

¿Cómo afecta la calidad del nido *per se* al proceso de incubación? Una aproximación experimental

Elena Álvarez & Emilio Barba

How does nest quality *per se* affect the incubation process? An experimental approach
Given that a nest's thermal properties are affected by its composition and characteristics, and that nest temperature affects the incubation process, we would expect to find a relationship between nest characteristics and the incubation process. We tested this hypothesis in a Great Tit *Parus major* population, randomly substituting birds' original nests with artificial 'good' and 'bad' quality nests at the onset of incubation. Birds added material to almost all the replacement nests, although there was no difference between the good and bad nests in terms of the quantity of material added. The proportion of nests fledging at least one chick did not differ between control and good nests, but was significantly lower in bad nests. The length of the incubation period did not differ between good and control nests. Hatching success was higher in good than in control nests. Our results suggest that nest quality affects the incubation process, regardless of the quality of the parents. To our knowledge, this is the first study to have shown this relationship experimentally.

Key words: Great Tit, *Parus major*, nest size, incubation period, hatching success, Eastern Spain.

Elena Álvarez* & Emilio Barba, Instituto "Cavanilles" de Biodiversidad y Biología Evolutiva, Universidad de Valencia, Apartado oficial 22085, E-46071 Valencia.

*Autor para correspondencia: Elena.Alvarez@uv.es

Received: 30.07.08; Accepted: 10.02.09 / Edited by J. Quesada

Las aves construyen nidos para proporcionar protección y un microclima apropiado para el desarrollo de huevos y polluelos (Collias & Collias 1984). Por ejemplo, la composición y características del nido afectan a la temperatura, al flujo de calor y a la conductancia térmica del mismo (Mertens 1977, Skowron & Kern 1980, Hoi *et al.* 1994, Pinowski *et al.* 2006). Diversos trabajos han demostrado que cuando las temperaturas del nido son bajas los periodos de incubación son más largos (Haftorn 1983, Ardia *et al.* 2006, Hepp *et al.* 2006, Parker & Andrews 2007), el éxito de eclosión es menor, y el desarrollo de los embriones incluso puede llegar a ser anormal (Stoleson 1999, Hepp *et al.* 2006), aunque temperaturas demasiado altas también pueden afectar negativamente a algunos parámetros reproductores (e.g. Geraert *et al.* 1996).

Por tanto, la "calidad" del nido (en este caso, la capacidad del nido de mantener una temperatura adecuada) tiene un impacto sobre el éxito reproductor.

En muchas especies de aves altriciales, el nido es un importante componente del esfuerzo parental. Los padres dedican una gran cantidad de tiempo y energía a la construcción del nido, lo cual puede estar mediado por su estado de salud o su calidad fenotípica; en general, nidos más grandes, o aquellos construidos en menos tiempo, están asociados a individuos en mejor condición (Lens *et al.* 1994, Soler *et al.* 1998, Tomás *et al.* 2006). Si la calidad del nido está relacionada con la de los padres, es posible que el mayor éxito observado en nidos de mejor calidad pueda deberse a que los padres sean mejores, a que el nido sea mejor, o a una

interacción entre ambos factores. Que sepamos no existen trabajos que analicen el efecto de la calidad del nido sobre el éxito reproductor sin desvincular la calidad de los padres y la calidad o las características del nido, aunque la necesidad de estos estudios se ha puesto de manifiesto en algunos trabajos (e.g. Kim & Monaghan 2005a, b, Álvarez & Barba 2008).

El Carbonero Común *Parus major* es un paseriforme que anida en cavidades, y acepta de buen grado las cajas-nido para dicho propósito. Esto último hace que sea un modelo de estudio ideal para determinar la variación en el tamaño del nido, puesto que todos los individuos que crían en cajas-nido comienzan la construcción en una cavidad de dimensiones conocidas e idénticas. Esta especie construye un nido que está compuesto por una base principal de musgo y una parte superior que conforma la taza del nido compuesta básicamente por pelos y lana (Perrins 1979, Alabrudzińska *et al.* 2003), y son las hembras las que lo construyen (Gosler 1993). En nuestra área de estudio, la disponibilidad de musgo es baja, y la proporción de musgo en los nidos ($23\% \pm 14\%$, $n = 14$), es notablemente menor que en otros ambientes en los que se ha estudiado (e.g. $41\% \pm 19\%$, $n = 29$; Alabrudzińska *et al.* 2003).

El objetivo de este trabajo fue determinar experimentalmente si la calidad del nido por sí misma afectaba al proceso de incubación. Para ello, manipulamos algunos nidos con objeto de aumentar o empeorar su calidad respecto a nidos control, desvinculando así la posible contribución de la calidad de los padres de la de los nidos que atienden. En base a esto, predecimos que, si el proceso de incubación depende de la calidad del nido, (1) la duración media del periodo de incubación será menor en los nidos experimentales de buena calidad y mayor en los de mala calidad respecto a los nidos control, y/o (2) el éxito medio de eclosión será mayor en nidos experimentales de buena calidad y menor en los de mala calidad respecto a los nidos control.

Material y métodos

El estudio se realizó en un monocultivo extensivo de naranjos cerca de Sagunto, Este de España ($39^{\circ}42' N$, $0^{\circ}15' W$, 30 m s.n.m.). Para el estudio de la biología reproductora del Carbo-

nero Común se dispusieron cajas-nido durante la época reproductora (e.g. Greño *et al.* 2008).

Las cajas-nido se revisaron una vez por semana para determinar el inicio de la construcción de los nidos (día 1 = 1 de abril en todos los análisis). Conforme éstos se iban encontrando, se asignaron aleatoriamente a dos grupos: el grupo "experimental" ($n = 16$), en el que se realizaron las manipulaciones de los nidos, y el grupo "control" ($n = 16$), en el que se realizó el seguimiento de los nidos sin manipularlos. Todos ellos correspondían a primeras puestas. Ocho nidos del grupo experimental se cambiaron por nidos artificiales de buena calidad y ocho por nidos de mala calidad. Los nidos experimentales fueron construidos con una mezcla de musgo (en la base) y lana (en el cuenco), en una proporción de 20/0.6 g. (musgo/lana) en los de "buena calidad" y de 7/0.2 g. en los de "mala calidad" (peso fresco en todos los casos). La forma de construcción de los nidos experimentales fue similar, por lo que los nidos de "buena calidad" eran altos y con base más gruesa, mientras que los "malos" eran bajos y con base más fina. El peso de los nidos experimentales buenos y malos estuvo dentro del rango encontrado en la población (media = 20.6 ± 6.4 g., rango: 7.6 – 40.6 g., $n = 47$).

Todos los nidos fueron inspeccionados al menos una vez por semana. Se registró la fecha de puesta del primer huevo (estimada asumiendo la puesta de un huevo diario, Perrins 1979), el tamaño de puesta, la fecha de inicio de la incubación, la fecha de eclosión del primer pollo, y el número de huevos que eclosionaron.

El Carbonero Común suele comenzar la incubación, que realiza sólo la hembra, cuando la puesta está completa o con la puesta del penúltimo huevo (tamaño medio de puesta en la población: 7.7 ± 0.1 huevos, $n = 4$ años; Belda *et al.* 1998). En este trabajo hemos considerado como fecha de inicio de incubación el día de puesta del último huevo (e.g. Drent 1975). Así, el día 1 es el día de comienzo de la incubación determinado por este método.

Una vez determinado el día de inicio de incubación, se visitaron los nidos control de dos a cinco días más tarde para confirmar el tamaño de puesta. Los nidos experimentales se visitaron el día 3-4 de incubación para determinar el tamaño de puesta. En este momento se retiraron los nidos originales, junto con la caja en la que se encontraban, siendo sustituidos aleato-

riamente por cajas que contenían nidos artificiales de buena o de mala calidad. Los huevos fueron transferidos a estos nuevos nidos. Consideramos que los padres aceptaron inicialmente el cambio de nido si detectamos actividad tras el mismo: adición de material al nido (ver más abajo), continuación de la incubación y/o eclosión de los huevos.

El periodo de incubación (tiempo transcurrido desde la puesta del último huevo hasta el día anterior al nacimiento del primer pollo; e.g. Drent 1975) en esta especie dura aproximadamente 13 días (Perrin 1979). Por ello, los nidos se visitaron de nuevo el día 12 de incubación, y a partir de ahí diariamente, para registrar el día de inicio de la eclosión, definido como el día en que eclosiona el primer huevo.

Las visitas diarias continuaron hasta que nacieron todos los pollos o hasta que no se detectaron nuevas eclosiones, ya que algunos huevos no llegan a eclosionar. El periodo medio de eclosión en nuestra área de estudio es de 2.3 ± 0.57 días ($n = 32$; Barba 1991). Debido a que los huevos no eclosionados permanecen en el nido, el éxito de eclosión se estimó como el porcentaje de huevos que eclosionaron. Con el objeto de determinar si los padres modificaron el material de los nidos experimentales durante el periodo de incubación, al día siguiente de eclosionar el primer huevo, los nidos experimentales se cambiaron de nuevo por nidos hechos con musgo, y los polluelos fueron transferidos a estos nuevos nidos. Los nidos retirados se llevaron al laboratorio y se congelaron para su examen posterior.

Cuando los pollos tenían entre 10 y 14 días se intentó capturar a los padres mediante trampas colocadas en las cajas, o con redes japonesas rodeando éstas. Los individuos capturados se marcaron individualmente con anillas metálicas numeradas, y se determinó su sexo y edad (Svensson 1996). Diferenciamos dos clases de edad por diferencias en el plumaje: individuos de un año (que nacieron la temporada de cría anterior, y que llamaremos "jóvenes" a partir de ahora), y los que nacieron en años anteriores ("adultos"). De cada individuo medimos la longitud del ala y del tarso con una regla de tope (± 0.5 mm.) y un calibre digital (± 0.01 mm.) respectivamente.

Los nidos retirados se desmenuzaron, clasificando el material inicialmente en cuatro grupos: musgo, lana, pelo y plumas. En algunos fue

difícil separar el pelo de las plumas por lo que se agruparon estos componentes en todos los casos para los análisis. Los diferentes componentes se secaron en una estufa de convección (105°C , 12:00 horas) y determinamos su peso seco en una balanza digital portátil de precisión 0.01 g. Comprobamos en los primeros nidos que el peso se estabilizó tras 12:00 horas en la estufa. Además, se construyeron seis nidos experimentales, tres de buena y tres de mala calidad (que llamaremos nidos experimentales "iniciales"), a los que les aplicamos el mismo procedimiento de secado en la estufa y pesaje. Así, estos pesos se utilizaron de control para determinar el material añadido o eliminado por el ave de cada nido experimental (que llamaremos nidos experimentales "finales") colocado en el campo, calculando la diferencia entre las medidas de cada componente de los nidos experimentales finales con respecto a las medias de las medidas de los nidos experimentales iniciales.

Análisis estadísticos

Para analizar el éxito de eclosión transformamos los datos calculando el arcoseno de la raíz cuadrada de los porcentajes para poder utilizar pruebas paramétricas (Zar 1996).

Para comparar porcentajes (padres de diferentes clases de edad, huevos que eclosionaron) utilizamos pruebas G, utilizando el valor ajustado en el caso de tablas de 2×2 (Zar 1996). Para el resto de análisis se emplearon modelos lineales generales univariados, y pruebas *a posteriori* (Tukey) cuando era necesario, utilizando el paquete estadístico SPSS 15.0. Presentamos los valores medios \pm desviación típica.

Resultados

No se encontraron diferencias significativas en la fecha de inicio de puesta, ni en las características de los padres (edad y biometría), entre los nidos control y los nidos experimentales de buena y mala calidad (Tabla 1). Sin embargo, el tamaño de puesta fue significativamente mayor en los nidos de mala que en los de buena calidad (prueba de Tukey, $p = 0.004$; Tabla 1).

De los 16 nidos experimentales, ocho por tratamiento, sólo en tres, que fueron de mala calidad, no tenemos evidencias de que las aves

Tabla 1. Comparación de algunos parámetros reproductores, y de las características de los padres, entre los nidos control y experimentales de buena y mala calidad. Tamaños muestrales entre paréntesis. *Comparison of some breeding parameters, and characteristics of the parents, between control and good and bad quality experimental nests. Sample sizes in brackets.*

	Control [Control]	Bueno [Good]	Malo [Bad]	Estadístico [Statistic]	P
Fecha inicio puesta [Laying date]	7.44 ± 6.11 (16)	6.50 ± 5.48 (8)	7.50 ± 4.75 (8)	$F_{2,29} = 0.086$	0.917
Tamaño de puesta [Clutch size]	9.06 ± 1.00 (16)	8.13 ± 0.99 (8)	9.86 ± 0.69 (7)	$F_{2,28} = 6.430$	0.005
Longitud ala macho [Male wing length]	74.62 ± 1.04 (13)	74.64 ± 2.10 (7)	74.50 ± 1.22 (5)	$F_{2,22} = 0.016$	0.984
Longitud ala hembra [Female wing length]	71.12 ± 1.50 (13)	72.19 ± 1.79 (8)	71.10 ± 2.92 (5)	$F_{2,23} = 0.881$	0.428
Longitud tarso macho [Male tarsus length]	19.83 ± 0.62 (14)	19.92 ± 0.44 (7)	19.87 ± 0.24 (5)	$F_{2,23} = 0.062$	0.940
Longitud tarso hembra [Female tarsus length]	19.29 ± 0.55 (13)	19.45 ± 0.54 (8)	19.32 ± 0.55 (5)	$F_{2,23} = 0.204$	0.817
% Machos jóvenes [% Young males]	25.0 (4/16)	14.3 (1/7)	20.0 (1/5)	$G = 0.38$ g.l. = 2	> 0.05
% Hembras jóvenes [% Young females]	50.0 (8/16)	37.5 (3/8)	80.0 (4/5)	$G = 2.42$ g.l. = 2	> 0.05

aceptaran el cambio de nido: los huevos se encontraron fríos y no había material añadido en nuestra siguiente visita. En 13 de los 16 nidos experimentales sí registramos actividad tras el cambio, por lo que concluimos que al menos la hembra aceptó el cambio de nido y continuó atendiéndolo tras el mismo. Los tres nidos de mala calidad abandonados tras el cambio no se tendrán en cuenta en posteriores análisis.

Para determinar si los padres añadieron material en los nidos experimentales, comparamos

los nidos experimentales iniciales con los finales (Tabla 2). En siete de los ocho nidos experimentales finales de buena calidad los padres agregaron musgo (media: 4.96 g., rango: 0.90-9.70 g.), y en uno eliminaron 0.40 g. En los ocho eliminaron lana (media: 0.23 g., rango: 0.11-0.34 g.), y en siete de ellos añadieron pluma y pelo (media: 0.19 g., rango: 0.01-0.36 g.). En total, en siete nidos hubo una adición neta de material (media: 4.92 g., rango: 0.97-9.82 g.) y sólo en uno registramos una eliminación neta, exactamente 0.67 g.

Tabla 2. Peso seco (en g.) de los componentes de los nidos experimentales iniciales y de los experimentales utilizados por las aves y retirados tras el periodo de incubación (finales). Tamaños muestrales entre paréntesis (se han tenido en cuenta sólo aquellos nidos que tuviesen el componente al que hacen referencia). *Dry weight (in g.) of the components of experimental initial nests and experimental nests used by birds and removed after the incubation period (final). Sample sizes in brackets.*

	Nidos de buena calidad [Good quality nests]		Nidos de mala calidad [Bad quality nests]	
	Iniciales [Initial nests]	Finales [Final nests]	Iniciales [Initial nests]	Finales [Final nests]
Musgo [Moss]	16.10 ± 0.56 (3)	20.39 ± 4.06 (8)	5.63 ± 0.40 (3)	7.81 ± 1.27 (5)
Lana [Wool]	0.55 ± 0.01 (3)	0.32 ± 0.08 (8)	0.16 ± 0.01 (3)	0.67 ± 0.70 (4)
Plumas y pelo [Feathers and hair]		0.19 ± 0.13 (7)		1.33 ± 1.15 (5)
Total [Total]	16.65 ± 0.55 (3)	20.87 ± 4.04 (8)	5.79 ± 0.41 (3)	9.68 ± 1.03 (5)

Por otra parte los padres añadieron musgo en los cinco nidos experimentales finales de mala calidad (media: 2.18 g., rango: 0.67-3.47 g.). En cuatro añadieron lana (media: 0.51 g., rango: 0.01-1.53 g.) y en todos añadieron pluma y pelo (media: 1.33 g., rango: 0.13-2.93 g.). En total, en los cinco nidos registramos una adición neta de material (media: 3.89 g., rango: 2.57-5.40 g.). No se detectaron diferencias significativas en la cantidad de material añadido por los padres en los nidos experimentales finales de buena y mala calidad ($F_{1,11} = 0.031$, $p = 0.863$). Sin embargo se comprobó que en todos los nidos de buena calidad eliminaron lana y en la mayoría de los de mala calidad añadieron, por lo que la cantidad final de lana no diferió entre ambos tipos de nidos ($F_{1,11} = 0.851$, $p = 0.376$).

El porcentaje de nidos en los que al menos eclosionó un huevo fue del 94% ($n = 16$) en los nidos control, del 88% ($n = 8$) en los de buena calidad, y del 40% ($n = 5$) en los de mala calidad, siendo las diferencias significativas ($G = 6.42$, $g.l. = 2$, $p < 0.05$; Figura 1). No encontramos diferencias significativas entre los nidos control y los de buena calidad ($G = 0.19$, $g.l. = 1$, $p > 0.05$; Fig. 1), por lo que los agrupamos para compararlos con los de mala calidad. El porcentaje de nidos que fracasaron durante la incubación (no eclosionó ningún huevo) fue significativamente mayor en los nidos de mala

calidad que en los de buena calidad y los control juntos ($G = 5.11$, $g.l. = 1$, $p < 0.05$; Figura 1).

La duración del periodo de incubación (PI) no difirió significativamente entre los nidos control ($PI = 12.93 \pm 1.21$ días, $n = 14$) y los de buena calidad ($PI = 12.57 \pm 0.98$ días, $n = 7$; $F_{1,19} = 0.459$, $p = 0.506$). El éxito de eclosión fue mayor en los nidos experimentales de buena calidad que en los nidos control ($F_{1,20} = 4.788$, $p = 0.041$; Fig. 2). En ambos análisis, no pudimos incluir los nidos de mala calidad por falta de tamaño muestral ($n = 2$).

Discusión

Existen numerosos trabajos que relacionan alguna propiedad del nido (volumen, tamaño, peso total o sólo del musgo, capacidad de aislamiento térmico, estructura) con alguna estima del éxito reproductor (tamaño de puesta, éxito de eclosión, desempeño reproductor; e.g. Møller 1982, Lombardo *et al.* 1995, Alabrudzińska *et al.* 2003, Quader 2006, Álvarez & Barba 2008). En ninguno de estos trabajos se desvincula a los padres de los nidos que atienden, por lo que es posible que la mejor calidad de los padres que presumiblemente atienden nidos de buena calidad influya positivamente en el éxito reproductor, no quedando clara la contribución del nido

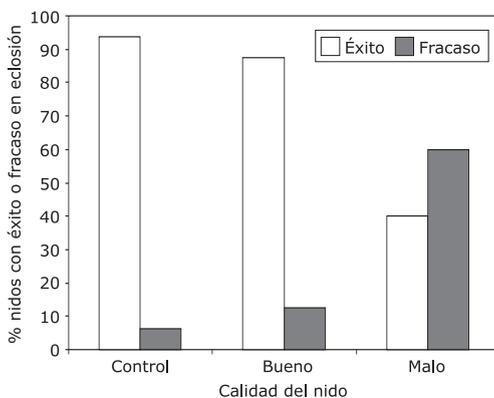


Figura 1. Porcentaje de nidos con éxito (en los que al menos eclosionó un huevo) y con fracaso (en los que no eclosionó ningún huevo) en función de la calidad del nido.

Percentage of successful nests (at least one egg hatched) and unsuccessful ones (no eggs hatched) in relation to nest quality.

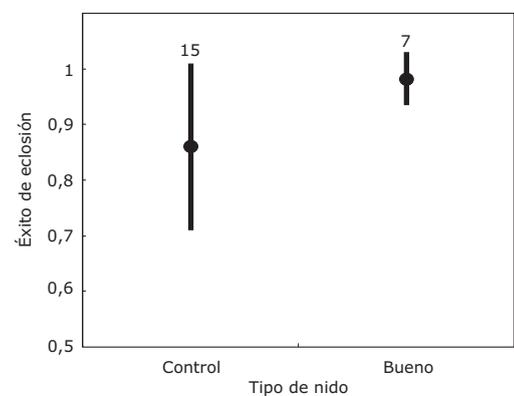


Figura 2. Éxito de eclosión en función de la calidad del nido. Se presenta la media \pm d.t.; y el tamaño muestral sobre las barras.

Hatching success in relation to nest quality. Mean \pm s.d.; sample size above bars.

per se. En nuestro estudio cambiamos aleatoriamente los nidos al principio de la incubación, desvinculando así la posible contribución de la calidad de los padres de la calidad de los nidos que atienden, por lo que los efectos encontrados podemos atribuirlos a la calidad del nido.

Pese a que la asignación de los nidos a uno u otro grupo fue aleatoria, el tamaño de puesta fue mayor en los nidos donde posteriormente realizamos el cambio por uno de mala que por uno de buena calidad. Este hecho no repercute en los resultados presentados, ya que para los nidos de mala calidad no pudimos analizar ningún factor relacionado con el número de huevos y pollos. Las características de los padres, y la fecha de inicio de puesta, no difirieron entre los nidos controles y los dos grupos experimentales.

El añadir material durante la incubación no es algo habitual en el Carbonero Común, o al menos no hemos encontrado referencia de ello (Perrins 1979, Cramp & Perrins 1993, Gosler 1993), así que es algo excepcional que lo hagan al cambiarles el nido. Esto puede ser debido a que necesiten material específico (pelo, plumas), que no les proporcionamos, puesto que se ha demostrado que este material es importante para el desarrollo de la incubación (Lombardo *et al.* 1995); prácticamente en todos los casos añadieron estos materiales en mayor o menor cantidad. Por otra parte, también casi todos añadieron musgo, probablemente debido a que las hembras, al encontrarse con un nido extraño, intentaran adecuarlo a sus necesidades añadiendo este material.

Un resultado inesperado fue que en todos los nidos de buena calidad eliminaron lana y en la mayoría de los de mala calidad la añadieron, de modo que al final la cantidad de lana en ambos tipos de nidos fue similar. La lana es un buen aislante térmico (e.g. Margalida & Bertran 2000), por lo que quizás la adición de este material sea beneficiosa para mantener un ambiente térmico adecuado en el nido. Así, esto explicaría que los padres que tuvieran poca lana intentan añadirla en los nidos mientras que aquellos que tuvieran en exceso la reiteraran, ya que en un ambiente mediterráneo esto podría comportar un sobrecalentamiento de la puesta. Por ejemplo, se han demostrado los efectos negativos de las altas temperaturas sobre el crecimiento de los pollos de algunas especies (Geraert *et al.* 1996). No obstante, las cantida-

des de lana observadas son en todo caso pequeñas, por lo que su significado biológico debería explorarse con más profundidad.

Las hembras añadieron la misma cantidad total de material en los nidos de buena y en los de mala calidad, por lo que se siguieron manteniendo nidos de ambas calidades durante todo el periodo nidícola estudiado.

La calidad del nido puede afectar a la duración del periodo de incubación, de manera que los nidos de peor calidad normalmente tienen periodos de incubación más largos (Lombardo *et al.* 1995). Al comparar el periodo de incubación entre los nidos control y de buena calidad no detectamos diferencias significativas. No pudimos compararlos con los de mala calidad por falta de tamaño muestral.

Las características del nido pueden influir para que la puesta finalmente eclosiona con mayor o menor éxito (e.g. Lombardo *et al.* 1995). En nuestro estudio, al haber manipulado la calidad de los nidos, podemos concluir que el menor porcentaje de nidos de mala calidad en los que al menos eclosiona un huevo se debe a las características del nido. De los tres nidos que fracasaron durante el periodo de incubación, en dos de ellos la causa fue el abandono de la puesta por parte de la hembra. Es posible que, aunque inicialmente la hembra acepte un nido de mala calidad, posteriormente lo abandone si estima que las probabilidades de éxito van a ser reducidas.

Por otra parte, también se detectó que, en los nidos donde al menos ha eclosionado un huevo, existe un mayor éxito de eclosión en los nidos de buena calidad que en los nidos control. Desafortunadamente, aquí tampoco pudimos compararlos con los nidos de mala calidad por falta de tamaño muestral. En el Carbonero Común, la parte basal del nido está compuesta principalmente de musgo (Perrins 1979, Alabrudzińska *et al.* 2003). Sin embargo, la proporción de musgo empleada por las aves para construir sus nidos en nuestra área de estudio es reducida en comparación con otros lugares (ver Introducción), lo que sugiere una escasez de este material en los campos de naranjos. Si la cantidad y proporción de musgo mejora las condiciones de incubación y el éxito de eclosión (e.g. Alabrudzińska *et al.* 2003), es posible que la construcción de nidos de tamaño relativamente grande, en los que la composición era básicamente musgo, haya mejorado las condiciones

medias de incubación en las parejas que criaron en nidos experimentales de buena calidad con respecto a la media de las parejas control.

En conclusión, nuestro trabajo sugiere que la calidad del nido *per se* puede contribuir de manera importante al éxito reproductor. Por un lado, las hembras tienen más tendencia a abandonar nidos de mala calidad. Por otro, la utilización de materiales adecuados es importante – así interpretamos la manipulación de la cantidad de lana en el nido, y el mejor éxito de eclosión en los nidos experimentales de buena calidad, contruidos básicamente con musgo, en relación con los nidos control, contruidos con los materiales disponibles de forma natural en nuestra área de estudio.

Agradecimientos

Queremos agradecer a las personas que nos han ayudado en el campo, especialmente a Jenifer Andreu, así como los comentarios de Javier Quesada y dos revisores anónimos, que han contribuido a mejorar una primera versión del manuscrito. EA disfrutó de una Ayuda a la Investigación para Jóvenes Ornitólogos no Profesionales de la Sociedad Española de Ornitología. Parte de la financiación se obtuvo de los proyectos CGL2004-00787 y CGL2007-61395 del Ministerio de Educación y Ciencia.

Resum

Com afecta la qualitat del niu *per se* al procés d'incubació? Una aproximació experimental

La composició i característiques del niu afecten les seves propietats tèrmiques, i la temperatura del niu afecta al procés d'incubació. Aleshores, esperem una relació entre les característiques del niu i el procés d'incubació. Contrastem aquesta hipòtesi en una població de Mallerenga Carbonera *Parus major*, canviant aleatoriament els nius originals per nius artificials de “bona” i “mala” qualitat al començament de la incubació. Els ocells van afegir material en quasi tots els nius experimentals, però no es van trobar diferències en la quantitat de material afegit entre els nius bons i dolents. La proporció de nius on almenys un pollet va volar no va diferir entre els nius control i els bons. El període d'incubació no va diferir entre els nius control i els bons. L'èxit d'eclosió va ser major en els nius bons que en els control. Els nostres resultats suggereixen que la qualitat del niu *per se* afecta al procés d'incubació, independentment

de la qualitat dels pares. Pel que sabem, aquest és el primer estudi que mostra aquesta relació de manera experimental.

Resumen

¿Cómo afecta la calidad del nido *per se* al proceso de incubación? Una aproximación experimental

La composición y características del nido afectan sus propiedades térmicas, y la temperatura del nido afecta al proceso de incubación. Por tanto, esperamos una relación entre las características del nido y el proceso de incubación. Contrastamos esta hipótesis en una población de Carbonero Común *Parus major*, cambiando aleatoriamente los nidos originales por nidos artificiales de “buena” y “mala” calidad al comienzo de la incubación. Las aves añadieron material en casi todos los nidos experimentales, pero no hubo diferencias en la cantidad de material añadido entre los nidos buenos y malos. La proporción de nidos donde voló al menos un pollo no difirió entre los nidos control y buenos, siendo significativamente más baja en los nidos malos. El periodo de incubación no difirió entre los nidos control y los buenos. El éxito de eclosión fue mayor en los nidos buenos que en los control. Nuestros resultados sugieren que la calidad del nido *per se* afecta al proceso de incubación, independientemente de la calidad de los padres. Por lo que conocemos, este es el primer trabajo que muestra esta relación de forma experimental.

Bibliografía

- Alabrudzińska, J., Kaliński, A., Slomczyński, R., Wawrzyniak, J., Zieliński P. & Bañbura, J. 2003. Effects of nest characteristics on breeding success of Great Tits *Parus major*. *Acta Ornithol.* 38: 151–154.
- Álvarez, E. & Barba, E. 2008. Nest quality in relation to adult bird condition and its impact on reproduction in Great Tits *Parus major*. *Acta Ornithol.* 43: 3–9.
- Ardia, D.R., Cooper, C.B. & Dhondt, A.A. 2006. Warm temperatures lead to early onset of incubation, shorter incubation periods and greater hatching asynchrony in tree swallows *Tachycineta bicolor* at the extremes of their range. *J. Avian Biol.* 37: 137–142.
- Barba, E. 1991. *Ecología de reproducción del carbonero común Parus major en el naranjal valenciano*. Tesis Doctoral. Valencia: Universidad de Valencia.
- Belda, E.J., Barba, E., Gil-Delgado, J.A., Iglecias, D.J., López, G.M. & Monrós, J.S. 1998. Laying date and clutch size of Great Tits (*Parus*

- major*) in the Mediterranean region: a comparison of four habitat types. *J. Ornithol.* 139: 269–276.
- Collias, N.E. & Collias, E.C.** 1984. *Nest building and bird behavior*. Princeton: Princeton University Press.
- Cramp, S. & Perrins, C.M.** (eds.). 1993. *The Birds of the Western Palearctic*. Vol. VII. Oxford: Oxford University Press.
- Drent, R.** 1975. Incubation. In Farner, D.S. & King, J.R. (eds.): *Avian Biology*. Vol. 5. Pp. 333–420. New York: Academic Press.
- Geraert, P.A., Padilha, J.C.F. & Guillaumin, S.** 1996. Metabolic and endocrine changes induced by chronic heat exposure in broiler chickens: growth performance, body composition and energy retention. *Brit. Journal Nutrit.* 75: 195–204.
- Gosler, A.G.** 1993. *The Great Tit*. London: Paul Hamlyn.
- Greño, J.L., Belda, E.J. & Barba, E.** 2008. Influence of temperatures during the nestling period on post-fledging survival of great tit *Parus major* in a Mediterranean habitat. *J. Avian Biol.* 39: 41–49.
- Haftorn, S.** 1983. Egg temperature during incubation in the Great Tit *Parus major*, in relation to ambient temperature, time of day, and other factors. *Fauna norv. Ser. C, Cinclus* 6: 22–38.
- Hepp, G.R., Kenamer, R.A. & Johnson, M.H.** 2006. Maternal effects in Wood Ducks: incubation temperature influences incubation period and neonate phenotype. *Funct. Ecol.* 20: 307–314.
- Hoi, H., Schleicher, B. & Valera, F.** 1994. Female mate choice and nest desertion in Penduline Tits, *Remiz pendulinus*: The importance of nest quality. *Anim. Behav.* 48: 743–746.
- Kim, S.-Y. & Monaghan P.** 2005a. Effects of vegetation on nest microclimate and breeding performance of lesser black-backed gulls (*Larus fuscus*). *J. Ornithol.* 146: 176–183.
- Kim, S.-Y. & Monaghan P.** 2005b. Interacting effects of nest shelter and breeder quality on behaviour and breeding performance of herring gulls. *Anim. Behav.* 69: 301–306.
- Lens, L., Wauters, L.A. & Dhondt, A.A.** 1994. Nest-building by crested tit *Parus cristatus* males: an analysis of costs and benefits. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 35: 431–436.
- 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*). *Auk* 112: 973–981.
- Margalida, A. & Bertran, J.** 2000. Nest-building behaviour of the Bearded Vulture *Gypaetus barbatus*. *Ardea* 88: 259–264.
- Mertens, J.A.L.** 1977. Thermal conditions for successful breeding in Great Tits (*Parus major* L.). II. Thermal properties of nests and nestboxes and their implications for the range of temperature tolerance of Great Tit broods. *Oecologia* 28: 31–56.
- Møller, A.P.** 1982. Clutch size in relation to nest size in the Swallow *Hirundo rustica*. *Ibis* 124: 339–343.
- Parker, S.C. & Andrews, R.M.** 2007. Incubation temperature and phenotypic traits of *Sceloporus undulatus*: implications for the northern limits of distribution. *Oecologia* 151: 218–231.
- Perrins, C.M.** 1979. *British Tits*. London: Collins.
- Pinowski, J., Haman, A., Jerzak, L., Pinowska, B., Barkowska, M., Grodzki, A. & Haman K.** 2006. The thermal properties of some nests of the Eurasian Tree Sparrow *Passer montanus*. *J. Thermal Biol.* 31: 573–581.
- Quader, S.** 2006. What makes a good nest? Benefits of nest choice to female Baya Weavers (*Ploceus philippinus*). *Auk* 123: 475–486.
- Skowron, C. & Kern, M.** 1980. The insulation in nests of selected North American songbirds. *Auk* 97: 816–824.
- Soler, J.J., Cuervo, J.J., Møller, A.P. & De Lope, F.** 1998. Nest building is a sexually selected behaviour in the barn swallow. *Anim. Behav.* 56: 1435–1442.
- Stoleson, S.H.** 1999. The importance of the early onset of incubation for the maintenance of egg viability. In Adams, N.J. & Slotow, R.H. (eds.): *Proc. 22 Int. Ornithol. Congr.*, Durban. Pp. 600–613. Johannesburg: BirdLife South Africa.
- Svensson, L.** 1996. *Guía para la identificación de los passeriformes europeos*. Madrid: SEO/BirdLife.
- Tomás, G., Merino, S., Moreno, J., Sanz, J. J., Morales, J. & García-Fraile, S.** 2006. Nest weight and female health in the Blue Tit (*Cyanistes caeruleus*). *Auk* 123: 1013–1021.
- Zar, J.H.** 1996. *Biostatistical analysis*. Third edition. New Jersey: Prentice Hall.