los nidales disponibles. Sin embargo, en el lugar A la densidad de reproductores es alta y el gorrión molinero ocupa principalmente esa misma clase de lugar-nido, siendo muy escaso en el lugar B. ANDERSON (1978) encontró un alto solapamiento en la dieta de los pollos de ambas especies cuando son sintópicas, y obtuvo variaciones en el índice de solapamiento que se correlacionan de forma inversa al número de pollos volados por nido a lo largo de la estación reproductora. En el lugar A una competencia por el alimento a los pollos (ver p.e. HOGSTEDT, 1980) y una posible mayor interferencia con los gorriones molineros en los lugares de nidificación, serían responsables de las diferencias encontradas en el éxito reproductor del gorrión común en ambos lugares. Obsérvese cómo las diferencias de éxito reproductor evidenciables en los lugares A

y E respecto al gorrión molinero, apuntan en la dirección de una posible competencia interespecífica, en este caso ventajosa a la especie más numerosa (gorrión común), que como vimos presenta una mayor densidad de reproductores de la colonia del cobertizo donde están instalados los nidales.

El posible efecto directo, por interferencia, sobre el éxito reproductor en los nidos de gorrión común y gorrión molinero requiere mayor investigación, en lo que se refiere a la competencia interespecífica, y pudiera relacionarse en cierto modo con la evolución de las colonias mixtas según composición de ambas especies y características locales de los lugares donde se instauran dichas colonias.

Cabe suponer que una coexistencia entre el gorrión común y el gorrión molinero en áreas de simpatria, a lo largo del tiempo, puede mantenerse en parte por una segregación en la repartición de las características del recurso del lugar-nido, y en parte por una mayor tasa reproductiva (citada prácticamente por todos los autores que tratan ambas especies en conjunto) del gorrión molinero sobre el gorrión común. Debido a que el gorrión molinero está sujeto a mayores oscilaciones en la población que el gorrión común, ya que se desenvuelve en ambientes menos predecibles que aquél (PINOWSKI, 1967; DYER et al., 1977), según que temporadas, una alta tasa reproductiva en ausencia de depredación o tempero adverso puede hacer aumentar la población, favoreciendo la dispersión juvenil hacia otras áreas (PINOWSKI, 1965a, 1965b) ya que se conoce la baja proporción de jóvenes que se instalan en las colonias de cría donde nacieron (según CREUTZ, 1949, sólo el 5%). PINOWSKI (1967) apunta que la llegada de aves se retrasa unos días, en el celo otoñal, respecto a la de las aves de más edad, sin embargo en ocasiones esto puede ocurrir mucho más tarde, tal vez dependiendo del éxito de pollos volados y supervivencia de los mismo desde la temporada anterior. Observaciones propias no publicadas indican la presencia de bandas erráticos de gorrión molinero que en ocasiones se detectan en fechas tan tardías como finales de abril en baldíos y terrenos de labor, alrededor de las casas

de campo donde nidifica el gorrión común, y de los que algunos individuos parten hasta las colonias de gorrión común en busca de lugares de nidificación (conducta de "nest-site prospecting"). En estos casos es indudable que los lugares-nido seleccionados serían lugares de nidificación "residuales" para el gorrión común, y generalmente, por tanto, más accesibles a los depredadores.

Una impredecibilidad de los lugares de nidificación por mayor accesibilidad a los depredadores (baja altura; lugares-nido más expuestos; etc.) somete al gorrión molinero a la eventualidad de un fracaso de nidos a pesar de su alta tasa reproductiva en relación al gorrión común, para un mismo lugar. La ausencia, impredecible, del depredador, favorece el éxito de pollos volados tantas temporadas como ello ocurra, y contribuye a mantener los nuevos lugares de nidificación en años sucesivos. Si el recurso del lugar-nido es variado, abundante, y está lejos de la saturación (p.e., lugar A), se formarán colonias de gorrión molinero entre las que en ocasiones se encontrarán algunas parejas de gorrión común, como consecuencia de las presiones competitivas por los lugares de nidificación óptimos en esta especie. Aquéllos producirán anualmente un alto número de pollos que posteriormente se dispersarán por los contornos a distancias entre 0 y 8 Km del lugar de nacimiento (PINOWSKI, 1956b).

Debido a su carácter competidor, claramente inferior, por el que es excluido localmente por la especie dominante y por su mayor tasa reproductiva, el gorrión molinero se asemeja a una "especie fugitiva" (p.e. MARGALEF, 1974) capaz de aprovechar las condiciones cambiantes en el medio (p.e. colonización de muros de contención en urbanizaciones de reciente construcción; nidificación en el interior de farolas; aceptación de nidales instalados tardíamente en la estación reproductora; etc.), es susceptible de sufrir oscilaciones de población importantes (DYER et al., 1977) y dispersiones que le conduzcan hasta nuevas localizaciones de cría. El gorrión molinero sería un "estratega de la r" frente al gorrión común (ver MACARTHUR y WILSON, 1967) como ya sugirió ANDERSON (1978) para interpretar la coexistencia de ambas especies en áreas de sintopía.

---

## 6. CONCLUSIONES

---

A continuación se sintetizan las principales conclusiones obtenidas en el presente estudio que, a modo de resumen, contestan a las preguntas planteadas en la memoria.

A.- Conclusiones en relación a la localización del nido:

1ª) El gorrión común y el gorrión molinero prefieren nidificar en las proximidades de las casas y otras construcciones humanas y presentan una plasticidad poco común en lo que se refiere a la selección del lugar del nido, permitiéndoles usos alternativos a los preferentes según disponibilidades. El rango de localizaciones de nido es muy semejante, y el solapamiento es de 0.65. Ambas especies ubican el nido preferentemente en cavidades cerradas y existen claras diferencias entre ellos en lo que respecta a los porcentajes de ocupación de las distintas clases de lugar-nido: el gorrión molinero ocupa principalmente nidales junto a las casas y agujeros en muros y paredes; mientras que el gorrión común prefiere huecos bajo las tejas en tejados, y ambos coinciden en agujeros de muros y paredes en mayor proporción que en otro tipo de nidificación. Sólo el gorrión común llega a formar colonias numerosas nidificando al descubierto en ramas de los árboles en aquellos lugares, principalmente deltas de los ríos, donde el alimento es abundante y los lugares de nidificación en cavidades son escasos y están saturados. A diferencia de lo que sucede en el gorrión molinero, no existen unas características abióticas constantes en la selección del lugar del nido en ramas de los árboles por esta especie.

2ª) Los nidos de gorrión molinero se ubican en lugares más accesibles que los de gorrión común, siendo el factor altura el principal responsable de esta mayor accesibilidad a los depredadores. En las colonias mixtas el gorrión molinero presentó siempre una altura de nido media inferior a la alcanzada por el gorrión común que le expone a la impredecibilidad de una eventual depredación.

Un alto porcentaje de nidos de gorrión molinero se sitúan al alcance de la mano, mientras que esta accesibilidad es excepcional en el caso del gorrión común. Las diferencias encontradas en las alturas no son debidas necesariamente a usos distintos del lugar-nido, y son responsables, en buena parte, del solapamiento en los lugares de nidificación.

- 3ª) El gorrión molinero prefiere un agujero de entrada de 3 a uno de 5 cm. de diámetro, mientras que el gorrión común no los discrimina. El gorrión molinero selecciona siempre que tiene oportunidad agujeros de entrada muy pequeños.
- 4ª) La combinación de las características de altura y tamaño del agujero de entrada sigue el "principio de compensación". Un nidal bajo tendrá aceptación cuando su agujero sea pequeño, siendo los nidales ocupados de agujero grande principalmente altos. Sin embargo, una única alternativa de agujero grande obliga al uso de los mismos independientemente de la altura.
- 5ª) En el estudio experimental se obtiene un orden preferencial de ocupación de los nidales en función de sus características de mayor a menor: AP, BP, AG y BG para el gorrión molinero, mientras que el gorrión común sólo tomó nidales altos. Este orden coincide con los valores de reutilización de los nidales en años sucesivos. Puesto que aquel orden preferencial se asocia de forma negativa al coeficiente de variación de los porcentajes de ocupación de dichos tipos de nidales, se deduce la existencia de un "efecto tampón" en la selección del lugar del nido en el gorrión molinero. Mediante este mecanismo individuos nidificantes en lugares-nido subóptimos (BP y AG)

pasarían a ocupar un lugar óptimo (preferencial, AP), cuando éste queda vacante, manteniendo así sus efectivos constantes a expensas de provocar un aumento en el coeficiente de variación de las ocupaciones de los nidos subóptimos. Este mecanismo debe ser responsable de la repartición de cavidades naturales y cajas anideras en ambas especies allí donde los lugares de nidificación son diversificados y la densidad de aves es alta. Teniendo en cuenta la enorme plasticidad de estas especies en su conducta de selección del lugar del nido y en virtud de lo dicho más arriba, es posible predecir la repartición de localizaciones de nido en el gorrión común y el gorrión molinero según densidades de aves; número, distribución, clases de cavidades disponibles y presencia de otras especies competidoras en un lugar concreto en el que suponen favorables otros factores que promueven una alta densidad de reproductores.

B.- Conclusiones respecto a la influencia del gorrión común sobre la selección del lugar-nido en el gorrión molinero

6ª) La plasticidad mostrada por el gorrión común respecto a la selección del lugar-nido permite a éste acceder a lugares-nido más frecuentemente usados por el gorrión molinero, allí donde no hay otra alternativa de elección por lo que el gorrión molinero puede quedar virtualmente excluido. Una heterogeneidad, bien en las clases de lugar-nido disponibles, bien en sus alturas y tamaños de agujero - caso de que los lugares-nido sean uniformes - promueve la coexistencia entre las dos especies.

7ª) En aquellos lugares puntuales en los que el gorrión común falta o es muy escaso, y la disponibilidad del recurso del lugar-nido lo permite, el gorrión molinero en situación de "liberación ecológica", nidifica a mayores alturas que cuando se encuentra en colonias mixtas con predominio del gorrión común. Alternativamente, y en

presencia de una alta densidad de gorrión común, el gorrión molinero puede nidificar alto, utilizando lugares-nido peculiares no aceptables para el gorrión común.

- 8<sup>a</sup>) Un mayor dominancia y habilidad para acceder a los lugares de nidificación en el gorrión común en relación al gorrión molinero es responsable de que este último se vea obligado a modificar las características del lugar del nido o alternativamente quede puntualmente excluido en presencia de aquél. Esta dominancia es también responsable de la distribución en mosaico del gorrión molinero en zonas de simpatría en función de las características de los lugares potenciales de asentamiento de colonias (granjas, etc.) en el hábitat suburbano y rural a los que tienen acceso ambas especies.

C.- Conclusiones en relación a los mecanismos de competencia por los lugares-nido

- 9<sup>a</sup>) Las estrategias de una y otra especie en relación a los mecanismos que permiten el acceso a los lugares de nidificación se basan fundamentalmente en la ocupación temprana de los lugares-nido y en las interacciones agonísticas interespecíficas. El mantenimiento del lugar del nido desde el celo otoñal contribuye a la evitación de una eventual usurpación por otras especies en el gorrión molinero y los encuentros agonísticos interespecíficos rechazan intentos de intrusión del gorrión molinero en lugares-nido preferentes ocupados por gorrión común, y que son conservados por este último de un año para otro.
- 10<sup>a</sup>) Tanto una especie como la otra tienden a ocupar más lugares-nido de los que finalmente utilizan para criar y los

defienden de posibles intrusiones de otras aves, contribuyendo a la limitación de los recursos de nidificación. Considerando los encuentros agonísticos como despliegues de ataque y de defensa, las interacciones interespecíficas son más frecuentes que las intraespecíficas cuando ocurren usurpaciones por gorrión común. Las interacciones agonísticas más cruentas ocurren más a menudo entre el gorrión común y el gorrión molinero que entre individuos de una misma especie, mientras que conductas de evitación y defensa son más propias de la especie subordinada. El gorrión molinero adopta estrategias de defensa y ataque contra el gorrión común en las que existe una coordinación de la pareja, lo que aumenta sus posibilidades de éxito frente a los encuentros con la especie dominante (gorrión común).

- 11<sup>a</sup>) Los encuentros agonísticos intra e interespecíficos alrededor del nido son menos frecuentes en la época de reproducción que fuera de ella, lo que reafirma las predicciones al respecto de una influencia negativa de éstos sobre la reproducción. El pico de las interacciones intraespecíficas es en general anterior en el calendario que en el caso de las interespecíficas, lo que permite en aquéllos una repartición más temprana de los recursos de nidificación. Las interacciones interespecíficas son máximas cuando aumenta el número de parejas reproductoras, estando más próximas al inicio de las puestas.

D.- Conclusiones en relación a la influencia de la selección del lugar del nido en el éxito reproductor.

- 12<sup>a</sup>) El gorrión molinero no presenta unas variaciones destacables en el éxito reproductor total según el tipo de lugar-nido seleccionado, a pesar de que sí existen diferencias en lo que respecta a las distintas proporciones

de ocupación según tipos de nidal. La producción neta de pollos volados por año según tipos de nidal se mantiene uniforme aquellas temporadas en las que no intervienen depredadores. Una mayor vulnerabilidad de los nidos situados a menor altura del suelo predispone a una impredecible depredación consecuencia de la cual se obtiene una menor repetición de puestas en la temporada y una menor producción de pollos volados por nidal y año en los nidales bajos respecto a los altos, y contribuye al abandono definitivo de los mismo, y por tanto a su menor tasa de ocupación ulterior.

- 13ª) El tempero no influye de forma selectiva sobre el éxito reproductor de distintos tipos de nidal, aunque sí afecta en mayor grado a aquellos nidales situados en árboles que los situados en pared, y favorece el abandono de los mismos.
- 14ª) Posibles variaciones en los parámetros reproductivos debido a otras características del nido distintas a la accesibilidad, se han encontrado en el tamaño de la puesta. No obstante, la influencia de este parámetro per sé no modifica la producción neta anual en los distintos tipos de nidales.

#### Conclusión final

- 15ª) En áreas de sintopía el gorrión molinero maximiza el aprovechamiento de los recursos de nidificación ocupando lugares-nido excesivamente bajos y que habrían quedado libres allí donde la disponibilidad de otros lugares-nido inaccesibles es suficiente para el gorrión común. El gorrión molinero quedaría así expuesto a la impredecibilidad de una eventual depredación animal o humana.

Este estado de incertidumbre en el éxito reproductor, consecuencia de una situación de subordinación, es en parte compensado mediante una mayor tasa reproductora en esta especie que comparte los hábitats suburbano y rural con el gorrión común, en los que la heterogeneidad de lugares y sustratos de nidificación permite una variabilidad de situaciones ambientales que promueven la coexistencia. La situación así descrita en el gorrión molinero respecto al gorrión común sigue la "estrategia de la r" y se asemeja a la de una "especie fugitiva".

Se han estudiado un total de 65 lugares distintos donde ambas especies nidifican juntas o donde sólo se encuentra una especie, habitualmente el gorrión común, pero muy cerca de otros lugares en la misma área donde coexisten, de forma que la posible exclusión de una especie no es debida al hábitat sino a las características puntuales del lugar de instalación de las colonias de cría. A este respecto hay que subrayar que en cada colonia (tomando como tal el concepto de SUMMERS-SMITH, 1963, pág. 105, es decir, una agrupación laxa de nidificantes en distintas dependencias o edificios poco distintas entre sí) se registró el máximo número posible de lugares-nido de ambas especies, no despreciándose aquellas ubicaciones menos frecuentes allí donde las características del lugar permiten tal variabilidad. Téngase en cuenta que los lugares de estudio no son precisamente homogéneos, pues lo mismo se considera como lugar a una casa de campo con tejado, cobertizo y agujeros en muros, como a una palmera solitaria que aloja una colonia de cría; un muro de contención de tierras o una simple pared con un único agujero ocupado por gorrión molinero.

---

7. BIBLIOGRAFIA

---

- ABE, M.T. (1969). Ecological studies on Passer montanus kaibatoi. Muns. (resumen en inglés). Bull. Govern. Forest. Experiment. Station, 220: 11-57 pp.
- ALATALO, R.V. (1982). Evidence for interspecific competition among European Tits Parus sp. Ann. Zool. Fennici., 19: 309-317 pp.
- ALATALO, R.V., GUSTAFSSON, L., LUNDBERG, A. y ULFSTRAND, S. (1985). Habitat shift of the willon tit Parus montanus in the absence of the marsh tit Parus palustris. Ornis Scand., 16: 121-128 pp.
- 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. Univ. Complutense. Madrid.
- ALTMANN, J. (1974). Observational study of behaviour sampling methods. Behaviour, 49: 227-267 pp.
- AMAT, J.A. (1984). Ecological segregation between Red crested pochard and Pochard in a fluctuating environment. Ardea, 72: 229-233 pp.
- ANDERSON, T.R. (1975). Fecundity of the House Sparrow and the Tree Sparrow near Portage des Sioux, Missouri, U.S.A. Int. Stud. on Sparrows, 8: 6-23 pp.
- ANDERSON, T.R. (1978). Population studies of European Sparrows in North America. Occ. Paps. Mus. Nat. Hist., Univ. Kansas, 70: 1-58 pp.
- AUSTIN, G.T. (1974). Nesting success of the Cactus Wren in relation to nest orientation. Condor, 76: 216-217 pp.

- AUSTIN, G.T. (1976). Behavioral adaptations of the Verdin (Auriparus faviceps) in the desert environment. Auk, 93: 245-262 pp.
- BALÁT, F. (1971). Clutch size and breeding success of the Tree Sparrow, Passer montanus, L., in Central and Southern Moravia. Zool. Listy., 20: 265-280 pp.
- BALÁT, F. (1973). Die Zwischenartlichen Brutbeziehungen zwischen dem Haussperhing Passer domesticus (L) und der Mehlschwalbe Delichon urbica (L). Zool. Listy., 22: 213-222 pp.
- BALÁT, F. (1974). Zur frage der Nistkonkurrenz des Feldspertings, Passer montanus, L. Zool. Listy., 23: 123-135pp.
- BALÁT, F. (1977). The effect of local suppression of nesting competition of Passer montanus on the utilization of nestboxes by other bird species (en ruso, resumen en inglés). Folia Zool., 26: 341-353 pp.
- BALDA, R.P. y BATEMAN, G.C. (1972). The breeding biology of the Pinon Jay. The living bird, 11: 5-42 pp.
- BARLOY, J.J. (1966). Recherches sur le moineau domestique Passer d. domesticus (Linné) 1758: cycle biologique, ecologie dynamique de population; sa place dans l'avifauna Parisienne. Tesis doctoral. Univ. París.
- BATSCHLET, E. (1965). Statistical methods for the analysis of problems in animal orientation and certain biological rythms. The American 2not. of Biol. Sciences. Washington, D.C.
- BATSCHLET, E. (1981). Circular statistics in biology. Academic Press. London.

- BERCK, K.H. (1961). Beitrage zur Ethologie des Feldsperlings (Passer montanus) und dessen Beziehung zum Haussperling (Passer domesticus). Die Vogelwelt, 82: 129-173 pp.
- BERCK, K.H. (1962). Beitrage zur Ethologie de Feldsperlings (Passer montanus) und dessen Beziehung zum Haussperling (Passer domesticus). Vogelwelt, 83: 8-25 pp.
- BEST, L.B. (1978). Field sparrow reproductive success and nesting ecology. Auk, 95: 9-22 pp.
- BETHUNE, G. (1961). Notes surle moineau friquet, Passer montanus (L). Le Gerfaut, 51: 387-398 pp.
- BOULDIN, L.E. (1968). The population in the House Martin Delichon urbica in East Lancashire. Bird Study, 15: 135-146 pp.
- BOYD, A.W. (1934). Notes on the Tree Sparrow. British Birds, 25: 278-285 pp.
- BOYD, A.W. (1949). Display of Tree Sparrow. British Birds, 42: 213-214 pp.
- BRIDGMAN, C.J. (1962). Birds nesting in aircraft. British Birds, 55: 461-470 pp.
- BROWN, J.L. (1969a). The buffer effect and productivity in the tit populations. Amer. Natur., 103: 347-354 pp.
- BROWN, J.L. (1969b). Territorial behaviour and regulations in birds. Wilson Bull., 81: 293-329 pp.
- BURGER, J. (1976). House Sparrows usurp Hornero nests in Argentina. Wilson Bull., 88: 357-358 pp.
- BUSSE, P. y OLECH, B. (1968). On some problems of birds spending nights in nestboxes. Acta Ornithol., 11.

- CACCAMISE, D.F. (1976). Nesting mortality in the red winged blackbird. Auk, 93: 517-534 pp.
- CAMARASA, J.M<sup>a</sup>; FOLCH, R.; MASALLES, R.M. y VELASCO, C. (1977). El paisatge vegetal del delta de l'Ebre in "Els Sistemes naturals del delta de l'Ebre". Treb. Inst. Cat. Hist. Nat., 8: 47-67 pp.
- CATCHPOLE, C.K. (1978). Interespecific territorialism and competition in Acrocephalus warblers as revealed by playback experiments in areas of allopatry and sympatry. Anim. Behav., 26: 1072-1080 pp.
- CATCHPOLE, C. y LEISLER, B. (1986). Interespecific territorialism in Reed Warblers: a local effect revealed by playback experiments. Anim. Behav., 34: 299-300 pp.
- CINK, C.L. (1976). The influence of early learning on nest site selection in the House Sparrow. Condor, 78: 103-104 pp.
- CODY, M.L. (1971). Ecological aspects of reproduction. en Avian Biology. Vol I. D.S. Farner y J.R. King (eds.). 461-512 pp. Academic Press. New York.
- CODY, M.L. (1974). Competition and the structure of Bird Communities. Princenton Univ. Press. Princenton. N.I.
- CODY, M. (1978). Habitat selection and interespecific territoriality among the sylvid warblers of England and Sweden. Ecol. Monographs, 48: 351-396 pp.
- COLE, L.C. (1960). Competitive exclusion. Science, 132: 348-349 pp.
- COLLIAS, E.C. y COLLIAS, N.E. (1964). The development of nest-building behavior in a weaverbird. Auk, 81: 42-52 pp.

- COLLIAS, N.E. y COLLIAS, E.C. (1984). Nest building and bird behavior. Princenton Univ. Press. Princenton. N.J.
- COLLIAS, N.E. y JAHN, L.R. (1959). Social behavior and breeding success in Canada Geese (Branta canadensis) confined under semi natural conditions. Auk, 76: 478-509 pp.
- COLWELL, R.K. y FUTUYMA, D.J. (1971). On the measurement of niche breadth and overlap. Ecology, 52: 567-576 pp.
- CONNER, R.N. (1975). Orientation of entrances to wood-pecker nest cavities. Auk, 92: 371-374 pp.
- CORDERO, P.J. (1983). Las aves del Maresme. (Catálogo Status y Fenología). Ed. Universidad de Barcelona.
- CORDERO, P.J. (1984). Pardal xarrec. en Atlas dels Ocells nidificants de Catalunya i Andorra. J. Muntaner, X. Ferrer y A. Martinez-Vilalta (eds.). 266-267 pp. Ketres Editora. Barcelona.
- CORDERO, P.J. y MORALEJA, J.M. (1981). Introducción a las aves de las casas, torres, iglesias y masías de El Maresme. Atzavara, 3: 13-53 pp.
- COULSON, J.C. (1968). Differences in the quality of birds nesting in the centre and on the edges of a colony. Nature, 217: 478-479 pp.
- CREUTZ, G. (1949). Untersuchungen zur Brutbiologie des Feldsperlings (Passer m. montanus (L)). Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere, 78: 133-172 pp.
- CSABA, I. (1958). Unusual nesting sites of birds. 65: 371 p.



- CHIA, H.K.; BEI, T.H.; CHEN, T.Y.; CHENG, T.H. (1963). Preliminary studies on the breeding behaviour of the Tree Sparrow (Passer montanus saturatus). Acta Zool. Sinica, 15: 527-536 pp.
- DAANJE, A. (1941). Über das Verhalten des Haussperlings (Passer d. domesticus, L.). Ardea, 30: 1-42 pp.
- DAVIES, N.B. (1978). Ecological questions about territorial behaviour. en Behavioural ecology. An evolutionary approach. J.R. Krebs y N.B. Davis (eds.). 317-350 pp. Oxford.
- DAVIS, J. (1973). Habitat preference and competition of wintering juncos and golden crowned sparrows. Ecology, 54: 174-180 pp.
- DAWKINS, R. (1976). The Selfish gene. Oxford Univ. Press. Oxford.
- DAWSON, D.G. (1964). The eggs of the House Sparrow. Notornis, 11: 187-189 pp.
- DAWSON, D.G. (1968). A intraspecific attack in House Sparrow. Notornis, 15: 267 p.
- DAWSON, D.G. (1972). The breeding ecology of House Sparrows. Ph.D. Tesis. E.G.I., Univ. Oxford.
- DECKERT, G. (1962). Zur Ethologie des Feldsperlings (Passer m. montanus, L.). J. Ornith., 103: 428-486 pp.
- DECKERT, G. (1969). Zur Ethologie und Ökologie des Haussperlings (Passer d. domesticus (L.)). Beitrage zur Vogelkunde, 15: 1-84 pp.
- DEETJEN, H. (1955). Observaciones sobre la avifauna de Valencia. Ardeola, 2: 13-22 pp.

- DE JUANA, E. (1980). Atlas Ornitológico de la Rioja. Instituto de Estudios Riojanos. Logroño.
- DEMENT'EV, G.P.; GLADKOV, N.A.; SUDILOVSKAYA, A.M.; SPANGENBERG, E.P.; BOEHME, L.V.; VOLCHANETSKII, I.B.; VOINSTVENSKII, M.A.; GORCHAKOVSKAYA, N.N.; KORELOV, M.N. y RUSTAMOV, A.K. (1970). Birds of the Soviet Union. Vol.5 Jerusalem.
- DIXON, W.T. (1983). BMDP Statistical software. Univ. California Press. Berkley.
- DOUCET, A. y DOUCET, J. (1966). Nidifications originales du moineau friquet (Passer montanus). Aves, 3: 50-51 pp.
- DUNN, E. (1977). Predation by Weasels (Mustela nivalis) on breeding tits (Parus spp) in relation to the density of tits and rodents. J. Anim. Ecol., 46: 633-652 pp.
- DYER, M.I.; PINOWSKI, J. y PINOWSKA, B. (1977). Population dynamics. en Granivorous birds in ecosystems. J. Pinowski y S.C. Kendeigh (eds.) 53-106 pp. Cambridge Univ. Press. Cambridge.
- EBERSOLE, J.P. (1985). Niche separation of two damselfish species by aggression and differential microhabitat utilization. Ecology, 66: 14-20 pp.
- ELISEEVA, V.I. (1961). Nesting of Tree Sparrow in nestboxes (en ruso). Zool. Zhurnal, 40: 583-591.
- ENCKE, F.V. (1965). Uber Gelege-Schlupf-und Ausflugsstärken des Haussperlings (Passer d. domesticus) in Abhängigkeit von Biotop un Brutperiode. Beitrage zur Vogelkunde, 10: 268-287 pp.
- ESCOBAR, J.V. y GIL-DELGADO, J.A. (1984). Estrategias de nidificación en Passer domesticus. Doñana, Acta Vertebrata, 11: 65-78 pp.

- ETCHECOPAR, R.D. y HUE, F. (1983). Les Oiseaux de Chine, de Mongolie et de Corée. Passereaux. S.N.E. Boubée. París.
- FALLET, M. (1958). Zum Sozialverhalten des Haussperlings. Zool. Anzeiger, 161: 178-187 pp.
- FEINSINGER, P., SPEARS, E.E. y POOLE, R.W. (1981). A simple measure of niche breadth. Ecology, 62: 27-32 pp.
- FERRER, X. (1977). Introducció ornitològica al delta de l'Ebre. in "Els sistemes naturals dels delta de l'Ebre" Treb. Inst. Cat. Hist. Nat., 8: 47-67 pp.
- FLEGG, J.J.M. y COX, C.J. (1975). Population and predation in a tit nest-box colony. Bird Study, 22: 105-112 pp.
- FLEGG, J.J.M. y GLUE, D.E. (1971). Nestboxes. B.T.O. Field Guide, 3: 41 pp.
- FRETWELL, S.D. y LUCAS, H.L. jr. (1969). On territorial behaviour and other factors influencing habitat distribution in birds. Acta Biotheor., 19: 37-46 pp.
- GAUSE, G.F. (1934). The struggle for existence. Williams & Wilkins Co. Baltimore.
- GAUTHREAU, S.A. Jr. (1978). The ecological significance of behavioral dominance. en "Perspectives in Ethology". P.P.G. Bateson y P.H. Klopfer (eds.) 17-54 pp. Plenum Press. New York.
- GAVRILOV, E.I. (1963). The biology of the eastern Spanish sparrow in Kazakhstan. J. Bombay Nat. Hist. Soc., 60: 301-317 pp.
- GEROUDET, P. (1955). Observaciones ornitológicas en la Costa Catalana. Ardeola, 2: 31-56 pp.
- GEROUDET, P. (1957). Les Passereaux. III. Des Pouillots aux moineaux. Delachaux & Niestlé. Neuchatel, París.

- GIL-DELGADO, J.A.; PARDO, R.; BELLOT, J. y LUCAS, I. (1979). Avifauna del naranjal valenciano, II. El gorrión común (Passer domesticus, L.). Mediterránea, 3: 69-99 pp.
- GREVE, K. (1958). Zum Freibrüten der Haussperlinge (Passer domesticus) und des Feldesperlings (Passer montanus) auf Neuwerk. Ornithol. Mitt., 10: 176 p.
- GRÜNG (1975). Die Ernährung der Sperlinge Passer domesticus L. und Passer montanus L. unter verschiedenen umweltbedingungen. Int. Stud. on Sparrows, 8: 24-103 pp.
- HAMMER, M. (1948). Investigations on the feeding habits of the House-Sparrow (Passer domesticus and the Tree Sparrow (Passer montanus). Dan. Rev. Game Biol., 1: 1-59 pp.
- HARRIS, M.P. (1970). Territory limiting the size of the breeding population of the Oystercatcher (Haematopus ostralegus) - a removal experiment. J. Anim. Ecol., 39: 707-713 pp.
- HINDE, R.A. (1956). The biological significance of the territories of birds. Ibis, 98: 340-369 pp.
- HÖGSTEDT, G. (1978). Orientation of the entrance in Tawny Pipit Anthus campestris nests. Ornis Scand., 9: 193-196 pp.
- HÖGSTEDT, G. (1980). Prediction and test of the effects of interspecific competition. Nature, 283: 64-66 pp.
- HOLM, C.H. (1973). Breeding, sex ratios, territoriality and reproductive success in the red-winged blackbird (Agelaius phoeniceus). Ecology, 54: 356-365 pp.
- HUTCHINSON, G.E. (1957). Concluding remarks . Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol., 22: 415-427 pp.

- HUTCHINSON, G.E. y MACARTHUR, R.H. (1959). On the theoretical significance of aggressive neglect in interspecific competition. Amer. Natur., 93: 133-134 pp.
- INOUE, R.S.; HUNTLY, N.J.; INOUE, D.W. (1981). Non-random orientation of Gila Woodpecker nest entrances in Saguaro Cacti. Condor, 83: 88-89 pp.
- ION, I e ION, R. (1978). Observations during the breeding season on the House Sparrow, Passer domesticus and the Tree Sparrow, Passer montanus (Aves, passeriformes). Trans. Mus. Hist. Nat. Grigore Antipa, 19: 329-333 pp.
- JACKSON, J.A.; TATE, J. (1974). An analysis of nestbox use by purple martins, House sparrows and Starlings in Eastern North America. Wilson Bull., 86: 435-449 pp.
- JOHNSTON, R.F. y KLITZ, W.J. (1977). Variation and evolution in a granivorous bird: the house sparrow. Granivorous birds in ecosystems. J. Pinowski y S.C. Kendeigh (eds.) 15-51 pp. Cambridge Univ. Press. Cambridge.
- KALMUS, H. (1984). Wall clinging: energy saving by the House Sparrow Passer domesticus. Ibis, 126: 72-74 pp.
- KARLSSON, J. y NILSSON, S.G. (1977). The influence of nest-box area on clutch size in some hole-nesting passerines. Ibis, 119: 207-211 pp.
- KEIL, W. (1970). Untersuchungen zur Ernährung von Haus-und Feldsperling Passer domesticus und P. montanus - in einen Getreideangebietet im Winterhalbjahr. Luscinia, 41: 76-87 pp.
- KEIL, W. (1973). Investigations on food of House and Tree sparrows in a cereal-growing area during winter. en Productivity, population dynamics and systematics of granivorous birds. S.C. Kendeigh y J. Pinowski (eds.): 253-262 pp. P.W.N.-Polish Scientific. Publ., Varsovia.

- KENDEIGH, S.C. (1941). Territorial and mating behavior of the House Wren. Illinois. Biol. Monog., 18: 1-120 pp.
- KENDEIGH, S. C. (1961). Energy of birds conserved by roosting in cavities. Wilson Bull., 73: 140-147 pp.
- KENDEIGH, S.C.; PINOWSKI, J.; TURCEK, F.I. (1967). Measurement of population dynamics in the Tree Sparrow, Passer montanus, and House sparrow, Passer domesticus. Int. Stud. on Sparrows, 1: 9-17 pp.
- KENDEIGH, S.C. y PINOWSKI, J. (1977). Introducción en Granivorous birds in ecosystems. J. Pinowski y S.C. Kendeigh (eds.). 1-14 pp. Cambridge Univ. Press. Cambridge.
- KLOMP, H. (1970). The determination of clutch-size in birds. Ardea, 58: 1-124 pp.
- KLUIJVER, H.N. (1951). The populations ecology of the Great Tit. Ardea, 9: 1-135 pp.
- KLUIJVER, H.N. y TINBERGEN, N.L. (1953). Territory and regulation of density in titmice. Arch. Neerland. Zool., 10: 265-287 pp.
- KREBS, J.R. (1970). Regulation of numbers in the Great Tit (Aves: Passeriformes). J. Zool., 162: 317-333 pp.
- KREBS, J.R. (1971). Territory and breeding density in the Great Tit (Parus major, L.). Ecology, 52: 2-22 pp.
- KULCZYCKI, A. y MAZUR-GIERASIŃSKA, M. (1968). Nesting of House Sparrow (Passer domesticus, Linnaeus, 1758). Acta Zool. Cracov., 13: 231-251 pp.
- LACK, D. (1947). Darwin's finches. Cambridge.

...//...

- LACK, D. (1949). The significance of ecological isolation. en Genetics, Paleontology & Evolution G.L. Jepsen, G.G. Simpson y E. Mayor 299-308 pp. Princenton.
- LACK, D. (1954). The natural regulation of animal numbers. Claredon Press. Oxford.
- LACK, D. (1955). Britis tits (Parus spp) in nesting boxes. Ardea, 43: 50-84 pp.
- LACK, D. (1966). Populations studies of birds. Claredon Press. Oxford.
- LACK, D. (1971). Ecological isolation in birds. Blackwell, Oxford.
- LACKI, A. (1962). Observations on the biology of clutches of House Sparrow, Passer domesticus, L. Acta Ornithol., 6
- LANYON, W.E. (1956). Territory in the meadow larks genus Sturnella. Ibis, 98: 485-489 pp.
- LAPRADE, H.R. y GRAVES, H.B. (1982). Polygyny and female-female aggression in red-winged blackbirds (Agelaius phoeniceus). Amer Natur., 120: 135-138 pp.
- LAWTON, M.F. y LAWTON, R.O. (1980). Nest-site selection in the Brown Jay. Auk, 97: 631-636 pp.
- LEHNER, P.N. (1979). Handbook of ethological methods. Garland STPM Press. New York, London.
- LEVINS, R. (1968). Evolution in changing environments. Monogr. Pop. Biol., 2: 1-120 pp.
- LÖHRL, H. (1966). Experiments on the nesting ecology and ethology of the great tit Parus major and related species. XIV Congressus Internationalis Ornithologicus (Abstracts): VII. 1966. Oxford. 81-82 pp.

- LÖHRL, H. (1970). Differences in the ecological niche preference of various species of tits and the nuthatch (Parus major, P. caeruleus, P. ater and Sitta europaea) Verhdt. Zoo. Ges., 64: 314-317 pp.
- LÖHRL, H. (1973). Influence of nest-box size on clutch size fo the Great Tit (Parus major) (resumen en inglés). J. Ornith., 114: 339-347 pp.
- LÖHRL, H. (1978). Höhlenkonkurrenz und Herbst-Nestbau beim Feldsperling (Passer montanus). Vogelwelt, 99: 121-131 pp.
- LÖHRL, H. (1980). Further experiments on the question of "nesting space and clutch size in Great tit. Parus major (resumen en inglés). J. Ornith., 121: 403-405 pp.
- LOWTHER, P.E. (1979). The nesting biology of House sparrows in Kansas. Kansas Ornith. Society Bull., 3: 23-28 pp.
- LOWTHER, P.E. (1983). Breeding biology of House Sparrow: Intercolony variations. Occ. Paps. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas, 107: 1-17 pp.
- LUDESCHER, F.B. (1973). Sumpfmehse (Parus p. palustris) und Weidenmehse (Parus montanus salicarius, Br.) als sympatrische Zwillingsarten. (resumen en inglés). J. Ornith., 114: 3-56 pp.
- LUNIAK, M. (1983). The avifauna of urban green areas in Poland and possibilities of managing it. Acta Ornithol., 19: 3-61 pp.
- MACARTHUR, R.H. (1972). Geographical ecology. Harper and Row, New York.
- MACARTHUR, R.H. y WILSON, E.O. (1967). The Theory of Island biogeography. Princenton Univ. Press.

- MACKOWICZ, R.; PINOWSKI, J. y WIELOCH, M. (1970). Biomass production by House Sparrow (Passer domesticus, L.) and Tree Sparrow (Passer m. montanus, L.) populations in Poland. Ekol. Polska, 18: 465-501 pp.
- MALUQUER, S. (1960). La avifauna primaveral de la Isla de Buda. Ardeola, 6: 151-210 pp.
- MALUQUER, S. (1971). La avifauna del Delta del Ebro en primavera-verano. Ardeola, vol. esp. 1971: 191-334 pp.
- MALUQUER, S. y OLIVERAS, J.R.P. (1961). Primeras notas sobre la avifauna del "Canal Vell" (Delta del Ebro, Tarragona). Ardeola, 7: 113-128 pp.
- MARGALEF, R. (1974). Ecología. Omega. Barcelona.
- MASSIP, J. (1980). Els Ocells. Banyoles fauna comarcal. Figueres.
- MAYOL, J. (1978). Els aucells de les Balears. Palma de Mallorca.
- MAYR, E. (1963). Animal species and evolution. Cambridge, Mass.
- McELLIN, S.M. (1979). Nest sites and population demographics of White-breasted and Pigmy nuthatches in Colorado. Condor, 81: 348-352 pp.
- McGILLIVRAY, W.B. (1980 ). Communal nesting in the House Sparrow. J. Field. Ornithol., 51: 371-372 pp.
- McGILLIVRAY, W.B. (1981). Climatic influences on productivity in the House Sparrow. Wilson Bull., 93: 196-206 pp.
- MARTENS, J.A.L. (1977). Thermal conditions for successful breeding in Great Tits. Oecología, 28: 1-56 pp.

- MESTRE-RAVENTOS, P (1984). Pardal de passa. en Atlas dels ocells nidificants de Catalunya i Andorra. J. Muntaner, X. Ferrer y A. Martinez-Vilalta (eds.). 304-305 pp. Ketres editora. Barcelona.
- MILLER, R.S. (1967). Patterns and process in competition. en Advances in ecological research. J.B. Gragg (ed)., 4: 1-74 pp.
- MIRZA, Z.B. (1973). Study on the fecundity, mortality, numbers, biomass and food of a population of House Sparrows in Lahore, Pakistan. Productivity, population dynamics and systematic of granovorous birds. S.C. Ken-deigh y J. Pinowski (eds.): 141-150 pp. P.W.N.-Polish Scientific Publ. Varsovia.
- MITCHELL, C.J.; HAYES, R.O.; HOLDEN, P.; HUGHES, T.B.(1973). Nesting activity of the House Sparrow in Hale country, Texas, during 1968. Ornithol. monographs, 14: 49-59 pp.
- MONTSERRAT, P. (1968). Flora de la Cordeillera Litoral Catalana. Ed. Caja Ahorros Mataró.
- MORSE, D.H. (1974). Niche breadth as a function of social dominance. Amer. Natur., 108: 818-830 pp.
- MUNTANER, J. y CONGOST, J. (1979). Avifauna de Menorca. Treballs Museu Zool. Barcelona, 1
- MURPHY, E.C. (1978). Breeding ecology of House Sparrows: Spatial variations. Condor, 80: 180-193 pp.
- MURPHY, E.C. (1980). Body size of House Sparrows: Reproductive and survival correlates. XVII Congressus Internationalis Ornithologici, VI. 1978. Berlin: 1155-1161 pp.
- MURRAY, B.G. Jr. (1971). The ecological consequences of interespecific territorial behavior in birds. Ecology, 52: 412-423 pp.

- MURRAY, B.G. Jr. (1981). The origins of adaptive interspecific territorialism. Biol. Rev., 56: 1-22 pp.
- NAIK, R.M. y MITRI, L. (1973). Breeding season and reproductive rate of Passer domesticus (L.) in Baroda, India. en Productivity, population dynamics and systematics of granivorous birds. S.C. Kendeigh y J. Pinowski (eds.). 133-140 pp. P.W.N.-Polish Scientific Publ. Varsovia.
- NICE, M.M. (1957). Nesting success in altricial birds. Auk, 74: 305-321 pp.
- NILSSON, S.G. (1984). The evolution of nest-site selection among hole-nesting birds: The importance of nest predation and competition. Ornis Scand., 15: 167-175 pp.
- NORTH, C.A. (1973). Population dynamics of the House Sparrow Passer domesticus (L.) in Wisconsin, U.S.A. en Productivity, population dynamics and systematics of granivorous birds. S.C. Kendeigh y J. Pinowski (eds.) 195-210 pp. P.W.N.-Polish Scientific Publ. Varsovia.
- NORTH, C.A. (1980). Attentiveness and nesting behavior of the male and female House Sparrow (Passer domesticus) in Wisconsin. XVII Congressus Internationalis Ornithologici. VI. 1978. Berlín 1122-1128 pp.
- NOVIKOV, G.A.; MALČEVSKIJ, A.S.; OUCINNIKOVA, N.P. y IVANOVA, N.S. (1963). Ptici učleschoza "Lesna Vorskla" i jevo okrestnostiej. Voprosy Ekol. i Biocenol., 8: 9-118 pp.
- NOVOTNÝ, I. (1965). Influence of the nest shape on the breeding process of the House Sparrow (Passer domesticus, L.) (summary). Zprávy. Geograf. Ustavu Č.S.A.V., 4 (143.B): 3-8 pp.
- NOVOTNÝ, I. (1970). Breeding bionomy, growth and development of young House Sparrow (Passer domesticus, Linné 1.758) Acta Sc. Nat. Brno., 4: 1-57 pp.

- ORIAN, G.M. (1961). The ecology of blackbird (Agelaius) social systems. Ecol. Monogr., 31: 285-312 pp.
- ORIAN, G.H. y WILLSON, M.F. (1964). Interspecific territories in birds. Ecology, 45: 736-745 pp.
- OSBORNE, P. y OSBORNE, L. (1980). The contribution on nest site characteristics to breeding success among Black birds (Turdus merula). Ibis, 122: 512-517 pp.
- PARDO, R. (1982). Contribución al conocimiento del gorrión común (Passer domesticus) en el naranjal de Sagunto (Valencia) Misc. Zool., 6: 85-94 pp.
- PARK, T. (1962). Beetles competition and populations. Science, 138: 1369-1375 pp.
- PARKER, J.W. (1982). Additional records of House Sparrows nesting on raptor nests. The Southwestern Naturalist, 27: 240-241 pp.
- PARTRIDGE, L. (1978). Habitat selection. en Behavioural ecology. An evolutionary approach. J.R. Krebs y N.B. Davies (eds.): 351-376 pp. Oxford.
- PERRINS, C.M. (1965). Population fluctuations and clutch-size in the Great Tit, Parus major, L. J. Anim. Ecol., 34: 601-647 pp.
- PERRINS, C.M. (1970). The timing of birds' breeding seasons. Ibis, 12: 242-255 pp.
- PERRINS, C.M. y BIRKHEAD, J.R. (1983). Avian ecology. Chapman & Hall, New York.
- PETRIE, M. (1983). Female moorhens compete for small fat males. Science, 220: 413-415 pp.
- PIANKA, E.R. (1982). Ecología evolutiva. Ed. Omega. Barcelona.

- PIELOWSKI, Z.; PINOWSKI, J. (1962). Autumn sexual behaviour of the Tree Sparrow. Bird. Study, 9: 116-122 pp.
- PINOWSKA, B. (1975). Food of female House Sparrow (Passer domesticus L.) in relation to stages of the nesting cycle. Polish Ecological Studies, 1: 211-225 pp.
- PINOWSKA, B. (1976). The effect of body composition of female House Sparrows, Passer domesticus (L.) on the clutch size and the number of broods (preliminary report). Int. Stud. on Sparrows, 9: 55-71 pp.
- PINOWSKA, B. (1979). The effect of energy and building resource of females on the production of House Sparrow populations. Ekol. Polska, 27: 363-396 pp.
- PINOWSKA, B. y PINOWSKI, J. (1977). Fecundity, mortality numbers and biomass dynamics of a population of the House Sparrow, Passer domesticus (L.). Int. Stud. on Sparrows, 10: 26-41 pp.
- PINOWSKI, J. (1965a). Overcrowding as one of the causes of dispersal of young Tree Sparrows. Bird Study, 12: 27-33 pp.
- PINOWSKI, J. (1965b). Dispersal of young Tree Sparrows (Passer m. montanus, L.). Bull. Acad. Pol. Sci. Cl. II, 13: 509-514 pp.
- PINOWSKI, J. (1967). Die Auswahl des Brutbiotops beim Feldsperling (Passer m. montanus L.). Ekol. Polska Serie A, 15: 1-30 pp.
- 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 pp.

- PINOWSKI, J.; PINOWSKA, B y TRUSZOWSKI, J. (1973). Escape from the nest and brood desertion by the Tree Sparrow, Passer m. montanus (L.), the House Sparrow, Passer domesticus (L.), and the Great Tit, Parus major (L.) en Productivity, population dynamics and systematics of granivorous birds. S.C. Kendergh y J. Pinowski (eds.): 397-405 pp. P.W.N.-Polish Scientific. Publ. Varsovia.
- PINOWSKI, J. y WIELOCH, M. (1973). Energy flow through nestlings and biomass production of House Sparrow Passer d. domesticus (L.) and Tree Sparrow Passer m. montanus (L.) populations in Poland. Productivity, population dynamics and systematics of granivorous birds. S.C. Kendergh and J. Pinowski (eds.): 151-163 pp. P.W.N.-Polish Scientific Publ. Varsovia.
- PITELKA, F.A. (1951). Ecologic overlap and interspecific strife in breeding populations of Anna and Allen hummingbirds. Ecology, 32: 641-661 pp.
- PONTIN, A.J. (1982). Competition and coexistence of Species Pitman Press, London.
- POPOV, A.V. (1962). Vorobi-vrediteli zernovo choziajstwa v Tadžikistaniei ich istreblenie. Trudy A.N. Tadžssr, 22 26-38 pp.
- POTTS, G.R.; COULSON, J.C. y DEANS, I.R. (1980). Population dynamics and breeding success of the shag, Phalacrocorax aristotelis, on the Farne Islands, Northumberland. J.Anim.Ecol., 49: 465-484 pp.
- REED, T.M. (1982). Interspecific territoriality in the Chaffinch and Great Tit on islands and the mainland of Scotland: Playback and removal experiments. Anim.behav. 30: 171-181 pp.
- RÉKÁSI, J. (1976). The diet of the House Sparrow Passer d. domesticus (L.) in its great feeding concentration places in Hungary. Int.Stud.on Sparrows, 9: 72-82 pp.

- RICE, J. (1978). Ecological relationships of two interspecifically territorial vireos. Ecology, 59: 525-538 pp.
- RICKLEFS, R.E. (1968). An analysis of nesting mortality in Birds. Smithsonian Contrib.to Zool., 9: 1-48 pp.
- RICKLEFS, R.E. (1969). Natural selection and the development of mortality rates of young birds. Nature, 223: 922-925 pp.
- RICKLEFS, R.E. y HAINSWORTH, F.R. (1968). Temperature dependent behavior of the Cactus wren. Ecology, 49: 227-233pp.
- RIPLEY, S.D. (1959). Competition between sunbird and Honeyeater species in the Moluccan islands. Amer.Natur., 93: 127-132 pp.
- ROBERTSON, R.J. (1972). Optimal niche space of the red winged blackbird: spatial and temporal patterns of nesting activity and success. Ecology, 54: 1085-1093 pp.
- ROBINSON, S.K. (1986). Competitive and mutualistic interactions among females in a neotropical oriole. Anim.Behav 34: 113-122 pp.
- RODRIGUEZ-TEIJEIRO, J.D. y CORDERO-TAPIA, P.J. (1983). Orientación y selección del lugar del nido en el gorrión moruno (Passer hispaniolensis). Doñana.Acta vertebrata, 10: 77-90 pp.
- SACARRAO, G.F. (1973). Passer hispaniolensis (T.) em Portugal com breve introdução ao estudo das relações ecológicas com Passer domesticus (L.). Arq.Mus.Boc.(2ªser.), 4: 1-28 pp.
- SACARRAO, G.F. y SOARES, A.A. (1975). Algumas observações sobre a biología de Passer hispaniolensis (Temm.) em Portugal. Est.Fauna Portug., 8: 1-20 pp.

- SAGE, B.L. (1956). Remarks on the racial status history and distribution of the Tree Sparrow introduced into Australia. Emú, 56: 137-140 pp.
- SAGE, B.L. (1963). The breeding distribution of the Tree Sparrow. London Bird Report., 27: 56-65 pp.
- SAMUEL, D.E. (1969). House Sparrow occupancy of Cliff Swallow nests. Wilson Bull., 81: 103-104 pp.
- SANCHEZ-AGUADO, F.J. (1983). Biología del gorrión molinero Passer montanus(L.) en el valle del río Henares. Tesis doctoral(inédita). Universidad Complutense-Madrid.
- SANCHEZ-AGUADO, F.J. (1984). Fenología de la reproducción y tamaño de la puesta en el gorrión molinero, Passer montanus (L.). Ardeola, 31: 33-45 pp.
- SANCHEZ-CARRION, J.J. (1984). Análisis de tablas de contingencia: sistema de las diferencias de proporciones (Exégesis del trabajo de James A. Davis) en Introducción a las técnicas de análisis multivariable aplicadas a las ciencias sociales. J.J. Sanchez Carrión (ed.) C.I.S. Madrid.
- SAVARD, J.P. (1982). Intra-and inter-specific competition between Barrow's goldeneye (Bucephala islandica) and bufflehead (Bucephala albeola) Can.J.Zool., 60: 3439-3446 pp.
- SCHERNER, E.R. (1972). Untersuchungen zur Ökologie des Feldsperlings Passer montanus. Vogelwelt, 93: 41-68 pp.
- SCHIFFERLI, L. (1978). Die Rolle des Männchens während der Bebrütung der Eier beim Haussperling (Passer domesticus) Der Ornithol.Beobachter., 75: 44-47 pp.

- SCHIFFERLI, L. (1979). Why do passerines lay their eggs early in the morning? Ornith.Beobachter, 76: 33-36 pp.
- SCHOENER, T.W. (1968). Sizes of feeding territories among birds. Ecology, 49: 123-141 pp.
- SCHOENER, T.W. (1970). Non-synchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats. Ecology, 51: 408-418 pp.
- SCHOENER, T.W. (1974). Resource partitioning in ecological communities. Science, 185: 27-39pp.
- SCHOENER, T.W. (1983). Field experiments on interspecific competition. Amer.Natur., 122: 240-285 pp.
- SEEL, D.C. (1960). The behaviour of a pair of House Sparrows while rearing young. British Birds, 53: 303-310 pp.
- SEEL, D.C. (1964). An analysis of the nest record cards of the Tree Sparrow. Bird Study, 11: 265-271 pp.
- SEEL, D.C. (1966). Further observations on the behaviour of a pair of House Sparrows rearing young. Bird Study, 13: 207-209 pp.
- SEEL, D.C. (1968a). Breeding seasons of the House Sparrow and Tree Sparrow. Passer spp. at Oxford. Ibis, 110: 129-144 pp.
- SEEL, D.C. (1968b). Clutch-size, incubation and hatching success in the House sparrow and Tree sparrow, Passer spp. at Oxford. Ibis, 110: 270-282 pp.
- SEEL, D.C. (1970). Nestling survival and nestling weights in the House Sparrow and Tree Sparrow, Passer spp. at Oxford. Ibis, 112: 1-14 pp.

...//...

- SEEL, D.C. (1973). The reproductive rates of Passer domesticus (L.) and Passer montanus (L.) at Oxford, England. en Productivity, population, dynamics and systematics of ganivorous birds. S.C. Kendeigh y J. Pinowski (eds) 165-166 pp P.W.N.-Polish Scientific Publ. Varsovia.
- SHARROCK, J.T.R. (1976). The Atlas of breeding birds in Britain and Ireland. T & A D. Poyser. Berkhamsted.
- SIEGEL, S. (1972). Estadística no paramétrica. Trillas. México.
- SIMBERLOFF, D. (1982). The status of competition theory in ecology. Ann. Zool. Fennici, 19: 241-253 pp.
- SIMMONS, K.E.L. (1951a). The autumn flight-reactions of House Sparrows, Swallows and other passerines. British Birds, 44: 369-372 pp.
- SIMMONS, K.E.L. (1951b). Interspecific territorialism. Ibis, 93: 407-413 pp.
- SIMMONS, K.E.L. (1954). Futher notes on House Sparrow behaviour. Ibis, 96: 478-481 pp.
- SLAGSVOLD, T. (1985). Competition between the Great Tit Parus major and the Pied Flycatcher Ficedula hypoleuca in the breeding season. Ornis Scand., 6: 179-190 pp.
- SIMPSON, G.G.; ROE, A. y LEWONTIN, R.C. (1960). Quantitative Zoology. Harcourt, Brace & World. New York.
- SOKAL, R.R. y ROHLF, F.J. (1969). Biometría. Blume. Madrid.
- SUMMERS-SMITH, D. (1955). Dispaly of the House Sparrow, Passer domesticus. Ibis, 97: 296-305 pp.
- SUMMERS-SMITH, D. (1958). Nest site selection, pair formation and territory in the House Sparrow. Ibis, 100: 190-203 pp.

- SUMMERS-SMITH, D. (1959). The House Sparrow Passer domesticus population problems. Ibis, 101: 449-455 pp.
- SUMMERS-SMITH, D. (1963). The House Sparrow. Collins, London.
- SVÄRDSON, G. (1949). Competition and habitat selection in birds. Oikos, 1: 157-174 pp.
- TATSCHL, J.L. (1968). Unusual nesting site for House Sparrow. Auk, 85: 514 pp.
- TENAZA, R. (1971). Behaviour and nesting success relative to nest location in Adelie Penguins (Pygoscelis adeliae). Condor, 73: 81-92 pp.
- TINBERGEN, N. (1948). Social releasers and the experimental method required for their study. Wilson Bull., 60: 6-51 pp.
- TINBERGEN, N. (1957). The functions of territory. Bird Study, 4: 14-27 pp.
- TSUNEKI, K. (1966). A preliminary study on the social ecology and behaviour of the Common Sparrow in a cage. Etizenia, 11: 1-17 pp.
- TURČEK, F.J. (1972). A micropopulation of the House Sparrow Passer domesticus (L.) in urban habitat (observations). Int. Stud. on Sparrows, 6: 24-30 pp.
- UDVARDI, M.D.F. (1951). The significance of interspecific competition in bird life. Oikos, 3: 98-123 pp.
- VAN BALEN, J.H. (1984). The relationship between nest-box size, occupation and breeding parameters of the great tit Parus major and some other hole-nesting species. Ardea, 72: 163-175 pp.

- VAN BALEN, J.H.; BOOY, C.J.H.; VAN FRANEKER, J.A. y OSIECK, E.R. (1982). Studies on hole-nesting birds in natural nest-sites. 1. Availability and occupation of natural nest sites. Ardea, 70: 1-24 pp.
- VERBEEK, N.A.M. (1981). Nesting success and orientation of water pipit (Anthus spinoletta) nests. Ornis Scand., 12: 37-39 pp.
- VON HAARTMAN, L. (1957). Adaptation in hole-nesting birds. Evolution, 11: 339-347 pp.
- VON HAARTMAN, L. (1971). Population dynamics. en Avian Biology. Vol. I. D.S. Farner y J.R. King (eds.). 391-459 pp. Academic Press. New York.
- WALLACE, D.I.M. y SAGE, B.L. (1968). Las aves de la Costa Brava (Cataluña). Ardeola, 14: 143-157 pp.
- WATSON, A. (1967). Population control by territorial behaviour in Red Grouse. Nature, 215: 1274-1275 pp.
- WEAVER, R.L. (1939). Winter observations and a study of the nesting of English Sparrows. Bird banding, 10: 73-79pp.
- WEAVER, R.L. (1942). Growth and development of English Sparrows. Wilson Bull., 54: 183-191 pp.
- WEAVER, R.L. (1943). Reproduction in English Sparrows. Auk, 60: 62-74 pp.
- WERLER, E. y FRANKS, C. (1975). Some unusual nest sites of the House Sparrow. Wilson Bull., 87: 113 pp.
- WHITERBY, H.F.; JOURDAIN, F.C.R.; TICEHURST, N.F. y TUCKER, B.W. (1938). The hand book of British Birds. Whiterby. London.

- WIELOCH, M. y FRYSKA, A. (1975). Biomass production and energy requirements in populations of the House Sparrow (Passer. d. domesticus, L.) and Tree Sparrow (Passer m. montanus, L.) during the breeding season. Polish Ecol. Stud., 1: 243-252 pp.
- WILBUR, H.M. (1972). Competition, predation and the structure of the Ambystoma-Rana sylvatica community. Ecology, 53: 3-21 pp.
- WILL, R.L. (1969). Fecundity, density, and movements of a house sparrow population in southern Illinois. Ph. D. Thesis. Univ. of Illinois.
- WILLSON, M.F. (1969). Avian niche size and morphological variation. Amer. Natur., 103: 531-542 pp.
- WILSON, E.O. (1971). Competitive and aggressive behaviour. en Man and beast. W. Dillon and J. Feisenberg (eds.): 183-217 pp. Smithsonian Inst. Washington, D.C.
- WYNNE-EDWARDS, U.C. (1962). Animal dispersion in relation to social behaviour. Hafner. New York.
- YASUKAWA, K. y SEARCY, W.A. (1982). Aggression in female red-winged blackbirds: a strategy to ensure male parental investment. Behav. Ecol. Sociobiol., 11: 13-17 pp.







