

**Relación entre el aislamiento del nido y el
éxito reproductor en el gorrión molinero
(*Passer montanus* L.)**



Francisco Escobar Castro

Trabajo de Fin de Máster

Máster en zoología

UCM (Madrid)



**Universidad Complutense de Madrid
Máster en Zoología**

**RELACIÓN ENTRE EL AISLAMIENTO DEL NIDO Y
EL ÉXITO REPRODUCTOR EN EL GORRIÓN
MOLINERO (*Passer montanus*)**

- Trabajo Fin de Máster -

Francisco Escobar Castro

**Departamento de Zoología y Antropología Física. UCM (Madrid)
Avda. José Antonio Nováis 2, 28040.**

(Noviembre 2015)

Autor: Francisco Escobar Castro

Director: José Ignacio Aguirre

Fdo.: _____

**Fdo.: _____
Departamento de Zoología y
Antropología Física. UCM (Madrid)**

VºBº el/la tutor/a:

**Fdo.: _____
Departamento de Zoología y Antropología
Física. UCM (Madrid)**

Índice

RESUMEN.....	5
ABSTRACT	5
1. INTRODUCCIÓN	6
1.1- Hipótesis de Aislamiento	7
1.2- Hipótesis de Alteración del ambiente	7
1.3- Hipótesis de Inversión parental.....	8
2. MATERIAL Y MÉTODOS	9
2.1- Justificación de la zona y la especie objeto de estudio	9
2.2- Experimento de alteración del ambiente	11
2.3- Aislamiento (Coeficiente de enfriamiento).....	12
2.4- Análisis de la inversión parental (arquitectura del nido)	13
2.5- Análisis del éxito reproductivo	14
2.6- Análisis de datos	15
3. RESULTADOS	16
3.1- Aislamiento	16
3.2- Alteración del ambiente	17
3.3- Inversión parental.....	19
4. DISCUSIÓN.....	21
4.1- Aislamiento	21
4.2- Alteración del ambiente	22
4.3- Inversión parental.....	23
5. CONCLUSIONES	26
6. AGRADECIMIENTOS	26
7. BIBLIOGRAFÍA.....	27

RESUMEN

Los nidos constituyen estructuras empleadas por las aves en el proceso de reproducción. A menudo se ha estudiado la relación entre el grado de desarrollo del nido y los parámetros reproductivos, pero no se suele considerar el posible efecto del factor térmico sobre esta relación. En el presente estudio se analizó el coeficiente de enfriamiento de los nidos, la inversión parental en la construcción y el éxito reproductivo de 17 parejas de gorrión molinero. La población de estudio se reproduce en el interior de cajas nido instaladas en un ambiente periurbano de Madrid. Partimos de la hipótesis de que los nidos más elaborados son los más aislados y los que se corresponden con un mayor éxito de reproducción de las aves. Además se propone un experimento que puede ayudar a distinguir el efecto causado por la calidad parental del efecto causado por la temperatura, sobre los parámetros reproductivos. Se ha comprobado que el éxito reproductor puede relacionarse tanto con el aislamiento como con la inversión parental. Sin embargo, no se ha encontrado una relación directa entre el aislamiento y la inversión parental. No podemos confirmar la hipótesis inicial, pero se desarrollan diferentes posibilidades de interpretación de los resultados.

Palabras clave: aislamiento, arquitectura del nido, coeficiente de enfriamiento, éxito reproductivo, gorrión molinero, inversión parental, plumas.

ABSTRACT

Nests are structures employed by birds in their process of reproduction. The relation between the degree of nest development and reproductive parameters have often been studied, however the possible effect of the thermal factor on this connection is not usually considered. In this research, the cooling coefficient in nests, the parental investment and the breeding success in 17 couples of tree sparrows were deeply analyzed. The population of investigation reproduces inside nest boxes which were located in a suburban area nearby Madrid. We part from the hypothesis that most elaborated nests are those which are also more isolated, and those which make a greater breeding success possible. Besides, an experiment which may help to distinguish the effect caused by temperature on reproductive parameters is here proposed. It has been proved that breeding success may be related to both isolation and parental investment. However, a direct relation between isolation and parental investment has not been found. Therefore, the initial hypothesis cannot be confirmed but different possibilities of the results interpretation have been developed.

Key words:, breeding success, cooling coefficient feathers, insulation, nest architecture, parental investment, tree sparrow.

1. INTRODUCCIÓN

La construcción del nido es una actividad generalizada taxonómicamente (reptiles, aves, mamíferos, etc.) que consiste en la elaboración de una estructura para poner los huevos o mantener la descendencia (Hansell, 2000). Los nidos son además un elemento necesario para una reproducción exitosa (Collias & Collias, 1984). Existe una variación inter-específica pero también, una variación intra-específica en la selección del material empleado para construir los nidos (Mennerat *et al.*, 2009). Sin embargo, son pocos los artículos que consideran las características del propio nido en el análisis de los parámetros reproductivos, (Mainwaring *et al.*, 2014) y menos aún los que consideran las propiedades térmicas de los nidos (como el nivel de aislamiento) mediante algún procedimiento mensurable.

En esta línea de trabajo, estudios como los de (Schöll & Hille, 2014) han cuantificado el nivel de aislamiento de los nidos a lo largo de un gradiente altitudinal. La finalidad de dicho estudio fue relacionar la temperatura ambiental con la inversión parental necesaria (en cuanto a la construcción del nido) para llevar a cabo con éxito un episodio de reproducción. Sin embargo, resulta interesante analizar el caso de una población urbana, donde no existe un gradiente altitudinal y todos los individuos de la población están sujetos a unas condiciones ambientales similares. Por lo tanto, el objetivo principal de este estudio es cuantificar el nivel de aislamiento de una serie de nidos en una población urbana, y analizar si existe una relación tanto con la inversión parental, como con el éxito reproductivo.

Como especie modelo se ha seleccionado el gorrión molinero (*Passer montanus* L.) Se trata de un paseriforme granívoro que anida preferentemente en cavidades (Snow & Perrins, 1998). Debido a la facilidad para cuantificar parámetros reproductivos, numerosos autores como Sasvári & Hegyi (1994), Field & Anderson, (2004), Sanz & García-Navas, (2007) han empleado las cajas-nido para realizar estudios con esta especie.

Para llevar a cabo el estudio se formularon una serie de hipótesis generales que se agruparon en tres categorías: aislamiento, alteración del ambiente, e inversión parental.

1.1- Hipótesis de Aislamiento

El nivel de aislamiento térmico produce un efecto sobre los parámetros reproductivos.

En animales ovíparos, las condiciones de desarrollo que experimenta la descendencia deben modularse externamente, y la regulación parental del ambiente térmico de los embriones puede ser un elemento especialmente importante en un intento de reproducción exitosa (Lundy, 1969). Ante la ausencia de los parentales, la supervivencia de los embriones dependerá de las tasas de enfriamiento y calentamiento y de su resistencia a las temperaturas extremas (Webb, 1987). Los huevos que no están siendo incubados se equilibran con las temperaturas ambientales a una velocidad que depende de las cualidades aislantes del nido (White & Kinney, 1974).

El aislamiento de los nidos también es importante después de la eclosión. Winkler (1993) observó que el aislamiento del nido tenía un efecto sobre la aparición de hipotermia en los pollos más jóvenes. Lombardo (1994) mostró que nidos bien aislados fueron ventajosos en fechas tempranas de la temporada, cuando las temperaturas aún eran bajas y tanto huevos como polluelos debían mantenerse calientes, pero tuvieron problemas de sobrecalentamiento en las fechas tardías. En esta línea, Redpath *et al.* (2002) encontraron un efecto negativo de las bajas temperaturas, en la supervivencia de pollos de *Circus cyaneus* en una población escocesa, pero también un efecto negativo de las altas temperaturas en los pollos de una población española. Además, las bajas temperaturas también pueden influir en los adultos aumentando el riesgo de hipotermia (Mertens, 1977) y provocando un mayor gasto energético de los parentales al incubar los huevos (Schöll & Hille, 2014).

En base a estos antecedentes cabe esperar que observemos distintos valores de éxito reproductivo, según el aislamiento de las cajas. Un mejor aislamiento térmico podría suponer una ventaja en cuanto a la reproducción (Liljeström *et al.*, 2009).

1.2- Hipótesis de Alteración del ambiente

La alteración de las condiciones iniciales en las cajas mediante aislamiento artificial produce un efecto sobre la inversión parental, y en última instancia sobre los parámetros reproductivos.

Partiendo de la perspectiva tratada anteriormente, de que el nivel de aislamiento puede tener una influencia sobre los parámetros reproductivos, es probable que una manipulación en los niveles de aislamiento también tenga una incidencia en la reproducción.

Estudios experimentales que incluyeron manipulación de los nidos, como los de Álvarez & Barba (2009), sugieren que la calidad del nido afecta al proceso de incubación. En esta misma línea, Lombardo *et al.* (1995) observaron que los nidos donde no se habían retirado plumas (experimentalmente) presentaron pollos con mayor tarso y masa que los nidos donde se habían retirado las plumas.

Si una mejora experimental del nivel de aislamiento repercute positivamente en el éxito de reproducción, el aislamiento térmico podría mostrar un efecto propio, independiente (al menos en parte) del efecto de la calidad parental.

Si definimos la inversión parental como cualquier esfuerzo parental costoso para aumentar la supervivencia de las crías y su éxito de reproducción (Clutton-Brock, 1991), se ha de tener en cuenta que el nivel de inversión parental puede ser limitado por las condiciones ambientales (Reid *et al.*, 2003). Un estudio realizado por Ardia *et al.* (2009), mostró que el calentamiento experimental de los nidos tiene influencia en la inversión de incubación por parte de las hembras, y en la sincronía de eclosión.

En el presente estudio se han modificado las condiciones ambientales, por tanto, es probable observar un efecto mensurable en cuanto al nivel de inversión parental.

1.3- Hipótesis de Inversión parental

Existe un compromiso entre la eficiencia del aislamiento y la inversión parental que repercute sobre el éxito reproductivo.

La relación entre el diseño de las construcciones animales y la funcionalidad de estos diseños rara vez se ha investigado (Reid *et al.*, 2003). En el presente estudio se pretende comprobar la funcionalidad del nido en términos de temperatura analizando los diseños de las construcciones. La composición y la arquitectura del nido afectan a las propiedades térmicas (Álvarez & Barba, 2009; Kern & Van Riper, 1984), y al éxito reproductivo (Mazgajski & Rikowska, 2008; Dawson *et al.*, 2011) por lo que cabría esperar que los diseños que requieran una mayor inversión parental sean aquellos que consiguen un mejor aislamiento y esto se traduzca en un aumento del éxito reproductivo.

Los nidos son un componente importante, reflejo del esfuerzo parental en las aves (Collias & Collias, 1984). Para el análisis de la inversión parental, en el contexto del aislamiento térmico, resulta interesante analizar ciertas características de los nidos. En el presente estudio se analiza las dimensiones del nido, su peso y el contenido en plumas.

El tamaño del nido construido por los parentales puede influir en el mantenimiento de la temperatura y evitar grandes fluctuaciones térmicas (Hoi *et al.*, 1994). Sin embargo un

tamaño excesivo puede provocar pérdidas de calor durante la incubación, si el nido está expuesto al viento (Slagsvold, 1982). Este problema parece poco probable en el interior de una caja debido a que los nidos están más protegidos y a la limitación de espacio.

Las plumas se incorporan en los nidos en parte por las propiedades aislantes que confiere este material (Lombardo *et al.*, 1995). Hilton *et al.* (2004) concluyeron que el plumón era el mejor aislante (entre los materiales comúnmente usados en los nidos) en condiciones normales, pero resultaba ser un mal aislante al humedecerse.

Las dimensiones del nido también podrían reflejar la inversión de la pareja, considerando que el gorrión molinero construye su nido a partir de la recogida del material, en la que colaboran ambos sexos (García-Navas, 2008).

2. MATERIAL Y MÉTODOS

2.1- Justificación de la zona y la especie objeto de estudio

El estudio fue realizado en el campus de Ciudad Universitaria, en la zona noroeste de la ciudad de Madrid (40°26'55'' N 3°43'43'' O). Se trata de un área de características urbanas donde carreteras y edificios delimitan zonas de espacios verdes, adecuados para la instalación de cajas nido (Figura 1). En el año 2010 se instalaron 135 cajas situadas a una altura de entre 3 y 6 m y con orientación aleatoria. La vegetación (perteneciente al estrato arbóreo) sobre la cual se asientan las cajas empleadas en el experimento es: *Cedrus atlantica*, *Platanus x hispanica*, y *Magnolia grandiflora*. La zona de estudio se encuentra muy próxima a la Facultad de Ciencias Biológicas, lo que facilita la logística en cuanto al seguimiento de las cajas nido. En este sentido, podemos destacar el acceso al material necesario para realizar las revisiones periódicas de las cajas: pértigas extensibles, básculas y recipientes para pesar a los juveniles, anillas y alicates de anillamiento científico, cuadernos de seguimiento, mapas de localización y material de mantenimiento.

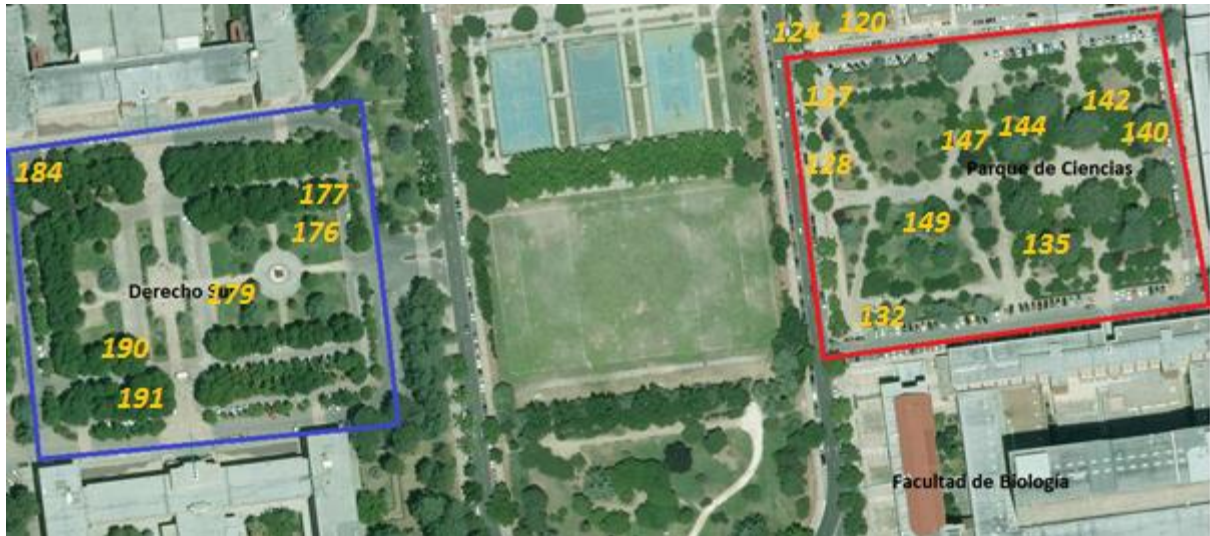


Figura 1: Fotografía aérea de la zona de muestreo en el campus de Ciudad Universitaria. Los números representan la localización de las 17 cajas empleadas en el estudio (con su numeración original).

En cuanto a la especie de estudio, el gorrión molinero (*Passer montanus*, Figura 2) es un paseriforme monógamo y sedentario (Dolenec *et al.* 2011), cada vez más común en ambientes urbanos. Se trata de una especie que realiza normalmente entre 2 y 3 puestas por año (Snow & Perrins, 1998), de la que se conoce mucho acerca de su reproducción (lo que supone una ventaja a la hora de contrastar resultados). Por otro lado, es la especie con mayor porcentaje de ocupación en las cajas instaladas en Ciudad Universitaria (90%). Esto podría deberse entre otras cosas a que se comporta como dominante, desplazando de los territorios a otras aves trogloditas, como carboneros y herrerillos (García-Navas, 2008).



Figura 2: Aspecto del Gorrión molinero en diferentes fases del desarrollo. El número de días es la edad de cada individuo, en el momento del anillamiento. (Fotos de Elena Tena).

2.2- Experimento de alteración del ambiente

En el desarrollo del experimento fueron empleadas 75 cajas. De esta cifra, 20 recibieron un tratamiento de aislamiento y 55 conformaron el grupo control.

En cuanto al aislamiento de las cajas, se utilizaron placas de poliestireno expandido de 1 cm de grosor. Se emplearon 5 placas (ver dimensiones en Figura 3) cubriendo las paredes y la base de la caja, en su parte interna. El techo se mantuvo en condiciones normales (sin aislar) en todos los casos. Las placas se cubrieron con una cartulina de las mismas dimensiones y de un color similar al de las paredes, con el objeto de minimizar posibles impactos para las aves y rechazo en cuanto a la ocupación. Para la fijación de las cartulinas a las placas y de éstas a las paredes de la caja, se utilizó cinta de doble cara.

En las cajas del grupo control no se añadieron placas de poliestireno, pero se instalaron cartulinas del mismo modo que en el grupo anterior. De esta forma, los dos grupos del experimento quedaron igualados en cuanto a su aspecto, tratando de evitar posibles preferencias visuales por parte de las aves.

Para realizar el análisis de los datos se generó la variable *Experimento*, donde 0 = caja sin poliestireno, y 1= caja con poliestireno.

Ambos tratamientos fueron finalizados en el mes de enero para no interferir con el periodo de reproducción de esta especie (marzo a agosto). Las cajas se situaron en el lugar exacto donde se habían recogido antes de los tratamientos.

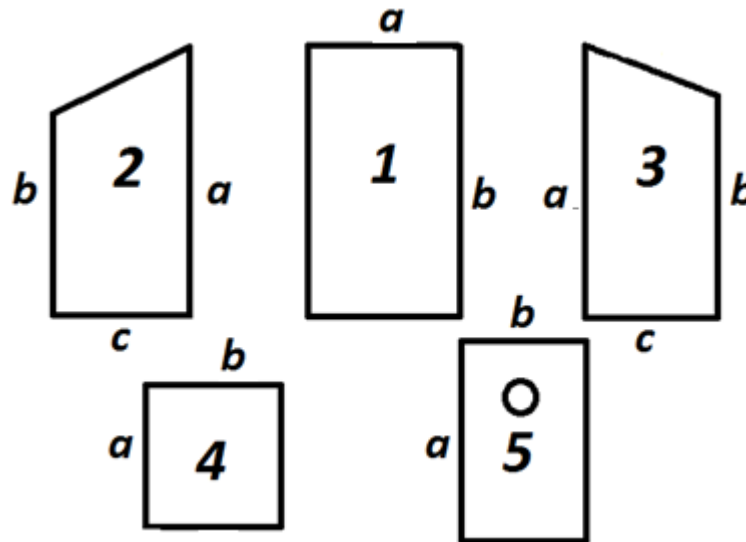


Figura 3: Dimensiones de las placas de poliestireno y las cartulinas instaladas en las cajas. 1: Placa frontal, $a=10.5\text{cm}$, $b=19\text{cm}$; 2: Placa lateral izquierda, $a=19\text{cm}$, $b=17.5\text{cm}$, $c=9.5\text{cm}$; 3: Placa lateral derecha, $a=19\text{cm}$, $b=17.5\text{cm}$, $c=9.5\text{cm}$; 4: Placa suelo, $a=9.5\text{cm}$, $b=10.5\text{cm}$; 5: placa puerta, $a=14\text{cm}$, $b=7\text{cm}$.

2.3- Aislamiento (Coeficiente de enfriamiento)

De las 75 cajas empleadas en el experimento de aislamiento, las cajas que mostraron un proceso de cría completo (desde construcción del nido hasta el abandono por parte de los pollos) fueron tratadas para calcular el coeficiente de enfriamiento (c). De esta manera, se analizaron un total de 17 cajas (10 sin aislamiento de poliestireno y 7 aisladas) durante el mes de agosto, una vez que hubo finalizado la fase de reproducción. Se emplearon globos de agua calentados como fuente de calor para calcular el c de las cajas.

Todas las medidas fueron realizadas siguiendo el mismo protocolo: cargar 35 ml de agua fría ($3^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$) en un globo de látex mediante una jeringa; pegar la sonda del termómetro digital (modelo 319 distribuido por *Labotienda s.l*) al globo de agua mediante cinta adhesiva (2 tiras de $6 \times 1,5 \text{ cm}$); calentar el globo de agua con la sonda incorporada (4,5 min en recipiente de cristal con 600 ml de agua), mediante un microondas a 600 W; introducir el globo con la sonda en la caja nido y tapparla inmediatamente; cronometrar el tiempo desde

que la pantalla del termómetro marca 38°C hasta que marca 29°C. A partir del dato del tiempo (t) se calculó el c de cada caja.

El c de cada caja podría interpretarse como una medida de las condiciones de aislamiento que han experimentado los pollos dentro del nido. Dicho coeficiente consiste en una derivación de la ley de Newton (Schöll & Hille, 2014) que expresa la pérdida de calor y se calcula a partir de la siguiente fórmula: $c = (1/t) \times \ln [(T_i - T_a)/(T(t) - T_a)]$, donde t es el tiempo en minutos, que transcurre partiendo de la temperatura inicial hasta que se alcanza la temperatura final (en este caso desde 38°C hasta 29°C), T_a la temperatura ambiental durante la medición, T_i la temperatura inicial del globo de agua (38°C en todos los casos) y $T(t)$ la temperatura final del globo de agua transcurrido el tiempo t (29°C). Se seleccionó una T_i de 38°C, debido a que el rango óptimo de incubación de los huevos es de 37-38°C (Schöll & Hille, 2014).

Durante la toma de datos, se mantuvo la temperatura ambiental a 28°C en una habitación cerrada con sistema de aire acondicionado, excepto 3 cajas (una de ellas a 27°C y las otras dos a 22°C). Estos tres últimos datos fueron incluidos en el análisis debido a que la fórmula considera la temperatura ambiental como uno de los términos para hallar el c .

2.4- Análisis de la inversión parental (arquitectura del nido)

Se analizó el grado de inversión parental, en base al diseño y a la composición de los nidos encontrados en el interior de las cajas. Para ello se consideraron las siguientes variables:

VARIABLES DE DISEÑO:

Altura del nido (Hn): Distancia entre la base del nido y el punto más alto de la plataforma o cuenco (sobre el que se encuentran huevos y pollos), en mm; *Altura del nido cat.*: Transformación categórica de la Hn , donde: 1 = 0 a 39.5mm; 2 = 39.5 a 79 mm.

Altura del cuenco (Hc): Distancia entre la base del nido y el punto más bajo de la plataforma o cuenco, en mm. *Altura del cuenco cat.*: Transformación categórica de la Hc , donde 1 = 0 a 21.5mm y 2 = 21.5 a 43 mm.

Techo: presencia de estructura cerrada por encima de la plataforma o cuenco, donde 1 = presencia y 2 = ausencia.

Para obtener las medidas de altura se empleó una regla ($\pm 0,5$ mm) y una lámina plana que facilitase la lectura de la medida (insertando esta última en el nido, de forma

perpendicular a la regla). Estas medidas se realizaron sin extraer el nido de la caja, con el objeto de mantener sus dimensiones intactas.

Variables de composición:

Plumas (g): peso total del contenido en plumas presente en cada nido. Antes de proceder al pesado, se separaron las plumas del resto de materiales del nido y se limpiaron individualmente. Las plumas de gorrión molinero no se incluyeron en el pesado.

Peso del nido (g): peso total del nido considerando todos los materiales empleados por los parentales. *Peso nido (cat.)*: peso del nido expresado en categorías, donde: 1= 0 a 31.69g; 2= 31.69 a 63.38g; 3= 63.68g a 95.07g. Se excluyeron de la medida los excrementos presentes en los nidos, en la medida de lo posible. Se mantuvieron los nidos durante 15 días en una habitación a 29°C, por lo que no hubo indicios de humedad que pudiera alterar resultados.

Para obtener el peso de las plumas y de los nidos se empleó una báscula de precisión (*Sartorius Basic* $\pm 0.001g$). Estas medidas se realizaron después de obtener las medidas de altura, puesto que fue necesaria la extracción de los nidos de las cajas. Todas las medidas se obtuvieron una vez hubo finalizado el periodo de reproducción.

2.5- Análisis del éxito reproductivo

Con el fin de determinar el éxito reproductivo de los parentales se midieron una serie de variables durante todo el periodo de reproducción (principios de abril hasta finales de julio, en nuestra población). Para ello se realizó un seguimiento semanal de las cajas nido.

Nº de Huevos (Nº Hv): nº de huevos total por pareja reproductora o nido. *Nº Hv 1ª p*: nº huevos en la primera puesta, por pareja reproductora o nido. *Nº Hv 3ª p*: nº huevos en la tercera puesta, por pareja reproductora o nido.

Nº de Pollos nacidos: nº de pollos total nacidos por pareja reproductora o nido. *Nº P.n. 1ª p*: nº de pollos nacidos en la primera puesta.

Nº de Pollos volados: nº total de pollos que ha logrado abandonar el nido con éxito, por pareja reproductora o nido; *Nº p. volados 1ª p*: nº pollos que ha logrado abandonar el nido con éxito en la primera puesta.

Nº de Pollos no volados: nº total de pollos muertos antes de abandonar el nido por pareja reproductora o nido. *Nº P. muertos 1ª p*: nº de pollos muertos en la primera puesta.

Presencia de Pollos no volados: Muerte de al menos un pollo en alguna de las puestas, donde: 0 = ningún pollo muerto; 1 = al menos un pollo muerto.

Nº de puestas: número de puestas realizadas por la pareja en la misma caja, donde: 1= una puesta; 2 = dos puestas; 3 = tres puestas.

Masa corporal de los pollos (Masa c. Pollos): peso de los pollos presentes en cada caja, en g. Sólo se pesaron pollos con una edad de 5 días o superior, pues antes no tienen el desarrollo suficiente como para anillarlos y es preferible manipularlos sólo en una ocasión. Para obtener el peso de los pollos se empleó una báscula portátil (± 0.1 g). Después del pesado se devolvieron los pollos a sus nidos con la mayor rapidez posible.

Con la finalidad de analizar posibles relaciones entre el éxito reproductivo y la decisión de comenzar la reproducción, se consideró una última variable:

Fecha de puesta: fecha del inicio de cada puesta realizada por la pareja reproductora (día en el que pusieron el primer huevo), en calendario juliano (1= 30 marzo). En nuestro caso de estudio, cobra especial importancia la fecha de la primera puesta, debido al factor térmico. Para facilitar la interpretación de los análisis se estableció una variable que considera la fecha de la primera puesta por categorías (*Fp1 cat.*), donde: 1 = anterior al 11 de mayo; 2 = posterior al 11 de mayo. Considerando que el gorrión molinero pone un huevo por día (Cramp, 1992) y que la incubación comienza después de haber sido puesto el último huevo, se puede calcular la fecha de puesta, analizando si los huevos están fríos o calientes. Por ejemplo, la presencia de dos huevos fríos indicaría un inicio de puesta de uno a dos días anterior. En ciertos casos se ha calculado la fecha de puesta, determinando la edad de los pollos (según sus características morfológicas) y considerando que el gorrión molinero tiene una media de incubación de 14 días. En este caso la fecha de puesta sería la suma de los 14 días de incubación y la edad de los pollos en días.

2.6- Análisis de datos

Algunas de las variables mostradas han sido transformadas en categorías para facilitar la interpretación gráfica. El cálculo de estas categorías se efectuó considerando la diferencia entre el valor mínimo y máximo de la variable y el número de categorías. Por tanto no ha existido arbitrariedad en el establecimiento de las categorías.

En el caso de la estimación del aislamiento, se calculó el coeficiente de enfriamiento dos veces para cada caja (realizando por tanto, dos medidas de t). El coeficiente de aislamiento (mostrado en resultados), es el promedio de los dos cálculos, a fin de reducir posibles errores experimentales. El método mostró una repetibilidad del 95.6% ($r^i = 0.956$; $F = 48.780$, $p = 0.000$) y un error de medida de 0.043 (véase Senar, 1999).

La variable *Masa c. Pollos*, que figura en el apartado resultados, incluye el peso de los pollos con una edad comprendida entre 5 y 8 días de desarrollo, debido a que no se ha observado para estas edades una correlación estadísticamente significativa entre el peso y la edad ($p > 0.05$, en la regresión lineal). Con el fin de evitar posibles errores de pseudorreplicación, puesto que hubo varios pollos simultáneamente en cada caja, se calculó el promedio del peso incluyendo todos los pollos de una misma nidada.

A partir del conjunto de variables explicadas anteriormente, se generó una matriz de datos para su posterior análisis. Todos los análisis se han realizado con el software STATISTICA 7.0, bien mediante análisis de la varianza (ANOVA *one-way*), o bien mediante regresiones lineales (GML-*simple regression*).

3. RESULTADOS

3.1- Aislamiento

Se han encontrado diferencias estadísticamente significativas entre el coeficiente de enfriamiento y el número de huevos ($F_{2,14} = 3.801$, $N = 17$, $p = 0.047$; Figura 4). El número de huevos más elevado se corresponde con los valores menores del coeficiente de enfriamiento. Por lo tanto, las cajas dónde se ha observado mayor número de huevos han presentado un nivel de aislamiento térmico considerablemente superior.

Se ha observado una relación significativa entre el coeficiente de enfriamiento y la masa de los pollos ($r = 0.627$; $N = 13$ $p = 0.021$; Figura 5). Los valores mayores de coeficiente de enfriamiento se corresponden con los valores mayores de masa corporal. Es decir, las cajas con menor grado de aislamiento térmico presentaron pollos de mayor tamaño. La masa corporal de los pollos no se ha relacionado con el número de pollos presentes en el nido ($p > 0,05$), pero si con la fecha de puesta expresada en categorías ($F_{1,11} = 12.359$, $N = 13$, $p = 0.004$).

No se ha obtenido ninguna relación al comparar el coeficiente de enfriamiento con el resto de parámetros reproductivos ($p > 0,05$ en todos los casos).

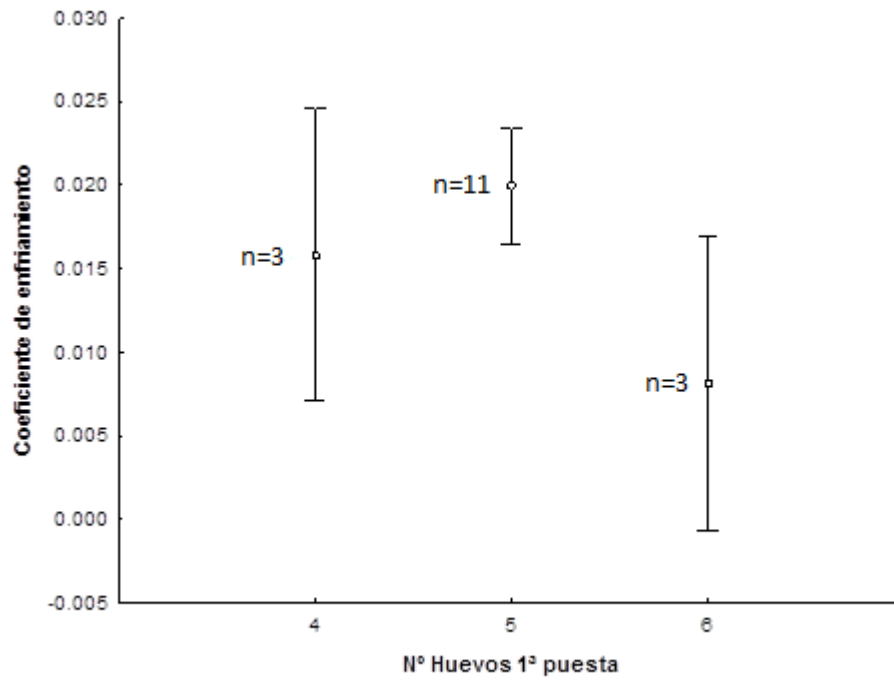


Figura 4. Comparación del coeficiente de enfriamiento según el número de huevos de la primera puesta.

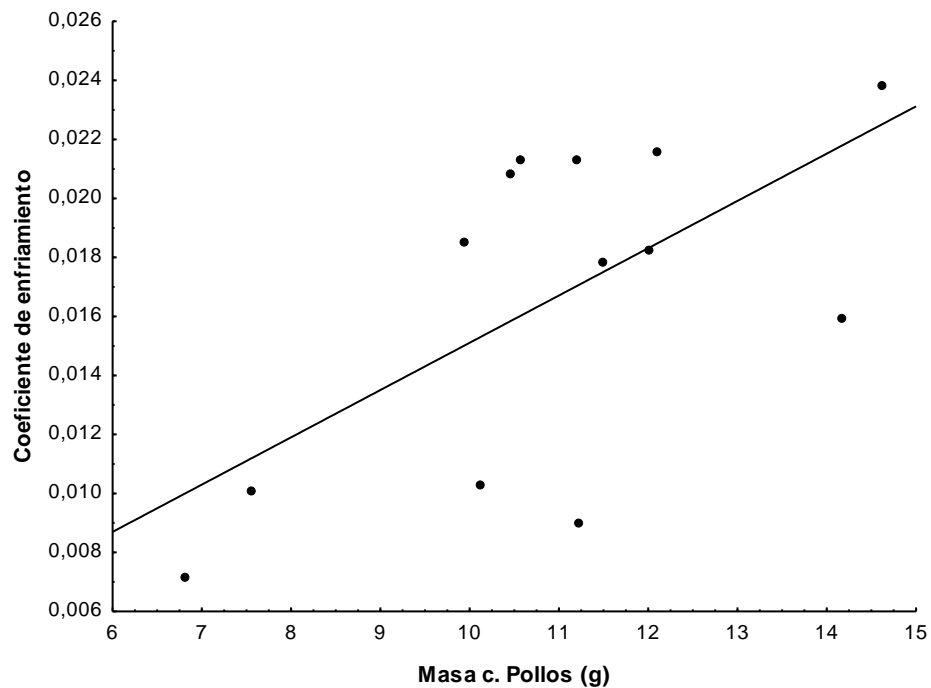


Figura 5. Relación entre la masa corporal de los pollos y el coeficiente de enfriamiento.

3.2- Alteración del ambiente

Se han obtenido diferencias estadísticamente significativas entre los dos niveles de tratamiento (aislamiento artificial/condiciones normales), respecto a ciertos parámetros

reproductivos. Las cajas aisladas artificialmente han mostrado mayor presencia de al menos un pollo muerto ($F_{1,15} = 6.483$, $N= 17$, $p= 0.022$; Figura 6) y mayor número de pollos muertos en la primera puesta ($F_{1,15} = 4.737$, $N= 17$, $p= 0.045$). Además, el número de huevos de la primera puesta y el número total de pollos volados ha sido inferior en las cajas con aislamiento añadido ($F_{1,15} = 4.811$, $N= 17$, $p= 0.044$ y $F_{1,15} = 5.698$, $N= 17$, $p= 0.030$ respectivamente).

Las parejas instaladas en las cajas con aislamiento artificial han mostrado menores valores de inversión parental, en cuanto a la altura del nido ($F_{1,15} = 6.644$, $N= 17$, $p= 0.021$; Figura 7), la altura de la cama ($F_{1,15} = 11.497$, $N= 17$, $p= 0.004$) y el peso del nido ($F_{1,15} = 5.538$, $N= 17$, $p= 0.032$).

No se han obtenido diferencias entre el nivel de tratamiento y el coeficiente de enfriamiento ($p > 0,05$).

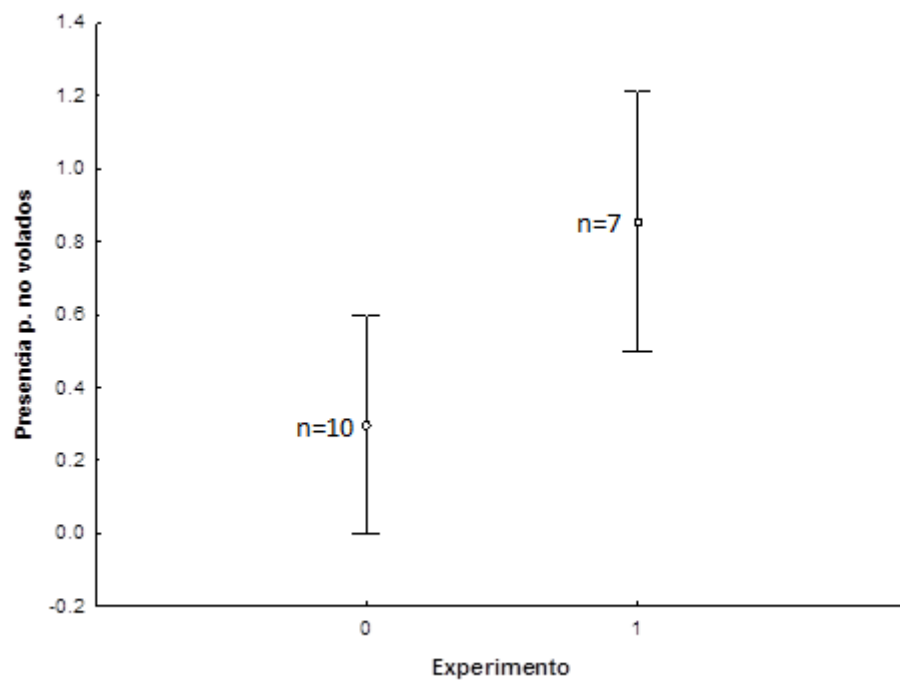


Figura 6. Presencia de al menos un pollo muerto según el tratamiento de aislamiento.

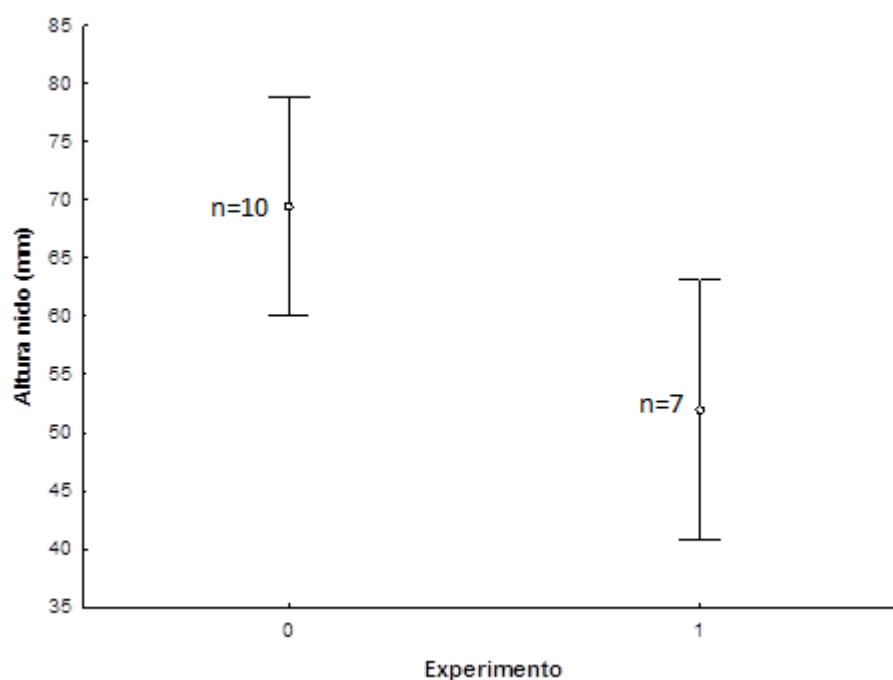


Figura 7. Comparación de la altura de los nidos según el tratamiento de aislamiento.

3.3- Inversión parental

No se ha observado ninguna relación significativa, al comparar las variables que representan la inversión parental con el aislamiento de los nidos (coeficiente de enfriamiento), en términos de temperatura ($p > 0.05$ en todos los casos).

Sin embargo, se han obtenido resultados significativos en la comparación de la inversión parental con las variables que representan los parámetros reproductivos.

Se ha obtenido una relación entre el número total de pollos volados y el peso del nido (categorizado) construido por los parentales ($F_{2,14} = 4.660$, $N=17$, $p= 0.028$; Figura 8). Los nidos más pesados han mostrado un mayor número de pollos volados. Además, los nidos de mayor peso han albergado un mayor número de pollos nacidos ($F_{2,14} = 5.023$, $N=17$, $p= 0.022$).

El peso en plumas recolectadas por los parentales ha mostrado una relación significativa tanto con el número total de pollos que han logrado abandonar el nido ($r = 0.646$, $N=17$, $p= 0.005$), como con la masa corporal de los pollos presentes en los nidos ($r = -0.602$, $N=13$, $p= 0.029$; Figura 9). Dicha relación ha sido directamente proporcional en el primer caso e inversamente proporcional en el segundo. Los nidos más pesados, han sido también los que han albergado mayor contenido en plumas ($r = 0.555$, $N=17$, $p= 0.02$).

La tabla 1 muestra el resto de resultados para los que se ha obtenido significación estadística, al comparar las variables que reflejan inversión parental con las que reflejan el éxito reproductivo.

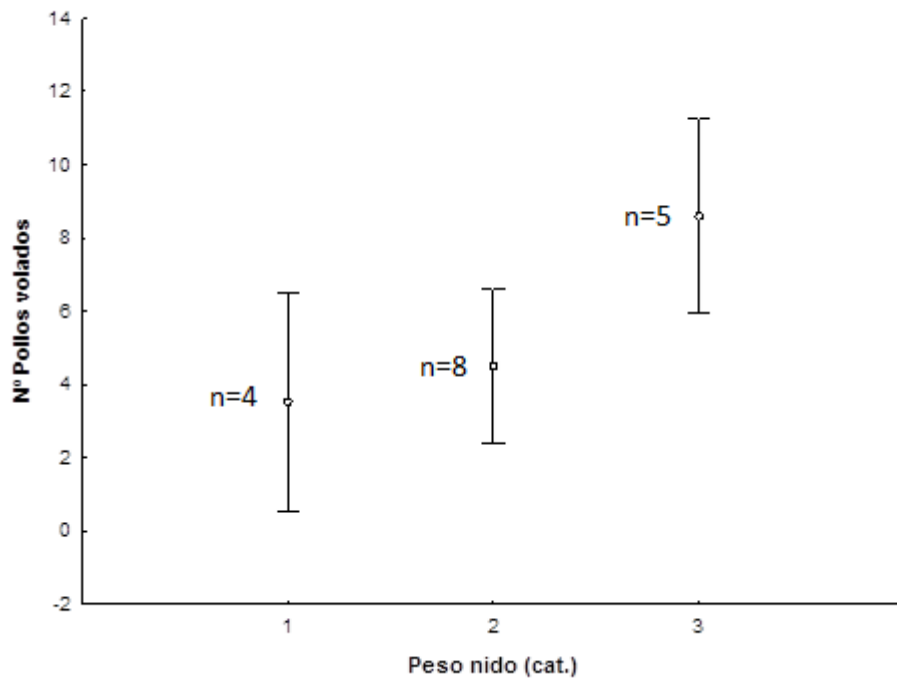


Figura 8. Comparación del número de pollos volados, según el peso del nido.

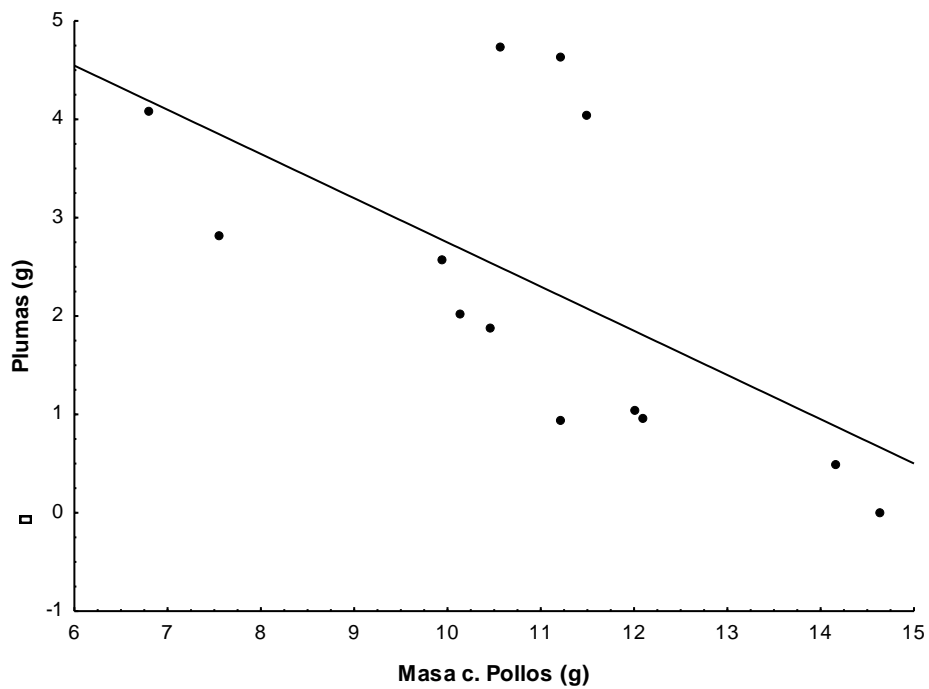


Figura 9. Relación entre el contenido en plumas de los nidos y el peso de los pollos.

Análisis de la inversión parental y el éxito reproductivo						
Inversión parental	Éxito reproductivo					
	Nº p. volados 1ªp.	Nº Hv 1ª p.	Masa c.Pollos (g)	Nº puestas	Presencia p. no volados	
Altura cama (mm)	N.s	N.s	N.s	$F_{2,14}= 7.550$ $p=0.022$ +	N.s	
Plumas (g)	$r= 0.712$ $p=0,001$	$F_{2,44}= 8.991,$ $p=0.000$ +	$r = -0.602$ $p=0.029$ (Figura 8)	$F_{1,12}= 6.201,$ $p=0.028$ +	$F_{1,15}= 17.288,$ $p=0.008$ -	
Altura nido cat. (mm)	N.s	N.s	$F_{1,11}= 5.600,$ $p=0.037$ -	N.s	N.s	

Tabla 1. Relación entre las variables que miden la inversión parental y las que miden el éxito reproductivo. En todos los casos $N=17$, excepto en los análisis que incluyen Masa c.Pollos donde, $N=13$.

Símbolos; + = relación directamente proporcional entre variables (si una aumenta la otra aumenta); - = relación inversamente proporcional entre variables (si una aumenta la otra disminuye); N.s = No significativo ($p>0,05$);

4. DISCUSIÓN

4.1- Aislamiento

Se han obtenido resultados que indican una relación entre el nivel de aislamiento y los parámetros reproductivos. Las cajas que han presentado mayor valor de aislamiento han mostrado mayor número de huevos en la primera puesta y menor valor medio de masa corporal en los pollos.

En cuanto al número de huevos, debemos considerar que el tamaño muestral para las cajas que han tenido un número de huevos alto ha sido escaso (sólo 3 cajas han presentado más de 5 huevos). Por lo tanto, el aislamiento térmico podría tener un efecto sobre el tamaño de puesta, pero sería necesario un análisis más potente para comprobarlo.

En cuanto a la masa corporal de los pollos, hemos observado que los pollos de mayor tamaño (con una edad de 5 a 8 días) se encontraron en las cajas menos aisladas. Este resultado podría derivar de la importancia del aislamiento del nido cuando los pollos aún son jóvenes y

no son homeotermos (Winkler, 1993). La adquisición de la homeotermia depende de la especie en concreto. Los pollos de *Tachylineata bicolor* no son homeotermos hasta los 9 días de edad (Marsh, 1980), y los pollos de *Ciconia ciconia* no termorregulan adecuadamente hasta los 20 días (Jovani & Tella, 2004). En el caso del gorrión molinero, hemos considerado que empiezan a ser homeotermos a partir de los 9 días de edad, cuando ya empiezan a presentar plumas en todas las partes del cuerpo (ver figura 2). Antes de los 9 días los pollos presentan partes del cuerpo sin emplumar bastante evidentes (Aguirre, comm pers.) En relación con nuestros resultados, los pollos criados en cajas poco aisladas requerirían un tamaño mayor que les facilitase la supervivencia, puesto que un incremento de masa corporal tiene ventajas en ambientes fríos (Zimicz, 2002). Un resultado similar fue mostrado por Mertens (1977), quien observó que la termorregulación en pollos de carbonero común mejora con el aumento del peso corporal. Estos argumentos también valdrían para explicar por qué el peso de los pollos ha sido mayor en las fechas de puesta más tempranas, asumiendo que en estas fechas la temperatura ambiental haya sido más baja, que en fechas posteriores.

No obstante, debemos ser prudentes al interpretar este resultado en concreto. Hemos asumido que el peso de los pollos no varía significativamente para las edades de entre 5 y 8 días, ($p > 0,05$) al realizar la regresión. Sin embargo, este resultado no significa que dicha relación no exista con total seguridad. Sería interesante repetir el análisis con pollos de exactamente el mismo desarrollo, de cara a posibles investigaciones futuras.

Si consideramos el dilema parental de tener más descendencia de menor calidad o menos descendencia de mejor calidad (Alonso *et al.*, 2007), los dos tipos de resultados mostrados podrían tener una relación excluyente. Sin embargo, no se ha encontrado una relación directa entre el número de huevos puesto (en cada nidada) y la masa de los pollos, debido a que no disponemos de un tamaño de muestra suficiente para realizar este análisis. No obstante, la masa corporal de los pollos no ha mostrado relación con el número de hermanos presentes en el nido. Por tanto, el nivel de aislamiento podría estar condicionando una estrategia u otra (cantidad vs calidad), pero éstas no son necesariamente excluyentes entre sí.

4.2- Alteración del ambiente

Los resultados obtenidos en el experimento muestran una influencia de éste sobre los parámetros reproductivos, al igual que en los experimentos de Álvarez & Barba (2009) y Lombardo *et al.* (1995). También se observa una influencia sobre las variables de inversión parental, como ocurrió en el estudio de Ardia *et al.* (2009).

Sin embargo, al añadir placas de poliéster en los nidos, no hemos obtenido una mejora en los parámetros reproductivos, como se podía esperar. De hecho, las cajas con aislamiento añadido presentaron significativamente menor número de huevos en la primera puesta, menor número de pollos volados y mayor número de casos donde al menos 1 pollo no logró volar (murió antes de abandonar el nido). Parece poco probable que sean las características del poliestireno las que han causado estos resultados, puesto que se trata de un material inodoro, que no desprende gases y no es tóxico, salvo en caso de ingesta. Lo último tampoco parece razonable, puesto que esta especie a menudo utiliza diversos tipos de plástico en sus nidos (García-Navas, 2008). Por lo tanto, estos resultados podrían estar relacionados con la calidad parental, siendo las parejas de peor calidad las que han ocupado las cajas aisladas con poliestireno. Probablemente, las parejas de mejor calidad han rechazado las cajas con aislamiento añadido, por encontrarlas extrañas.

No disponemos de datos directos para medir la calidad parental, pero las variables de inversión parental podrían reflejar en cierta medida la calidad de los individuos. Capilla & Aguirre (2013) encontraron que el peso del nido se relacionaba positivamente con el éxito de reproducción (para la misma población de aves de nuestro estudio), por lo que podría ser una variable que refleja calidad parental. En nuestro estudio, las cajas aisladas con poliestireno han presentado nidos significativamente menos pesados y menos contruidos en general (menor altura del nido y del cuenco), lo que iría en favor del argumento de la calidad parental. En base a los resultados, no podemos concluir que el aislamiento tenga un efecto independiente de la calidad parental sobre el éxito de reproducción.

Se debe considerar que la ausencia de diferencias en el nivel de aislamiento entre las cajas con manipulación y las no manipuladas no significa que no existan, puesto que ciertas cajas llevan material adicional que, además, tiene propiedades aislantes. Es más probable que nuestro análisis del coeficiente de enfriamiento no haya sido lo bastante exacto como para detectar diferencias entre unas y otras.

4.3- Inversión parental

Se han obtenido resultados que indican una relación de la inversión parental con el éxito reproductivo. Al igual que obtuvieron Capilla & Aguirre (2013) en un estudio con la misma población de aves, los nidos más pesados y con mayor contenido en plumas han mostrado mayor número de pollos volados. Además, en este estudio se ha encontrado una relación entre el contenido en plumas y otras variables de éxito reproductivo (véase Tabla 1), entre las que podemos destacar la masa corporal de los pollos. Las medidas de inversión

parental que se refieren a la altura del nido también han mostrado relación con el éxito reproductivo, en concordancia con los resultados obtenidos por Lombardo (1994). La altura del cuenco se ha relacionado con el número de puestas, mientras que la altura del nido se ha relacionado con el peso de los pollos.

En vista de los resultados obtenidos la inversión parental en lo referente a la construcción del nido tiene una influencia sobre los parámetros reproductivos, tanto en términos de cantidad como en calidad de la descendencia.

No se ha observado una relación entre las variables de inversión parental y el coeficiente de enfriamiento, aunque existan evidencias de que la necesidad de controlar el ambiente térmico, puede influir en la construcción de los nidos (Collias & Collias, 1984; Hansell, 2000). Sin embargo, no se puede concluir con seguridad que esta relación no exista. En líneas generales los resultados obtenidos podrían interpretarse desde dos perspectivas diferentes.

Una posible interpretación sería que la inversión parental no tenga una influencia de peso en el nivel de aislamiento térmico. Cabe la posibilidad de que el éxito de reproducción no esté demasiado condicionado por la temperatura para esta población en concreto. El haber encontrado una relación entre el coeficiente de enfriamiento y los parámetros reproductivos, se debería más a la calidad parental, que al propio efecto de la temperatura. Al tratarse de una población urbana situada en Madrid, es lógico pensar que las condiciones climáticas no sean tan extremas como en otros lugares y los parentales podrían adaptarse al clima sin importar demasiado el nivel de aislamiento que generan con sus nidos. De hecho Schöll & Hille (2014) concluyeron que la altitud y su consecuente repercusión en la temperatura, no forzaba a los parentales a aislar más los nidos. Esto supone un interés añadido si consideramos que nuestra población no se asentó a lo largo de un gradiente de altura. En esta línea de argumentación, los resultados obtenidos en la comparación de la inversión parental y el éxito reproductivo, se justificarían de nuevo a través de la calidad de los parentales. Es decir, que los nidos más elaborados hayan mostrado mayor éxito reproductivo, se debería únicamente a que han sido construidos por parentales más aptos y no al efecto térmico. En esta situación, la relación mostrada entre el contenido en plumas y el éxito reproductivo podría deberse a que estas constituyen una medida indirecta que refleja el estado de salud y la calidad fenotípica del reproductor (Soler *et al.*, 1998; Tomás *et al.*, 2006), más que a sus propias cualidades térmicas. Otra prueba de esta adaptabilidad hipotética, es que podrían desarrollar diferentes estrategias reproductivas (véase apartado 4.1) en función del ambiente térmico evitando construir un nido tan elaborado que mejorara la situación térmica. No podemos confirmar esta

hipótesis ya que no disponemos de medidas directas de la calidad parental como la condición individual de las parejas.

Otra posibilidad de interpretación (no menos probable en base a nuestros resultados), es que la medición del coeficiente de enfriamiento no ha sido lo suficientemente precisa como para detectar la relación entre el aislamiento y el nivel de elaboración parental del nido. En este caso, la relación mostrada entre la inversión parental y el éxito de reproducción no se debería únicamente a la calidad de las parejas, sino que existiría un efecto térmico, que no se ha logrado detectar en este estudio. Una prueba a favor de esta escasa sensibilidad en el análisis térmico, es el no haber encontrado relación entre el coeficiente de enfriamiento y la cantidad de plumas, contrariamente a los resultados obtenidos por Schöll & Hille (2014). Dicho resultado no confirmaría la asunción de que las plumas se emplean en los nidos debido a sus propiedades aislantes (Lombardo *et al.*, 1995; Reid *et al.*, 2002; Hilton *et al.*, 2004). Este argumento se hace más evidente si recordamos que tanto el coeficiente, como el peso en plumas han sido relacionados significativamente con la masa corporal de los pollos, considerando que esta variable refleja el éxito reproductivo. En este caso, la relación entre el contenido en plumas y la masa de los pollos podría justificarse siguiendo la línea de argumentación explicada en la hipótesis de aislamiento (apartado 4.1). Nidos con menor contenido en plumas presentan pollos de mayor tamaño, porque esto supone una ventaja de supervivencia si se asume que estas cajas tienen menor aislamiento y los pollos no son capaces de termorregular adecuadamente por ser jóvenes. De la misma manera se explicaría la relación entre la masa corporal y la fecha de puesta (apartado 4.1) lo que constituye una prueba adicional para esta línea argumental.

Se han mostrado dos perspectivas diferentes con la finalidad de esclarecer la interpretación de los resultados obtenidos. Sin embargo, no se pretende concluir que haya ocurrido una cosa o la otra. Probablemente en el caso de nuestra población de estudio, el éxito reproductivo este influenciado tanto por la calidad parental como por el efecto del aislamiento, en sí mismo o modulado en mayor o menor medida por las parejas reproductoras a través de sus construcciones.

El éxito reproductivo además podría verse afectado por otros factores que no se han mencionado por no estar incluidos en los objetivos generales del estudio. En la línea de investigación que nos concierne, la orientación de las cajas podría influir en la temperatura interior del nido y afectar a la reproducción (Ardia *et al.*, 2006). Además la experiencia individual de los parentales (condicionada por la edad), podría influir sobre el nivel de construcción de los nidos (Sasvári & Hegyi, 1994). Sería interesante analizar si las parejas

emplean las mismas cajas durante dos temporadas seguidas, puesto que la fidelidad en cuanto a los sitios de reproducción, puede ocasionar una ventaja reproductiva (Vergara *et al.*, 2006) debido al mayor conocimiento del territorio.

En investigaciones futuras sería relevante distinguir el efecto de aislamiento que ejercen los nidos del que ejercen las propias cajas (separando los dos tipos de análisis), así como obtener datos acerca de los adultos, como la condición física (a través de medidas biométricas y fisiológicas), o la edad. Obtener este tipo de información puede ser útil en la interpretación de los resultados, puesto que se podría analizar con mayor exactitud el papel de los parentales sobre los aspectos térmicos del nido.

5. CONCLUSIONES

Se ha observado que el nivel de aislamiento presente en las cajas nido puede tener influencia sobre los parámetros reproductivos de las parejas reproductoras. Sin embargo, no se puede determinar si esto se debe al efecto térmico en sí, o parte del efecto es causado por la calidad parental.

Una alteración de las condiciones de aislamiento puede repercutir sobre los parámetros reproductivos de las parejas, pero se debe considerar la posibilidad de haber provocado un sesgo a nivel de ocupación que influya sobre los resultados.

El nivel de elaboración de los nidos por los parentales ha mostrado una relación con el éxito reproductivo, aunque no se puede concluir que el aspecto térmico tenga una repercusión directa sobre dicha relación.

6. AGRADECIMIENTOS

A José Ignacio Aguirre por dirigir el estudio aportando sabiduría, experiencia y tiempo. A Laura Barbero por su inestimable ayuda en la realización de la parte experimental. A Blanca Bondía y Pablo Capilla por su colaboración en la interpretación de resultados y la realización de trabajos previos que han servido de referencia. Al grupo de seguimiento de fauna de la UCM por su participación en la toma de datos semanal. Al departamento de Zoología y Antropología de la UCM por el préstamo de material de laboratorio. A Patricia Castro y Pedro Escobar por permitirme realizar el experimento en su casa, con todas las consecuencias. A los compañeros del Máster de zoología (de la UCM) por su paciencia y aporte de distintos puntos de vista.

7. BIBLIOGRAFÍA

- Alonso, C., Bertrand, S., & Sorci, G. (2007). Sex-specific transgenerational effects of early developmental conditions in a passerine. *Biological Journal of the Linnean Society*, 91(3), 469-474.
- Álvarez, E., & Barba, E. (2009). Com afecta la qualitat del niu per se al procés d'incubació? Una aproximació experimental. *Revista catalana d'ornitologia*, 25(1), 11-18.
- Ardia, D. R., Pérez, J. H., Chad, E. K., Voss, M. A., & Clotfelter, E. D. (2009). Temperature and life history: experimental heating leads female tree swallows to modulate egg temperature and incubation behaviour. *Journal of Animal Ecology*, 78(1), 4-13.
- Ardia, D. R., Pérez, J. H., & Clotfelter, E. D. (2006). Nest box orientation affects internal temperature and nest site selection by Tree Swallows. *Journal of Field Ornithology*, 77(3), 339-344.
- Capilla, P & Aguirre, J.I. 2013. Urban environments and reproduction: nest materials and Eurasian tree sparrows (*Passer montanus*; Passeridae). In review.
- Collias, N. E. & Collias, E. C. (1984). Nest building and bird behaviour. Princeton. University Press.
- Cramp, S., & Brooks, D. J. (1992). Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of the western Palearctic. Oxford University Press.
- Clutton-Brock, T. H. (1991). The evolution of parental care. Princeton University Press. Chapter 1.
- Dawson, R. D., O'Brien, E. L., & Mlynowski, T. J. (2011). The price of insulation: costs and benefits of feather delivery to nests for male tree swallows *Tachycineta bicolor*. *Journal of Avian Biology*, 42(2), 93-102.
- Dolenec, Z., Dolenec, P., & Møller, A. P. (2011). Warmer springs, laying date and clutch size of tree sparrows *Passer montanus* in Croatia. *Current Zoology*, 57(3), 414-418.
- Field, R. H., & Anderson, G. Q. (2004). Habitat use by breeding Tree Sparrows *Passer montanus*. *Ibis*, 146(s2), 60-68.
- García-Navas, V. (2008). Gorrión Molinero – *Passer montanus*. En: Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Carrascal, L. M., Salvador, A. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. <http://www.vertebradosibericos.org>
- Hansell, M. (2000). Bird nests and construction behaviour. Cambridge University Press. Chapter 5.

- Hoi, H., Schleicher, B., & Valera, F. (1994). Female mate choice and nest desertion in penduline tits, *Remiz pendulinus*: the importance of nest quality. *Animal behaviour*, 48(3), 743-746.
- Jovani, R., & Tella, J. L. (2004). Age-related environmental sensitivity and weather mediated nestling mortality in white storks *Ciconia ciconia*. *Ecography*, 27(5), 611-618.
- Kern, M. D., & Van Riper III, C. (1984). Altitudinal variations in nests of the Hawaiian honeycreeper *Hemignathus virens virens*. *Condor*, 443-454.
- Liljeström, M., Schiavini, A., & Reboreda, J. C. (2009). Chilean swallows (*Tachycineta meyeni*) adjust the number of feathers added to the nest with time of breeding. *The Wilson Journal of Ornithology*, 121(4), 783-788.
- Lombardo, M. P. (1994). Nest architecture and reproductive performance in Tree Swallows (*Tachycineta bicolor*). *The Auk*, 814-824.
- Lombardo, M. P., Bosman, R. M., Faro, C. A., Houtteman, S. G., & Kluisza, T. S. (1995). Effect of feathers as nest insulation on incubation behavior and reproductive performance of Tree Swallows (*Tachycineta bicolor*). *The Auk*, 973-981.
- Lundy, H. (1969) A review of the effects of temperature, humidity, turning and gaseous environment in the incubator on the hatchability of the hen's egg. *The Fertility and Hatchability of the Hen's Egg* (eds T. C. Carter & B. M. Freeman), pp. 143-176. Oliver & Boyd, Edinburgh.
- Mainwaring, M. C., Hartley, I. R., Lambrechts, M. M., & Deeming, D. C. (2014). The design and function of birds' nests. *Ecology and evolution*, 4(20), 3909-3928.
- Mazgajski, T. D., & Rykowska, Z. (2008). Dependence of nest mass on nest hole depth in the Great Tit *Parus major*. *Acta Ornithologica*, 43(1), 49-55.
- Mennerat A, Perret P, Lambrechts MM (2009) Local Individual Preferences for Nest Materials in a Passerine Bird. *PLoS ONE* 4(4): e5104. doi:10.1371/journal.pone.0005104
- Mertens, J. A. L. (1977). Thermal conditions for successful breeding in great tits (*Parus major* L.). *Oecologia*, 28(1), 1-29.
- Redpath, S. M., Arroyo, B. E., Etheridge, B., Leckie, F., Bouwman, K., & Thirgood, S. J. (2002). Temperature and hen harrier productivity: from local mechanisms to geographical patterns. *Ecography*, 25(5), 533-540.
- Reid, J. M., Bignal, E. M., Bignal, S., McCracken, D. I., & Monaghan, P. (2003). Environmental variability, life history covariation and cohort effects in the red-billed chough *Pyrrhocorax pyrrhocorax*. *Journal of Animal Ecology*, 72(1), 36-46.

- Reid, J. M., Cresswell, W., Holt, S., Mellanby, R. J., Whitfield, D. P., & Ruxton, G. D. (2002). Nest scrape design and clutch heat loss in Pectoral Sandpipers (*Calidris melanotos*). *Functional Ecology*, 16(3), 305-312.
- Sanz, J. J., & García-Navas, V. (2007). Datos sobre reproducción de aves trogloditas en cajonido dentro del parque nacional de cabañeros.
- Sasvári, L., & Hegyi, Z. (1994). Reproductive effort of colonial and solitary breeding tree sparrows *Passer montanus* L. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 34(2), 113-123.
- Schöll, E. M., & Hille, S. M. (2014). Do great tits *Parus major* nesting at high altitudes build better insulated nests?. *Ardeola*, 61(2), 323-333.
- Senar, J. C. (1999). La medición de la repetibilidad y el error de medida. *Etologuía*, 17, 53-64.
- Slagsvold, T. (1982). Clutch size, nest size, and hatching asynchrony in birds: experiments with the fieldfare (*Turdus pilaris*). *Ecology*, 1389-1399.
- Snow, D. W., & Perrins, C. M. (1998). *The Birds of the Western Palearctic. Concise Edition. Vol. 1. Non-Passerines.* Oxford Univ. Press.
- Soler, J. J., Cuervo, J. J., Moller, A. P., & de Lope, F. (1998). Nest building is a sexually selected behaviour in the barn swallow. *Animal Behaviour*, 56(6), 1435-1442.
- Tomás, G., Merino, S., Martínez-de la Puente, J., Moreno, J., Morales, J., & Lobato, E. (2008). Determinants of abundance and effects of blood-sucking flying insects in the nest of a hole-nesting bird. *Oecologia*, 156(2), 305-312.
- Vergara, P., Aguirre, J. I., Fargallo, J. A., & Davila, J. A. (2006). Nest-site fidelity and breeding success in White Stork *Ciconia ciconia*. *Ibis*, 148(4), 672-677.
- Webb, D. R. (1987). Thermal tolerance of avian embryos: a review. *Condor*, 874-898.
- White, F.N., & Kinney, J. L. (1974) Avian incubation. *Science* 186:107-115.
- Winkler, D. W. (1993). Use and importance of feathers as nest lining in Tree Swallows (*Tachycineta bicolor*). *The Auk*, 29-36.
- Zimicz, A. N. (2013). Ecomorfología de los marsupiales paleógenos de América del Sur .Doctoral dissertation, Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Plata. Argentina.