

Donato.

UNIVERSIDAD DE VALENCIA

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

Departamento de Microbiología

UNIDAD DE INVESTIGACIÓN DE ECOLOGÍA

Ecología de reproducción del carbonero común
***Parus major* en el naranjal valenciano**

Memoria que presenta
Emilio Barba Campos
para optar al grado de
Doctor en Ciencias Biológicas

Valencia, Noviembre 1991

UMI Number: U607656

All rights reserved

INFORMATION TO ALL USERS

The quality of this reproduction is dependent upon the quality of the copy submitted.

In the unlikely event that the author did not send a complete manuscript and there are missing pages, these will be noted. Also, if material had to be removed, a note will indicate the deletion.



UMI U607656

Published by ProQuest LLC 2014. Copyright in the Dissertation held by the Author.
Microform Edition © ProQuest LLC.

All rights reserved. This work is protected against
unauthorized copying under Title 17, United States Code.



ProQuest LLC
789 East Eisenhower Parkway
P.O. Box 1346
Ann Arbor, MI 48106-1346

UNIVERSITAT DE VALÈNCIA
BIBLIOTECA CIÈNCIES

Nº Registre 104

DATA 31-1-92

SIGNATURA T.O. 405

Nº LIBIS: Ri. 18771014

JOSÉ ANTONIO GIL-DELGADO ALBERTI, PROFESOR TITULAR DE ECOLOGÍA Y
COORDINADOR DE LA UNIDAD DE INVESTIGACIÓN DE ECOLOGÍA DEL
DEPARTAMENTO DE MICROBIOLOGÍA DE LA UNIVERSIDAD DE VALENCIA

CERTIFICA: Que D. Emilio Barba Campos ha realizado bajo su dirección, en la
Unidad de Investigación de Ecología de la Facultad de Ciencias
Biológicas, el trabajo titulado "Ecología de reproducción del
carbonero común *Parus major* en el naranjal valenciano", que
presenta para optar al grado de Doctor en Ciencias Biológicas.

Y para que conste a los efectos oportunos extendiendo el presente
certificado en Burjassot, a 14 de Noviembre de 1991.

A handwritten signature in black ink, appearing to read 'J. A. Gil-Delgado Alberti', is written over two horizontal lines. The signature is stylized and somewhat cursive.

Fdo. Dr. José Antonio Gil-Delgado Alberti

A mis padres

Agradecimientos

El presente trabajo no ha contado con ayuda oficial alguna. Por ello, literalmente, no hubiera sido posible su realización sin la colaboración desinteresada de las personas e instituciones abajo mencionadas. A todos ellos, mi más sincero agradecimiento por ayudarme a llevar a cabo este proyecto *a pesar* de algunas instituciones que supuestamente deben fomentar la investigación.

En primer lugar quiero agradecer especialmente a José Antonio Gil-Delgado su confianza y ayuda a lo largo de estos años. Creo que ha sido el único que no ha tenido nunca la más mínima duda de que este trabajo se terminaría algún día.

Los siguientes colegas y amigos han vertido opiniones (y ríos de tinta roja) sobre diferentes capítulos, parte de ellos, o sus versiones en inglés: Innes Cuthill, José Antonio Gil-Delgado, Andy Gosler, Philipp Heeb, Antero Järvinen, Albano López, Germán López, Rob Magrath, Jean-Louis Martin, Ed Minot, Markku Orell, Chris Perrins, Richard Pettifor, Susana Romo, Manuel Serra, Manuel Soler, Tore Slagsvold y Joost Tinbergen. Agradezco sobre todo la paciencia de aquellos que han sufrido mi precario inglés y han tratado (generalmente con éxito) de interpretar lo que yo pretendía decir. No todos comparten necesariamente las conclusiones presentadas, o el enfoque que finalmente se le ha dado al trabajo.

Dos instituciones han contribuido de forma fundamental en la búsqueda de la bibliografía referida en este trabajo. Agradezco a Antonio Páez y sus colaboradores en la Biblioteca de la Estación Biológica de Doñana por el envío (a veces urgente) de cientos de fotocopias a lo largo de estos años. Linda Birch (Alexander Library) me concedió toda clase de facilidades para el acceso a las bibliotecas y uso del material durante mis estancias en el Departamento de Zoología de la Universidad de Oxford. También deseo agradecer a Sabine Henrich, Antero Järvinen, Markku Kuitunen, Mats Lindén, Jean-Louis Martin, Mikko Ojanen, y Henrik Smith el envío de sus Tesis Doctorales, a Francisco Javier Sánchez-Aguado el envío de fotocopias de parte de su Tesis Doctoral, a Sergio Tralongo la comunicación de algunos resultados presentados en su Tesis de Laurea, y a Richard Pettifor el permitirme fotocopiar parte de su Tesis Doctoral.

La mayor parte de este trabajo se ha desarrollado en el Departamento de Ecología (hoy Unidad de Investigación de Ecología, perteneciente al Departamento de Microbiología) de la Universidad Literaria de Valencia. Sus directores o coordinadores durante este periodo, José Antonio Gil-Delgado, Rosa Miracle, y Federico Uruburu, me han permitido utilizarlo como base de operaciones, y beneficiarme de considerable apoyo logístico. Parte del trabajo de redacción se llevó a cabo en el Edward Grey Institute of Field Ornithology, Departamento de Zoología, Universidad de Oxford. Chris Perrins, director del E.G.I., y Sir Richard Southwood, director del Departamento de Zoología, me han permitido el libre uso de instalaciones, material, y otras facilidades durante mis estancias en Oxford. Una de estas estancias, de diez meses, fue financiada por la Fundación Cañada-Blanch, a través del British Council. Quedo profundamente agradecido a esta institución por la confianza en este proyecto y su apoyo incondicional.

Cuatro personas han hecho posible que el trabajo de campo se realizara mientras yo estaba en Inglaterra. José Antonio Gil-Delgado revisó los nidos en 1989, y Juan Monrós durante mis ausencias en 1990. Además, Albano López y Didac García me ayudaron a realizar los trampeos nocturnos de insectos, y se encargaron completamente de la tarea mientras yo estaba ausente. A ellos, y a aquellos que colaboraron esporádicamente en este menester, mi más sincero agradecimiento por su compañía durante las horas de vigilia y su dedicación pese a lo intempestivo del horario.

El estudio de la alimentación ha hecho derivar mi proyecto inicial sobre "pájaros" a uno donde el trabajo con insectos ha cobrado una inesperada relevancia. Ximo Baixeras ha tenido suficiente paciencia conmigo para orientarme en el mundo de la entomología, y concretamente en el diseño, fabricación y uso de las trampas de luz, en la determinación de los lepidópteros

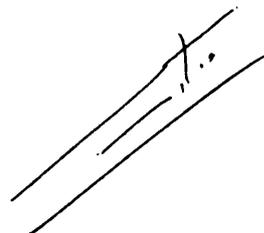
capturados y en la interpretación de los resultados. Didac García y Albano López han colaborado decisivamente en esta parte del trabajo.

Eduardo Belda se tomó la molestia de explicarme el uso del SPSS/PC+ en un momento en el que no le sobraba precisamente el tiempo. Innes Cuthill, José Antonio Gil-Delgado, Rob Magrath, Manuel Serra y Manuel Soler han hecho interesanes sugerencias en el enfoque estadístico de algunos problemas.

Mi hermano Carlos y mi madre han cargado con la parte más engorrosa de la redacción: la revisión ortográfica y gramatical y el chequeo de la bibliografía. Espero que quede algún error para poder decir que yo he hecho algo a este respecto.

No quiero olvidar aquí a aquellos amigos que han contribuido a que, en una u otra fase, no tirara borradores, separatas, libros o el ordenador por la ventana. Quiero hacer explícito mi agradecimiento a Ester Abril, Toni Raga y Miguel Amiguet por estar siempre ahí, a Pilar Amores por sus cartas absurdas, y por su inusitada habilidad para atraer la lluvia (y conseguir que nos mojáramos), a Carlos Barba por incontables horas de compañía tanto en todos los menesteres relacionados con este trabajo como en otros más lúdicos, a Lizz Lettmann por abrirme las puertas de su casa en Oxford y hacer que me sintiera en la mfa, a Albano López por cientos de horas de compañía en el campo compartiendo peripecias, calor, remojones, y algún susto, a Maddy Mitchell por llevar siempre la sonrisa puesta y dilapidar alegría en toda ocasión, a Mati Morales por ser aún más cabezota que yo y servirme de ejemplo en muchas cosas, a Alicia Negro y Nieves Tenza por compartir excursiones, bocadillos, problemas, cervezas, y amaneceres, a Susana Romo por poner sal, pimienta, mucho calor y, misteriosamente, conseguir que no explotara la mezcla, y a Yolanda Sanchis por sus fotografías, realidades y sueños. Y a todos ellos por ser como las buenas fuentes, que *también* manan en épocas de sequía.

Por último, pero no menos importante, a "mis" pájaros, que han soportado estoicamente mi intrusión en sus vidas, mi falta de experiencia en su trato al principio y, sin duda, mi exceso de confianza después. Espero que, aunque ellos no lo sepan, las molestias que les he causado contribuyan en algo a entenderlos mejor y proteger su existencia futura.



ABSTRACT

Some aspects of the breeding ecology of the Great Tit *Parus major* have been studied in orange groves in Sagunto, East Spain (39°42'N, 0°15'O, 30 m a.s.l.) during six years (1986-91). The traits studied include laying dates, length of the breeding season, number of broods per year, clutch size, egg size and shape, length of the incubation, hatching spread, nestling growth, and the relationship between nestling food abundance and reproductive performance of the birds. Our target was to describe these parameters and compare them with those of other populations based on data from the literature.

All the nests were in wooden nestboxes. The nests were regularly checked (at least once a week but usually more often) and, some years, eggs measured and nestlings weighed. During three years (1988-90) the phenology and abundance of the most abundant prey items consumed by the nestlings (moths -- Lepidoptera, Noctuidae) were monitored using light traps.

Mean laying date varied between 11 and 28 of April during the six years (mean 20.4, s.e. = 2.03), the differences being significant. The breeding season (from first egg to last fledging or failure) lasted between 80 and 106 days (mean 92.8, s.e. = 3.39, $n = 6$). Seventy two percent of the clutches were started in April, 20% May and 7% in June. The Great Tit population studied has an average of 2.0 (s.e. = 0.14, $n = 6$) "equally good months" for nesting (*sensu* McArthur 1964).

The Great Tit starts laying later as the latitude increases (26 European populations included). However, a curvilinear model, with an earliest start about 45°N and a delay both to the North and to the South describes the data significantly better. The number of "equally good months" for nesting is independent of latitude ($n = 19$ populations).

Nineteen percent (range 8-27% in different years) of pairs with successful first clutches started a second one; this percentage was smaller in years with late mean laying date. On average, pairs laying second clutches started the first one 6.1 days (s.e. = 0.32, $n = 15$) before the population mean. Thirteen percent of the pairs that lost their first brood started a repeat one; in all cases the first clutch was lost during the laying period.

Mean clutch size (first clutches) varied between 6.9 and 8.9 eggs in different years (mean 7.9, s.e. = 0.26, $n = 6$), the differences being significant. The mean clutch size decreased as the mean laying date was delayed. Mean clutch size of second clutches was 6.9 eggs (s.e. = 0.32, $n = 15$). Within pairs, the second clutch was significantly smaller than the first one. The difference in size between first and second clutches increased as the size of the first clutch increased. The interval between laying dates of first egg of first and second clutches increased four days for each egg added to the first clutch. Clutch size decreased significantly as the season progressed in three years, but non-significantly so in the other. This decrease was due to the smaller size of second clutches. For any particular year, there was no relationship between clutch size of first clutches and their laying dates.

Mean clutch size (first clutches) increases significantly as the latitude increases (46 populations included). However, a curvilinear model, which predicts the largest clutch size at about 56°N and a decrease both to the North and to the South describes the data significantly better. This model agrees with the idea that marginal or "peripheral" populations are more stressed than the ones inhabiting the central area of distribution of a species and invest least in reproduction.

Mean egg length was 18.2 mm (s.e. = 0.03), and mean egg width was 13.4 mm (s.e. = 0.02). Estimated egg weight and volume were 1.7 g (s.e. = 0.01) and 1.6 cm³ (s.e. = 0.01) respectively. Mean elongation (length to width ratio) was 136.2 (s.e. = 0.25, $n = 676$ eggs in all cases). Length and width were positively related, but they were independent between eggs within clutches. There was no between year or seasonal variation in egg volume. Egg volume was also independent of the clutch size and it did not differ between first and second clutches of the same pair the same year. There were no differences in the volume of eggs laid in the same order in clutches of different size. There were some statistically significant differences in the volume of eggs laid in different positions in the sequence but I found no definite pattern. Ambient temperature during egg formation was

not related to egg volume. The absence of patterns of variation suggest that ultimate factors were not responsible for egg size variation either between or within clutches in the population studied.

There are significant differences in egg size and shape between populations. Egg width increases with latitude (9 populations included). Excluding the populations of Ankara and Sagunto, egg length, weight and volume increases with latitude. This variation is discussed in relation to the size of the birds and thermal conditions.

The mean incubation period (from the moment in which the eggs are uncovered and warm to hatching of the first egg) was 13.1 days (s.e. = 0.18, $n = 35$). Incubation started at any moment between two days before and two days after clutch completion, but starting after laying the last egg was the most frequent behaviour. The best model to describe the variability in the duration of the incubation included the day at which incubation started and the laying date as independent variables. The duration of the incubation was independent of egg size and shape and clutch size. Hatching was asynchronous (mean 2.3 days, s.e. = 0.10, $n = 32$). Hatching spread was independent of the laying date, clutch size, the day at which incubation started and ambient temperature. The length of the period between the laying of the first egg and the hatching of the last one was dependent of clutch size and the day at which incubation started. Therefore, the duration of the reproductive attempt depends to some extent on two factors the female can control.

The nestlings reached an asymptotic weight of 17.6 g. Asymptotic weight decreased as the season progressed, but it was independent of clutch size, hatching or breeding success and ambient temperature during growth. The growth rate was 0.38 d^{-1} . Growth rate increased as the minimum temperature during growth increased and as hatching success decreased, but it was independent of clutch size.

Growth patterns were similar in four continental European populations studied. An English population showed a similar growth rate but reached a heavier weight. This agrees with the idea that growth rate is closely related to the specific metabolic rate, and intraspecific variation is low except in obvious cases of malnutrition.

The phenology and abundance of the moths showed a marked annual variation. In all the three years of the study most of the nestlings fledged just before the moment of maximum abundance of moths. Energetic demands of the young are greater around the fledging dates, so this is interpreted (with some cautions) as adaptive. Laying dates, and consequently clutch size, were related to the phenology of moths, while breeding success was related to moth abundance.

ÍNDICE

Capítulo 1. Introducción general	1
Variación geográfica en las estrategias de vida	2
Estudios sobre el carbonero común	4
El presente estudio	4
Capítulo 2. Área de estudio y metodología general	7
Área de estudio	7
Método de trabajo en el campo	7
Métodos estadísticos	9
Capítulo 3. Aspectos relacionados con la nidificación en huecos	13
ANTECEDENTES Y OBJETIVOS	13
VENTAJAS Y DESVENTAJAS DE LA NIDIFICACIÓN EN HUECOS	14
Éxito reproductor en huecos naturales	15
Limitación de huecos	15
LA ESTRATEGIA DE NIDIFICACIÓN EN HUECOS	18
LAS CAJAS NIDO	20
LA SITUACIÓN EN EL NARANJAL	21
Capítulo 4. Fenología de reproducción	25
INTRODUCCIÓN	25
MATERIAL Y MÉTODO	26
Datos de Sagunto	26
Análisis de la intensidad de nidificación: datos de otras poblaciones	27
RESULTADOS	29
Fecha de inicio de puesta en Sagunto	29

Variación geográfica en la fecha de inicio de puesta	31
Número de puestas en Sagunto	36
Duración de la estación e intensidad de nidificación en Sagunto	39
Variación geográfica de la intensidad de nidificación	41
DISCUSIÓN	45
Relación entre la fecha de inicio de puesta y la latitud	45
Duración de la estación de nidificación	47
 Capítulo 5. Tamaño de la puesta	 51
INTRODUCCIÓN	51
MATERIAL Y MÉTODO	53
RESULTADOS	54
Primeras puestas en Sagunto	54
Segundas puestas en Sagunto	55
Variación estacional del tamaño de puesta en Sagunto	57
Variación del tamaño de puesta con la posición geográfica	62
DISCUSIÓN	66
Variación intrapoblacional	66
Variación geográfica	70
 Capítulo 6. Patrones de variación en las dimensiones del huevo	 75
INTRODUCCIÓN	75
MATERIAL Y MÉTODO	77
RESULTADOS	80
Dimensiones del huevo en Sagunto	80
Variación geográfica	81
Variación temporal	85
Variación con el tipo y tamaño de la puesta	87
Variación con la secuencia de puesta	88

Tamaño relativo del último huevo	90
Influencia de la temperatura en el tamaño del huevo	91
DISCUSIÓN	94
Variabilidad interpoblacional	94
Variabilidad intrapoblacional	99
Variabilidad intrapuesta	101
Capítulo 7. Incubación y eclosión de los huevos	107
INTRODUCCIÓN	107
MATERIAL Y MÉTODO	110
RESULTADOS	114
Periodo de incubación	114
Periodo de eclosión	115
Efecto del tamaño del huevo sobre el periodo de incubación	116
Efecto del tamaño de puesta sobre los periodos de incubación y eclosión	117
Efecto de la temperatura ambiental sobre los periodos de incubación y eclosión	119
Efecto de la fecha de inicio de puesta sobre los periodos de incubación y eclosión	121
Efecto del día de comienzo de la incubación sobre los periodos de incubación y eclosión	123
Importancia relativa de las variables estudiadas sobre la duración del periodo de incubación	126
Importancia relativa de las variables estudiadas en la duración del periodo de eclosión	126
Importancia relativa de las variables estudiadas en la duración total de la "fase huevo"	127
DISCUSIÓN	127
Variabilidad interpoblacional de la duración del periodo de incubación	127

Variabilidad intrapoblacional de la duración del periodo de incubación	129
¿Por qué se descubren los huevos antes de empezar a incubarlos?	131
Comienzo de la incubación	132
Asincronía en la eclosión	134
Capítulo 8. Crecimiento de los pollos	137
INTRODUCCIÓN	137
MATERIAL Y MÉTODO	138
RESULTADOS	141
Función de crecimiento de los pollos en Sagunto	141
Factores que afectan el crecimiento de los pollos	141
Relación entre algunos parámetros reproductores y ambientales y el peso de los pollos en distintos momentos del desarrollo	146
Comparación interpoblacional de los parámetros de la ecuación logística	149
DISCUSIÓN	149
Peso de los pollos	149
Tasa de crecimiento	152
Crecimiento de los pollos en distintas poblaciones	153
Capítulo 9. Abundancia de alimento para los pollos y su relación con la actividad reproductora del carbonero común	155
INTRODUCCIÓN	155
MATERIAL Y MÉTODO	157
Trampeo de polillas	157
Parámetros reproductores del carbonero común	158
RESULTADOS	159
Variación estacional y anual en la abundancia de polillas	159

Sincronía entre la abundancia de polillas y la actividad reproductora del carbonero común	160
Relación entre la abundancia de polillas y algunos parámetros reproductores del carbonero común	162
DISCUSIÓN	167
Naturaleza de los datos y limitaciones en la interpretación	167
Relación entre la abundancia de alimento y la reproducción del carbonero común	169
Capítulo 10. Conclusiones y consideraciones finales	173
RESUMEN DE LOS RESULTADOS	173
CONCLUSIONES	177
PERSPECTIVAS	178
Bibliografía	181
Apéndice. Trabajos publicados	207
<i>Aves nidificantes en huecos de los naranjos</i>	<i>209</i>
<i>El tamaño de la puesta del carbonero común (Parus major) en los naranjales valencianos y en el encinar de Monte Poblet (Tarragona)</i>	<i>221</i>
<i>La alimentación de los pollos del carbonero común (Parus major) en el naranjal valenciano</i>	<i>229</i>
<i>Competition for nest-boxes among four vertebrate species: an experimental study in orange groves</i>	<i>235</i>
<i>Seasonal variation in nestling diet of the Great Tit Parus major in orange groves in eastern Spain</i>	<i>239</i>
<i>Altura de nidificación del carbonero común, Parus major, en el naranjal: preferencias, limitaciones del medio, y relaciones interespecíficas</i>	<i>243</i>

Capítulo 1

Introducción general

The amount of variation within and between populations has to be established before generalizations are made of the ecological properties of a species.

(Järvinen 1984)

...l'analyse de la variation géographique existant à l'intérieur ou entre taxons continuera à jouer un rôle primordial au sein du complexe de connaissance à accumuler pour résoudre le problème de l'origine des espèces.

(J.-L. Martin 1988)

Las especies del género *Parus*, en general, y el carbonero común *Parus major*, en particular, están entre los passeriformes más estudiados y mejor conocidos. Hace más de una década, Chris Perrins, en el Prefacio de su libro *British tits*, escribía: "*Perhaps this book should have been written many years ago; so much has been published on the European tits that it is difficult to synthesize it now. These small birds are so amenable to study that the journals are full of observations on them.*" (Perrins 1979: 11). El ritmo de publicaciones sobre estas especies no ha decrecido, y solamente la bibliografía citada en este trabajo recoge más de un centenar de referencias relacionadas directamente con el género *Parus*, desde las primeras monografías descriptivas (p. ej. Gibb 1950, Lack 1950, Kluijver 1951, Hinde 1952) hasta los recientes trabajos de enfoque eminentemente experimental (p. ej. H. G. Smith 1988, Henrich 1989, Pettifor 1989, Lindén 1990). Además, actualmente se está preparando un libro exclusivamente sobre el carbonero común (A. Gosler, com. pers.). Ante esta abundancia de información, ¿por qué realizar un estudio descriptivo sobre el carbonero común?

Variación geográfica en las estrategias de vida

El concepto de las "estrategias de vida" (*life-history tactics* o *life-history strategies* en la literatura anglosajona) ha sido de vital importancia en el desarrollo de la ecología actual. Stearns (1976) define una táctica como un conjunto de atributos coadaptados diseñados, mediante selección natural, para resolver problemas ecológicos particulares. La definición hace énfasis, en primer lugar, en la interdependencia de diversos atributos, es decir, la selección natural no actúa sobre características particulares sino sobre un conjunto de atributos interrelacionados. En otras palabras, no se pueden optimizar todos y cada uno de los rasgos individuales o poblacionales, sino que el resultado observado es, presumiblemente, el mejor compromiso para copar con presiones de selección que actúan en diferentes direcciones (véase Stearns 1989). El ejemplo al que más atención se ha dedicado es el compromiso entre la inversión en la reproducción y en la supervivencia: si la energía está limitada, una inversión excesiva en el intento reproductor actual puede disminuir la probabilidad de supervivencia hasta el siguiente intento reproductor (véase Aspey y Lustick 1983, Bell y Koufopanou 1986, Lindén y Moller 1989, Nur 1990). El estudio de la optimización individual del éxito reproductor a lo largo de toda la vida de un individuo ha sido objeto de numerosos trabajos (véase Clutton-Brock 1988, Newton 1989). La estrategia de vida es el resultado de éste y otros compromisos. Por ello, es necesario un conocimiento de todos y cada uno de los aspectos relacionados con la vida de un individuo para poder interpretar correctamente el conjunto. Tratar de interpretar el tamaño de puesta sin conocer las probabilidades de supervivencia de los pollos procedentes de nidos con un número inicial de huevos diferente, por ejemplo, carece de sentido.

La segunda parte de la definición de táctica hace referencia a su especificidad para unas condiciones ecológicas particulares o, en otras palabras, a la importancia del hábitat en el diseño de las estrategias de vida (véase Southwood 1977). Las dos citas que encabezan este capítulo pretenden resaltar

la importancia de estudiar los rasgos individuales y poblacionales de una especie en toda su área de distribución, y en todos los hábitats en que sea capaz de vivir y reproducirse con éxito (véase también Zink y Remsen 1986, Slatkin 1987, Zink 1989).

En la naturaleza se observa que, conociendo el valor de uno o unos pocos componentes de la estrategia de vida, es posible predecir otros (Stearns 1976, Sæther 1988, Lindén y Moller 1989). Por ejemplo, entre la avifauna europea, y después de controlar el efecto del tamaño corporal, la reproducción comienza a edades más tempranas y el tamaño de puesta es mayor cuanto menor es la probabilidad de supervivencia de los adultos (Sæther 1988). No se encuentran especies en las que la probabilidad de supervivencia de los adultos sea alta y el tamaño de puesta sea también alto. A nivel intraespecífico, Martin y Bellot (1990) encuentran una relación entre la morfología, la fecha de puesta y el tamaño de puesta del herrerillo común *Parus caeruleus*, que difiere entre poblaciones Mediterráneas y No Mediterráneas, y que ellos atribuyen a diferencias en las condiciones alimenticias. ¿Es posible encontrar un patrón geográfico definido? Los estudios que conocemos han tratado de sistematizar la variabilidad geográfica de uno o unos pocos atributos. Como señala Järvinen (1983), muchas de las teorías o hipótesis propuestas explican la variabilidad de un atributo para una especie y un área geográfica determinada. Por ejemplo, se ha sugerido repetidamente que el tamaño de puesta aumenta con la latitud (p. ej. Cody 1971). Sin embargo, Moller (1984) en un estudio que incluye 42 poblaciones de golondrina común *Hirundo rustica* no encuentra tal relación. Las relaciones encontradas a escala local pueden no ser ciertas cuando se abarca el área de distribución de la especie. Al contrario, el estudio de un número suficientemente grande de datos puede revelar patrones que de otra forma hubieran permanecido ocultos (Lindén y Moller 1989).

Estudios sobre el carbonero común

El carbonero común es un buen candidato para estudiar la variabilidad geográfica intraespecífica de las estrategias de vida. En primer lugar, su área de distribución es muy extensa; se encuentra por toda Eurasia, desde Irlanda hasta Japón y desde Siberia hasta Indonesia, y por el norte de África (Snow 1953, 1954, Voous 1960, Perrins 1979). En segundo lugar, ocupa casi cualquier hábitat donde pueda construir un nido (Snow 1954, Perrins 1979). Por último, acepta de buen grado los nidales artificiales, por lo que es posible obtener un gran número de datos sobre cada población, y se ve muy facilitada la realización de estudios experimentales. Sin embargo, la gran mayoría de los estudios sobre esta especie se han realizado en unos pocos países europeos. Entre ellos destacan los que se han llevado a cabo en Holanda, Inglaterra, Bélgica, Alemania y Finlandia (véase Perrins 1979). Los estudios sobre la ecología de reproducción del carbonero común en el sur de Europa son muy escasos (Scebba 1983, Pascual 1985, Tralongo 1987, 1988, 1990, Fidalgo 1990). Nosotros hemos presentado algunos de nuestros resultados referentes a dos poblaciones del este de España (Barba 1986, Gil-Delgado y Barba 1987, Barba *et al.* 1988, 1989, Barba y Gil-Delgado 1990a, b, Barba y López 1990a, Monrós 1991; véase Apéndice). Pero, hasta el momento, la información sobre el carbonero común en el sur de Europa es fragmentaria y su integración en el cuerpo de conocimiento existente sobre esta especie en el resto del continente todavía está por realizar. Por tanto, dos arduas tareas quedan pendientes. Primero, la realización de estudios descriptivos en diferentes zonas del sur de Europa. Segundo, un esfuerzo de síntesis que permita explicar la variabilidad en los caracteres individuales y poblacionales encontrada a nivel específico.

El presente estudio

Al iniciar el presente trabajo pretendimos dar los primeros pasos en las dos tareas señaladas arriba. En primer lugar, estudiar los diversos componentes

que definen la estrategia de vida del carbonero común en el área Mediterránea. En segundo lugar, comparar estos resultados con los obtenidos en otras poblaciones y contrastar las teorías que describen la variabilidad geográfica en los rasgos estudiados. Lógicamente, completar ambos objetivos no es tarea para una sola persona en un trabajo. Por ello, los diferentes aspectos estudiados aquí se han tratado hasta el momento con distinta intensidad. Algunos parámetros, como el tamaño de puesta, se han podido estudiar durante los seis años que hemos dedicado a este trabajo, y disponemos de datos para estudiar la variabilidad intra e interpoblacional, así como para contrastar el modelo de variación geográfica del tamaño de puesta generalmente aceptado. Otros aspectos, como el crecimiento de los pollos, se han estudiado durante dos temporadas, aunque los datos de la última no estaban aún disponibles en el momento de analizar los resultados. Por esta razón, los resultados presentados son preliminares y deben interpretarse con precaución. Por último, otros aspectos como la supervivencia de los pollos todavía están pendientes de estudio.

Ante esta variabilidad en el esfuerzo dedicado al estudio de cada uno de los aspectos presentados, hemos optado por redactar capítulos independientes. En cada uno de ellos se definen los objetivos particulares sobre el aspecto que se estudia, los antecedentes, el material y método utilizado, los resultados obtenidos, y su interpretación.

El Capítulo 2 describe brevemente el área de estudio y la metodología general. El área de estudio ha sido previamente descrita en otros trabajos, por lo que hemos omitido una descripción exhaustiva. En cada uno de los restantes capítulos se describe la metodología particular empleada para estudiar cada aspecto tratado.

En el Capítulo 3 se realiza una revisión bibliográfica sobre diversos aspectos relacionados con la nidificación en huecos, incluyendo nuestros propios trabajos en el naranjal valenciano. Tomamos la decisión de presentar esta revisión por dos razones. Primero, la mayor parte del material recopilado

durante nuestro estudio ya ha sido presentado en otros trabajos, por lo que no hemos considerado oportuno presentarlo aquí. Segundo, la inclusión de un capítulo dedicado a la nidificación en huecos y su problemática nos parecía conveniente en una monografía sobre una especie para la que los huecos son necesarios para la construcción del nido.

Los Capítulos 4 y 5 tratan respectivamente del inicio y duración de la estación de nidificación y del tamaño de puesta. Ambos aspectos se han estudiado durante los seis años que duró este trabajo, por lo que presentamos también un estudio comparativo con el resto de poblaciones de carbonero común estudiadas en otros países. De igual forma en el Capítulo 6 se estudia la variabilidad en las dimensiones del huevo a tres niveles: intrapuesta, intrapoblacional e interpoblacional.

Los Capítulos 7 y 8 tratan de los periodos de incubación y eclosión y del crecimiento de los pollos. Estos aspectos se han empezado a estudiar en detalle recientemente, por lo que los resultados son aún preliminares.

En el curso de la realización del presente estudio, hemos publicado dos trabajos que tratan la dieta de los pollos, por lo que no disponemos de suficiente material inédito para justificar un capítulo dedicado a este aspecto. Por ello, en el Capítulo 9 partimos de la base de que la dieta de los pollos, y su variación estacional, es conocida. En este capítulo tratamos un tema al que prestamos atención durante tres años: la relación entre la abundancia de alimento para los pollos y la actividad reproductora de las aves.

Por último, en el Capítulo 10 resumimos las conclusiones obtenidas en este trabajo, y comentamos brevemente las líneas de trabajo que estamos siguiendo actualmente y las previstas para un futuro.

Capítulo 2

Área de estudio y metodología general

Área de estudio

El presente estudio se ha desarrollado en el término municipal de Sagunto, provincia de Valencia (39°42'N, 0°15'O, 30 m s.n.m.). El área de estudio está localizada en una zona donde el naranjo constituye prácticamente un monocultivo. La explotación es minifundista, con pequeños huertos separados por acequias de riego, caminos de tierra y alguna carretera asfaltada. Gil-Delgado y Escarré (1977) y Gil-Delgado *et al.* (1979) realizan una descripción detallada de los tipos de huertos que se pueden encontrar en esta zona, así como de las especies vegetales que componen el estrato herbáceo en el interior de los huertos y en los márgenes de huertos y caminos.

El área total en la que se ha trabajado comprende unas 50 hectáreas. No obstante, ningún año se ha trabajado sobre la totalidad de esta superficie, oscilando entre 10 y 30 ha la superficie que se ha empleado un año concreto. La ocupación por parte del gorrión común *Passer domesticus* y la rata negra *Rattus rattus* de los nidos nos ha obligado a trasladarlos de zona en distintos años (véase metodología).

Durante dos años se realizó un estudio sobre el carbonero común *Parus major* en una parcela situada en el término municipal de Catarroja, Valencia (39°24'N, 0°27'O, 30 m s.n.m.). Algunos de los resultados obtenidos ya han sido publicados (Barba *et al.* 1988, Barba y López 1990a). En el presente estudio presentamos solamente los datos referentes al tamaño y forma de los huevos.

Método de trabajo en el campo

Todos los resultados presentados en este estudio se han obtenido en nidos contruidos en nidales artificiales. Los nidales utilizados eran de madera,

con base cuadrada (14 cm de lado) y entrada circular (32 mm de diámetro). Estos nidales eran de tipo colgado, aunque a veces la parte trasera o lateral tocaba el tronco o alguna rama. El número de nidales utilizados aumentó desde los 59 colocados en 1986 hasta casi el centenar disponibles en 1991.

Durante la primera fase del estudio (1986-88), los nidales permanecían en el árbol donde eran colocados, y se reponían si sufrían deterioro o desaparecían. A partir de 1988, y debido al uso creciente de los nidales por parte del gorrión común y de la rata negra (véase Barba y Gil-Delgado 1990a), se optó por retirar todos los nidales de las zonas donde estas dos especies los utilizaban en más cantidad y disponerlos en nuevas zonas la temporada siguiente. Por último, a partir de 1990 se retiraban todos los nidales después de cada estación reproductora, colocandolos todos de nuevo entre los últimos días de febrero y los primeros de marzo del año siguiente. En esta reposición se evitaban las zonas en las que los nidales habían sido muy utilizados por ratas o gorriones la temporada anterior. Todas estas modificaciones del número y distribución de los nidales, y de la superficie cubierta por los mismos, impiden realizar alguna estima válida de la densidad de parejas nidificantes, por lo que hemos omitido cualquier referencia a este aspecto.

Durante los tres últimos años (1989-91) se ha realizado un estudio experimental, que afectó diversos parámetros reproductores de algunos nidos de carbonero común (véase Monrós 1991). Estos nidos se han excluido completamente de los resultados ofrecidos en este trabajo.

Cada temporada, las cajas se empezaban a visitar a primeros de marzo. La frecuencia de visitas ha sido muy variable, pero todas se visitaban al menos una vez por semana hasta que el último nido dejaba de estar activo. Con este patrón de visitas es posible determinar la fecha de inicio de la puesta, el tamaño de la puesta, el número de huevos que eclosiona (los que no eclosionan quedan en el nido), y el número de pollos que abandona el nido con vida. Para estudiar aspectos concretos (p. ej. el crecimiento de los pollos) algunos nidos eran

visitados diariamente; esto se especifica en los capítulos correspondientes. También se detalla en el apartado dedicado a la metodología en cada capítulo el modo de proceder o las observaciones realizadas sobre distintos aspectos.

En cada sesión de trabajo registrábamos sobre mapas a escala la posición de todos los individuos vistos u oídos, así como las interacciones (conflictos territoriales) entre parejas vecinas. La superposición de estos mapas permite definir con bastante precisión el territorio de cada pareja (véase p. ej. Blondel 1969, Gil-Delgado 1983). Al no contar con individuos marcados, hemos asumido que, dentro del mismo año, puestas consecutivas en el tiempo dentro del mismo territorio corresponden a la misma pareja. Cuando hablamos de "misma hembra" lo hacemos bajo esta presunción.

Métodos estadísticos

Los valores medios de las variables tratadas en este trabajo se acompañan de su error típico (E.T.), el tamaño muestral en que se basan (n) y, generalmente, el rango (valores mínimo y máximo). Ocasionalmente, sobre todo en las figuras, los valores medios se acompañan de la desviación típica (D.T.). En los casos en que se ha considerado relevante se ofrece el coeficiente de variación (C.V.)

Todas las pruebas estadísticas empleadas en el presente trabajo están descritas en Sokal y Rohlf (1981) y/o Siegel y Castellan (1988). Los criterios de empleo de cada prueba se ajustan a los recomendados en estos dos textos.

El paquete de programas SPSS/PC+ (Anonymous 1984) se ha empleado para realizar la mayor parte de los análisis. Ocasionalmente se ha utilizado el paquete BMDP (Dixon *et al.* 1983).

En todas las pruebas se ha exigido un nivel de significación mínimo del 95% ($P < 0.05$). En general, valores de $P > 0.05$ se señalan simplemente como no significativos (*ns*), aunque ocasionalmente, si la probabilidad de cometer un error de Tipo I se aproxima a este límite, se puede señalar como $0.10 < P <$

0.05. Normalmente, se presentan tres niveles de significación, $P < 0.05$, $P < 0.01$, y $P < 0.001$, o su notación alternativa de uno, dos, o tres asteriscos respectivamente en tablas y figuras. Otros niveles intermedios de probabilidad pueden presentarse si se considera relevante.

Cuando se realizaron regresiones lineales simples, se presenta el coeficiente de regresión, b (pendiente de la recta de regresión); su desviación de una pendiente cero se ha contrastado mediante pruebas t . Cuando la desviación de la pendiente es significativa, se presenta también el coeficiente de determinación, r^2 , ajustado para corregir la sobreestima causada por el cálculo (véase Norusis 1986), y normalmente expresado en porcentaje.

Cuando ha sido posible se han utilizado regresiones lineales múltiples para separar los efectos de distintas variables. En casi todas las ocasiones se ha analizado previamente cada variable independientemente mediante regresiones simples, así como grupos de variables seleccionados de forma subjetiva y biológicamente lógica. Posteriormente, cuando se introducían todas las variables independientes en el modelo, se empleó el método de selección de variables paso a paso; una variable se incluía en el modelo si el valor de F asociado a su inclusión correspondía a una $P < 0.05$. Con este doble proceder hemos pretendido evitar la obtención de modelos de escasa relevancia biológica que a veces proporciona la selección automática (paso a paso) de variables (véase, p. ej., James y McCulloch 1990). En los resultados se presenta el valor de la prueba de significación del modelo (ANOVA), y el coeficiente de determinación múltiple, r^2 ajustado, y expresado en porcentaje. Los coeficientes estandarizados de regresión parcial para cada variable (coeficientes beta), b' , y su significación (prueba t) se ofrecen cuando esto resulta de interés. Se han excluido de los modelos las variables con tolerancias menores del 0.01. De esta forma se resuelven los problemas de cálculo asociados a la multicolinealidad entre las variables independientes (véase Norusis 1986).

Siempre que las condiciones de homoscedasticidad y normalidad se cumplieran se han empleado pruebas paramétricas. Éstas se han empleado también cuando las distribuciones estudiadas son bien conocidas y cumplen los requisitos anteriores, aunque el tamaño muestral obtenido en algunos casos no permitiera su comprobación estadística. Cuando había alguna duda sobre la distribución de la variable estudiada, o cuando no se cumplía alguna de las condiciones necesarias para el uso de pruebas paramétricas, se recurrió a pruebas no paramétricas.

Capítulo 3

Aspectos relacionados con la nidificación en huecos

It is therefore essential for studies that utilize nestboxes to be aware of the possible effects that these may have on the results obtained.

(East y Perrins 1988)

ANTECEDENTES Y OBJETIVOS

La avifauna del naranjal valenciano incluye tres especies de passeriformes capaces de nidificar en los huecos de los naranjos, el gorrión molinero *Passer montanus* (muy escaso), el gorrión común *Passer domesticus*, y el carbonero común *Parus major* (Gil-Delgado 1979, 1983). En el momento de comenzar el presente estudio se conocía bastante bien la ecología de reproducción del gorrión común, estudiada tanto en nidos construidos en los árboles (Gil-Delgado *et al.* 1979) como en cajas nido (Escobar y Gil-Delgado 1984). Además, se habían abordado de forma teórica las posibles relaciones entre gorrión común y carbonero común al entrar en competencia por los lugares de nidificación (Escobar y Gil-Delgado 1983). Sin embargo, salvo algún dato aislado presentado por Gil-Delgado (1979), no se disponía de información referente a la ecología del carbonero común, ni en cajas ni en nidos naturales.

Una de las primeras tareas que abordamos al comenzar el presente proyecto fue el estudio de la ecología de reproducción del carbonero común como nidificanrte en huecos naturales de los naranjos (Barba 1986, Gil-Delgado y Barba 1987). Como complemento a este estudio, se realizaron trabajos experimentales con cajas nido, en los que se abordaron tanto aspectos relacionados con la elección del lugar de nidificación como las relaciones entre

el carbonero común y otras especies que competían con él por los huecos (Barba y Gil-Delgado 1990a, Barba y López 1990a).

No vamos a repetir en este capítulo los resultados previamente presentados en otros lugares. Nuestro objetivo es integrar todos estos resultados en el contexto de la literatura disponible sobre el tema de la nidificación en huecos, para obtener así una visión general. Pensamos que esta revisión es conveniente porque el resto de los capítulos presenta información obtenida en cajas nido, y las conclusiones del presente capítulo permitirán valorar mejor estos resultados a la hora de describir la estrategia de reproducción del carbonero común en el naranjal.

VENTAJAS Y DESVENTAJAS DE LA NIDIFICACIÓN EN HUECOS

Since hole-nesting is so much more successful than open-nesting, one would expect hole-nesters greatly to outnumber open-nesters. Hole-nesting, however, presents difficulties, chiefly because of the limited number of holes.

(Nice 1957)

Los primeros estudios comparativos entre la nidificación en nido abierto y en huecos (Lack 1954, Nice 1957) coinciden en señalar que la mayor ventaja de criar en huecos es que se logra un mayor éxito reproductor, entendido como el porcentaje de huevos que produce pollos que abandonan el nido con vida. Estos trabajos sugieren que los huecos ofrecen una mayor protección, tanto frente a predadores como frente a agentes atmosféricos. Por otra parte, la limitación de huecos para construir los nidos se presenta como la mayor desventaja, ya que algunas parejas quedarían excluidas de la población reproductora. En definitiva, el mayor éxito reproductor de las parejas que consiguieran criar se vería compensado por el fracaso total de aquellas que no pudieran acceder a un hueco

(e.g. Alerstam y Högstedt 1981). A continuación revisaremos estos dos puntos y su soporte empírico actual.

Éxito reproductor en huecos naturales

El trabajo que más ha contribuido a propagar la idea de que las aves nidificantes en huecos tienen un mayor éxito reproductor ha sido el de Nice (1957). Nice encontró que las aves nidificantes en huecos tenían un éxito reproductor del 66%, frente al 49% de las que construían nidos abiertos. Hemos podido consultar 27 de los 33 trabajos citados por Nice (1957) en su Tabla 2, referentes a especies que contruyen el nido en huecos, y todos menos uno (Odum 1941) están realizados en cajas nido.

Estudios posteriores realizados en huecos naturales (revisión en Nilsson 1986) revelan que el éxito reproductor de las especies nidificantes en huecos no difiere del de aquellas que construyen nidos abiertos, situandose alrededor del 55%. Los resultados obtenidos en el naranjal muestran que el éxito reproductor del carbonero común en huecos naturales (28%, Gil-Delgado y Barba 1987) es incluso algo inferior al de especies que construyen nidos abiertos en este mismo hábitat (véase Gil-Delgado y Escarré 1977, Gil-Delgado 1981, Gil-Delgado y Catalá 1989, Barba y López 1990b). Por lo tanto, los datos disponibles no apoyan la idea de que disfrutar de un mayor éxito reproductor sea una ventaja de la nidificación en huecos.

Limitación de huecos

Los nidificantes secundarios en huecos (*i.e.* especies incapaces de excavarlos) dependen de la existencia de huecos para construir el nido. Los huecos suelen proceder de la actividad excavadora de otras especies, como por ejemplo muchos componentes de la familia Picidae (Short 1979, Van Balen *et al.* 1982, Brush 1983, Raphael y White 1984, Alatalo *et al.* 1985, Raphael 1985, Gutzwiller y Anderson 1986, Alatalo *et al.* 1988, Cuisin 1988), pero también se

aprovechan huecos creados por otras causas (Gysel 1961, McEllin 1979, Saunders *et al.* 1982, Barba 1986, Gil-Delgado y Barba 1987, Gutzwiller y Anderson 1988). En ambos casos, suelen ser árboles muertos o dañados los que presentan huecos adecuados para las especies que los necesitan (Kilham 1971, Conner *et al.* 1976, Conner y Adkisson 1977, Saunders *et al.* 1982, Raphael y White 1984, Zarnowitz y Manuwal 1985, Bull 1986, Harestad y Keisker 1989, Land *et al.* 1989).

La idea de la limitación de huecos está bien apoyada por observaciones y experimentos. Por ejemplo, hay numerosos trabajos que señalan la existencia de competencia por huecos naturales (Allen y Nice 1952, Erskine 1964, Van Balen *et al.* 1982, Nilsson 1984a, 1987, Peterson y Gauthier 1985, East y Perrins 1988), y especies como el estornino pinto *Sturnus vulgaris* son incluso capaces de expulsar a los individuos que excavaron el hueco (Troetschler 1976, Brush 1983, Kerpez y Smith 1990). Por otra parte, algunos estudios indican que el porcentaje de ocupación de los huecos naturales es muy alto (Van Balen *et al.* 1982) y, en muchas ocasiones, la introducción de cajas nido provoca un aumento de la densidad de ciertas especies (Bruns 1960, Von Haartman 1971, Enemar *et al.* 1972, Enemar y Sjöstrand 1972, Hamerstrom *et al.* 1973, Leclercq 1976, Higuchi 1978, Dahlsten y Copper 1979, Van Balen *et al.* 1982, Eakin 1983, Froke 1983, Lennerstedt 1983, Brawn y Balda 1988, Potti y Montalvo 1990).

Si bien los trabajos citados arriba describen hechos que, indudablemente, ocurren, los datos presentados en otros estudios indican que la situación de limitación de huecos no es general. Por ejemplo, Gutzwiller y Anderson (1986, 1988) concluyen tras un detallado análisis que, en su área de estudio, la competencia por los huecos no tiene apenas influencia en la estructura de la comunidad de aves nidificantes en huecos (véase también Brush 1983, Ingold e Ingold 1984, Raphael y White 1984, Waters *et al.* 1990). Por otra parte, el mero hecho de observar competencia por los huecos no indica necesariamente que éstos estén limitados, sino que los individuos compiten por ciertos huecos de

mejor "calidad" (Edington y Edington 1972, Brush 1983). De hecho, en la mayoría de estudios donde se ha evaluado el grado de ocupación de huecos naturales, se ha observado que muchos permanecen vacíos (Schiermann 1934, Gysel 1961, Edington y Edington 1972, Saunders 1979, Saunders *et al.* 1982, Brush 1983, Ingold e Ingold 1983, Peterson y Gauthier 1985, Rasch 1985, Gutzwiller y Anderson 1987, Wesolowski 1989, Waters *et al.* 1990). Además, la destrucción intra o interespecífica de nidos, que generalmente se atribuye a competencia por los huecos, puede tener otras causas, como un comportamiento "no adaptativo" (Weisheit y Creighton 1989). Por último, el aumento de densidad al introducir cajas nido no se produce siempre (Higuchi 1978, Brawn y Balda 1988), y si se produce, no se puede descartar que sea un artefacto (Van Balen *et al.* 1982).

El grado de manipulación del hábitat parece ser el factor más importante que provoca las diferencias en los resultados ofrecidos arriba. Los árboles adecuados para la excavación de huecos por parte de especies capaces de hacerlo (generalmente árboles afectados por alguna enfermedad), o aquéllos que presentan huecos por otras causas (roturas de ramas por el viento o por incidencia de algún rayo), así como los que alcanzan cierto diámetro (y pueden albergar huecos de tamaño adecuado) suelen ser eliminados por el hombre si el bosque está explotado comercialmente (Zarnowitz y Manuwal 1985, Land *et al.* 1989). La consecuencia es que la densidad de aves nidificantes en huecos, tanto de especies excavadoras como de aquellas que aprovechan huecos ya existentes, es mayor en bosques no manipulados por el hombre (Haapanen 1965, Von Haartman 1971, Alatalo y Lundberg 1984). La introducción de cajas nido en bosques no manipulados no produce aumentos en la densidad de aves nidificantes en huecos (Brawn y Balda 1988). Dhondt *et al.* (1979), entre otros, han sugerido que antes de que el hombre interviniera manipulando la composición de los bosques debería haber suficientes huecos para las especies que los necesitaran. Los datos disponibles apoyan esta idea, por lo que la

limitación de huecos no ha debido ser un factor importante en la evolución de la estrategia de nidificación en huecos.

LA ESTRATEGIA DE NIDIFICACIÓN EN HUECOS

Ninguno de los dos tópicos asociados con la nidificación en huecos (mayor éxito reproductor y limitación de huecos) se cumple en sistemas no manipulados por el hombre. Por ello, la estrategia de nidificación en huecos debemos explicarla con otros argumentos. Nilsson (1986) ha señalado que, aunque el éxito reproductor sea similar en huecos y en nidos abiertos, las causas de mortalidad difieren. Las especies nidificantes en huecos sufren menos pérdidas totales (fracaso total del nido), pero más pérdidas parciales (muerte de algunos pollos aunque el intento reproductor tenga éxito) que las especies que construyen nidos abiertos (véase, sin embargo, Moller 1987). Nilsson (1986) sugiere que las pérdidas parciales de los nidificantes en huecos son debidas en su mayor parte al efecto de ectoparásitos presentes en los huecos que han albergado nidos previamente. Se ha demostrado que la presencia de ectoparásitos reduce el éxito reproductor (revisión en Moller *et al.* 1990).

Visto de esta forma, la estrategia de nidificación en huecos se presenta como una alternativa en la que se cambia un riesgo por otro. Entonces, ¿por qué nidificar en huecos? Ha habido por lo menos un intento de sistematizar qué especies serían más propensas a elegir la estrategia de nidificación en huecos. Alerstam y Högstedt (1981, 1985) concluyen que las aves nidificantes en huecos tienden a ser (a) especies residentes (no migradoras) y (b) especies que buscan el alimento de los pollos en lugares expuestos (véase también Alerstam y Högstedt 1983, Wesolowski 1983, Greenwood 1985). Los huecos naturales difieren en calidad (posición en el árbol, dimensiones, ect.) y las distintas especies muestran preferencias por ciertas características de los huecos (McEllin

1979, Saunders *et al.* 1982, Stauffer y Best 1982, Van Balen *et al.* 1982, Nilsson 1984a, Raphael y White 1984, Peterson y Gauthier 1985, Raphael 1985, East y Perrins 1988, Slagsvold y Lifjeld 1988, Kerpez y Smith 1990). Por lo tanto es predecible que exista competencia intra e interespecífica por ciertos huecos, incluso si no existe limitación. Así, la defensa del hueco durante todo el año, o la prioridad en su uso por una ocupación más temprana, explicaría la relación encontrada entre sedentarismo y nidificación en huecos (véase también Lundberg 1979). Por otra parte, las especies que buscan el alimento de los pollos en lugares expuestos pueden ser vistos y seguidos al nido por predadores potenciales, por lo que construir el nido en un lugar que, aun después de ser descubierto, ofrezca protección frente a este tipo de predadores (en general aves) es ventajoso.

Alerstam y Högstedt (1981) reconocen la falta de información referente a la evolución de las tendencias de construcción del nido, por lo que las relaciones expresadas arriba no implican causalidad. Ellos parten de la premisa, que hemos mostrado que es falsa, de que la nidificación en huecos es ventajosa frente a la construcción de nidos abiertos. Según esto, consideran lógico que la mayor parte de especies residentes "elijan" los huecos, mientras que las migradoras no tienen otro remedio que construir nidos abiertos. La información presentada en este capítulo hace pensar que la selección por el sedentarismo es una consecuencia de la incapacidad de algunas especies de construir nidos abiertos, bien porque la han perdido, bien porque nunca la han tenido. El sedentarismo sería pues una ventaja sobre especies migradoras que necesiten huecos para construir el nido, no sobre aquéllas que construyan nidos abiertos. Estas últimas tienen la ventaja de poder abandonar el área de cría durante la época desfavorable sin tener que preocuparse de dónde van a construir el nido en la temporada siguiente.

La relación entre las especies que buscan el alimento de los pollos en lugares expuestos y la nidificación en huecos pensamos que tiene una explicación, a pesar de que implica un cambio de riesgo y no su evasión como

sugieren Alerstam y Högstedt (1981). A nivel individual, puede ser preferible la posible pérdida de algún pollo por la acción de los parásitos que la posible pérdida de todos los pollos por la acción de un predador. No conocemos ningún estudio que evalúe los costes y beneficios de ambas estrategias, aunque podemos predecir que dependerá de la abundancia y composición específica de parásitos y predadores en cada zona.

LAS CAJAS NIDO

La utilización de cajas nido presenta dos vertientes. La primera, como elemento para la protección de las aves, bien *per se* (Zeleny 1976, Brawn y Balda 1983, Menkhorst 1984, Munro y Rounds 1985, Hsu y Humpert 1988), bien como agentes en la lucha contra insectos plaga (Bruns 1960, Ortiz 1970, Molina 1971, Ceballos 1972, Dahlsten y Copper 1979). Este aspecto queda fuera de los objetivos del presente estudio y no se va a desarrollar.

La segunda es el empleo de las cajas nido para el estudio de la ecología de reproducción de las aves. Una buena parte de los estudios realizados en los últimos cuarenta años ha empleado como material básico las cajas nido. Sin embargo, trabajos realizados recientemente han mostrado importantes diferencias entre los resultados procedentes de cajas nido y los de huecos naturales (Nilsson 1975, 1984b, Körpimäki 1984, East y Perrins 1988, Wesolowski y Stawarczyk 1991). Esto ha hecho que actualmente se tienda a extrapolar menos libremente los resultados obtenidos en estudios realizados en cajas a situaciones naturales. Durante el desarrollo del presente trabajo, A. P. Moller ha publicado un comentario sobre este tema (Moller 1989) que suscribimos y pensamos que debe ser tenido en cuenta en futuros estudios sobre aves nidificantes en huecos. Merece la pena reproducir aquí las conclusiones de este trabajo:

- (1) Se debe describir el método con detalle, por ejemplo, señalar si los nidos viejos se retiran o no al final de cada estación reproductora;
- (2) Se debería examinar en estudios futuros el efecto de los parásitos y su interacción con la predación en la selección de pareja, selección del lugar de nidificación, éxito reproductor y crecimiento de los pollos;
- (3) Igualmente, se debería investigar el efecto de la predación y la interacción con el efecto de los parásitos;
- (4) No se deberían generalizar los resultados obtenidos en cajas nido a individuos que nidifiquen en huecos naturales, o a otras especies de aves, hasta que se disponga de estimas adecuadas de las variables biológicamente relevantes;
- (5) Las conclusiones sobre la teoría de los ciclos vitales, genética cuantitativa, regulación de las poblaciones, y selección sexual basadas en estudios en cajas nido deben considerarse con precaución. Los estudios con cajas nido son apropiados cuando se requieren situaciones con lugares de nidificación uniformes y de elevada calidad. (Moller 1989, pp. 422-423, traducción del autor).

LA SITUACION EN EL NARANJAL

El naranjal es un ejemplo de hábitat creado y manipulado por el hombre. Además, aunque hoy en día ocupa una considerable extensión en algunas zonas mediterráneas, no debemos olvidar su origen exótico. El naranjo fue introducido en la Península Ibérica como árbol de jardín, y su cultivo extensivo data de hace aproximadamente un siglo. Esto implica que es un hábitat relativamente reciente, por lo que no podemos asumir que todos los rasgos individuales o poblacionales observados sean consecuencia de una adaptación a las condiciones actuales (véase Lack 1971).

En nuestra área de estudio, el naranjo constituye prácticamente un monocultivo. Su manipulación afecta considerablemente la forma del árbol, ya que se limita el crecimiento en altura y se favorece el crecimiento en anchura. El tronco principal se corta a pocos centímetros del suelo, y las ramas primarias son igualmente podadas tras un corto crecimiento. Esto provoca que, cuando el árbol envejece, el tronco y ramas más gruesas tienen poca longitud, y es generalmente el tronco la única estructura que puede mantener huecos del tamaño adecuado para la construcción de nidos (Barba 1986, Gil-Delgado y Barba 1987). La consecuencia inmediata es que los nidos construidos en tales huecos se encuentran a baja altura.

Barba y López (1990a), ofreciendo cajas nido a diferentes alturas, han mostrado que el carbonero común elige las cajas altas para la construcción del nido. Esto demuestra que el carbonero común encuentra una limitación en sus preferencias de nidificación causada por la falta de disponibilidad de huecos a mayor altura en ausencia de nidales. La vulnerabilidad de los nidos al saqueo por predadores parece dependiente de la altura (Gil-Delgado y Barba 1987; véase también Nilsson 1984a). Barba y López (1990a) han sugerido que el gorrión común no utiliza los huecos para construir sus nidos por el alto riesgo que esto supone. El carbonero común no tiene opción, y de hecho sus pérdidas de nidos completos por predación son elevadas (Gil-Delgado y Barba 1987).

Otro aspecto a tener en cuenta es la ausencia en este hábitat de especies capaces de excavar huecos. Todos los huecos en los que hemos encontrado nidos proceden de la putrefacción del tronco o ramas. Algunos de ellos tienen varias entradas, y muchos están a cielo abierto (Barba 1986, Gil-Delgado y Barba 1987). La protección que brindan estos huecos frente a predadores o agentes atmosféricos es, obviamente, baja.

Es difícil en estas condiciones evaluar qué huecos son susceptibles de ser utilizados por el carbonero común. Barba (1986) indica que algunos huecos utilizados una temporada por esta especie, quedan vacíos o son utilizados por

otras especies en años sucesivos. No obstante, diversas líneas de evidencia llevan a la conclusión de que la disponibilidad de huecos adecuados limita el número de parejas que consiguen criar en un área determinada (Barba 1986, Barba y Gil-Delgado 1987).

El gorrión común, el gorrión molinero, el torcecuello *Jinx torquilla* y la rata negra *Rattus rattus* son competidores potenciales del carbonero común por los huecos. Sólo las dos últimas especies utilizan habitualmente los huecos de los naranjos (Barba 1986). Durante los años que ha durado el presente estudio, solamente hemos encontrado un hueco ocupado por el gorrión común (obs. pers.). La posible razón de este comportamiento se ha comentado arriba. El torcecuello es una especie escasa en el naranjo (Gil-Delgado y Barba 1987). La rata negra ocupa los huecos como lugar de descanso (obs. pers.). En un estudio experimental utilizando cajas nido, Barba y Gil-Delgado (1990a) presentan evidencias de que el gorrión es competitivamente superior al carbonero común en la lucha por las cajas, y que la rata negra es superior a las aves. Este estudio también muestra que el carbonero común utiliza las cajas nido (nuevos huecos) más rápidamente que las otras dos especies. Barba y Gil-Delgado (1990a) sugieren que la capacidad del carbonero común de encontrar y utilizar huecos de nueva creación le permite huir de la lucha directa por los huecos con especies competitivamente superiores, aunque todavía no se han realizado estudios para comprobar esta hipótesis.

Capítulo 4

Fenología de reproducción

Because of its heavy physiological demands, reproduction is the most critical among the recurrent events and must be timed to a period of minimum stress on the adults and maximum probability for the survival of parents and young.

(Immelmann 1971)

INTRODUCCIÓN

La reproducción es una actividad energéticamente costosa y, en regiones donde las condiciones ambientales cambian a lo largo del año, las aves escogen el momento en que éstas son más favorables para desarrollarla (e.g. Lack 1954, Immelmann 1971, Murton y Westwood 1977). Mediante el estudio de las estaciones de nidificación de las aves en Norteamérica, Baker (1938) concluye que las aves comienzan a criar más tarde al aumentar la latitud. Esta conclusión se ha mantenido válida tras la obtención de información sobre otras especies y faunas (Immelmann 1971, Slagsvold 1975a, Murphy 1978, Perrins y Birkhead 1983). Para la especie que hemos estudiado en este trabajo, el carbonero común *Parus major*, se han propuesto al menos dos modelos para describir este retraso de la estación de nidificación al aumentar la latitud (Slagsvold 1975a, Orell y Ojanen 1983a). El último modelo describe bastante bien la variabilidad encontrada en poblaciones de Norte y Centroeuropa.

Además de empezar a criar más tarde, numerosos estudios comparativos han mostrado que la duración de la estación de nidificación es menor conforme aumenta la latitud (véase Wyndham 1986). En latitudes altas, el periodo en que las temperaturas y la duración del día son adecuados para mantener una producción primaria que permita la nidificación es corto. Este periodo se alarga

progresivamente al disminuir la latitud, y la duración de la estación de nidificación de las aves se prolonga paralelamente. Aprovechando el mayor tiempo potencialmente disponible, algunas especies realizan más puestas por temporada conforme disminuye la latitud (Lack 1954, Murphy 1978, Moller 1984).

Los objetivos del presente capítulo son:

- (1) Describir la fenología de nidificación del carbonero común en el naranjal de Sagunto;
- (2) Estudiar la incidencia de segundas puestas y puestas de reposición en relación con la fecha de inicio de la primera puesta;
- (3) Contrastar la validez del modelo de Orell y Ojanen (1983a) para describir la fecha de inicio de puesta del carbonero común en poblaciones del sur de Europa;
- (4) Contrastar la hipótesis del aumento de la duración de la estación de nidificación al disminuir la latitud para el carbonero común.

MATERIAL Y MÉTODO

Datos de Sagunto

En este capítulo se incluyen datos de 144 puestas de carbonero común realizadas en las parcelas de Sagunto entre los años 1986 y 1991, ambos inclusive. Algunas de las puestas consideradas no se llegaron a completar, pero en todas ellas se había construido nido y depositado más de un huevo. Algunos años los nidos se visitaron diariamente y se conoce con exactitud la fecha de inicio de puesta. El resto de cajas se visitaron, como mínimo, una vez a la semana, pero generalmente cada dos o tres días. La fecha de inicio de puesta en estas cajas se ha calculado asumiendo la puesta de un huevo diario (Perrins 1979, obs. pers.).

Los nidos activos se visitaban al menos tres veces por semana. Un nido se ha considerado activo hasta que:

- (a) desaparecían los huevos o pollos (predación);
- (b) se interrumpía la puesta (abandono); en este caso, el nido se considera activo hasta el día de la puesta del último huevo;
- (c) los pollos se encontraban muertos (abandono); el nido se considera activo hasta el día intermedio entre visitas;
- (d) los pollos abandonaban el nido (éxito); como los nidos no se solían visitar después del día 15 de vida de los pollos, hemos asumido una estancia de 20 días desde el nacimiento del primer pollo; en caso de no conocerse la fecha exacta de eclosión, se ha asumido un periodo de incubación de 13 días desde la puesta del último huevo (véase Capítulo 7).

Con el fin de delimitar las fechas de inicio y conclusión de la estación de nidificación cada año, consideraremos ésta como el periodo comprendido entre la puesta del primer huevo hasta el momento en que el último nido deja de estar activo.

Análisis de la intensidad de nidificación: datos de otras poblaciones

El estudio comparativo de la duración de la estación de nidificación, según la hemos definido arriba, presenta el problema de que ésta es independiente del número de nidos activos en cada momento. En un caso extremo, una sola pareja que realice una segunda puesta puede prolongar la duración de la estación de nidificación por más de un mes. Por ello, hemos optado por analizar la intensidad de nidificación en diversas poblaciones europeas, de modo que se tenga en cuenta tanto la duración de la estación como el número de nidos activos en cada momento. La intensidad de nidificación la hemos estimado como el número de Meses Igualmente Buenos (MIB) para la nidificación, propuesto por McArthur (1964; "*equally good months for nesting*", EGM en su notación). Se calcula mediante la ecuación

$$\text{MIB} = \exp (- \sum p_i \ln p_i)$$

donde p_i es la proporción de nidos empezados en el mes i -ésimo. MIB varía entre 1, cuando todos los nidos se inician el mismo mes, y 12, cuando se inicia el mismo número de nidos en cada uno de los meses.

Idealmente se deben contar los nidos empezados cada mes para calcular MIB. Nosotros hemos utilizado tres métodos para calcular el MIB del carbonero común (MIBcc) a partir de la bibliografía disponible sobre distintas poblaciones:

(a) De los trabajos en que se ofrece (Balát 1970: Tabla 2, Pikula 1975: Tabla 1) el número de nidos empezados cada mes se ha obtenido directamente;

(b) Otros trabajos presentan estos datos en forma de figuras (Leclercq 1977: Figura 4a, Orell y Ojanen 1983a: Figura 2), y el número de nidos empezado cada mes se ha estimado sobre éstas. Usando este método hemos subestimado en cuatro nidos (1212 estimados sobre 1216) los presentados por Orell y Ojanen (1983a). Para estimar el número de nidos por mes de la Figura 4a en Leclercq (1977) hemos asumido un tamaño de puesta de 10.0 huevos en cada nido (véase Leclercq 1975 en Muller 1985), un método más impreciso que sobreestima en nueve nidos (63 sobre 54) los presentados por Leclercq (1977).

(c) El tercer método es más indirecto. A partir de los datos presentados por Orell y Ojanen (1983a) hemos encontrado que el MIBcc está positivamente relacionado con el porcentaje de segundas puestas ($r = 0.59$, g.l. = 10, $P < 0.05$).

La ecuación de regresión es

$$\text{MIBcc} = 1.60 + 0.02x$$

donde x es el porcentaje de segundas puestas. Hemos utilizado esta ecuación para calcular el MIBcc de dos poblaciones en Suecia (Johansson 1974: Tablas 3 y 4, Smith *et al.* 1987: Tabla 2), cinco poblaciones en Holanda (Kluijver 1951: Tablas 25 y 26), dos en Inglaterra (Lack 1958: Apéndice 5, Perrins 1965: Tabla 5), y dos en Francia (Muller 1985: Tabla 9).

Hemos calculado también el MIB teórico en cada latitud (MIBt), siguiendo una de las ecuaciones propuestas por Wyndham (1986). Se ha elegido la que excluye Australia, Etiopía y el SW de Ecuador:

$$\text{MIBt} = 7.9 - 0.09x$$

donde x es la latitud. El significado de MIBt es el número de meses igualmente buenos para la nidificación a latitud x . Puesto que el carbonero común utiliza MIBcc, este uso se ha representado como el cociente entre los dos valores (MIBr = MIBcc/MIBt). MIBr representa el porcentaje de meses teóricamente buenos para la nidificación que es aprovechado por el carbonero común a una latitud dada.

RESULTADOS

Fecha de inicio de puesta en Sagunto

En los seis años considerados, la puesta más temprana se inició el 31 de marzo de 1989, y la primera puesta más tardía fue la iniciada el 23 de mayo de 1988. Durante el periodo de estudio, la primera puesta de cada año ha comenzado durante la primera quincena de abril, con excepción de la primera puesta de 1989 citada arriba (Tabla 4.1). El periodo de comienzo de las primeras puestas se extiende entre 23 y 45 días (Tabla 4.1), siendo la media de 33.8 días (D.T. = 7.33, $n = 6$). El 67% de todas las puestas realizadas durante el periodo de estudio comenzaron entre el 10 y el 29 de abril, y sólo un 7% lo hicieron después del 31 de mayo (Figura 4.1)

La fecha media de puesta ha variado en los diferentes años de estudio entre el 11 y el 28 de abril (Tabla 4.1). Las diferencias entre años son significativas ($F_{5,117} = 6.21$, $P < 0.001$). Comparaciones múltiples *a posteriori* (prueba de Scheffé) mostraron que la fecha media de puesta en 1990 difiere significativamente de la de 1986 y 1987, no habiendo diferencias significativas

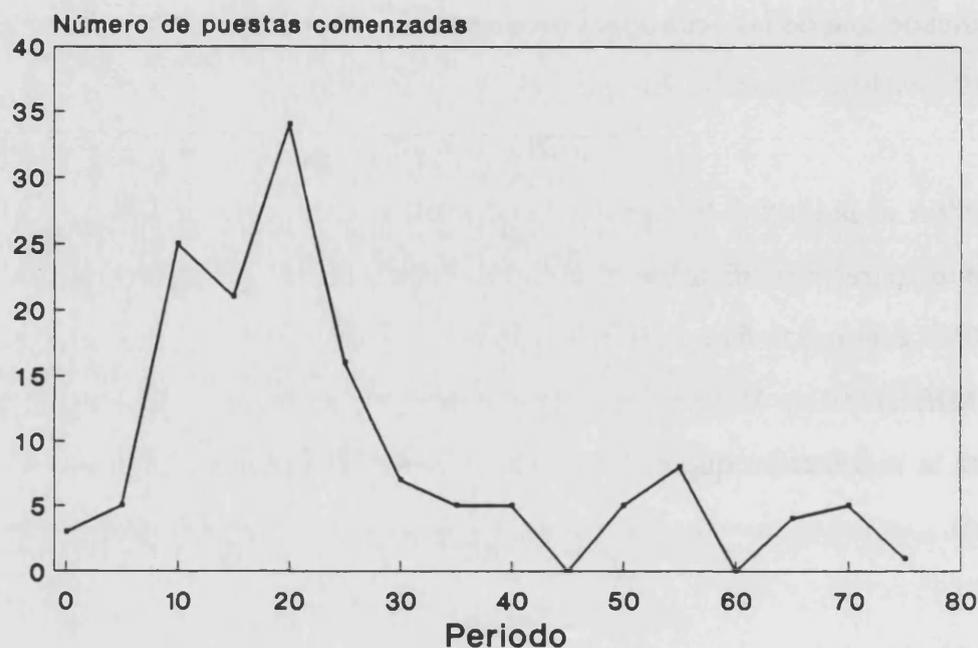


Figura 4.1. Número de puestas comenzadas, en periodos de cinco días, durante los seis años de estudio. En el eje de abscisas se indica la fecha inicial de cada periodo (1 = 1º de abril).

Tabla 4.1. Fecha de inicio de puesta del carbonero común en Sagunto. 1 = 1º de abril.

Año	<i>n</i>	Media	E.T.	Mínimo	Máximo	Rango
1986	22	27.9	1.53	15	44	29
1987	22	23.2	1.98	10	50	40
1988	31	20.1	1.79	8	53	45
1989	16	19.1	2.24	0	36	36
1990	12	11.3	1.75	1	24	23
1991	20	20.8	1.92	11	41	30

entre el resto de años. En la Figura 4.2 se presentan las fechas de inicio de todas las puestas para cada año independientemente.

Variación geográfica en la fecha de inicio de puesta

La Tabla 4.2 recopila las fechas de inicio de puesta de las poblaciones europeas utilizadas por Orell y Ojanen (1983a) para construir su modelo de variación geográfica de la fecha de inicio de puesta, y las de algunas poblaciones francesas y españolas y una portuguesa. El modelo propuesto por Orell y Ojanen (1983a) predice con bastante exactitud las fechas de inicio de puesta en la mayoría de poblaciones francesas. Sin embargo, este modelo pierde su precisión para predecir las fechas de inicio de puesta en los bosques de encinas de Quissac, en algunos años, y Monte Poblet, en un bosque de coníferas portugués, y en el naranjal estudiado por nosotros.

En la Figura 4.3 presentamos la recta de regresión de la fecha de inicio de puesta sobre la latitud considerando las poblaciones utilizadas por Orell y Ojanen (1983a) para construir su modelo. Al incluir todos los datos de la Tabla 4.2 la regresión lineal sigue siendo significativa ($b = 0.98$, $t_{25} = 5.10$, $P < 0.001$, $r^2 = 49\%$), pero el porcentaje de varianza explicada disminuye bastante (49% vs. 84%). El modelo más sencillo que hemos encontrado para mejorar el lineal ($F_{2,23} = 26.77$, $P < 0.001$, $r^2 = 67\%$) es el siguiente:

$$y = 92.09 - 2.41x + 0.0004x^3$$

donde y es la fecha de inicio de puesta (1 = 1º de abril) y x es la latitud Norte. Este modelo difiere del de Orell y Ojanen (1983a) en que predice un retraso del inicio de puesta al aumentar la latitud a partir de los 45°N (primera derivada = 44.8), pero también un retraso al disminuir la latitud a partir de este punto. La inclusión de la longitud no mejoraba significativamente los modelos que hemos contrastado.

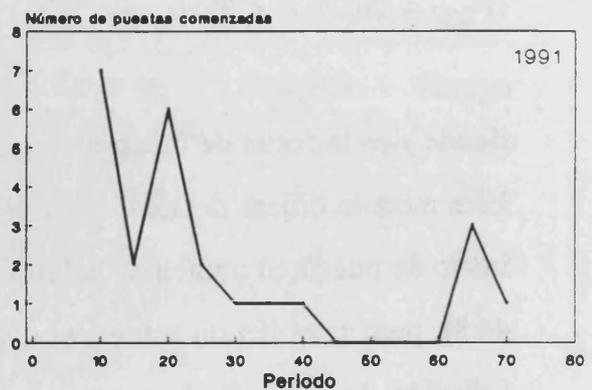
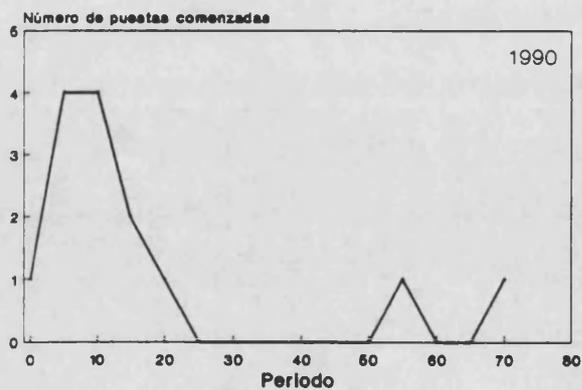
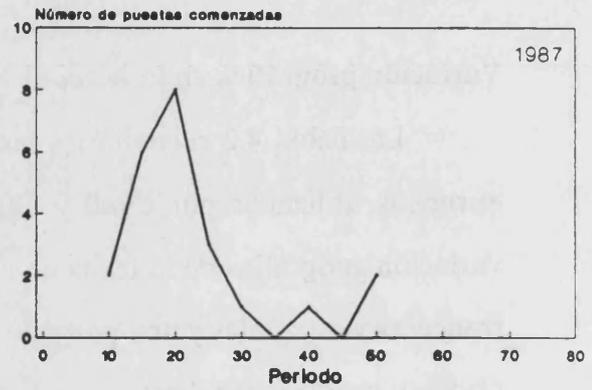


Figura 4.2. Número de puestas comenzadas, en periodos de cinco días, en cada uno de los seis años de estudio. En el eje de abscisas se indica la fecha inicial de cada periodo (1 = 1º de abril).

Tabla 4.2. Fecha media de puesta (1 = 1º de abril) de algunas poblaciones de carbonero común en Europa. Los valores observados son las medias de los valores medios anuales, excepto en (6) donde los datos estaban combinados en el original. Presentamos también los valores esperados según el modelo de Orell y Ojanen (1983a) (Modelo I), y según el modelo presentado en este trabajo (Modelo II), así como las diferencias entre éstos y los valores observados. Referencias: (1) Referencias citadas en Orell y Ojanen 1983a: Tabla 10, (2) Muller 1985, (3) Leclercq 1977, (4) Clamens e Isenmann 1989, (5) Cramm 1982, (6) Barba *et al.* 1988, (7) Monrós 1991, (8) presente estudio, (9) Fidalgo 1990.

Población	Coordenadas	Fecha media esperada Modelo I	Fecha media esperada Modelo II	Fecha media observada	Diferencia Modelo I	Diferencia Modelo II	Años	Ref.
<u>Finlandia</u>								
Oulu	65°00'N, 25°30'E	49.2	45.3	49.4	-0.2	-4.1	1969-80	(1)
Lemsjöholm	60°30'N, 22°00'E	41.6	34.9	40.7	0.9	-5.8	1953-57	(1)
<u>Noruega</u>								
Sorkedal	60°00'N, 10°30'E	39.2	33.9	42.4	-3.2	-8.5	1968-74	(1)
<u>Dinamarca</u>								
Funen	55°30'N, 10°30'E	32.1	26.7	33.6	-1.5	-6.9	1966-70	(1)
<u>Unión Soviética</u>								
cerca de Moscú	54°30'N, 38°00'E	34.4	25.5	32.6	1.8	-7.1	1952-66	(1)
<u>Polonia</u>								
cerca de Warsaw	52°15'N, 21°00'E	28.5	23.2	30.0	-1.5	-6.8	1955-61	(1)
<u>Holanda</u>								
Vlieland	53°15'N, 5°00'E	27.8	24.2	26.4	1.4	-2.3	1958-79	(1)

Sigue

Tabla 4.2. Continuación

Población	Coordenadas	Fecha media esperada Modelo I	Fecha media esperada Modelo II	Fecha media observada	Diferencia Modelo I	Diferencia Modelo II	Años	Ref.
<u>Holanda</u>								
Oranje Nassau Oord	52°00'N, 5°30'E	25.9	23.0	25.8	0.1	-2.8	1912-43, 1946-50	(1)
Hoge Veluwe	52°00'N, 6°00'E	26.0	23.0	25.3	0.7	-2.3	1955-79	(1)
Oosterhout	52°00'N, 6°00'E	26.0	23.0	23.1	2.9	-0.1	1957-66	(1)
<u>Inglaterra</u>								
Forest of Dean	51°45'N, 2°15'O	24.4	22.8	30.4	-6.0	-7.6	1948-57	(1)
Wytham Wood	51°40'N, 1°00'O	24.5	22.7	28.7	-4.2	-6.0	1947-65	(1)
<u>Bélgica</u>								
Maaltepark	51°00'N, 3°45'E	24.1	22.2	18.1	6.0	4.1	1959-78	(1)
Zevergem	51°00'N, 3°45'E	24.1	22.2	20.4	3.7	1.8	1960-78	(1)
COO	51°00'N, 3°45'E	24.1	22.2	21.0	3.1	1.2	1961-78	(1)
<u>Checoslovaquia</u>								
cerca de Bzenec	49°10'N, 16°37'E	23.0	21.1	24.2	-1.2	-3.1	1958-68	(1)
<u>Alemania</u>								
Radolfzell	47°45'N, 9°00'E	19.7	20.6	23.5	-3.8	-2.9	1955-59	(1)
<u>Francia</u>								
Vosges du Nord	48°30'N, 7°E	20.6	20.8	26.0	-5.4	-5.2	1982-84	(2)

Sigue

Tabla 4.2. Continuación

Población	Coordenadas	Fecha media esperada Modelo I	Fecha media esperada Modelo II	Fecha media observada	Diferencia Modelo I	Diferencia Modelo II	Años	Ref.
Francia								
Vosges du Nord	48°30'N, 7°E	20.6	20.8	25.0	-4.4	-4.2	1983-84	(2)
Vosges du Nord	48°30'N, 7°E	20.6	20.8	28.0	-7.4	-7.2	1982-84	(2)
cerca de Dijon	47°N, 5°E	17.9	20.4	18.9	-1.0	1.5	1973-76	(3)
Liouc	43°55'N, 4°E	12.9	20.1	16.5	-3.6	3.6	1986-87	(4)
Quissac	43°55'N, 4°E	12.9	20.1	17.7	-4.8	2.4	1979-81	(5)
Quissac	43°55'N, 4°E	12.9	20.1	24.0	-11.1	-3.9	1986-87	(4)
España								
Monte Poblet	41°21'N, 1°05'E	8.5	20.7	38.0	-29.5	-17.3	1985-87	(6)
Monte Poblet	41°21'N, 1°05'E	8.5	20.7	35.7	-27.2	-15.0	1989-91	(7)
Sagunto	39°24'N, 0°27'O	5.7	21.6	20.4	-14.7	1.2	1986-91	(8)
Portugal								
R. N. San Jacinto Dunes	40°29'N, 8°44'O	5.7	21.1	18.0	-12.3	3.1	1987	(9)

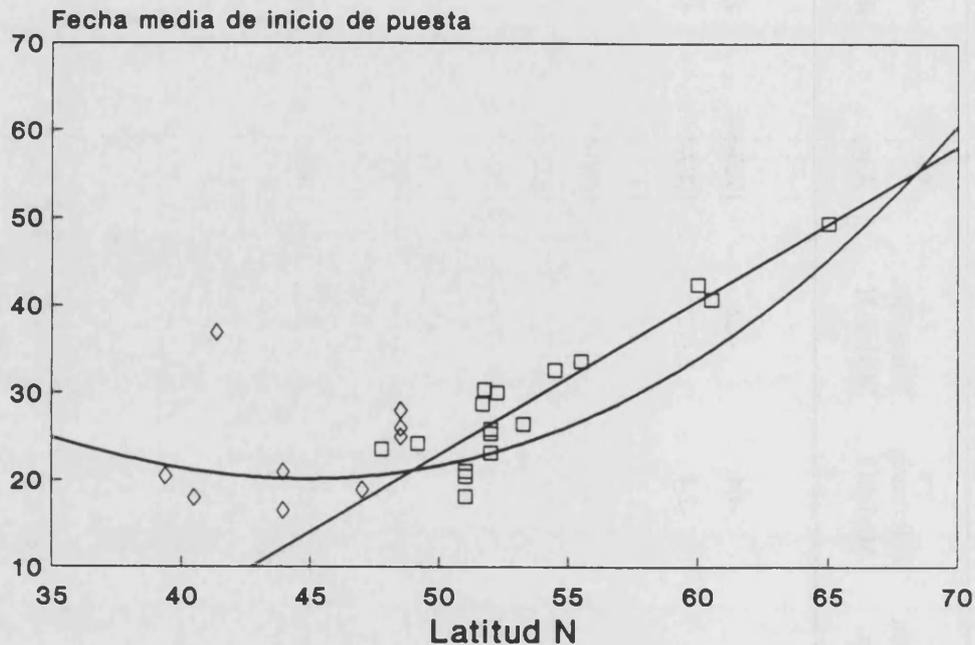


Figura 4.3. Fecha media de inicio de puesta en distintas poblaciones europeas en relación con la latitud. Los cuadrados representan las poblaciones consideradas por Orell y Ojanen (1983a: Tabla 10) para construir su modelo. La recta de regresión, donde x es la latitud, se ha calculado solamente sobre estos datos ($y = -65.41 + 1.77x$). Los rombos representan las poblaciones de Francia, España y Portugal. De las poblaciones de Quissac y Monte Poblet se ha representado la media de los dos periodos de que se disponen datos. Presentamos también la curva que mejor se ajusta a la totalidad de datos ($y = 92.09 - 2.41x + 0.0004x^3$).

Número de puestas en Sagunto

De las 122 primeras puestas consideradas en este capítulo, 91 tuvieron éxito. El 19% de estas parejas comenzaron una segunda puesta (Tabla 4.3). Las parejas que intentan una segunda puesta tras una primera con éxito están, cada año, entre las primeras en iniciar la primera puesta. En general, las parejas que realizan dos puestas comienzan la primera una semana antes de la fecha media de puesta de la población, mientras que el resto comienza un día después (Tabla 4.4). La diferencia es significativa ($F_{1,121} = 10.93, P < 0.01$). Solamente una de las parejas que inician la primera puesta después de la fecha media de puesta del

año realiza segunda puesta. Expresado en fechas, la primera puesta más tardía que fue seguida por una segunda se inició el 23 de abril (año 1989).

Los dos años en que la fecha de inicio de puesta fue más tardía (1986 y 1987) son en los que se presenta un porcentaje más bajo de segundas puestas, y en los que más diferencia hay entre las fechas de inicio de las parejas que realizan segunda puesta y las que no lo hacen (9.3 y 10.7 días respectivamente; véase Tabla 4.4). En 1990, año en que la fecha media de inicio de puesta fue más temprana, esta diferencia es tan solo de 1.6 días.

Tabla 4.3. Número de parejas que realizan segundas puestas o puestas de reposición, en función del éxito o fracaso de la primera puesta. Para las parejas que tuvieron éxito en su primera puesta (1ª Éxito), se presenta el número de parejas que realizaron una segunda puesta (2ª), y su porcentaje con respecto al número de primeras puestas con éxito. De las parejas que fracasaron en su primer intento (1ª Fracaso) se presenta el número de ellas que iniciaron una puesta de reposición (Reposición), y su porcentaje respecto a las parejas que fracasaron.

Año	1ª Éxito	2ª	%	1ª Fracaso	Reposición	%
1986	13	1	7.7	9	3	33.3
1987	17	1	5.9	5	0	0.0
1988	25	6	24.0	5	1	20.0
1989	12	3	25.0	4	0	0.0
1990	9	2	22.2	3	0	0.0
1991	15	4	26.7	5	0	0.0
Total	91	17	18.7	31	4	12.9

Tabla 4.4. Fechas de inicio de puesta de las parejas que realizan solamente una puesta y de aquellas que, tras una primera puesta con éxito, comienzan la segunda puesta. Para cada grupo se presenta la fecha media de inicio de puesta (1 = 1º de abril) y la fecha media corregida (Media C. -- fecha de inicio de cada puesta menos la fecha media de inicio de puesta de ese año). Los valores mínimos y máximos de cada año corresponden a los valores corregidos.

Año	Parejas que realizan una puesta						Parejas que realizan 2ª puesta					
	Media	Media C.	E.T.	<i>n</i>	Mín. C.	Máx. C.	Media	Media C.	E.T.	<i>n</i>	Mín. C.	Máx. C.
1986	28.3	0.4	1.55	21	-12.9	16.1	19.0	-8.9	---	1	---	---
1987	23.7	0.5	2.01	21	-13.2	26.8	13.0	-10.2	---	1	---	---
1988	22.0	1.9	2.05	25	-9.1	32.9	12.3	-7.8	0.95	6	-12.1	-6.1
1989	19.5	0.4	2.69	13	-19.0	16.9	17.3	-1.8	3.18	3	-7.1	3.9
1990	11.6	0.3	2.11	10	-10.3	12.7	10.0	-1.3	0.00	2	-1.3	-1.3
1991	22.7	1.9	2.15	16	-8.8	20.2	13.3	-7.6	0.85	4	-9.8	-5.8
Total		1.0	0.84	106	-13.2	32.9		-6.1	0.96	17	-12.1	3.9

De las 31 parejas que perdieron la primera puesta, solamente cuatro (13%) comenzaron una puesta de reposición (Tabla 4.3). Ninguna de estas cuatro parejas llegó a completar la primera puesta.

Duración de la estación e intensidad de nidificación en Sagunto

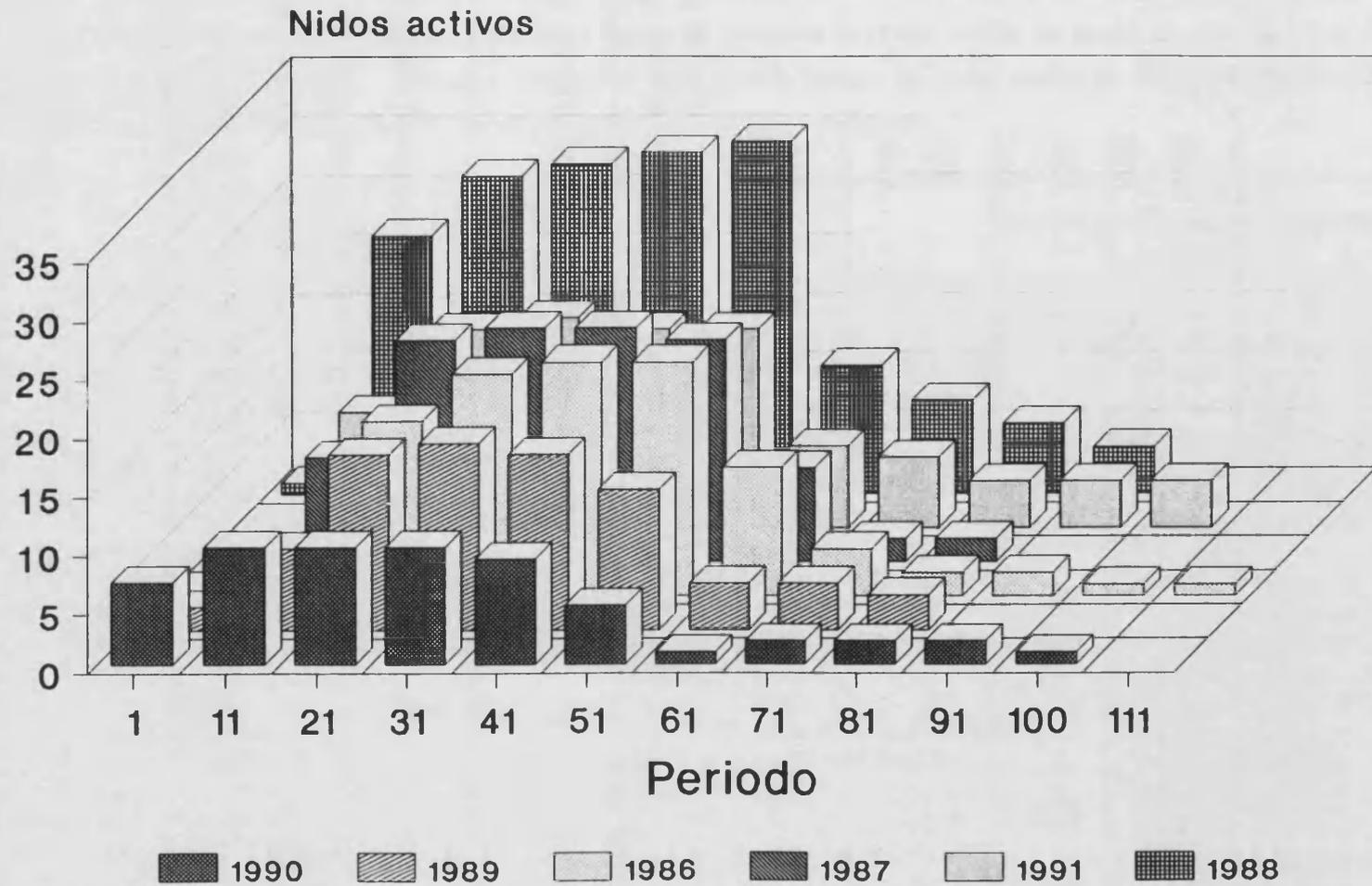
La estación de nidificación del carbonero común en Sagunto, definida como el periodo entre la puesta del primer huevo y el día en que el último nido deja de estar activo, dura alrededor de tres meses (Tabla 4.5). Sin embargo, muy pocos nidos quedan activos a partir de primeros de junio (Figura 4.4).

Tabla 4.5. Duración de la estación de nidificación del carbonero común en Sagunto. El inicio de la estación corresponde a la fecha de puesta del primer huevo cada año, y el fin al día en que los pollos del último nido lo abandonaron. 1 = 1º de abril.

Año	Inicio	Fin	Duración	Nº nidos
1986	15	112	97	26
1987	10	90	80	23
1988	8	95	87	38
1989	0	90	90	19
1990	1	107	106	14
1991	11	108	97	24

Un 72% de las 144 puestas presentadas en este capítulo comenzaron en el mes de abril. En mayo comenzo el 20% y en junio el 7% (véase Figura 4.1). En

Figura 4.4. Número de nidos activos, en periodos de diez días (1 = 1º de abril) en los diferentes años de estudio. De cada periodo se indica el primer día del intervalo. El 31 de marzo, día con un nido activo, se ha omitido en la figura.



la Tabla 4.6 se presenta el valor de MIBcc para cada uno de los seis años de estudio. El valor medio es de 2.0 (E.T. = 0.14, $n = 6$).

Tabla 4.6. "Meses igualmente buenos" para la nidificación del carbonero común en Sagunto. Se ofrece la proporción de nidos empezados cada mes y el valor del MIB para cada año.

Año	Marzo	Abril	Mayo	Junio	Nº nidos	MIB
1986	0.00	0.58	0.35	0.08	26	2.41
1987	0.00	0.83	0.17	0.00	23	1.58
1988	0.00	0.71	0.29	0.00	38	1.82
1989	0.05	0.74	0.05	0.16	19	2.26
1990	0.00	0.86	0.07	0.07	14	1.65
1991	0.00	0.71	0.13	0.17	24	2.25

Variación geográfica de la intensidad de nidificación

La Tabla 4.7 presenta los valores de MIBcc, MIBt y MIBr calculados para diversas poblaciones europeas de carbonero común. MIBcc es independiente de la latitud ($b = 0.002$, $t_{17} = 0.08$, ns), por lo que MIBr aumenta con la latitud ($b = 0.02$, $t_{17} = 2.90$, $P < 0.01$, $r^2 = 29\%$; Figura 4.5).

Tabla 4.7. Número de meses igualmente buenos para la nidificación (MIBcc) para algunas poblaciones de carbonero común europeas. Para cada población se ofrece también el número de meses teóricamente buenos para la nidificación a esa latitud (MIBt) según Wyndham (1986 -- ver texto), así como la relación entre el número de meses disponibles y los aprovechados (MIBr = MIBcc/MIBt). Para cada población, MIBcc es la media de los valores anuales. Referencias: (1) Orell y Ojanen 1983a, (2) Johansson 1974, (3) Smith *et al.* 1987, (4) Kluijver 1951, (5) Lack 1958, (6) Perrins 1965, (7) Pikula 1975, (8) Balát 1970, (9) Muller 1985, (10) Leclercq 1977, (11) Barba *et al.* 1988, (12) presente estudio. Notas: * Datos combinados en el original; ** Datos de un año; J, M, V en (10): bosque joven, maduro y viejo.

Población	Latitud	Vegetación dominante	MIBcc	E.T.	Rango	MIBt	MIBr	Número de años	Ref.
Finlandia									
Oulu	65°N	Bosque mixto	1.74	0.08	1.28-2.25	2.05	0.85	12	(1)
Suecia									
Tärnsjö	60°19'N	Coníferas	2.05	0.10	1.87-2.29	2.47	0.83	3	(2)
Revinge	55°41'N	Decidua	2.00	0.07	1.90-2.10	2.89	0.69	2	(3)
Holanda									
Hoenderloo	52°N	Coníferas	3.07	0.08	2.56-3.60	3.22	0.95	13	(4)
Mastbos	52°N	Coníferas	3.01	0.13	2.14-3.60	3.22	0.93	10	(4)
O. N. O.	52°N	Coníferas	2.84	0.11	2.06-3.60	3.22	0.88	19	(4)
O. N. O.	52°N	Decidua	2.40	0.11	1.72-3.42	3.22	0.75	19	(4)
Liesbos	51°33'N	Decidua	2.27	0.06	1.92-2.50	3.22	0.70	11	(4)

Sigue

Tabla 4.7. Continuación

Población	Latitud	Vegetación dominante	MIBcc	E.T.	Rango	MIBt	MIBr	Número de años	Ref.
Inglaterra									
Mousehall	52°N	Coníferas	2.16	0.15	1.65-2.86	3.22	0.67	8	(5)
Wytham	51°40'N	Decidua	1.65	0.02	1.60-1.86	3.24	0.51	17	(6)
Checoslovaquia									
Belanské Tatry	49°N	Coníferas	2.24	*	*	3.49	0.64	4	(7)
cerca de Bzenec	49°N	Coníferas	3.01	*	*	3.49	0.86	11	(8)
Francia									
Vosges du Nord	48°30'N	Decidua	2.33	0.30	1.60-2.71	3.54	0.66	3	(9)
Vosges du Nord	48°30'N	Coníferas	2.79	0.12	2.51-2.93	3.54	0.79	3	(9)
cerca de Dijon	47°30'N	J Decidua	1.75	**	**	3.67	0.48	1	(10)
cerca de Dijon	47°30'N	M Decidua	1.38	**	**	3.67	0.38	1	(10)
cerca de Dijon	47°30'N	V Decidua	1.18	**	**	3.67	0.32	1	(10)
España									
Monte Poblet	41°21'N	Encinar	2.11	*	*	4.18	0.50	3	(11)
Sagunto	39°24'N	Naranjal	2.00	0.14	1.58-2.41	4.35	0.46	6	(12)

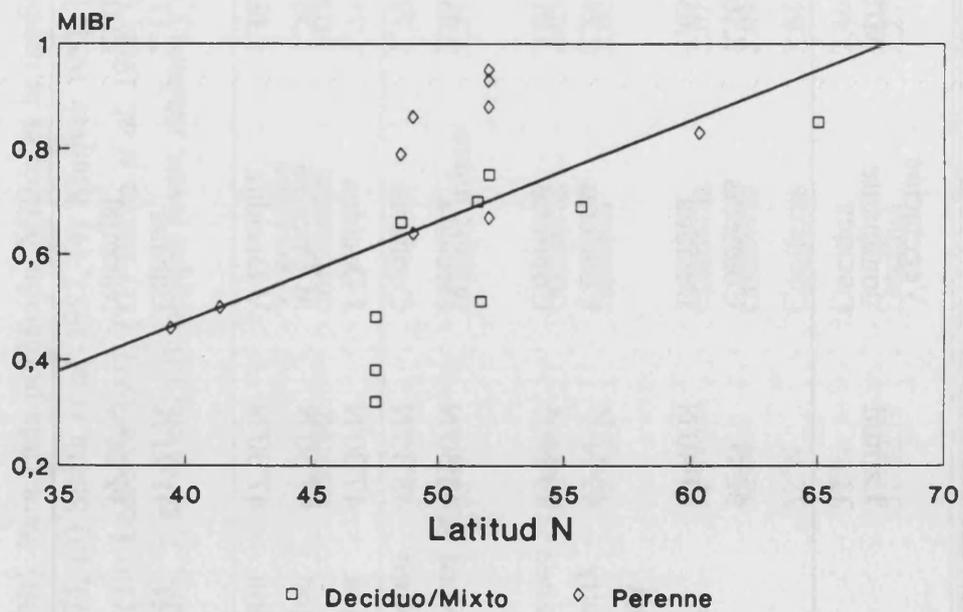
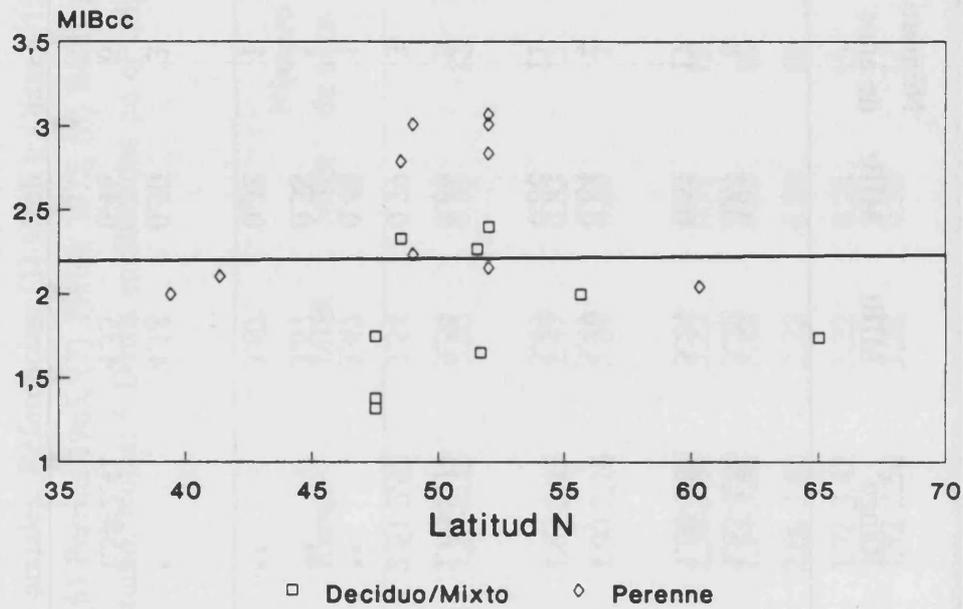


Figura 4.5. Meses igualmente buenos para la nidificación del carbonero común (MIBcc) en distintas poblaciones, y relación entre éstos y el número de meses igualmente buenos esperados a esa latitud (MIBr). Hemos diferenciado las poblaciones residentes en hábitats dominados por arbolado deciduo y perenne.

DISCUSIÓN

Relación entre la fecha de inicio de puesta y la latitud

La conclusión de Baker (1938) de que las aves comienzan a criar más tarde conforme la latitud aumenta todavía mantiene una aceptación general (Immelmann 1971, Perrins y Birkhead 1983). El primer modelo para describir este retraso calculado específicamente para el carbonero común lo presentó Slagsvold (1975a). Este modelo, construido a partir de datos procedentes de poblaciones finlandesas, predecía un retraso de 2.94 días por cada grado de aumento en latitud. Este modelo se mostró incapaz de describir correctamente la variación en las fechas de inicio de puesta al incluir datos de otras poblaciones europeas, por lo que Orell y Ojanen (1983a) construyeron otro modelo, en el que se incluye la longitud y donde la tasa de retardo del inicio de puesta al aumentar la latitud es más baja.

Como hemos visto, el modelo presentado por Orell y Ojanen (1983a) pierde capacidad de predicción al incluir poblaciones del sur de Europa. Esta pérdida de predicción es notable en los encinares de Quissac y Monte Poblet, en el pinar estudiado en Portugal, y en el naranjal estudiado por nosotros. Se ha mostrado que las fechas de inicio de puesta varían con el tipo de hábitat (p. ej. Lack 1958, Van Balen 1973, Slagsvold y Sæther 1979, Dhondt *et al.* 1984). Tanto para el carbonero común como para el herrerillo común *Parus caeruleus* se han observado diferencias especialmente importantes entre bosques de robles y encinas cuando se han comparado los mismos años y zonas cercanas (Blondel *et al.* 1987, Clamens e Isenmann 1989, Dervieux *et al.* 1990). Blondel *et al.* (1987) han propuesto que las diferencias en la fenología de la vegetación entre ambos hábitats, actuando probablemente en la disponibilidad de alimento, es la posible causa del retraso observado en el encinar. De hecho, la semana de retraso encontrada en el encinar de Quissac con respecto al robledal de Liouc explica la mayor parte de la diferencia entre los valores esperados según el modelo de

Orell y Ojanen (1983a) y los observados. Considerando estos datos, el cambio de hábitat (paso de bosques deciduos a encinares) podría explicar la falta de precisión del modelo de Orell y Ojanen (1983a). Sin embargo, las diferencias entre los valores esperados y observados en las poblaciones peninsulares son demasiado importantes y cuestionan la validez del modelo en estas latitudes, independientemente del tipo de hábitat.

El modelo presentado en este trabajo, en el que la fecha de inicio de puesta se retrasa tanto al aumentar como al disminuir la latitud a partir de los 45°N describe mejor los datos disponibles en Europa. Soler y Soler (1987) también encuentran que las fechas de inicio de puesta de la grajilla *Corvus monedula* en España son más tardías que en el resto de Europa, y recuperan la idea de Baker (1938) de que, entre los 46° y los 32°N la tendencia es que la fecha de inicio de puesta se retrase. El modelo presentado aquí para el carbonero común se ajusta casi con exactitud a esta predicción.

Slagsvold (1976) relacionó la fecha de inicio de puesta del carbonero común con el estado fenológico del hábitat. Martin y Bellot (1990) muestran que, en diversas poblaciones europeas de herrerillo común, existe una tendencia latitudinal de la fecha de inicio de puesta en relación con la "primavera térmica": cuanto más al sur la puesta comienza más cerca del final de la primavera térmica. En este gradiente establecen dos grupos de poblaciones: Mediterráneas (inicio de puesta hacia el final de la primavera térmica) y No Mediterráneas (inicio cerca del principio de la primavera térmica). Latitudinalmente, esta separación entre los dos grupos ocurre sobre los 45°N (véase Martin y Bellot 1990: Figura 1), por lo que el punto de inflexión del modelo presentado por nosotros para describir la variación latitudinal del inicio de puesta del carbonero común parece tener un significado biológico, y puede ser válido para otras especies.

El modelo que presentamos predice con un error máximo de unos ocho días la fecha de inicio de puesta de todas las poblaciones europeas estudiadas,

salvo la de Monte Poblet, donde el error supera las dos semanas. No tenemos explicación para este retraso, pero el hecho de disponer de seis años de estudio sugiere que no se debe al azar.

¿Por qué este retraso del inicio de puesta en Sagunto? La mayoría de estudios ha mostrado que las puestas más tempranas de la estación son más productivas que aquellas realizadas más tarde (Perrins 1970, Perrins y McCleery 1989, Sydeman *et al.* 1991, Verhulst y Tinbergen 1991), por lo que debe existir una presión selectiva hacia un comienzo temprano. Es muy posible que un factor próximo, como la disponibilidad de alimento para la hembra (p. ej. Perrins 1970) sea la causa del retraso observado por nosotros, por lo que actualmente estamos llevando a cabo estudios experimentales orientados a contrastar esta hipótesis. La temperatura es poco probable que retrase la estación de nidificación a esta latitud (véase también Cramm 1982), y de hecho algunas especies que construyen nidos abiertos ya están criando en el naranjal cuando el carbonero común comienza la puesta (véase Gil-Delgado y Escarré 1977, Gil-Delgado 1981, Gil-Delgado y Catalá 1989).

Duración de la estación de nidificación

La duración de la estación de nidificación en Paseriformes depende en gran medida del número de puestas que se intenten cada año. La mayor parte de las poblaciones de carbonero común estudiadas realizan dos puestas, aunque la proporción de parejas que lo hacen varíe mucho entre lugares y años (Orell y Ojanen 1983a: Tabla 11; véase también Cramm 1982, Pascual 1985, Barba *et al.* 1988). Una vez que unas cuantas parejas han iniciado la segunda puesta, la duración de la estación de nidificación, considerada desde la puesta del primer huevo hasta que el último nido deja de estar activo, se mantiene alrededor de tres meses (véase p. ej. Perrins 1979 para una descripción detallada del periodo nidícola).

Sin embargo, la proporción de segundas puestas y, mejor aún, el número de nidos activos en cada momento, es un factor importante a tener en cuenta a la hora de estudiar la estrategia de reproducción de una especie (Askenmo y Unger 1986, Lundberg 1987, Bryant 1988). Por lo tanto, pensamos que más importante que la duración de la estación de nidificación *per se*, es el estudio de la intensidad de nidificación, que nosotros hemos aproximado mediante el estudio de los "Meses Igualmente Buenos" (MIB) para la nidificación. La predicción que realizamos es que el número de MIB para el carbonero común (MIBcc) debe aumentar al disminuir la latitud, por lo que la relación entre MIBcc y el número de MIB teóricamente disponibles a esa latitud (MIBt) debe mantenerse constante. Nuestros resultados no están de acuerdo con esta predicción. MIBcc es independiente de la latitud, y la relación MIBcc/MIBt disminuye con la latitud.

Diversos trabajos han señalado que un verano corto es la causa de la poca duración de la estación de nidificación en latitudes muy altas (Järvinen 1983, Orell y Ojanen 1983a). Sin embargo, al desplazarnos hacia el sur, con una relajación de las condiciones climatológicas adversas (incremento de MIBt), el carbonero común no responde aumentando su MIB, y encontramos valores cercanos, e incluso inferiores a Oulu (Finlandia) en Inglaterra, Francia y España. Esto significa que el carbonero común "desperdicia" una porción creciente de tiempo potencialmente bueno para la nidificación conforme la latitud disminuye. Esta conclusión es difícil de compatibilizar con la teoría evolutiva actual, que predice un óptimo aprovechamiento de las condiciones existentes. La explicación que sugerimos es que, cuando consideramos una sola especie, ésta no encuentra un gradiente latitudinal en las condiciones ambientales. Existen varios ejemplos en la bibliografía que apoyan esto. Un caso extremo es el presentado por Lundberg y Silverin (1986). Estos autores muestran que un 70% de las parejas de una población de estorninos *Sturnus vulgaris* de la isla de Andoya (69°N) realiza segundas puestas, y su estación de nidificación dura unos tres meses y medio,

mientras que la población de Umeå (64°N) no realiza más que una puesta y la estación dura poco más de un mes. Slagsvold y Sæther (1979) también observan diferencias importantes en la duración de la estación de nidificación del zorzal real *Turdus pilaris* entre dos poblaciones situadas a similar latitud. En el caso del carbonero común, el tipo de hábitat parece más importante en la determinación de la duración de la estación de nidificación que la latitud. MIBcc en hábitats de arbolado perenne son en general mayores que los de bosques mixtos o deciduos, como lo es MIBr a igual latitud.

Como se ha dicho arriba, este resultado está muy ligado a la abundancia de segundas puestas en cada hábitat. Éstas son mucho más frecuentes en los bosques de coníferas que en los de hoja caduca. Sin embargo, en la población estudiada por nosotros en el naranjal son también escasas, y el porcentaje de parejas que lo intentan está entre los más bajos registrados en Europa (véase Orell y Ojanen 1983a: Tabla 11, De Laet y Dhondt 1989). Se ha sugerido que las aves que potencialmente pueden realizar dos puestas en una temporada, intentan la segunda si las probabilidades de supervivencia de los pollos de esta puesta son altas y el riesgo para los padres bajo (Kluyver *et al.* 1977, Orell y Ojanen 1986, Lundberg 1987, Smith *et al.* 1987, Tinbergen y Van Balen 1989). El tiempo seco y caluroso característico de los veranos del área mediterránea conlleva unas pobres condiciones para sacar adelante a los pollos en esta época del año (Singer y Yom-Tov 1988, DeSante y Baptista 1989). Esto se ha comprobado también en el naranjal estudiado por nosotros (véase Belda 1991 para un estudio sobre el verdicillo *Serinus serinus*, y el Capítulo 9 del presente trabajo). Además, la capacidad de trabajo de los padres disminuye a partir de una determinada temperatura (22°C para el gorrión común *Passer domesticus*; Kendeigh 1973). Este límite al final de la estación, junto con el retraso en el comienzo, hace que no sea sorprendente que la mayor parte de las parejas se abstengan de intentar segundas puestas. Esta escasez, e incluso ausencia, de segundas puestas parece general en las poblaciones de páridos peninsulares

(Pascual 1985, Barba *et al.* 1988, Potti *et al.* 1988, Isenmann *et al.* 1990, Monrós 1991).

En conclusión, los datos disponibles hasta el momento en Europa no apoyan la idea de que, para el carbonero común, la duración de la estación de nidificación aumente al disminuir la latitud.

Capítulo 5

Tamaño de la puesta

INTRODUCCIÓN

La variación del tamaño de puesta es probablemente el aspecto relacionado con la reproducción de las aves al que más atención se ha dedicado (revisiones en Klomp 1970, Winkler y Walters 1983, Murphy y Haukioja 1986). Esto se debe, por una parte, a la facilidad de su estudio, tanto comparativo como experimental, y por otra a su importante significado biológico como indicador del esfuerzo reproductor (e.g. Nur 1986, Faaborg 1988).

La variabilidad en el tamaño de puesta de algunas especies es considerable. Por ejemplo, en el carbonero común *Parus major*, la puesta puede variar entre uno y 16 huevos (Kluyver 1951), y valores entre cinco y diez son frecuentes en la mayor parte del área de distribución de la especie. Numerosos estudios han tratado de sistematizar esta variabilidad y, aunque existen excepciones, se han detectado algunas tendencias generales. A nivel interpoblacional, el tamaño de puesta aumenta con la latitud y, en Europa y Norteamérica, aumenta de Oeste a Este (Lack 1947, Klomp 1970, Cody 1971). Al aumentar la altitud sobre el nivel del mar, el tamaño de puesta decrece o no varía (Krementz y Handford 1984). Por último, el tamaño de puesta es mayor en aquellos hábitats en los que la disponibilidad de alimento es mayor (Martin 1987). A nivel intrapoblacional, el tamaño de puesta aumenta con la edad (Sæther 1990) y "calidad" de la hembra (Goodburn 1991). La fecha de puesta (Klomp 1970, Martin 1987), el tipo de puesta (Orell y Ojanen 1983b, Kuitunen 1987), las características del nido (Van Balen 1984, Korpimäki 1985, Löhrl 1987) y su situación (T. E. Martin 1988) también afectan el tamaño de puesta. Por último, la puesta suele ser mayor en años en los que el alimento disponible es

abundante pero, a nivel individual y dentro del mismo año, la adición de alimento no suele producir un aumento del tamaño de puesta en las parejas abastecidas (Martin 1987, Daan *et al.* 1989; pero véase Arcese y Smith 1988).

Los datos disponibles sobre el carbonero común son abundantes, y en general están de acuerdo con estas tendencias generales a nivel intrapoblacional. Por ejemplo, las hembras mayores de un año realizan puestas mayores que las que crían por primera vez (Järvinen 1991; pero véase Winkel y Winkel 1987), las puestas son mayores al principio de la estación y decrecen progresivamente (Kluijver 1951, Balát 1970, Van Balen 1973, Kiziroglu 1982, Orell y Ojanen 1983b, Haftorn 1985, Muller 1985, McCleery y Perrins 1985), y las puestas son mayores en cajas nido de mayores dimensiones (Löhr 1973, 1986, Johansson 1974, Van Balen 1984). El tamaño de puesta también está afectado por el *status* territorial de la pareja (Dhondt y Schillemans 1983). Además, aunque el tamaño medio de puesta es mayor en años de mayor abundancia de orugas, la puesta de una determinada hembra no está limitada por la cantidad de alimento disponible (Krebs y Perrins 1978, Perrins 1991), y el tamaño de puesta no aumenta en parejas a las que se ofrece alimento extra (Clamens e Isenmann 1989). El tamaño de puesta suele ser mayor cuando la densidad es menor (Perrins 1965, Van Balen 1973, Orell y Ojanen 1983b), pero no siempre es así (McCleery y Perrins 1985).

En cuanto a la variabilidad interpoblacional, los datos sobre esta especie difieren en algunos aspectos de las tendencias generales apuntadas arriba. El efecto de la altitud no está claro, ya que aunque Pikula (1975) concluye que el tamaño de puesta disminuye con la altitud, Zang (1982) y Hamann *et al.* (1989) no encuentran esta variación. Por otra parte, Orell y Ojanen (1983b), analizando el tamaño de puesta de poblaciones norte y centroeuropeas, no encuentran ningún patrón de variación latitudinal o longitudinal. El efecto del hábitat se ha estudiado en algunos trabajos pero, salvo que la puesta es menor en áreas

suburbanas y parques y jardines urbanos que en bosques (Perrins 1979), no aparece otro patrón definido (véase Orell y Ojanen 1983b, Eeva *et al.* 1989).

El objetivo de este capítulo es examinar:

- (1) La variación anual del tamaño de puesta en Sagunto;
- (2) La variación estacional del tamaño de puesta en Sagunto;
- (3) La variación geográfica del tamaño de puesta.

MATERIAL Y MÉTODO

El material utilizado en este capítulo comprende 131 puestas completas de carbonero común realizadas en Sagunto entre los años 1986 y 1991, ambos inclusive. De éstas, 110 fueron primeras puestas, 15 segundas puestas, y seis puestas de reposición. La puesta la consideramos completa cuando daba comienzo la incubación (véase Capítulo 7).

Una puesta de catorce huevos (año 1986) y otra de doce (año 1990) se han excluido del material presentado por sospechar que proceden de dos hembras. Desconocemos la fecha exacta de inicio de puesta de una de las puestas presentadas, por lo que ésta se ha excluido de los análisis en que se ha considerado esta variable.

La variación estacional del tamaño de puesta en los seis años de estudio se ha analizado, en primer lugar, para cada año independientemente. A continuación se han analizado los seis años conjuntamente de dos formas: por una parte considerando las fechas originales de puesta. Por otra, se ha considerado la fecha media de puesta de cada año como "día 0", y las fechas de inicio de puesta de cada año se han expresado como la diferencia con ésta (véase Capítulo 4: Tabla 4.1). De esta forma se eliminan los efectos anuales (*i.e.* las primeras puestas de un año se comparan con las primeras puestas de los restantes independientemente de la fecha real).

Para el estudio de la variación geográfica del tamaño de puesta, la unidad de estudio ha sido el tamaño medio de puesta poblacional. Järvinen (1989a) ha mostrado que un número relativamente pequeño de años de estudio y/o puestas proporciona una buena estima del tamaño medio de puesta en un área determinada.

RESULTADOS

Primeras puestas en Sagunto

La puesta del carbonero común en Sagunto ha oscilado entre los cuatro y los diez huevos en los seis años de estudio. La puesta de ocho huevos ha sido la más frecuente en el periodo de estudio (Figura 5.1), así como en cuatro de los seis años considerados (Tabla 5.1). En un año la puesta más frecuente fue de siete huevos y en otro de nueve huevos.

Tabla 5.1. Tamaño medio de puesta del carbonero común en Sagunto. Se incluyen sólo primeras puestas.

Año	<i>n</i>	Moda	Media	E.T.	Mínima	Máxima
1986	17	7	6.9	0.36	4	10
1987	21	8	7.6	0.26	6	10
1988	27	8	7.7	0.20	5	10
1989	16	8	7.9	0.26	6	9
1990	11	9	8.9	0.21	8	10
1991	18	8	8.4	0.20	7	10

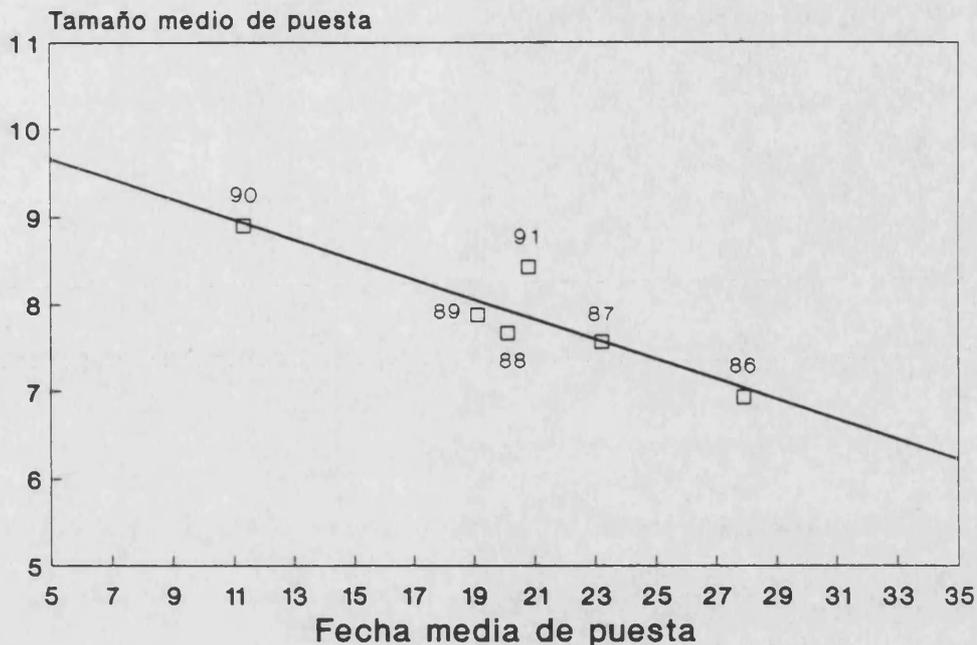


Figura 5.2. Relación entre el tamaño medio de puesta anual y la fecha media de puesta anual (1 = 1º de abril) en los seis años de estudio (1986-91).

= 15). Las segundas puestas fueron significativamente menores (prueba *t* para muestras apareadas, $t_{14} = 2.69$, $P < 0.02$) que las primeras puestas de las parejas que las realizaron (8.0 huevos, E.T. = 0.31, $n = 15$). En dos casos, primera y segunda puesta fueron del mismo tamaño, en tres casos la segunda puesta fue un huevo mayor que la primera, y en el resto la primera fue mayor.

No hemos encontrado ninguna relación significativa (regresiones lineales simples) entre el tamaño de la segunda puesta y las siguientes variables: tamaño de la primera puesta, fecha y fecha corregida de inicio de la primera y segunda puesta, fecha de eclosión de la primera, número de eclosiones y de pollos que abandonaron el nido de la primera, éxito reproductor de la primera, e intervalo entre la fecha en que volaron los pollos de la primera puesta y la fecha de inicio de la segunda. Sí que hay una relación positiva entre el intervalo entre las fechas de inicio de la primera y segunda puestas y el tamaño de la primera puesta ($b = 3.79$, $t_{12} = 2.29$, $P < 0.05$, $r^2 = 24\%$; se ha excluido del análisis una primera

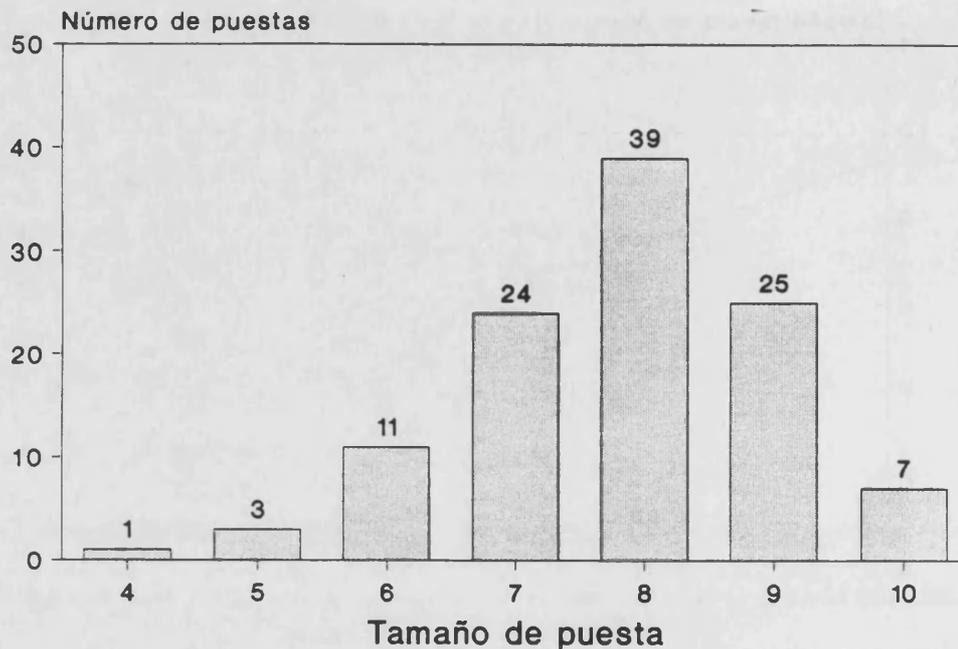


Figura 5.1. Distribución de las primeras puestas según su tamaño ($n = 110$).

El tamaño medio de las primeras puestas ha oscilado entre los 6.9 huevos en 1986 y los 8.9 en 1990 (Tabla 5.1). Existen diferencias significativas entre los seis años ($F_{5,104} = 5.84$, $P < 0.001$). Comparaciones múltiples *a posteriori* (prueba de Scheffé) mostraron que el tamaño medio de puesta de 1986 difiere significativamente del de 1990 y 1991. No hay diferencias significativas entre el resto de años.

El tamaño de puesta de un año es mayor cuanto más temprana es la fecha media de puesta de ese año ($b = -0.11$, $t_4 = 4.14$, $P < 0.02$; Figura 5.2), y esta relación explica un 76% (r^2) de la variabilidad del tamaño medio de puesta entre años.

Segundas puestas en Sagunto

Entre las segundas puestas, la más frecuente fue de seis huevos (40%, $n = 15$). El tamaño medio de las segundas puestas fue de 6.9 huevos (E.T. = 0.32, n

puesta de 6 huevos en que el intervalo entre puestas fue excepcionalmente largo). La pendiente de esta recta indica que el incremento del intervalo entre puestas no se debe solamente a la mayor duración del periodo de puesta de la primera puesta (un día por cada huevo adicional), sino que es de casi cuatro días por cada huevo adicional.

Hemos repetido los mismos análisis utilizando la diferencia de tamaño entre la primera y segunda puestas como variable dependiente. Los resultados indican que la segunda puesta es tanto menor que la primera cuanto mayor es la primera ($b = -0.80$, $t_{13} = 2.88$, $P < 0.02$, $r^2 = 34\%$; Figura 5.3), y cuanto más tarde eclosionan los huevos de la primera puesta ($b = -0.32$, $t_{13} = 2.22$, $P < 0.05$, $r^2 = 22\%$; Figura 5.3). La introducción de esta última variable en un modelo de regresión múltiple no mejora significativamente la relación entre el cambio en el tamaño de puesta y el tamaño de la primera puesta.

Variación estacional del tamaño de puesta en Sagunto

Considerando todas las puestas, el tamaño de puesta decrece significativamente al avanzar la estación de nidificación en tres de los seis años de estudio (Tabla 5.2, Figura 5.4). Al considerar todos los años conjuntamente, se observa que hay una relación negativa altamente significativa entre el tamaño de puesta y la fecha de puesta (Tabla 5.2, Figura 5.5). Esta relación se mantiene al utilizar la fecha corregida de inicio de puesta, aunque el porcentaje de la varianza explicada por el modelo se reduce a la mitad (Tabla 5.2, Figura 5.5).

Figura 5.3. (Página siguiente) Relación entre la diferencia de tamaño entre puestas de la misma pareja (tamaño de la segunda menos tamaño de la primera) y el tamaño de la primera puesta (gráfico superior) y la fecha de eclosión de los pollos de la primera puesta (gráfico inferior; 1 = 1º de abril). Los cuadrados representan un dato, los rombos dos. $n = 15$ datos en cada gráfico.

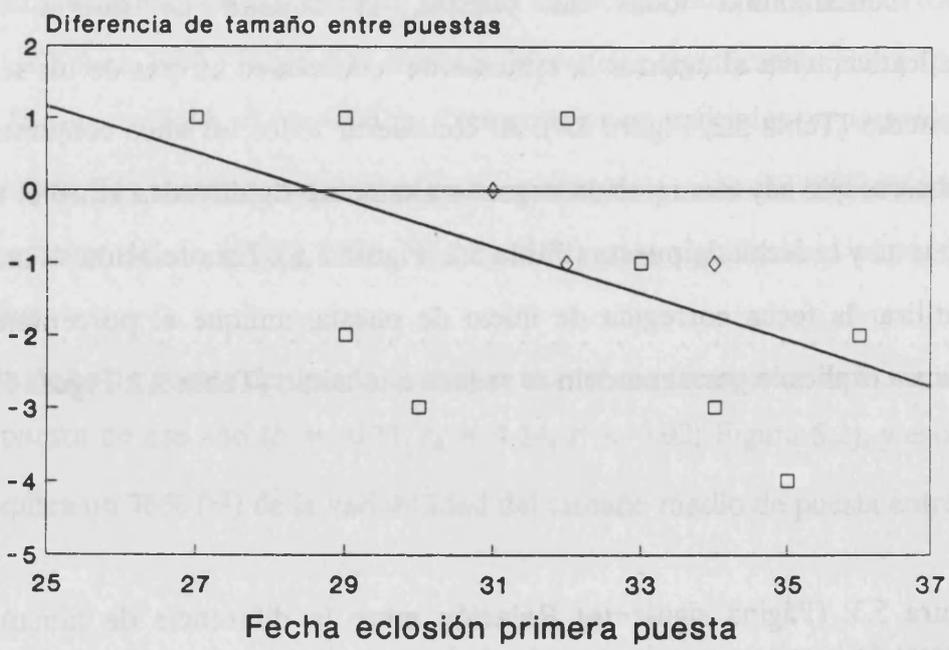
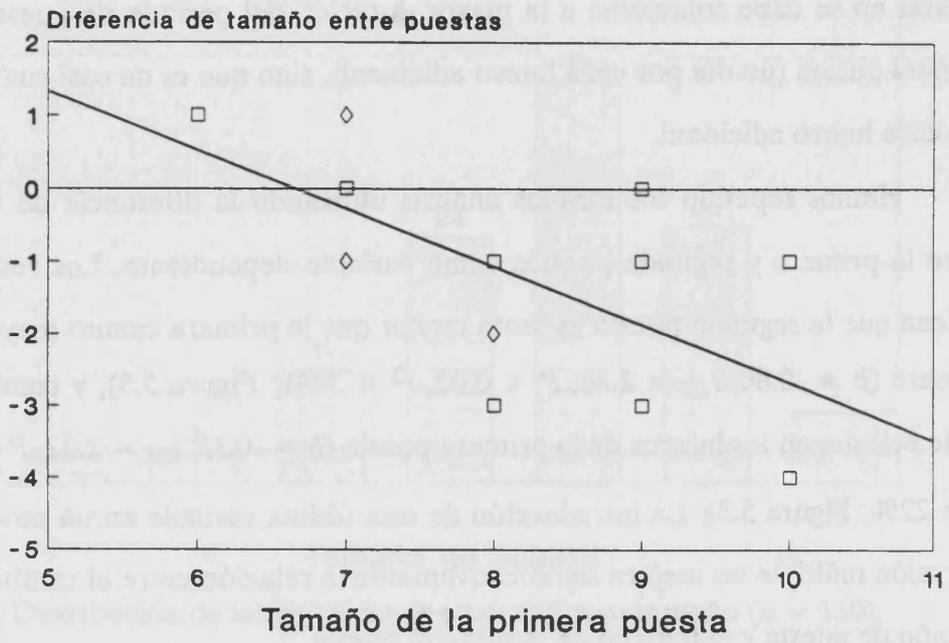


Figura 5.3. Leyenda en página anterior.

Tabla 5.2. Resultados de las regresiones del tamaño de puesta sobre la fecha de puesta. Se presentan para cada año y para el total de puestas considerando la fecha de puesta observada (Total), así como el total considerando la fecha corregida de puesta (Total C.). La parte inferior de la tabla incluye sólo las primeras puestas.

Año	<i>b</i>	g.l.	<i>t</i>	<i>P</i>	<i>r</i> ²
<u>Total puestas</u>					
1986	-0.01	18	0.58	<i>ns</i>	0.04
1987	-0.01	20	0.51	<i>ns</i>	0.04
1988	-0.03	32	3.34	< 0.01	0.24
1989	-0.02	16	1.85	<i>ns</i>	0.13
1990	-0.03	11	2.74	< 0.05	0.35
1991	-0.02	21	2.21	< 0.05	0.15
Total	-0.03	128	4.48	< 0.001	0.13
Total C.	-0.02	128	3.40	< 0.001	0.07
<u>Primeras puestas</u>					
1986	-0.005	15	0.07	<i>ns</i>	0.07
1987	-0.009	19	0.29	<i>ns</i>	0.05
1988	-0.03	25	1.22	<i>ns</i>	0.02
1989	-0.01	13	0.32	<i>ns</i>	0.07
1990	-0.05	9	1.33	<i>ns</i>	0.07
1991	-0.02	16	0.96	<i>ns</i>	0.005
Total	-0.04	107	2.98	< 0.01	0.07
Total C.	-0.01	107	0.94	<i>ns</i>	0.001

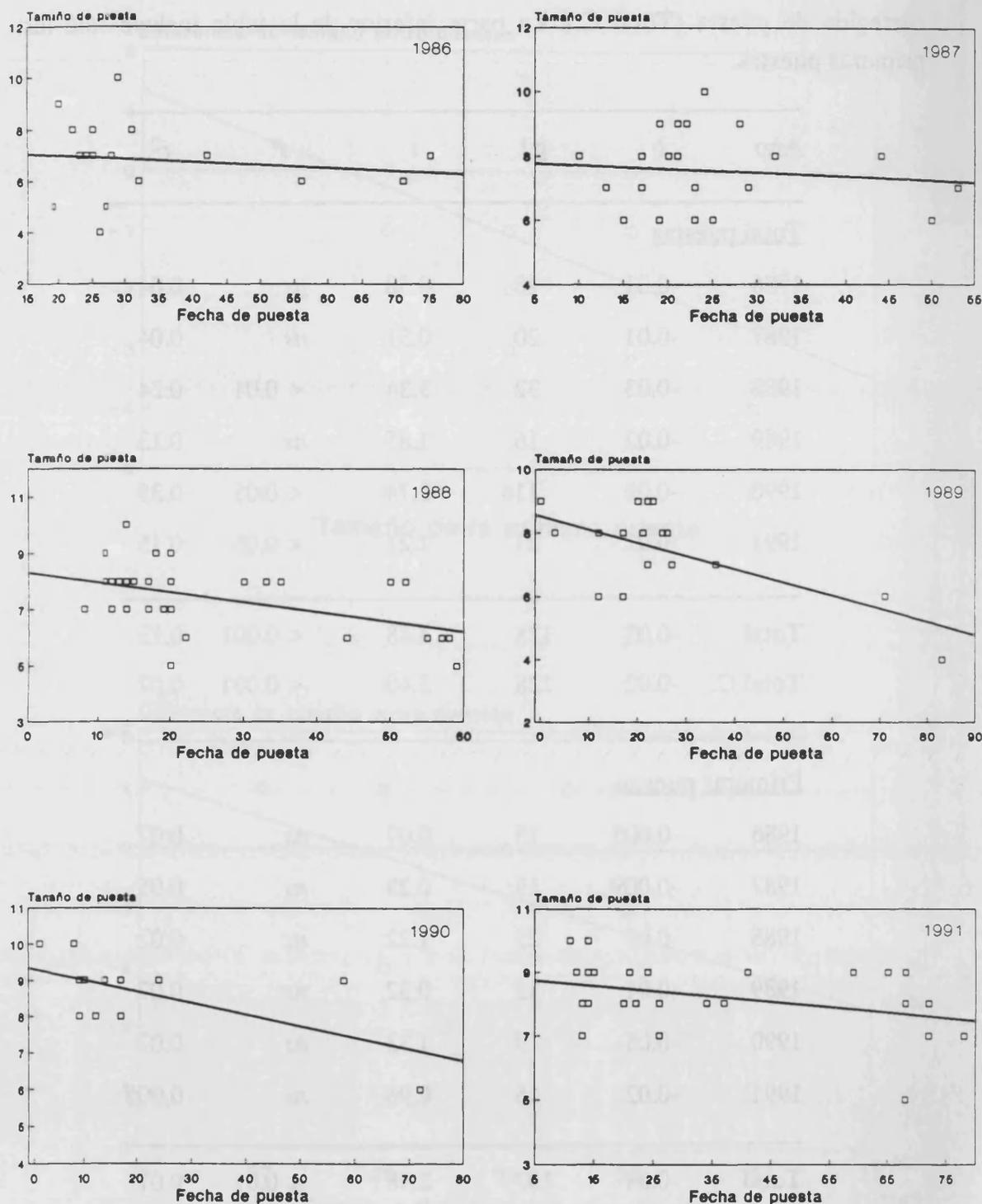


Figura 5.4. Relación entre el tamaño de puesta y la fecha de puesta en los seis años de estudio. Se incluyen todas las puestas realizadas cada año (primeras, segundas, y de reposición). Véase Tabla 5.2 para los estadísticos. 1 = 1º de abril.

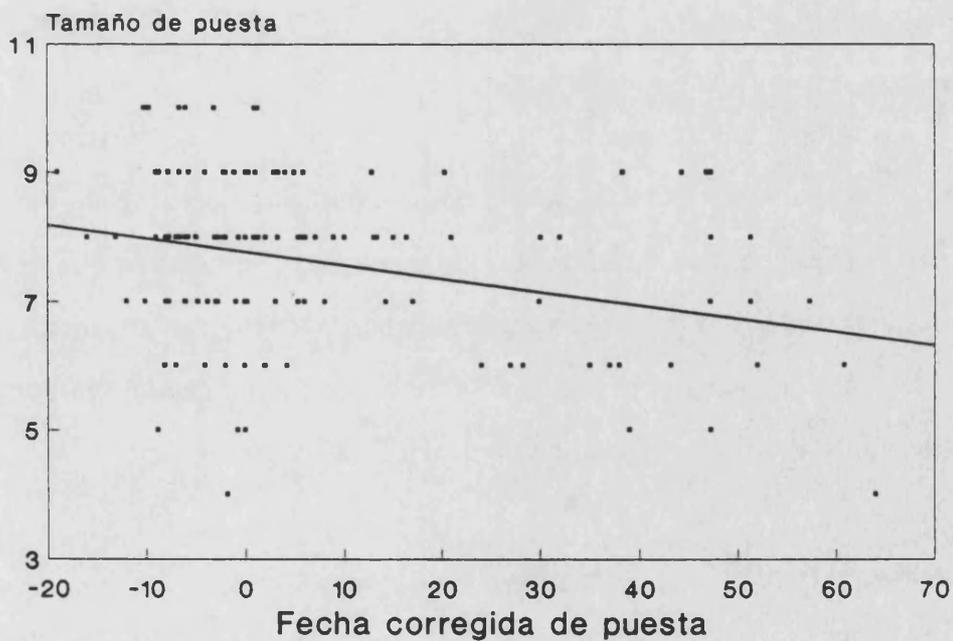
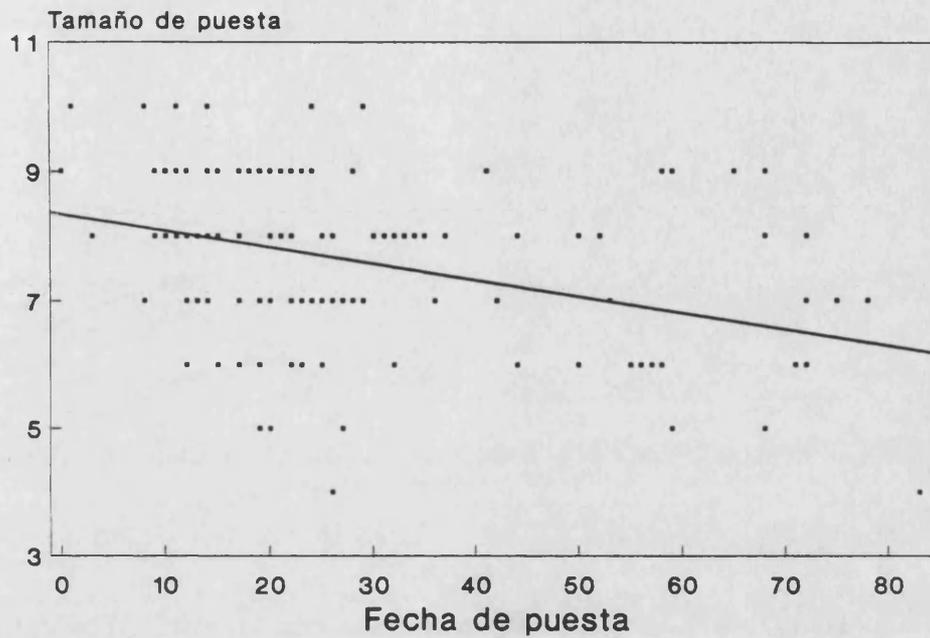


Figura 5.5. Relación entre el tamaño de puesta y la fecha de inicio de puesta. Se incluye el total de puestas realizadas durante los seis años de estudio ($n = 131$). Gráfico superior: 1 = 1º de abril. Gráfico inferior: 0 = fecha media de puesta.

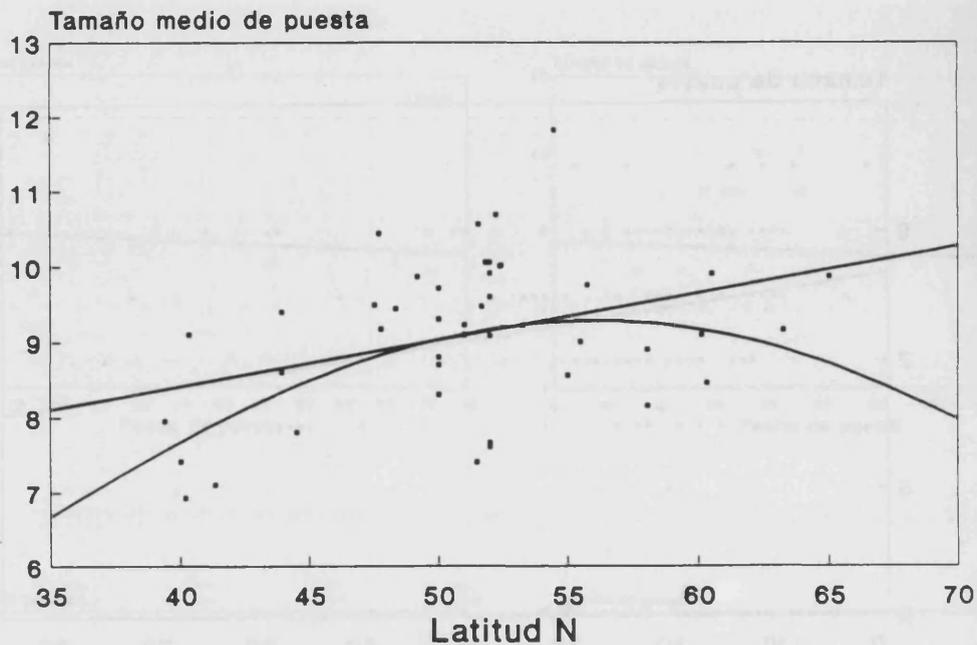


Figura 5.6. Tamaño medio de puesta en relación con la latitud. Los datos ($n = 46$ poblaciones) se han ajustado a un modelo lineal y a uno curvilíneo. Ambos son significativos, pero el curvilíneo explica un mayor porcentaje de la varianza (ver texto).

Considerando únicamente las primeras puestas, la relación entre el tamaño de puesta y la fecha de puesta no es significativa en ninguno de los años de estudio (Tabla 5.2). Considerando todos los años, se observa que el tamaño de puesta decrece al avanzar la estación solamente si tenemos en cuenta la fecha real de puesta, pero la relación carece de significación estadística si consideramos la fecha corregida de puesta (Tabla 5.2).

Variación del tamaño de puesta con la posición geográfica

En esta sección hemos analizado los tamaños de puesta (primeras puestas) de 46 poblaciones de carbonero común (Tabla 5.3). En primer lugar, ajustamos estos datos a un modelo lineal, comprobando que el tamaño de puesta aumenta con la latitud ($b = 0.06$, $t_{44} = 2.54$, $P < 0.05$, $r^2 = 11\%$; Figura 5.6). La

Tabla 5.3. Tamaño de puesta de distintas poblaciones de carbonero común. Referencias: (1) referencias citadas en Orell y Ojanen 1983a: Tabla 11; (2) referencias citadas en Orell y Ojanen 1983b: Tabla 11; (3) Haftorn 1985; (4) Lemel 1989; (5) Kluijver 1951; (6) Perrins 1965; (7) Cowie y Hinsley 1987; (8) Winkel 1975; (9) Winkel y Winkel 1987; (10) Schmidt y Einloft-Achenbach 1984; (11) Hamann *et al.* 1989; (12) S. Tralongo *in litt.*; (13) Blondel *et al.* 1987; (14) Barba *et al.* 1988; (15) Pascual 1985; (16) presente estudio; (17) Fidalgo 1990; (18) Kiziroglu 1982.

Población	Coordenadas	Tamaño 1ª puesta	% 2ª puestas	Tamaño 2ª puesta	Ref.
<u>Finlandia</u>					
Oulu	65°N, 25°30'E	9.86	9.5	7.51	(1) (2)
Lemsjöholm	60°30'N, 22°E	9.9	19.8	7.85	(1) (2)
Kirkkonummi	60°07'N, 24°30'E	9.09			(2)
<u>Noruega</u>					
Malsjöen	63°15'N, 10°30'E	9.16	1.3	?	(3)
<u>Suecia</u>					
Tärnsjö	60°19'N, 16°56'E	8.45	16.9	6.86	(1) (2)
cerca de Järnblästen ^a	58°05'N, 11°06'E	8.9			(4)
cerca de Järnblasten ^b	58°05'N, 11°06'E	8.15			(4)
Linnebjerg	55°47'N, 13°20'E	9.75	?	7.26	(2)
<u>Dinamarca</u>					
Funen	55°30'N, 10°30'E	9	15.9	7.1	(1) (2)
<u>U.R.S.S.</u>					
cerca de Rjasan	55°N, 39°30'E	8.55			(2)
cerca de Moscú	54°30'N, 38°E	11.82	53.9	9.52	(1) (2)
<u>Polonia</u>					
cerca de Warsaw	52°15'N, 21°E	10.68			(2)
<u>Holanda</u>					
Vlieland	53°15'N, 5°E	9.22			(2)
Hoge Veluwe	52°N, 6°E	9.6			(2)
Hoenderloo	52°N, 5°30'E	10.05	73.5	8.6	(5)
Mastbos	52°N, 5°30'E	9.91	70.7	8.5	(5)
Oranje Nassau Oord	52°N, 5°30'E	9.08	44.1	7.9	(5)
Oosterhout	52°N, 6°E	10.05			(2)

Sigue

Tabla 5.3. Continuación.

Población	Coordenadas	Tamaño 1ª puesta	% 2ª puestas	Tamaño 2ª puesta	Ref.
Holanda					
Lisbos	51°33'N, 4°50'E	10.56	33.7	7	(5)
Gran Bretaña					
Tietford	52°24'N, 0°49'E	10	21.1	7.77	(1) (2)
Oxford	52°N, 1°O	7.6			(6)
Marley Wood	51°40'N, 1°O	9.47	2.6	7.3	(1) (2)
Cardiff	51°29'N, 3°13'O	7.4	0	--	(7)
Bélgica					
COO	51°N, 3°45'E	9.1	38.5	7.3	(1) (2)
Maaltepark	51°N, 3°45'E	9.09	35.4	7.13	(1) (2)
Zevergem	51°N, 3°45'E	9.23	23.3	6.84	(1) (2)
L'Entre-Sambre-et-Meuse	50°N, 4°38'E	9.71	?	7.7	(2)
Checoslovaquia					
cerca de Bzenec	49°10'N, 16°37'E	9.86	41.5	8.74	(1) (2)
Alemania					
cerca de Lingen	52°27'N, 07°15'E	10.1	90	8.4	(8) (9)
Frankfurt	52°N, 14°E	7.6	12.8	6.2	(10)
cerca de Schlüchtern ^c	50°N, 10°E	8.8			(11)
cerca de Schlüchtern ^c	50°N, 10°E	8.3			(11)
cerca de Schlüchtern ^c	50°N, 10°E	9.3			(11)
cerca de Schlüchtern ^c	50°N, 10°E	8.7			(11)
Radofzell	47°45'N, 9°E	9.17			(2)
Austria					
cerca de Linz	48°19'N, 14°19'E	9.44			(2)
Hungría					
Budapest	47°30'N, 19°E	9.49	?	8.1	(2)
Pilis Mt.	47°40'N, 19°E	10.43	32.1	7.22	(1) (2)
Italia					
cerca de Bologna	44°30'N, 11°E	7.8			(12)
Franzia					
Quissac	43°55'N, 4°E	8.6			(13)
Liouc	43°55'N, 4°E	9.4			(13)

Sigue

Tabla 5.3. Continuación.

Población	Coordenadas	Tamaño 1ª puesta	% 2ª puestas	Tamaño 2ª puesta	Ref.
<u>España</u>					
Monte Poblet	41°21'N, 1°05'E	7.1	0	--	(14)
Salamanca	40°20'N, 7°30'O	9.1	1.3	?	(15)
Sagunto	39°24'N, 0°27'O	7.95	13.9	6.9	(16)
<u>Portugal</u>					
R. N. San Jacinto Dunes	40°29'N, 8°44'O	6.92	78.3	5.69	(17)
<u>Turquía</u>					
Ankara	40°N, 33°E	7.41	18.7	6.3	(18)

(a) bosque deciduo.

(b) bosque de coníferas.

(c) diferentes altitudes.

introducción de la longitud como variable independiente no mejoraba significativamente el modelo. Sin embargo, hemos encontrado que un modelo curvilíneo describe mejor estos datos ($F_{2,43} = 6.15$, $P < 0.01$, $r^2 = 19\%$; Figura 5.6). La ecuación que lo describe es:

$$y = -4.91 + 0.38x - 0.00004x^3$$

donde y es el tamaño de puesta, y x la latitud Norte. Este modelo predice un tamaño de puesta máximo a los 56°N (primera derivada = 56.27), y un descenso del tamaño de puesta al aumentar o disminuir la latitud a partir de este punto.

Existe la posibilidad de que algunas poblaciones, aun realizando una primera puesta menor que otras, logren una mayor producción de pollos por temporada intentando una segunda puesta. Al número total de huevos depositados por término medio por temporada por hembra en una población lo denominaremos esfuerzo de puesta medio de esa población. Lo hemos calculado para 23 poblaciones sumando al tamaño medio de la primera puesta el tamaño medio de la segunda multiplicado por el porcentaje de segundas puestas (véase Tabla 5.3). No hemos encontrado ninguna relación significativa entre la latitud o

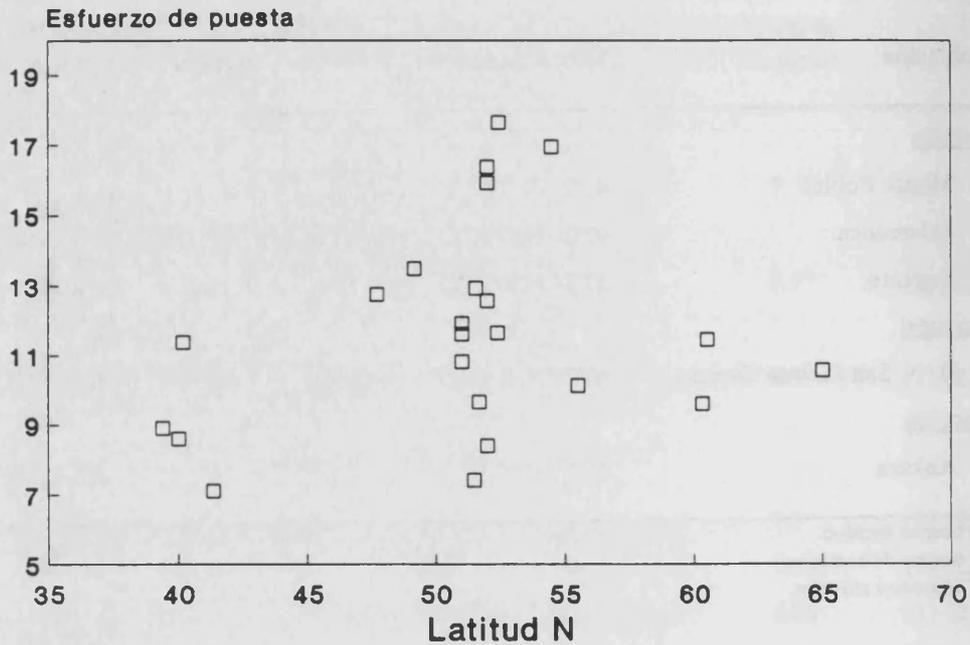


Figura 5.7. Esfuerzo de puesta (número total de huevos por hembra por año) en relación con la latitud ($n = 23$ poblaciones).

la longitud y el esfuerzo de puesta (Figura 5.7). Sin embargo, se observa en la figura que en latitudes bajas y altas (dentro del área de distribución estudiada) el esfuerzo de puesta tiende a ser menor, y en latitudes medias es donde alcanza sus valores máximos. También en hábitats marginales situados en latitudes medias (jardines -- población de Cardiff --), en los que no se han detectado segundas puestas, el esfuerzo de puesta es relativamente pequeño.

DISCUSIÓN

Variación intrapoblacional

El descenso estacional del tamaño de puesta es un fenómeno observado en todas las poblaciones de carbonero común estudiadas (p. ej. Kluijver 1951, Lack 1958, Likhachev 1967, Von Haartman 1969, Balát 1970, Frederiksen *et al.*

1972, Kondelka 1978, Kiziroglu 1982, Orell y Ojanen 1983b, Haftorn 1985, Muller 1985, Fidalgo 1990). En los seis años de estudio el tamaño de puesta en Sagunto disminuyó al avanzar la estación, aunque en sólo tres de ellos el descenso es significativo. Para el total de datos, el descenso del tamaño de puesta al avanzar la estación es altamente significativo, tanto considerando la fecha real como la fecha corregida de inicio de puesta. Sin embargo, la relación es más estrecha con la fecha real, es decir, las puestas realizadas en una fecha determinada tienden a ser similares entre años. Esto ha sido denominado "efecto de calendario" (p. ej. Von Haartman 1967, 1982, Perrins 1979, Kuitunen 1987, 1989).

En la población estudiada por nosotros, dos resultados más están relacionados con este efecto. Primero, si existe un efecto de calendario, con un descenso monótono del tamaño de puesta al avanzar la estación, el tamaño medio de puesta anual será menor cuanto más tarde comiencen las puestas ese año. Nuestros resultados muestran una estrecha relación negativa entre el tamaño medio de puesta anual y la fecha media de inicio de puesta anual. El segundo resultado está conectado con la variación estacional de las primeras puestas. En algunas especies, entre las que se incluye el carbonero común, el tamaño de puesta decrece tras un periodo de relativa constancia (Von Haartman 1982). Así, nuestros resultados muestran que, para cada año, el descenso estacional del tamaño de las primeras puestas no es significativo. Esto también se observa cuando se consideran todos los años pero se emplea la fecha corregida de inicio de puesta en los análisis. Sin embargo, al emplear la fecha real (*i.e.* aumentando el intervalo temporal por la existencia de años tardíos y tempranos), el descenso es significativo. Como en otros estudios (p. ej. Van Balen 1973, Boyce y Perrins 1987) encontramos diferencias anuales, por lo que es interesante considerar las posibles causas de este efecto de calendario para intentar explicar la variabilidad anual.

Kuitunen (1987) sugiere que el efecto de calendario puede tener dos orígenes. Por una parte, puede ser una consecuencia de la utilización por parte de las aves de la duración del día como indicador de las condiciones externas y, específicamente, de la disponibilidad de alimento. Esto tiene la dificultad de que, tanto la especie estudiada por él, el agateador norteño *Certhia familiaris*, como el carbonero común, alimentan a los pollos con insectos, y la abundancia de éstos es más probable que dependa de las condiciones meteorológicas (temperatura, humedad, etc.), que del calendario. Por ello, es difícil de imaginar que las aves ajusten el tamaño de puesta a la fecha si lo que "pretenden" es ajustar su esfuerzo de puesta a la abundancia de sus presas. Daan *et al.* (1989) sugieren que algunas especies podrían utilizar la disponibilidad de alimento al inicio de la estación como factor próximo (predictor de las condiciones futuras) para ajustar el tamaño de puesta (véase también Askenmo 1982). Perrins (1990a, 1991) ha propuesto que, al menos el carbonero común y el herrerillo común *Parus caeruleus* en Wytham (Inglaterra) pueden utilizar el propio alimento de los pollos, las orugas, para ajustar el tamaño de puesta, "estimando" su abundancia durante los primeros estadíos larvarios (véase también Hussell y Quinney 1986). Si la abundancia es similar en las mismas fechas de un año a otro, esto puede provocar indirectamente un efecto de calendario. Sin embargo, este no es el caso en la población estudiada por nosotros, donde la abundancia del alimento para los pollos varía considerablemente entre años (Capítulo 9).

Por otra parte, el efecto de calendario puede ser consecuencia de que las aves sincronicen su ciclo reproductor con la duración del día. Días más largos significan mayor tiempo para buscar alimento para los pollos. Yom-Tov y Hilborn (1981), mediante un modelo teórico, estimaron que el carbonero común en Wytham (Inglaterra) sería capaz de criar con éxito un pollo más si la duración del día fuera 35 minutos mayor. Nuevamente, esta idea es difícil de mantener en la población de carbonero común estudiada por nosotros, al menos por lo que se refiere a las primeras puestas. El día (horas de luz) es cada vez más largo hasta

el 21 de junio, cuando empieza a acortar. Los pollos que el 21 de junio tienen 10 días (mitad del periodo nidícola) o menos proceden de puestas concluidas sobre el 28 de mayo o antes. Es decir, prácticamente todas las primeras puestas (véase Capítulo 4) se realizan de forma que los pollos están en el nido cuando la duración del día es cada vez mayor, por lo que incluso se debería esperar un aumento estacional del tamaño de puesta.

Pensamos que el efecto de calendario observado en la población de Sagunto puede tener otra causa. Como se ha señalado, los meses estivales están caracterizados por altas temperaturas y escasas precipitaciones, condiciones que ya se dejan sentir hacia el final de la primavera. Estas condiciones son previsibles, y la duración del día puede ser un buen indicador para las aves. Como se ha discutido en el Capítulo 4, este ambiente seco y caluroso tiene efectos negativos tanto en la capacidad de trabajo de los padres como en la regulación térmica de los pollos. La abundancia de alimento para los pollos, no parece ser un factor que afecte directamente al tamaño de puesta en este hábitat, aunque discutiremos este aspecto más detalladamente en el Capítulo 9.

Al estudiar el tamaño de las segundas puestas observamos que, al igual que se ha señalado en muchos otros trabajos (p. ej. Orell y Ojanen 1983b, Smith *et al.* 1989) son de menor tamaño que las primeras. Sin embargo, no hemos encontrado ninguna relación entre diversas variables relacionadas con el esfuerzo reproductor realizado por los padres en la primera puesta y el tamaño absoluto de la segunda. Sí que hemos observado que, cuanto mayor es la primera puesta, más diferencia hay entre los tamaños de las dos puestas. Es decir, para cada hembra en particular, existe una relación negativa entre el esfuerzo reproductor en la primera puesta y el tamaño de puesta en la segunda. Esta relación también ha sido observada por Orell y Ojanen (1983b) y confirmada en al menos dos estudios experimentales (Hegner y Wingfield 1987, Smith *et al.* 1989). Asimismo, el intervalo entre primera y segunda puesta aumenta conforme aumenta el tamaño de la primera puesta, efecto también encontrado en el

estudio experimental de Smith *et al.* (1989). Estos resultados también se pueden explicar en el contexto del efecto de calendario. Si el tamaño de puesta decrece al avanzar la estación, en "previsión" de condiciones adversas, cuanto más diferencia haya entre el inicio de la primera puesta y el inicio de la segunda deberemos esperar mayor diferencia entre sus tamaños, que es lo que se observa en los resultados. Como el intervalo entre puestas es mayor cuanto mayor es la primera puesta, esperaremos que, cuanto mayor sea la primera puesta, mayor sea la diferencia de tamaños entre las dos puestas. Estos resultados apoyan la idea de Smith *et al.* (1989) de que el tamaño de la primera puesta afecta al tamaño de la segunda en la medida que afecta su fecha de inicio.

En conclusión, el tamaño de cada puesta que realiza el carbonero común en Sagunto está estrechamente relacionado con la fecha en que se inicia dicha puesta (efecto de calendario). No obstante, se observa cierta variabilidad anual, que puede deberse a un ajuste más fino del tamaño de puesta a las condiciones meteorológicas y de disponibilidad de alimento cada año. Se ha sugerido en algunos estudios (Askenmo 1982, Daan *et al.* 1989, Perrins 1990a, 1991) que las aves pueden "estimar" con cierto adelanto la disponibilidad de alimento para los pollos, y ajustar el tamaño de puesta en consecuencia. La "predicción" de las condiciones meteorológicas futuras y la relación del tamaño de puesta con éstas no está clara (Murphy y Haukioja 1986) pero parece posible en ciertos hábitats (Järvinen 1989b).

Variación geográfica

Las teorías generales sobre la variación geográfica del tamaño de puesta en las aves (véase Lack 1947, 1948, Skutch 1949, Cody 1966, Royama 1969, Sagsvold 1975b, Owen 1977) sugieren un descenso del tamaño de puesta al disminuir la latitud. Los primeros resultados sobre el carbonero común (Ojanen *et al.* 1978) estaban de acuerdo con esta predicción. Sin embargo, Orell y Ojanen (1983b) no encontraron esta variación latitudinal al analizar el tamaño de puesta

de diversas poblaciones norte y centroeuropeas. Estos autores no trataron de extender este modelo a las poblaciones del sur de Europa y, de hecho, puntualizan (basándose en Lack 1950): "Es también evidente que el tamaño de puesta del carbonero común en la región Mediterránea es menor que más hacia el norte." (Orell y Ojanen 1983b: 422).

El análisis presentado en este trabajo incluye 46 poblaciones de carbonero común procedentes de la mayor parte del rango latitudinal que ocupa la especie. El modelo obtenido es estadísticamente significativo y, como argumentaremos a continuación, biológicamente razonable. No obstante, una buena parte de la variación observada queda sin explicar, y un estudio más detallado en el que se consideren simultáneamente otras variables (véase Järvinen 1989a) es necesario.

Algunos autores han señalado que el tamaño de puesta de ciertas especies es menor en la periferia de su área de distribución que en la parte central de la misma, debido probablemente a que las condiciones para nidificar son menos adecuadas (p. ej. Slagsvold 1981, Järvinen 1986). No obstante, no conocemos ningún modelo que cuantifique esta afirmación. El modelo presentado en este trabajo para el carbonero común ofrece el primer apoyo cuantitativo a esta idea, abarcando la mayor parte del área de distribución de una especie. Es más, el modelo mantiene su coherencia al considerar el esfuerzo de puesta medio por temporada, aunque la menor disponibilidad de datos haya impedido obtener un modelo estadísticamente significativo.

La hipótesis de Ashmole (1963) ha sido utilizada recientemente por algunos autores (p. ej. Ricklefs 1980, Koenig 1984) para explicar la variación latitudinal del tamaño de puesta. Esta hipótesis se centra en la relación entre los recursos disponibles en la estación de cría (primavera) y la estación desfavorable (generalmente el invierno). Se ha estimado que esta relación aumenta con la latitud, por lo que la hipótesis predice un aumento latitudinal del tamaño de puesta. Sin embargo, Moller (1984) muestra que esta hipótesis no explica la

variación latitudinal del tamaño de puesta en dos especies de Hirundínidos (véase también Hussell 1985a). Si la estima de la variación latitudinal del cociente de recursos primavera/invierno es correcta, nuestro modelo para la variación latitudinal del tamaño de puesta del carbonero común tampoco es consecuente con la hipótesis de Ashmole. Potti *et al.* (1988) sugieren que "... es posible que el cociente de recursos primavera/invierno alcance un punto máximo en localidades o regiones intermedias, lo que podría determinar una variación gaussiana en el tamaño de la puesta si ésta respondiera únicamente a este cociente." Nuestro modelo para el carbonero común se aproxima a una distribución de este tipo. Asimismo, los datos disponibles sobre el papamoscas cerrojillo *Ficedula hypoleuca* apuntan a un modelo similar (Isenmann y Moali 1987, Potti *et al.* 1987; pero véase Järvinen 1989a). Queda por determinar si el fallo de la hipótesis de Ashmole (1963) en explicar la variación latitudinal en el tamaño de puesta de algunas especies se debe a un error en la estima del cociente de recursos primavera/invierno, o a la ausencia de una relación estrecha entre este cociente y el tamaño de puesta.

En el caso de la especie estudiada, el descenso del tamaño de puesta o el esfuerzo de puesta no parece ser de igual magnitud hacia el norte que hacia el sur del área de distribución. No descartamos que se deba, al menos en parte, a la falta de datos en latitudes altas: si el punto máximo se alcanza a los 56°N, hacia el sur hay un intervalo de 17° (población de Sagunto) mientras que hacia el norte es de 9° (población de Oulu). El tamaño de puesta de la población de Liouc (45°N) es similar al de la de Oulu. No obstante, la variabilidad de hábitats en la región Mediterránea debe contribuir a la asimetría observada. Martin y Bellot (1990) indican que el tamaño de puesta del herrerillo común es más variable entre las poblaciones Mediterráneas que entre las No Mediterráneas, y sugieren que la razón es la mayor diversidad de hábitats en el área Mediterránea.

Como reconoce Perrins (1990b), poco se conoce del movimiento interpoblacional de las aves. A juzgar por los datos morfológicos del herrerillo

común ofrecidos por J.-L. Martin (1988), parece haber una cierta uniformidad en las poblaciones norte y centroeuropeas, mientras que existe una gran heterogeneidad en la región Mediterránea. Esto sugiere un flujo genético relativamente pequeño entre poblaciones Mediterráneas y No Mediterráneas, lo que permitiría una mayor diferenciación en el extremo sur (región Mediterránea) que en el norte (Escandinavia) con respecto a las poblaciones centrales (Centroeuropa). Orell y Ojanen (1983b) muestran que la mortalidad de los pollos de carbonero común es elevada, por lo que un tamaño de puesta menor debería ser seleccionado. Ellos sugieren que la ocurrencia ocasional de "años excepcionalmente buenos", en los que las parejas que realizan puestas de mayor tamaño se ven favorecidas, es suficiente para mantener estos genes. Nosotros sugerimos que, además de este posible efecto, la existencia de un flujo genético desde poblaciones más sureñas, con tamaños de puesta elevados, pueden contribuir a mantener un tamaño de puesta mayor del esperado en el norte de Europa.

Capítulo 6

Patrones de variación en las dimensiones del huevo

The orthodox biologist does not generally find much to interest him in measurements of bird's eggs. Figures relating to the size and shape of eggs are considered dead taxonomic statistics of no particular biological significance. This view, however, is certainly incorrect.

(Koskimies 1957)

INTRODUCCIÓN

La variabilidad intraespecífica en el tamaño del huevo de las aves es considerable. El tamaño del huevo está, al menos en parte, determinado genéticamente (Van Noordwijk *et al.* 1981, Hailman 1986, Van Noordwijk 1987), por lo que el tamaño medio, y la variabilidad, de los huevos de cada población debe responder a las presiones selectivas locales y, por tanto, puede diferir entre distintas poblaciones (Sternberg y Winkel 1970, Murphy 1978, Grant 1982, Murphy 1983, Hamann *et al.* 1989).

El tamaño medio del huevo también presenta variaciones entre individuos de una misma población, y puede estar influido por el tamaño, condición o edad de la hembra (Miller 1979, Murphy 1980, Nol *et al.* 1984, Murphy 1986, Järvinen y Pyl 1989, Leblanc 1989, Sæther 1990, Wiggins 1990). Además, factores externos tales como la temperatura ambiental o las condiciones alimenticias durante la ovulación, también pueden repercutir en el tamaño del huevo (Jones 1973, Otto 1979, Ojanen *et al.* 1981, Duncan 1987, Pierotti y Annett 1987, Eldridge y Krapu 1988, Hill 1988). Por otra parte, en algunas especies se ha mostrado una relación entre la fecha de inicio de puesta, o el tamaño de la misma, y el tamaño del huevo, (Perrins 1970, Ojanen *et al.* 1978, Mills 1979, Birkhead y Nettleship 1982, Hill 1984, Margis 1989).

Por último, los huevos de una misma puesta pueden presentar diferencias significativas de tamaño (revisión en Slagsvold *et al.* 1984; véase también Leblanc 1987, Meathrel y Ryder 1987, Rohwer y Eisenhauer 1989). Aunque algunos autores defienden el valor adaptativo de esta variación intrapuesta, alegando factores últimos como causa de su mantenimiento (p. ej. Slagsvold *et al.* 1984), esta interpretación es motivo de debate (véase Järvinen e Ylimaunu 1986b, Slagsvold y Lifjeld 1989, Magrath 1990). La discusión se centra principalmente en el tamaño del último huevo en relación con el resto de huevos que componen la puesta.

En el presente capítulo se estudian:

- (1) Las dimensiones (largo, ancho, peso, volumen) y forma de los huevos de carbonero común en el naranjal valenciano;
- (2) La variabilidad interpoblacional en el tamaño y forma del huevo;
- (3) La variabilidad intrapoblacional del volumen del huevo en el naranjal valenciano en función de (a) el año en que se realizó la puesta, (b) la fecha de puesta, (c) el tipo de puesta (primera, segunda, o reposición), y (d) el tamaño de la puesta;
- (4) La variabilidad intrapuesta en función de (a) el tamaño de la puesta, (b) la secuencia de puesta, y (c) las temperaturas (como indicador de las condiciones externas) previas a la puesta de cada huevo. También se estudia específicamente el tamaño relativo del último huevo.

Nuestro objetivo es identificar los patrones de variación en las dimensiones del huevo de carbonero común a los tres niveles propuestos (interpoblacional, intrapoblacional, e intrapuesta), y examinar las posibles causas de los mismos. Los resultados obtenidos se discuten en el contexto de otros estudios realizados sobre el tamaño y forma del huevo del carbonero común en distintas poblaciones, así como de otras especies de passeriformes.

MATERIAL Y MÉTODO.

El material presentado en este capítulo comprende 787 huevos correspondientes a 101 puestas completas de carbonero común. Todas las puestas fueron realizadas en cajas nido en las parcelas de Sagunto (89 puestas) y Catarroja (12 puestas) durante los años 1986-88 y 1990.

Los nidos se visitaban al menos dos veces por semana. En cada visita, los huevos depositados desde la visita anterior se marcaban, con un rotulador graso, y se medían. Una muestra de 40 nidos, correspondientes a los años 1988 y 1990, se visitó diariamente desde el inicio de la construcción del nido, por lo que se conoce la secuencia exacta de puesta.

El ancho (A) y largo (L) de cada huevo se midió con un calibre (precisión = 0.05 mm). Todas las medidas fueron tomadas por el autor. Posteriormente, se calculó el peso (P), volumen (V), y elongación (E) de cada huevo mediante las ecuaciones:

$$P = 0.527 L A^2$$

$$V = (0.4673 L A^2) + 0.042$$

$$E = 100 (L/A)$$

donde L y A se expresan en cm, P en gramos, V en cm^3 , y E es adimensional. Las constantes de las ecuaciones para estimar el peso y el volumen han sido calculadas específicamente para el carbonero común por Schifferli (1973) y Ojanen *et al.* (1978) respectivamente. La ecuación para calcular la elongación del huevo ha sido propuesta por Väisänen (1969).

Este tipo de estima del peso, volumen y elongación implica que las tres variables están necesariamente relacionadas con el largo y el ancho, y entre sí, lo que ocasiona problemas en el análisis e interpretación. Por ejemplo, en el cálculo del volumen se asume que la elongación es constante en todos los huevos, por lo que el cálculo posterior de la elongación es conflictivo. Nuestra estrategia en este trabajo ha sido describir los datos correspondientes a las cinco

variables en la población de Sagunto, para poder comparar los valores obtenidos con los de otros estudios que han empleado el mismo método. Sin embargo, sólo se han considerado las relaciones entre las dos variables originales (largo y ancho); las posibles relaciones entre las variables derivadas (peso, volumen y elongación) con el largo y ancho, y entre sí, son consideradas artefactos y no se discuten. Por otra parte, el peso está linealmente relacionado con el volumen, por lo que, aunque se presentan los valores obtenidos para permitir comparaciones con otros estudios, no se discute su variación. En cuanto al estudio de la variabilidad intrapoblacional e intrapuesta, sólo se ha investigado la correspondiente al volumen del huevo, que es la más relevante biológicamente y la más adecuada para establecer comparaciones.

La temperatura máxima (T_{\max}) y mínima (T_{\min}) diarias de 1988 y 1990 tomadas en la estación meteorológica de Sagunto-Pontazgo, cercana al área de estudio, fueron facilitadas por el Centro Meteorológico Zonal de Levante. Para cada día calculamos la temperatura media (T_x) como la semisuma de la máxima y mínima diaria.

Para el estudio de la variación interpoblacional se han recopilado datos de diversas poblaciones. La mayor parte de los trabajos disponibles sólo ofrecen la longitud y anchura media de los huevos para la población estudiada. Por ello, y para hacer comparables los datos disponibles, los restantes parámetros de todas las poblaciones estudiadas, incluyendo la de Sagunto, se han calculado empleando estos valores medios y las ecuaciones señaladas arriba. La comparación de los valores obtenidos de esta forma para la población de Sagunto con los obtenidos sobre huevos individuales muestra unas diferencias mínimas (compárense los valores de la Tabla 6.1 con los correspondientes a Sagunto en la Tabla 6.2), por lo que consideramos que es una aproximación válida. Las diferencias entre los valores medios para distintas poblaciones se han contrastado mediante pruebas z (véase Fowler y Cohen 1988).

La variación intrapoblacional se ha analizado tomando la media de cada variable para cada puesta como una unidad. De esta forma se le da igual peso en los análisis a todas las puestas. En los casos en que se combinan datos procedentes de varios años los valores se estandarizaron restándoles el valor medio anual (media de las medias) y dividiéndolos por la desviación típica. Al combinar datos de varios años, la fecha de inicio de cada puesta se expresa como la desviación con la fecha media de inicio de puesta del año al que pertenece (véase Capítulo 4).

La variación del tamaño del huevo en relación con la secuencia de puesta se ha analizado en aquellas puestas en que la secuencia, del primer al último huevo, se conoce con exactitud ($n = 40$). Los análisis relacionados con el tamaño relativo del último huevo se han realizado solamente sobre primeras puestas ($n = 36$) para facilitar su interpretación.

La influencia de la temperatura ambiental sobre el volumen del huevo se ha estudiado sobre 312 huevos correspondientes a las 40 puestas en las que se conoce la secuencia de puesta. En los análisis presentados, el volumen de cada huevo se expresa como la diferencia con la media de la puesta a que pertenece. Se han intentado análisis alternativos, utilizando valores relativos de las temperaturas (véase Van Noordwijk 1984) pero, al no encontrarse diferencias en los resultados, se ha omitido su presentación.

En los análisis, las medias de cada variable se han considerado independientes entre distintas puestas, aunque es posible la inclusión de más de una puesta de la misma hembra. Sin embargo, cuando se han comparado específicamente primera y segunda puesta de la misma hembra en el mismo año, o huevos pertenecientes a la misma puesta hemos empleado pruebas para variables dependientes en los análisis.

RESULTADOS

Dimensiones del huevo en Sagunto

La Tabla 6.1 presenta los valores medios y la variabilidad del tamaño y forma de los huevos de la población de carbonero común en Sagunto. Se ofrecen tanto los valores medios resultantes de considerar cada huevo como una unidad, como aquellos obtenidos considerando el valor medio de cada puesta como una unidad (*i.e.* dando igual peso a puestas de diferente tamaño). El ancho del huevo es el parámetro que muestra mayor constancia, siendo el volumen y el peso los más variables.

Tabla 6.1. Dimensiones del huevo de carbonero común en Sagunto. El número de huevos examinados es de 676, correspondientes a 89 puestas completas. Se presentan los valores calculados a partir de huevos individuales (entre huevos), y a partir de los valores medios de cada puesta (entre puestas).

	Media	E.T.	Mínimo	Máximo	C.V.
Entre huevos					
Largo (mm)	18.19	0.028	15.2	20.4	4.01%
Ancho (mm)	13.37	0.017	11.9	14.3	3.26%
Peso (g)	1.72	0.005	1.30	2.09	8.22%
Volumen (cm ³)	1.56	0.005	1.19	1.90	8.22%
Elongación	136.20	0.247	114.29	171.43	4.72%
Entre puestas					
Largo (mm)	18.20	0.068	16.38	19.87	3.54%
Ancho (mm)	13.36	0.040	12.37	14.04	2.85%
Peso (g)	1.71	0.013	1.41	2.02	7.29%
Volumen (cm ³)	1.56	0.012	1.25	1.79	7.24%
Elongación	136.34	0.595	119.72	160.75	4.12%

El ancho y largo de los huevos están positivamente relacionados ($r = 0.20$, $n = 676$, $P < 0.001$). Sin embargo, al realizar la correlación entre los huevos de cada puesta separadamente ($n = 89$ puestas), en dos puestas se observó una correlación positiva, en otras dos una correlación negativa, y en las 85 restantes no se apreció ninguna relación significativa entre ambas variables. Esto indica que, aunque en general los huevos más largos son también los más anchos, dentro de cada puesta ambos parámetros pueden variar independientemente.

Variación geográfica

La Tabla 6.2 presenta las dimensiones de los huevos en diferentes poblaciones. El volumen y el peso son los parámetros que muestran mayor variabilidad interpoblacional, siendo sus coeficientes de variación, respectivamente, de 2.97% y 2.88%. Entre las poblaciones de las que se conoce su posición geográfica exacta (véase Tabla 6.2), la diferencia entre la que presenta huevos de un menor volumen (Bohemia) y la que lo presenta mayor (N Laponia) es del 10%. Los coeficientes de variación, entre todas las poblaciones, del ancho, largo y elongación de los huevos son, respectivamente, 1.21%, 1.38% y 1.75%.

Una regresión múltiple, utilizando la latitud y longitud como variables independientes, no mostró ninguna tendencia geográfica definida para ninguna de las variables ($P > 0.05$ en todos los casos). El resultado es el mismo tras eliminar las poblaciones de Ankara y Ucrania. Considerando solamente aquellas poblaciones en que se conoce la situación geográfica exacta (véase Tabla 6.2) encontramos una relación positiva entre el ancho de los huevos y la latitud ($b = 0.008$, $t_7 = 2.91$, $P < 0.05$, $r^2 = 48\%$; la longitud queda excluida del modelo). Por último, excluyendo de este último modelo las poblaciones de Sagunto y Ankara, se observa que todas las variables, con excepción de la elongación, aumentan de valor con la latitud (Figura 6.1); como en el caso anterior, la longitud queda

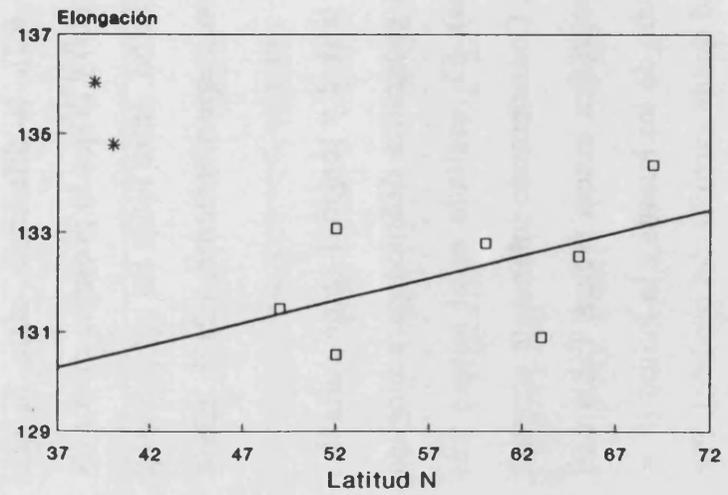
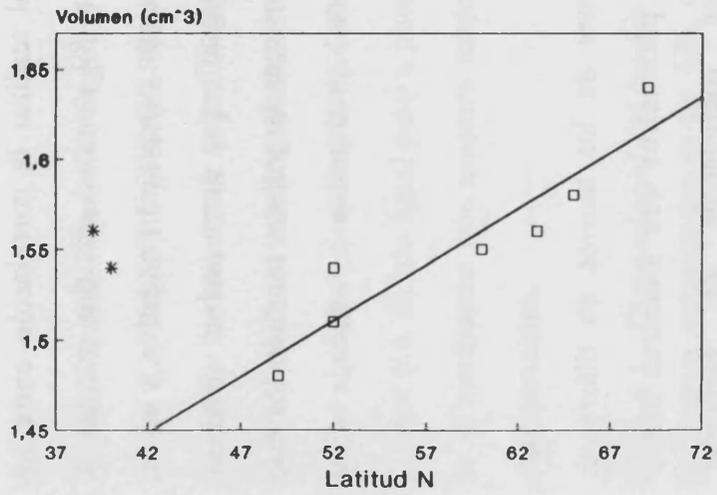
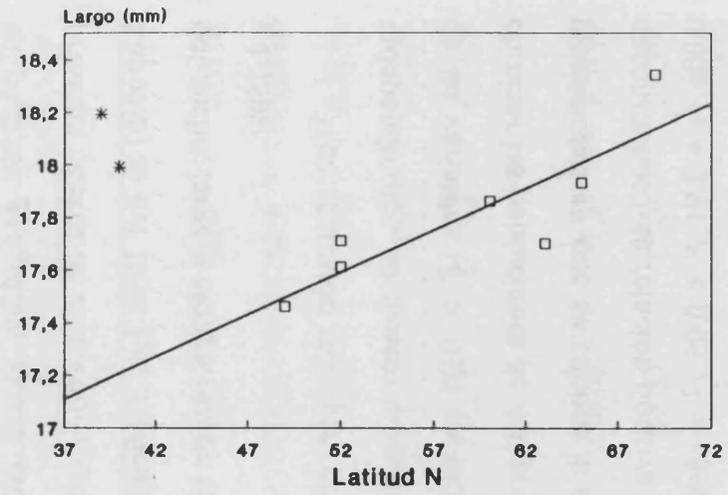
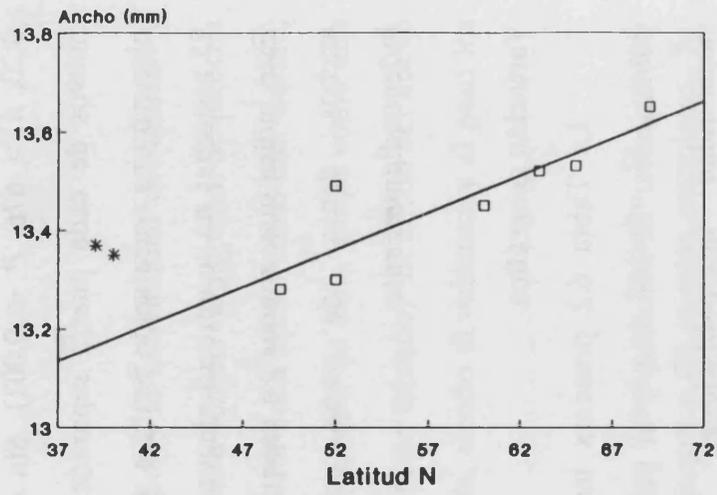


Figura 6.1. Leyenda en página siguiente.

excluida de los modelos. Es notable la desviación de los valores de Sagunto y Ankara de la tendencia mostrada por el resto de poblaciones. En particular, la población de Sagunto presenta los huevos con el índice de elongación más alto. El volumen está dentro del rango definido por poblaciones de latitudes más altas.

Sólo algunos de los trabajos presentados en la Tabla 6.2 ofrecen datos que permitan el tratamiento estadístico de algunas variables. Éstos corresponden a las poblaciones de Varsovia, Brunswick, Oulu, Malsjöen y Ankara, para huevos individuales, y N Laponia y Helsinki para medias de puesta (referencias en Tabla 6.2). Con excepción de las poblaciones de Helsinki y Ankara ($z = 1.77, 1.63; 0.10 > P > 0.05$), el resto de las poblaciones muestran huevos más anchos que la de Sagunto [$z = 3.58, 9.04, 5.48, 5.91, 4.99$, para N Laponia, Oulu, Malsjöen, Varsovia, y Brunswick (hembras mayores de un año) respectivamente; $P < 0.001$ en todos los casos]. Los huevos son significativamente más largos en Sagunto que en Oulu, Malsjöen, Helsinki, Brunswick (hembras mayores de un año), y Varsovia ($z = 4.45, 11.53, 10.07, 12.06, 15.14$ respectivamente; $P < 0.001$ en todos los casos), aunque no difieren de los de N Laponia ($z = 1.10, ns$). El volumen no difiere de forma significativa entre las poblaciones de Sagunto y Oulu ($z = 1.36, ns$), Malsjöen ($z = 0.00, ns$) y Helsinki ($z = 0.02, ns$), pero son mayores en N Laponia que en Sagunto ($z = 3.23, P < 0.01$). Los huevos son más alargados en Sagunto que en Oulu y Malsjöen ($z = 13.88, 43.67$ respectivamente, $P < 0.001$ en los dos casos).

Figura 6.1. (Página anterior) Variación latitudinal de las dimensiones del huevo del carbonero común. Se presentan las poblaciones ($n = 9$) de las que se conoce su situación geográfica exacta (véase Tabla 6.2). Las poblaciones de Sagunto y Ankara, representadas con asteriscos, no se han considerado en el cálculo de las regresiones. Excepto la elongación, el resto de variables aumenta significativamente con la latitud (largo: $b = 0.03^*, r^2 = 70\%$; ancho: $b = 0.02^*, r^2 = 72\%$; volumen: $b = 0.008^{**}, r^2 = 81\%$).

Tabla 6.2. Dimensiones del huevo de carbonero común en diferentes áreas geográficas. El largo y el ancho (mm) corresponde a los valores medios citados en los trabajos originales; el peso (g), volumen (cm³), y elongación se han calculado sobre estos valores medios en todos los casos, por lo que pueden diferir de los valores presentados en aquellos trabajos donde han sido calculados de otra forma (ver texto). Referencias: (1) Järvinen (no publicado, en Järvinen y Pryl 1989) (2) Ojanen *et al.* 1978, (3) Haftorn 1985, (4) Rosenius 1926, (5) Järvinen y Pryl 1989, (6) Winkel 1970, (7) Busse 1967, (8) Witherby *et al.* 1943, (9) Makatsch 1976, (10) Divis 1983, (11) Dement'ev y Gladkov 1954, (12) García 1983, (13) Kiziroglu 1982, (14) presente estudio.

Población	Coordenadas	<i>n</i>	Largo	Ancho	Peso	Volumen	Elongación	Referencia
N Laponia (Finlandia) ^a	69°N, 21°E	20 ^b	18.34	13.65	1.80	1.64	134.36	(1)
Oulu (Finlandia)	65°N, 25°E	5007	17.93	13.53	1.73	1.58	132.52	(2)
Malsjöen (Noruega)	63°N, 10°E	321	17.70	13.52	1.71	1.56	130.90	(3)
Suecia ^c	62°N, 15°E	179	17.75	13.57	1.72	1.57	130.80	(4)
Helsinki (Finlandia)	60°N, 25°E	99 ^b	17.86	13.45	1.70	1.55	132.79	(5)
Brunswick (Alemania)	52°N, 10°E	424	17.71	13.30	1.65	1.51	133.08	(6)
Varsovia (Polonia)	52°N, 21°E	1289	17.61	13.49	1.69	1.54	130.54	(7)
Inglaterra ^c	52°N, 01°E	100	17.98	13.62	1.76	1.60	129.07	(8)
Europa Central ^c	49°N, 13°E	470	17.69	13.93	1.81	1.65	126.99	(9)
Bohemia (Alemania)	49°N, 14°E	204	17.46	13.28	1.62	1.48	131.48	(10)
Ucrania (URSS) ^c	49°N, 31°E	70	17.9	13.7	1.77	1.61	130.66	(11)
Francia ^c	47°N, 02°E	137	17.45	13.47	1.67	1.52	129.55	(9)
Cataluña (España) ^c	42°N, 02°E	84	17.56	13.51	1.69	1.54	129.98	(12)
Ankara (Turquía)	40°N, 33°E	343	17.99	13.35	1.69	1.54	134.76	(13)
Sagunto (España)	39°N, 00°O	676	18.19	13.37	1.73	1.56	136.02	(14)

(a) Järvinen y Pryl (1989) sólo señalan la latitud del área de estudio en N Laponia. Hemos supuesto las coordenadas geográficas de la estación de Kilpisjärvi, donde A. Järvinen ha desarrollado numerosos estudios (p. ej. Järvinen 1984), y cuya latitud coincide con la presentada en Järvinen y Pryl (1989).

(b) El tamaño muestral es el número de puestas; no se ofrecen los valores para huevos individuales en el original.

(c) Los datos correspondientes a estas poblaciones proceden de recopilaciones de áreas geográficas extensas, y su origen no se conoce con exactitud; la longitud y latitud corresponden a un punto central del área de origen mencionada.

Variación temporal

La variación en las dimensiones del huevo entre diferentes años se ha examinado sobre las primeras puestas de Sagunto (Tabla 6.3). Se observa una constancia del volumen a lo largo del tiempo, no variando de forma significativa en los cuatro años de estudio ($F_{3,76} = 0.52, ns$).

Tabla 6.3. Volumen (cm³) de los huevos de carbonero común en Sagunto en los diferentes años de estudio. Cada puesta es una unidad.

	1986	1987	1988	1990
Media	1.53	1.56	1.58	1.56
E.T.	0.024	0.024	0.023	0.023
<i>n</i>	16	22	28	14

La variación estacional se ha analizado, en primer lugar, sobre los huevos procedentes exclusivamente de las primeras puestas de Sagunto, en relación con la fecha de puesta y para cada año independientemente (Tabla 6.4). En ninguno de los cuatro años de estudio se observa una tendencia significativa en el volumen del huevo.

En segundo lugar se analizaron conjuntamente los datos de Sagunto y Catarroja. La regresión del volumen del huevo sobre la fecha de inicio de puesta no presenta ninguna tendencia significativa (Tabla 6.5, Figura 6.2). Considerando las primeras y segundas puestas por separado tampoco se observa ninguna tendencia significativa en ellas (Tabla 6.5).

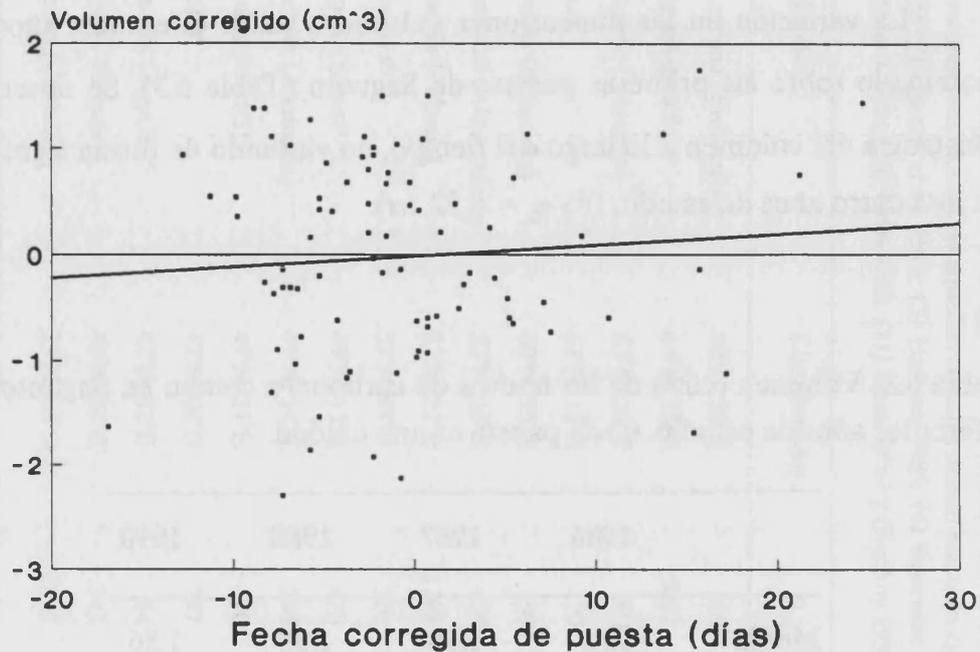


Figura 6.2. Tendencia estacional del volumen del huevo de carbonero común en Sagunto.

Tabla 6.4. Resultados de las regresiones del volumen del huevo de carbonero común sobre la fecha de inicio de puesta en cada uno de los años de estudio. Se incluyen las primeras puestas de Sagunto. Los valores medios y su error para cada año pueden consultarse en la Tabla 6.3. Ninguno de los valores de t es significativo.

	1986	1987	1988	1990
b	-0.004	-0.0006	-0.005	-0.0004
t	0.90	0.21	1.78	0.10
n	16	22	28	14

Tabla 6.5. Resultados de la regresión de las dimensiones del huevo de carbonero común sobre la fecha de inicio de puesta. Los análisis se efectuaron sobre el total de puestas, y separadamente para las primeras y segundas puestas. Ningún valor de t es significativo.

	Total datos	Primeras puestas	Segundas puestas
b	0.004	0.01	-0.04
t	0.69	0.74	1.08
n	101	86	11

Variación con el tipo y tamaño de la puesta

En once casos disponemos de las medidas de los huevos de la primera y segunda puestas de la misma hembra en una estación reproductora. El volumen del huevo en las primeras puestas (1.61 cm³, E.T. = 0.038) no difiere significativamente del de las segundas (1.61 cm³, E.T. = 0.027; prueba t para muestras apareadas, $t = 0.08$, *ns*).

Todas las hembras que realizaron una puesta de reposición perdieron la primera durante la fase de puesta, por lo que no se conocen las dos puestas completas de ninguna hembra. Los pocos datos disponibles no permiten detectar diferencias significativas en ninguna de las variables estudiadas entre las puestas de reposición y las primeras o segundas puestas (pruebas t).

El volumen del huevo no mostró diferencias significativas entre puestas de distinto tamaño (ANOVA, $P > 0.05$). El resultado es el mismo considerando sólo las primeras puestas. Entre las puestas de seis a diez huevos, que son las más frecuentes, no se observó ninguna relación significativa (regresión lineal) entre el volumen del huevo y el tamaño de puesta (véase Figura 6.3).

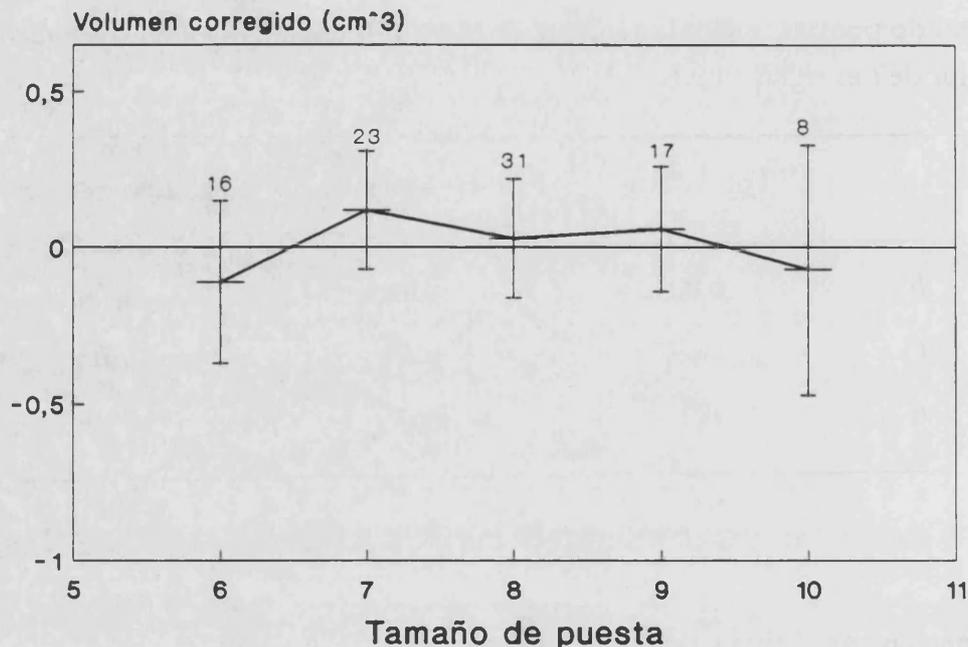


Figura 6.3. Variación del volumen del huevo con el tamaño de puesta. Se presenta la media \pm E.T.; el tamaño muestral (indicado sobre las barras de error) es el número de puestas.

Variación con la secuencia de puesta

La Tabla 6.6 presenta el volumen de los huevos en función de la secuencia de puesta para cada tamaño de puesta. Los huevos depositados en el mismo orden en la secuencia no difieren de tamaño independientemente del tamaño de la puesta a la que pertenecen (ANOVAs, Tabla 6.6). Entre las puestas del mismo tamaño, las diferencias entre los volúmenes de los huevos depositados en distinto orden se han contrastado mediante pruebas de Friedman aproximadas a distribuciones X^2 (Tabla 6.6). En las puestas de siete y nueve huevos no hay diferencias entre los huevos depositados en distinto orden. En las puestas de seis y ocho huevos sí que existen diferencias significativas. Comparaciones múltiples *a posteriori* (véase Siegel y Castellan 1988) mostraron que, en las puestas de seis, solamente el segundo y cuarto huevo difieren significativamente en su volumen. En las puestas de ocho, el volumen del primer

huevo no difiere del segundo, pero sí del resto, mientras que el volumen del segundo huevo tampoco difiere del tercero y del octavo; las diferencias entre el resto no son significativas. La tendencia de los primeros huevos a ser los de menor tamaño es común a puestas de todos los tamaños.

Tabla 6.6. Variación del volumen (cm³; ± E.T.) del huevo con la secuencia de puesta en puestas de diferente tamaño. Las diferencias de volumen entre huevos depositados en el mismo orden en puestas distintas (hasta el 6º huevo) se han contrastado mediante ANOVAs. Las diferencias entre huevos sucesivos se han contrastado mediante pruebas de Friedman, aproximadas a distribuciones X², seguidas de comparaciones múltiples *a posteriori* si se encontraban diferencias significativas. Las medias seguidas de la misma letra no difieren significativamente.

Orden	Tamaño de puesta (n)				F _{3,33}
	6 (4)	7 (8)	8 (18)	9 (7)	
1º	1.53±0.050 (A, B)	1.50±0.028	1.44±0.043 (A)	1.51±0.037	0.84
2º	1.47±0.068 (A)	1.51±0.031	1.48±0.038 (A, C)	1.52±0.033	0.23
3º	1.57±0.041 (A, B)	1.56±0.025	1.52±0.030 (B, C)	1.51±0.020	0.43
4º	1.59±0.057 (B)	1.57±0.028	1.56±0.035 (B)	1.56±0.039	0.06
5º	1.52±0.062 (A, B)	1.55±0.039	1.56±0.030 (B)	1.53±0.038	0.22
6º	1.57±0.058 (A, B)	1.54±0.024	1.57±0.035 (B)	1.53±0.036	0.20
7º		1.52±0.029	1.56±0.035 (B)	1.55±0.036	
8º			1.55±0.041 (B, C)	1.54±0.028	
9º				1.56±0.030	
X ²	14.54*	5.34	56.48***	7.49	

Tamaño relativo del último huevo

El volumen del último huevo (1.59 cm³, E.T. = 0.024) es significativamente mayor que el de la media del resto de huevos de la puesta (1.57 cm³, E.T. = 0.019; prueba *t* para muestras apareadas, $t_{35} = 2.08$, $P < 0.05$). El volumen del último huevo es mayor que la media del resto en 21 nidos (58%), menor en 12 (33%) e igual en tres nidos.

Sin embargo, la Tabla 6.7 muestra que no es el último huevo el que tiende a ser el más grande (véase también la Tabla 6.6). Solamente en seis de las 36 puestas el último huevo es el de mayor volumen, y en otras dos ocasiones comparte el mayor tamaño con otros. Los datos presentados en la tabla sugieren que son los huevos centrales de cada puesta los que tienen mayor probabilidad de ser el más grande.

Tabla 6.7. Huevos de mayor volumen en función del tamaño de puesta y de la secuencia de puesta. Se expresa el número de ocasiones en que cada huevo fue el de mayor tamaño. En caso de que dos o más huevos presentaran el mayor volumen se asignó a cada grupo la fracción correspondiente a dividir la unidad por el número de empates. La última columna presenta la posición media en la secuencia del huevo de mayor volumen.

Tamaño puesta	Secuencia de puesta										M
	1º	2º	3º	4º	5º	6º	7º	8º	9º	10º	
5	0	0	1	0	0	-	-	-	-	-	-
6	0	0	0	3	0	1	-	-	-	-	4.5
7	1	0	0.8	2.3	0.5	2	1.3	-	-	-	4.5
8	0	0	2.8	4.3	3.8	2	2	3	-	-	5.3
9	0	0	0	4	1	0	1	0	1	-	5.3
10	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	1.5	-

Influencia de la temperatura en el tamaño del huevo

El volumen de los huevos se ha estudiado en función de T_{\max} , T_{\min} y T_x en cada uno de los diez días previos a la puesta cada huevo mediante regresiones lineales simples. La Tabla 6.8 ofrece los resultados para el total de huevos. Se han omitido los coeficientes de los tres días anteriores (D1, D2 y D3) a la puesta de cada huevo, por no presentar significación en ningún caso. El volumen del huevo aumenta al aumentar la temperatura entre D7 y D10. Aunque la significación es alta en muchos casos, los valores más altos de r^2 no explican más del 5% de la varianza en los datos. La temperatura media es la que aparece más relacionada con la variación en el tamaño del huevo, por lo que se han omitido las máximas y mínimas en posteriores análisis.

Puesto que el periodo más intenso de formación de cada huevo comprende los tres o cuatro días anteriores a su puesta (véase King 1973), hemos intentado relacionar la temperatura media de esos días (media de las medias diarias, desde D1 a D3, y desde D1 a D4) con el volumen del huevo. No encontramos ninguna relación significativa. Un ejemplo de la gran variabilidad encontrada se presenta en la Figura 6.4.

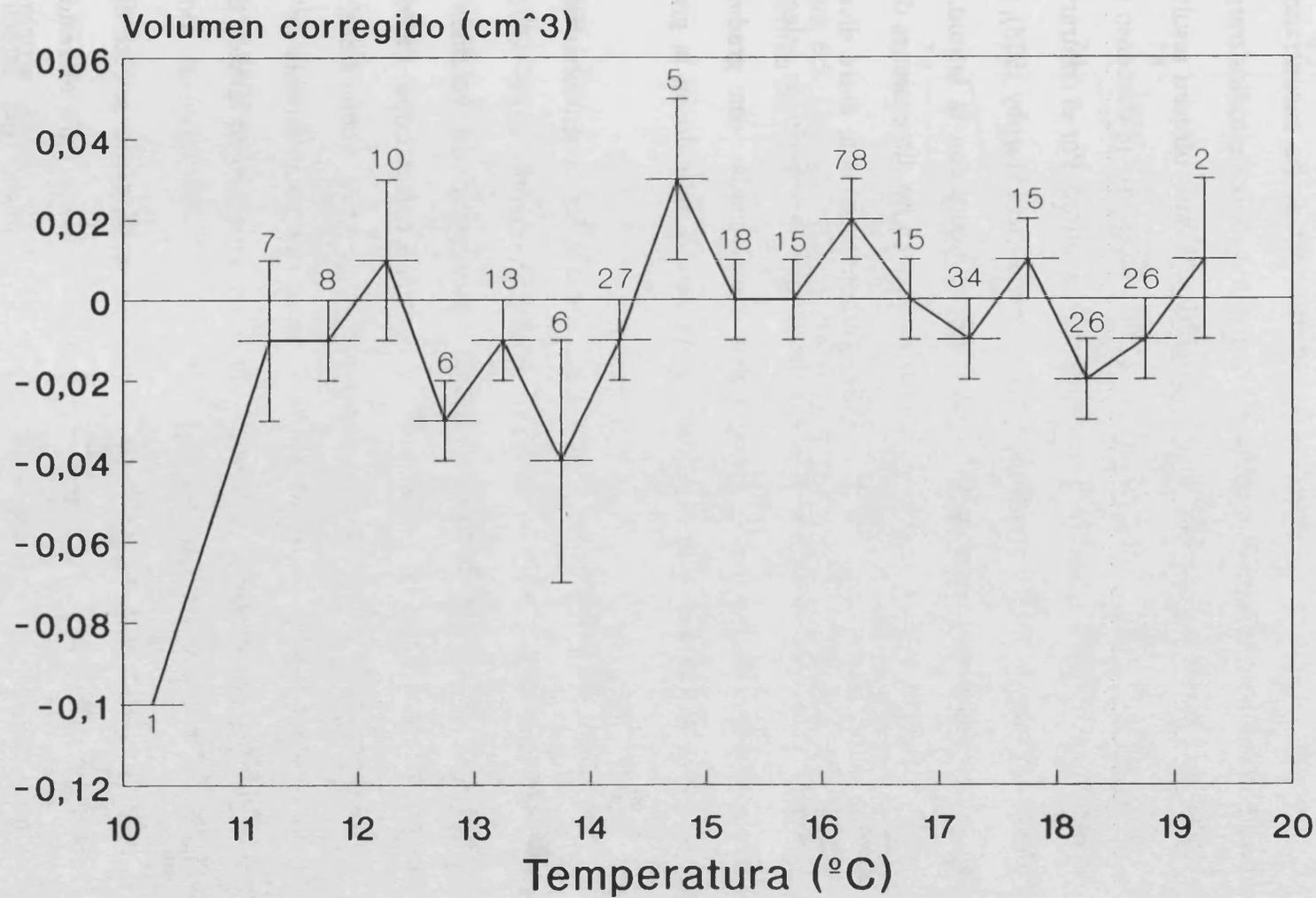
Por último, existe la posibilidad de que las temperaturas previas pudieran afectar de forma distinta a huevos depositados en distinto orden en la secuencia, y ésto quede enmascarado al considerar el total de huevos. De cada puesta hemos considerado tres grupos de huevos: los dos primeros, los dos últimos, y los centrales (uno en las puestas de cinco -- P5 --, dos en P6, P8 y P10, y tres en P7 y P9). La regresión del volumen de los huevos de cada grupo sobre T_x en D1-D3 y D1-D4 no es significativa en ningún caso.

Tabla 6.8. Relación entre la temperaturas durante los días previos a la puesta de cada huevo ($n = 312$) y su volumen. La significación de las pendientes (b) se ha contrastado mediante pruebas t . D0 es el día de puesta del huevo, D1 el día anterior, etc.

		D4	D5	D6	D7	D8	D9	D10
T_{\max}	b	0.002	0.001	0.001	0.001	0.002**	0.003***	0.003***
	r^2 (%)	0.8	0.5	0.2	0.5	2.4	4.1	3.8
T_{\min}	b	0.002	0.002	0.002	0.003**	0.003***	0.003**	0.004***
	r^2 (%)	0.6	0.4	0.7	2.3	3.3	2.4	4.0
T_x	b	0.002*	0.002	0.001	0.003*	0.004***	0.004***	0.004***
	r^2 (%)	1.0	0.7	0.2	1.7	3.7	4.4	5.1

Figura 6.4. (Página siguiente) Relación entre la temperatura media (media de las medias diarias) en los tres días anteriores a la puesta de cada huevo y su volumen. Los intervalos de temperatura son de 0.5 °C. Se presenta la media \pm E.T.; el tamaño muestral es el número de huevos depositados en los días con la temperatura media comprendida en cada intervalo.

Figura 6.4. Leyenda en página anterior.



DISCUSIÓN

Variabilidad interpoblacional

Aunque en numerosas especies de paseriformes se ha encontrado una variación interpoblacional en el tamaño del huevo, muy pocos estudios tratan de relacionar esta variación con la posición geográfica, y éstos ofrecen resultados dispares. Svensson (1978) y King y Hubbard (1981) muestran un descenso en el tamaño del huevo en dos paseriformes al aumentar la latitud. Por el contrario, el tamaño de los huevos del gorrión común *Passer domesticus* (Murphy 1978), y del tirano oriental *Tyrannus tyrannus* (Murphy 1983) aumenta con la latitud. Por último, Ojanen *et al.* (1978) no encuentran variaciones en las dimensiones de los huevos de cuatro paseriformes, incluyendo el carbonero común, entre diversas poblaciones norte y centroeuropeas, y concluyen que las presiones selectivas sobre el tamaño del huevo no parecen estar relacionadas con gradientes geográficos. Soler (1988) tampoco encuentra un patrón definido en la grajilla *Corvus monedula*.

Los resultados presentados aquí demuestran que las dimensiones de los huevos de carbonero común difieren significativamente entre diversas poblaciones. Nuestro análisis permite señalar un aumento del volumen del huevo con la latitud entre las poblaciones de Norte y Centroeuropa. La forma del huevo permanece más o menos constante entre estas poblaciones. Sin embargo, las poblaciones de Sagunto y Ankara se desvían notablemente de este patrón latitudinal, presentando un volumen mayor del esperado en función de la latitud.

Es interesante que el ancho de los huevos en Sagunto sea el único parámetro que conserva la tendencia latitudinal encontrada para el resto de poblaciones estudiadas. A nivel intraespecífico, el ancho del huevo es probablemente el parámetro directamente más limitado por el tamaño de la hembra y, en concreto, por las dimensiones o características del oviducto y

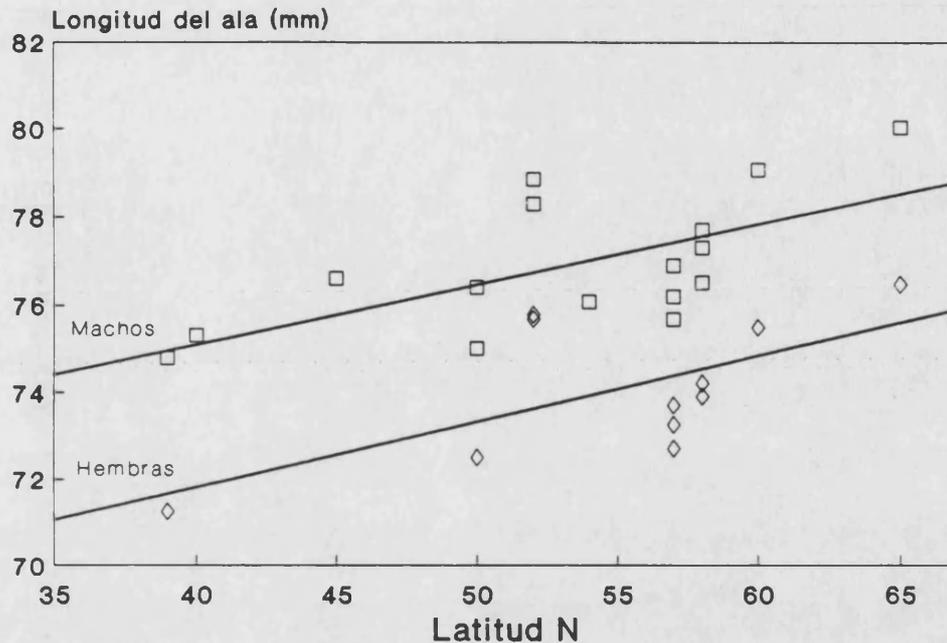


Figura 6.5. Longitud del ala del carbonero común en función de la latitud. Se presentan las rectas de regresión para machos (cuadrados) y hembras (rombos).

cloaca. En el carbonero común, el ancho del huevo está relacionado positivamente con la longitud del ala y el peso de la hembra (Ojanen *et al.* 1979, Järvinen y Pryl 1989). Esta relación también se ha observado en algunos de los estudios que encuentran tendencias latitudinales en el tamaño del huevo (Svensson 1978, King y Hubbard 1981). No disponemos de datos de suficientes poblaciones para determinar si la tendencia encontrada en el ancho de los huevos responde a una tendencia similar en el tamaño corporal. Sin embargo, hemos recopilado datos disponibles sobre el tamaño corporal del carbonero común en la Tabla 6.9. Considerando solamente aquellas poblaciones con las que se cuenta con, al menos, cinco individuos, la longitud del ala de los machos disminuye significativamente con la latitud ($b = 0.14$, $t_{14} = 3.20$, $P < 0.01$, $r^2 = 38\%$), y las hembras muestran la misma tendencia ($b = 0.15$, $t_9 = 2.42$, $P < 0.05$, $r^2 = 33\%$; Figura 6.5). Esta relación apoya la idea de que la disminución

Tabla 6.9. Longitud del ala (mm) del carbonero común en diversas áreas geográficas. De aquellos estudios donde se diferencian las edades se presentan solamente los individuos adultos.

Población	Coordenadas	Sexo (Edad)	<i>n</i>	Long. ala	E.T.	Referencia
Oulu (N Finlandia)	65°N, 25°E	Macho (> 1 año)	134	80.04	0.14	Orell (1983)
		Hembra (> 1 año)	97	76.46	0.15	
Drammen (S Noruega)	60°N, 10°E	Macho (> 1 año) ^b	79	79.07	0.15	Haftorn (1976)
		Hembra (> 1 año) ^b	73	75.47	0.17	
Pskov, Rusia (URSS)	58°N, 28°E ^a	Macho (> 1 año)	5	77.30	0.72	Delacour y Vaurie (1950)
Järnblästen (Suecia)	58°N, 12°E	Macho ^{b,d}	25	77.7	0.40	Lemel (1989)
		Hembra ^{b,d}	33	74.2	0.25	
		Macho ^{b,e}	23	76.5	0.38	
		Hembra ^{b,e}	21	73.9	0.28	
S Suecia	57°N, 14°E ^a	Macho ^{b,f}	19	76.18	0.42	Ebenman (1986)
		Macho ^{b,g}	19	76.89	0.39	
		Macho ^{b,g}	16	75.67	0.29	
		Hembra ^{b,f}	10	72.70	0.44	
		Hembra ^{b,g}	10	73.70	0.43	
		Hembra ^{b,g}	5	73.25	0.28	
Prusia Oriental	54°N, 21°E ^a	Macho (> 1 año)	7	76.07	0.64	Delacour y Vaurie (1950)
Inglaterra	52°N, 01°E ^a	Macho		73-79		Witherby <i>et al.</i> (1943)
		Hembra		70-77		

(sigue)

Tabla 6.9. Continuación.

Población	Coordenadas	Sexo (Edad)	n	Long. ala	E.T.	Referencia
Inglaterra	52°N, 01°E ^a	Macho (> 1 año)	4	75.37	0.65	Delacour y Vaurie (1950)
Lingen (Alemania)	52°N, 07°E	Macho (> 1 año) ^c	85	78.29	0.14	Winkel (1980)
		Macho (> 1 año) ^b	109	78.85	0.11	
		Hembra (> 1 año) ^c	131	75.68	0.14	
		Hembra (> 1 año) ^b	87	75.78	0.15	
Hesse (Alemania)	50°N, 09°E ^a	Macho (> 1 año)	5	76.40	0.67	Delacour y Vaurie (1950)
Ucrania (URSS)	49°N, 31°E ^a	Macho	46	75.0		Dement'ev y Gladkov (1954)
		Hembra	16	72.5		
Jura (Suiza)	47°N, 07°E ^a	Macho (> 1 año)	4	75.00	0.61	Delacour y Vaurie (1950)
Rumania	46°N, 25°E ^a	Macho (> 1 año)	2	78.5	0.35	Delacour y Vaurie (1950)
N Italia ^h	45°N, 11°E ^a	Macho (> 1 año)	10	76.6	0.53	Delacour y Vaurie (1950)
Dalmacia (Yugoslavia)	44°N, 18°E ^a	Macho (> 1 año)	2	75.5	0.35	Delacour y Vaurie (1950)
Grecia	40°N, 22°E ^a	Macho (> 1 año)	5	75.3	0.74	Delacour y Vaurie (1950)
Sagunto (España)	39°N, 00°O	Macho ^c	18	74.78	0.51	F. Arlandis y J. A. Gil-Delgado (no publ.)
		Hembra ^c	12	71.25	0.48	

(a) Coordenadas aproximadas del centro del área de procedencia referida.

(b) Datos de otoño-invierno.

(c) Datos de primavera-verano.

(d) Bosque decido.

(e) Bosque de coníferas.

(f) Comparte el hábitat con tres congéneres.

(g) Comparte el hábitat con dos congéneres.

(h) Se excluyen los Alpes.

latitudinal del ancho del huevo está relacionada con una disminución del tamaño medio de los individuos.

En contraste con presentar huevos más estrechos que la mayoría de poblaciones estudiadas, la población de carbonero común de Sagunto presenta, con la excepción de la población de N Laponia, los huevos más largos. El alargamiento relativo de los huevos provoca un aumento de la relación superficie/volumen, facilitando el intercambio térmico. En regiones más norteñas, donde las temperaturas son considerablemente más bajas que en Sagunto, un alargamiento de los huevos parece estar limitado. Así, entre las áreas geográficas de las que disponemos datos, solamente en Inglaterra se han señalado largos máximos superiores a los de Sagunto, mientras el resto no supera los 20.0 mm (véanse las referencias citadas en la Tabla 6.2). En Sagunto, el alargamiento de los huevos parece estar menos limitado. Las relaciones entre las dimensiones lineales y el volumen determinan que este alargamiento compense en gran medida el menor ancho, y el volumen calculado se mantenga dentro del rango estimado en en otras poblaciones. El volumen del huevo repercute en el tamaño inicial y desarrollo de los pollos (Jones 1973, Schifferli 1973, Rofstad y Sandvik 1985, 1987, Amundsen y Stokland 1990), por lo que, si estas relaciones reflejan tendencias reales, el alargamiento de los huevos en la población estudiada probablemente tenga valor adaptativo.

En resumen, en nuestra área de estudio los huevos de carbonero común son, en general, más estrechos y más alargados que en otras regiones situadas a mayor latitud, pero conservan un volumen similar. Se propone que un menor tamaño corporal de la población estudiada debe limitar el ancho, pero el clima más benigno puede permitir un alargamiento tal que se conserve el volumen. Los resultados presentados aquí sugieren que la variabilidad intraespecífica en el tamaño medio del huevo es consecuencia de compromisos locales entre las limitaciones anatómicas y/o fisiológicas de las hembras, las condiciones ambientales prevalentes durante el periodo de puesta, y las ventajas de producir

huevos del mayor volumen posible. La información disponible hasta el momento indica que estos compromisos provocan una disminución del volumen del huevo con la latitud en poblaciones norte y centroeuropeas. La desviación de las poblaciones de Sagunto y Ankara de esta tendencia es notable, presentando un volumen mayor del esperado, aunque parece aconsejable el estudio de otras poblaciones mediterráneas para confirmar las diferencias con los patrones encontrados en el resto de Europa.

Variabilidad intrapoblacional

Las dimensiones del huevo del carbonero común no han variado significativamente durante los cuatro años de estudio. Esta constancia es general en poblaciones de ésta y otras especies (Ojanen 1983a, Järvinen 1989, Järvinen y Pyl 1989, Wiggins 1990). Las excepciones señaladas en algunos estudios conciernen a una reducción del tamaño del huevo debida a malas condiciones climatológicas o alimenticias (Pyl 1980, Teather y Weatherhead 1989).

La variación estacional encontrada por nosotros también es reducida, y carente de significación estadística. La ausencia de variación estacional en el tamaño del huevo ha sido descrita en estudios sobre otras especies (Sternberg y Winkel 1970, Coleman 1972, Pikula 1974, Bryant 1975, Grant 1982, Järvinen y Väisänen 1983, Gil-Delgado y Gómez 1988, Singer y Yom-Tov 1988). Otros trabajos, por el contrario, señalan bien un aumento (Perrins 1970, Pikula 1971, Svensson 1978, Sánchez-Aguado 1983) o una disminución de las dimensiones del huevo a medida que avanza la estación (Kendeigh 1941, Murphy 1983, Soler 1988). Factores próximos, como la limitación de alimento, o diferencias en la edad de los individuos en cada momento, parecen explicar esta variación.

Para el carbonero común, Perrins (1970) encuentra un aumento del tamaño del huevo al avanzar la estación (véase también Jones 1973, Perrins 1979, Haftorn 1985). Perrins sugiere que esto es debido a una escasez de alimento para la hembra al principio de la estación, pero que, en último término,

es ventajoso empezar la puesta cuanto antes aun a costa de producir huevos más pequeños (véase también Slagsvold y Lifjeld 1989). La relación positiva entre el tamaño del huevo y la abundancia de alimento encontrada en otras especies (revisión en Martin 1987) está de acuerdo con esta idea. En todos los casos, lo que se justifica es una *reducción* a partir del tamaño de huevo presuntamente óptimo (mayor) mediante una limitación de alimento disponible para su formación. La constancia encontrada por nosotros sugiere que las hembras que inician la puesta antes no encuentran limitación alguna (suficiente para provocar una reducción en el tamaño del huevo) en cuanto a disponibilidad de alimento se refiere.

La idea de la no limitación de alimento para la formación de huevos se ve reforzada por los resultados obtenidos al comparar primeras y segundas puestas de las mismas hembras en la misma estación. Las hembras que realizan dos puestas están entre las primeras en empezar a criar, por lo que, de existir alguna limitación de alimento al principio de la estación, son las que deben sufrirlo. Sin embargo, el tamaño de los huevos es prácticamente idéntico en ambas puestas. Estos resultados coinciden con lo encontrado por Ojanen *et al.* (1979) en Oulu.

En el carbonero común se ha señalado un aumento del tamaño del huevo en las puestas de reposición en relación a las primeras puestas (Jones 1973, Ojanen *et al.* 1979, Haftorn 1985). Aunque nosotros no hemos encontrado diferencias, un análisis más adecuado (comparación de primera puesta y puesta de reposición de las mismas hembras), o el aumento del tamaño muestral, podría revelar resultados distintos.

Ojanen *et al.* (1978) encuentran tres tendencias en la variación del tamaño del huevo con el tamaño de puesta: (a) no varía; (b) aumenta; y (c) decrece con el tamaño de puesta. En el carbonero común se han encontrado las tres: Järvinen y Pryn (1989) muestran que el tamaño del huevo no varía con el tamaño de puesta, Busse (1967) y Ojanen *et al.* (1978) que aumenta, y Jones (1973), Kiziroglu (1982) y Haftorn (1985) que disminuye. Además, Gibb (1950) y

Winkel (1970) señalan que el huevo es mayor si el tamaño de puesta está alrededor de la media. Nuestros resultados están de acuerdo con la tendencia de no variación. Esta enorme variabilidad intraespecífica ya ha sido descrita para el papamoscas cerrojillo por Järvinen y Väisänen (1983). Estos autores sugieren que, a nivel específico, no hay relación entre el tamaño del huevo y el tamaño de puesta en aves nidícolas, dependiendo las posibles relaciones de las condiciones ambientales en que vive cada población. Los resultados sobre el carbonero común apoyan esta idea.

En resumen, el rasgo más notable de la población estudiada es la ausencia de variabilidad en el tamaño del huevo entre puestas de distinto tamaño y realizadas en momentos diferentes. Ello sugiere, en primer lugar, una constancia en las condiciones ambientales de un año a otro y, cada año, durante el periodo de puesta. En segundo lugar, si existe limitación de alimento para las hembras en algún momento de este periodo, esto no se refleja en variaciones en el tamaño del huevo.

Variabilidad intrapuesta

Ojanen *et al.* (1981) y Slagsvold *et al.* (1984) encuentran que, entre los paseriformes, la tendencia más frecuente es un aumento de tamaño del huevo con la secuencia de puesta o, al menos, que el último huevo sea el más grande. Este patrón se ha documentado para, al menos, 32 especies, incluyendo en la lista presentada en los dos trabajos citados arriba el cuervo de cuello blanco *Corvus cryptoleucus* (Haydock y Ligon 1986), el verdecillo *Serinus serinus* (Gil-Delgado y Gómez 1988), el acentor común *Prunella modularis* (Tomek 1988) y la golondrina arborícola *Tachycineta bicolor* (Wiggins 1990). Sólo en nueve especies, incluyendo el quiscalco rabero *Quiscalus major* (Bancroft 1984) y *Xanthocephalus xanthocephalus* (Richter 1984) la tendencia es contraria, y en cinco más, incluyendo el estornino pinto *Sturnus vulgaris* (Greigh-Smith *et al.* 1988) no se ha encontrado un patrón definido.

Gibb (1950), Winkel (1970) y Haftorn (1985) señalan que el peso de los huevos del carbonero común aumenta con la secuencia de puesta, al menos en los primeros huevos de la secuencia. Ojanen *et al.* (1981) encuentran muy poca variabilidad en el volumen del huevo de esta especie, y ninguna tendencia definida. Nuestros resultados coinciden con los obtenidos por Ojanen *et al.* (1981) para esta especie y, si el volumen está directamente relacionado con el peso, difieren de los resultados de Gibb (1950), Winkel (1970) y Haftorn (1985).

La eclosión asincrónica de los huevos es un fenómeno general entre las aves (Magrath 1990; véase también Capítulo 7). Los paseriformes ponen, en general, un huevo diario, y empiezan a incubar al poner el penúltimo (véase Clark y Wilson 1985), por lo que el último pollo suele nacer un día después que sus hermanos. La variación intrapuesta en el tamaño del huevo puede potenciar (si el último huevo es más pequeño) o disminuir (si es mayor) estas diferencias. Por ello, se suele incluir este carácter como un factor importante en la estrategia reproductora de las aves (p. ej. Slagsvold *et al.* 1984). Sin embargo, la variación intrapuesta del tamaño del huevo puede ser el resultado de tres efectos: (1) producto de variaciones al azar en las condiciones del medio, repercutiendo en la condición de la hembra; (2) producto de limitaciones fisiológicas en determinados momentos del periodo de formación de los huevos; y (3) producto de una "decisión" de la hembra de invertir más o menos en determinados huevos. Sólo en el último caso se puede considerar que la variación intrapuesta en el tamaño del huevo tiene un valor adaptativo (asumiendo que la "decisión" de la hembra se ha seleccionado por un mejor rendimiento de la misma frente a opciones alternativas). Si el tamaño del huevo depende sólo de factores próximos, no procede el hablar de "estrategias".

La temperatura ambiental se ha utilizado aquí como indicador de las condiciones externas. En algunas especies, incluyendo el carbonero común, la variación en el tamaño del huevo está relacionada con la temperatura ambiental durante su formación (Kendeigh 1941, Perrins 1970, Jones 1973, Ojanen *et al.*

1981, Haftorn 1986, Järvinen e Ylimaunu 1986b, Järvinen y Pryl 1989). Los mecanismos propuestos son, por una parte, un efecto directo sobre la hembra: al descender la temperatura, la energía necesaria para el metabolismo basal aumenta, disminuyendo la que se puede dedicar a la formación del huevo. Por otra parte, las bajas temperaturas disminuyen la actividad de los insectos, alimento básico durante esta época, por lo que la obtención de energía es más difícil. Kendeigh (1941) ha señalado que temperaturas altas también pueden repercutir de forma negativa en el tamaño del huevo.

En aves del tamaño del carbonero común, el periodo más intenso de formación del huevo abarca los tres o cuatro días previos a su puesta (King 1973). Por ello, si las temperaturas tienen algún efecto directo sobre el tamaño del mismo, debemos buscar una relación entre ambas variables durante este periodo. Nuestros resultados muestran claramente que no hay ninguna, por lo que podemos concluir que, en general, las temperaturas prevalentes en nuestra área de estudio durante la estación reproductora del carbonero común no afectan significativamente, de forma directa, al tamaño de los huevos. Esto contrasta fuertemente con los resultados de los trabajos mencionados arriba. Una posible explicación es que, en estudios realizados en zonas de clima más frío, temperaturas muy bajas afectan desproporcionadamente el tamaño de los huevos, provocando que la regresión sobre el total de datos adquiera significación. Järvinen e Ylimaunu (1986b; véase su Figura 1) expresan claramente que esto es posible, y, cuando los datos obtenidos a temperaturas medias por debajo de 4°C son excluidos del análisis, la relación entre temperatura media y tamaño de los huevos pierde la significación (Järvinen e Ylimaunu 1986b). Ojanen *et al.* (1981) realizan su estudio a una latitud similar a la del trabajo anterior (de hecho señalan que las temperaturas medias durante la puesta oscilan entre 4-18°C) por lo que el mismo efecto puede ser responsable de la significación estadística de las regresiones que presentan (que, en todo caso, explican una porción muy baja de la varianza). Por último, Van Noordwijk

(1984) también señala que la temperatura media durante los tres días previos a la puesta de un huevo sólo influyen en su tamaño cuando éstas son bajas (por debajo de 10°C). Durante nuestro estudio, esto no sucedió en ningún caso (véase Figura 6.4). Tampoco subieron en ningún caso por encima de los 20°C, límite a partir del cual empieza a tener efectos negativos, al menos en el chochín doméstico *Troglodytes aedon* (Kendeigh 1941).

Aunque para el total de huevos no exista una relación entre el tamaño de los mismos y la temperatura, existe la posibilidad de que determinados huevos en la secuencia se vean más afectados que otros por las condiciones externas. Ojanen *et al.* (1981) muestran que, en el carbonero común, los últimos huevos presentan una relación más estrecha con la temperatura que aquellos que les preceden en la secuencia (véase también Järvinen y Pryn 1989). Nosotros no hemos encontrado diferencias en este aspecto, y ningún huevo parece afectado por las temperatura ambiental durante su formación, independientemente del orden en que fue depositado.

La relación encontrada por nosotros entre el tamaño del huevo y las temperaturas 7-10 días antes de su puesta debe reflejar de alguna forma la influencia de las "condiciones generales" del ambiente -- quizás incitando el desarrollo o la actividad de los insectos que sirven de alimento a las aves. Una discusión detallada sobre este posible "efecto retardado" de la temperatura sobre el tamaño del huevo puede encontrarse en Ojanen *et al.* (1981; véase también Ojanen 1983b).

Otros factores externos, como posibles limitaciones energéticas independientes de la temperatura, no se han examinado. Tampoco se ha estudiado si existen limitaciones fisiológicas en algún momento del periodo de puesta. Sin embargo, ambas posibilidades se pueden distinguir de posibles "decisiones estratégicas" en la variabilidad intrapuesta del tamaño del huevo investigando si ésta es consecuente o no con algún modelo teórico. Los modelos propuestos hasta ahora para explicar la variación intrapuesta en el tamaño del

huevo concentran su atención en el tamaño relativo del último huevo: aquellas especies que siguen una estrategia de "reducción de la pollada" se caracterizan por poner un último huevo relativamente pequeño, mientras que las que adoptan una estrategia de "supervivencia de la pollada" (o "reducción de la puesta") lo ponen relativamente grande (véase, p. ej., Slagsvold *et al.* 1984). Los análisis efectuados en este trabajo muestran que el último huevo no difiere en tamaño del resto. Esto sugiere que la variación intrapuesta del tamaño del huevo en la población de carbonero común estudiada por nosotros no representa una consecuencia de "decisiones estratégicas", al menos tal y como las conciben los modelos propuestos hasta el momento.

Esta conclusión es contraria a la mayoría de las interpretaciones realizadas sobre la variación intrapuesta del tamaño del huevo en paseriformes, confiriéndole un valor adaptativo (Howe 1976, Rydén 1978, Ojanen *et al.* 1981, Ojanen 1983a, Slagsvold *et al.* 1984, Haftorn 1985, Gil-Delgado y Gómez 1988, Wiggins 1990), y coincide con las ideas de Bryant (1978) Järvinen e Ylimaunu (1986b) y Slagsvold y Lifjeld (1989) sobre la influencia de factores próximos en la determinación de esta variación (véase también Pierotti y Bellrose 1986, Ylimaunu y Järvinen 1987). Esto sugiere que, en paseriformes de pequeño tamaño, la hembra optimiza el tamaño de cada huevo de forma dinámica (*i.e.* de acuerdo con "su" situación en cada momento) y, si es el caso, "manipula" el establecimiento de jerarquías entre la descendencia comenzando la incubación antes de concluir la puesta (véase Bryant 1978a, Haftorn 1981a, Richter 1984, Greigh-Smith *et al.* 1988, Teather y Weatherhead 1989).

Capítulo 7

Incubación y eclosión de los huevos

Past studies have focused primarily on the ultimate factors underlying the variation in hatching spread. Future studies should pay more attention to the influence of proximate constraints, and look more at the determination of the initiation of incubation.

(Slagsvold y Lifjeld 1989)

INTRODUCCIÓN

"La incubación es el proceso por el cual se aplica a los huevos el calor necesario para el desarrollo del embrión" (Tullett 1985: 303). El carbonero común *Parus major*, como sus congéneres, se caracteriza porque sólo la hembra incuba los huevos (Kluyver 1950, Hinde 1952, Perrins 1979). Tanto las observaciones realizadas en condiciones naturales, como estudios experimentales en diversas especies, sugieren que la incubación de los huevos supone un coste energético importante para la hembra (Van Balen 1973, Yom-Tov y Hilborn 1981, Haftorn y Reinertsen 1985, Lyon y Montgomerie 1985, Mertens 1987, Martin 1987, Ankney y Afton 1988, Moreno y Carlson 1989; pero véase Breitwisch 1989). Algunos autores han sugerido que esto es debido a la disminución del tiempo disponible para alimentarse más que al gasto de incubar los huevos *per se* (Vleck 1981, Walsberg 1983a, b). En el carbonero común, el macho aporta comida a la hembra durante el periodo de incubación (Royama 1966a).

La duración del periodo de incubación es relativamente constante para cada especie (véase p. ej. Carey 1988). Rahn y Ar (1974) han mostrado una relación positiva, a nivel interespecífico, entre la duración de la incubación y el tamaño de los huevos, y Parsons (1972) ha encontrado que, en la gaviota

argéntea *Larus argentatus*, los huevos más pequeños precisan de un tiempo de incubación más corto. Por otra parte, el número de huevos de que se compone la puesta parece afectar ligeramente el periodo de incubación, alargándose éste a medida que aumenta el tamaño de puesta (p. ej. Moreno y Carlson 1989, Smith 1989).

Las condiciones ambientales pueden afectar la duración del periodo de incubación. En primer lugar, en especies en las que un solo miembro de la pareja incuba los huevos, la duración de la incubación depende de la atención que éste dedique a los huevos (*i.e.* de la frecuencia con que los abandone para alimentarse y el tiempo que se prolongue cada abandono). En segundo lugar, a igualdad de tiempo (energía) dedicado a la incubación, la duración de ésta aumenta a medida que se incrementa la diferencia entre la temperatura ambiental y la temperatura de incubación de los huevos. En general, el periodo de incubación es más largo si las condiciones ambientales son desfavorables (Kluyver 1950, Kendeigh 1952, Skutch 1962, Lowther 1979, Murphy 1978, Moreno 1989, Järvinen 1990).

El estudio de la duración del periodo de incubación parte de una definición precisa del mismo, *i.e.* hay que determinar cuándo empieza y cuándo termina. Esto no es una consideración trivial, ya que se pueden encontrar diferentes criterios en la literatura. Estrictamente, el periodo de incubación es el tiempo necesario para el desarrollo del embrión, supuesta una atención regular y constante de los padres (Drent 1975). En la práctica, el periodo de incubación se suele medir como el tiempo transcurrido desde la puesta del último huevo hasta su eclosión. Sin embargo, en muchas especies en que se conoce, la incubación comienza generalmente tras depositar el penúltimo huevo o incluso antes (véase Parsons 1975, Stinson 1979, Clark y Wilson 1981, Haftorn 1981a, Mikkola 1983, Williams y Cooper 1983, Mock 1985, Slagsvold 1985, Soler 1988). En el carbonero común, Gibb (1950) señala que la incubación puede comenzar desde tres días antes de concluir la puesta hasta cuatro días después, y Zink (1959)

ofrece unos resultados similares. En la cita que encabeza este capítulo se pone de manifiesto la poca atención que se ha prestado a intentar determinar cuándo empieza la incubación; unas veces se asume y otras se deriva a partir del patrón de eclosiones. El criterio que emplearemos en este trabajo permite una determinación directa del inicio de la incubación, y tiene en cuenta la variabilidad entre parejas.

Tanto el momento en que empieza la incubación, como la intensidad con que ésta se desarrolla, tienen importantes consecuencias en el éxito reproductor. Empezar la incubación antes de concluir la puesta provoca que los huevos eclosionen de forma asincrónica (*i.e.* que transcurra más de un día entre los nacimientos del primer y último pollos). Conforme esta asincronía aumenta, las posibilidades de supervivencia de los últimos pollos nacidos disminuye, debido a diferencias importantes de tamaño entre hermanos (Howe 1976, Bryant 1978a, O'Connor 1978, Mock 1984). Por otra parte, retrasar el comienzo de la incubación supone aumentar el tiempo de vulnerabilidad del nido, y retrasar el nacimiento de los pollos, con la consiguiente disminución de sus probabilidades de supervivencia (Perrins 1965, Kluijver *et al.* 1977, Kikkawa 1980, Cooke *et al.* 1984, Smith *et al.* 1989). La asincronía con que nacen los pollos en diversas especies ha sido objeto de numerosas interpretaciones, oscilando entre conferirle un valor adaptativo, hasta considerarla una consecuencia "inevitable" de otras adaptaciones o un efecto de limitaciones energéticas durante el periodo de puesta (revisión en Magrath 1990).

Diversos trabajos han puesto de manifiesto la relación entre algunos parámetros reproductores y ambientales y la duración del periodo de eclosión. Las dos tendencias más frecuentemente observadas son, por una parte, que la asincronía en la eclosión aumente al avanzar la estación y, por otra, que aumente con el tamaño de puesta (p. ej. Slagsvold 1986, Skagen 1987, Briskie y Sealy 1989, Moreno y Carlson 1989). Además, se ha observado que el grado de asincronía está relacionado con la edad de la hembra, el tipo de hábitat, y la

temperatura ambiental durante el periodo de puesta (Shaw 1985, Slagsvold 1986, Slagsvold y Lifjeld 1989).

En el presente capítulo determinaremos la duración de los periodos de incubación y eclosión de la población de carbonero común de Sagunto. Además, se investigarán los efectos de (a) el tamaño y forma del huevo, (b) el tamaño de puesta, (c) la temperatura ambiental, (d) la fecha de inicio de puesta, y (e) el día de comienzo de la incubación, sobre la duración de los periodos de incubación y eclosión, y se examinará su importancia relativa. Nuestro objetivo es la identificación de los factores próximos que afectan el comienzo y la duración de la incubación, y la relación de éstos con el grado de asincronía en la eclosión de los huevos.

MATERIAL Y MÉTODO

La duración del periodo de incubación se ha calculado sobre 35 primeras puestas realizadas en los años 1988 (26 puestas) y 1990 (9 puestas) en las parcelas de Sagunto. Ambos años se realizaron visitas diarias a los nidos desde el comienzo de su construcción, por lo que se conoce con exactitud la fecha de puesta de cada huevo. En este capítulo expresaremos las fechas de inicio de cada puesta como la desviación con la fecha media de inicio de puesta del año al que pertenece (véase Capítulo 4). Cada uno de los huevos se marcó individualmente el día de su puesta, y su volumen y elongación se calcularon siguiendo la metodología expuesta en el Capítulo 6. Tres de las puestas correspondientes a 1988 fueron muy tardías, comenzando más de una semana después de que comenzara la última de las restantes consideradas en este capítulo; éstas tres puestas se han excluido de algunos análisis.

No es posible determinar la fecha de comienzo de la incubación con exactitud, pues ésta comienza de forma progresiva (véase Moreau 1946, Haftorn

1981a, b). Los estudios de S. Haftorn y colaboradores (véase Haftorn y Reinertsen 1990 y referencias citadas) han contribuido de forma importante a determinar, entre otras cosas, que la incubación, en algunos paseriformes estudiados, *siempre* empieza antes de concluir la puesta. No obstante, se reconoce que la incubación durante la primera parte del periodo de puesta tiene un efecto poco apreciable, y que ésta no es efectiva hasta que la hembra dedica un 60-85% del día a incubar. Cuando esto sucede, la temperatura de los huevos se mantiene elevada durante todo el día, por lo que asumiremos que es detectable cuando efectuamos la visita a los nidos.

El carbonero común, como otras especies del género *Parus*, tiene la costumbre de enterrar los huevos entre el material del nido hasta que comienza a incubar. Sin embargo, hemos observado que los huevos pueden aparecer descubiertos, pero fríos, en el momento de nuestra visita diaria. El criterio que hemos empleado para determinar el inicio de la incubación es que los huevos, además de descubiertos, estuvieran calientes (al contacto con los labios) en el momento de la visita, o que la hembra fuera encontrada incubando (véase Gibb 1950, Howe 1976). En el momento de las visitas los huevos estaban obviamente calientes o fríos, no existiendo ambigüedad en ningún caso (véase Huggins 1941 y Haftorn 1983 para un estudio de la temperatura de los huevos durante la incubación). Todas las observaciones fueron realizadas por el autor. El día de comienzo de la incubación para cada nido es una de las variables consideradas en los análisis; su valor es cero si la incubación comienza el día de puesta del último huevo, y toma valores enteros negativos o positivos si la incubación comienza antes o después respectivamente (una unidad por día).

En los dos años, las visitas para determinar la fecha de eclosión comenzaban, al menos, dos días antes de la fecha estimada de eclosión, y todos los nidos presentados en este capítulo se empezaron a visitar al menos un día antes del nacimiento del primer pollo. La fecha de eclosión, y el intervalo de días en que eclosionan todos los huevos, se ha determinado de forma distinta en los

dos años. En 1988, los nidos se visitaron diariamente, contándose los pollos nacidos e identificándose los huevos que quedaban por eclosionar. En 1990, los nidos se visitaron cada dos o tres días y, además de los datos tomados en 1988, se pesaba y marcaba individualmente cada pollo, determinándose la fecha de eclosión a partir del peso (véase Capítulo 8). En tres nidos se produjo alguna anomalía durante el periodo de eclosión, por lo que se han excluido de los análisis en los que se considera este periodo. En 1988, el periodo de eclosión determinado por nosotros no incluye el tiempo transcurrido entre el nacimiento del primer pollo y nuestra siguiente visita, pero sí el transcurrido entre el nacimiento del último pollo y nuestra siguiente visita, *i.e.* el periodo de eclosión se subestima en un extremo y se sobreestima en otro. Puesto que el momento de eclosión de los huevos se distribuye al azar a lo largo del día (Perrins 1979), y nuestras visitas se realizaban aproximadamente a la misma hora a cada nido, consideramos el periodo de eclosión presentado como una buena estima del real (véase Moreno y Carlson 1989). El método empleado en 1990 permite mejorar la estima, pues el peso de los pollos en los primeros días de vida es un buen predictor de su edad (véase Capítulo 8). El periodo medio de eclosión estimado en 1988 (2.4 días, E.T. = 0.14, $n = 23$) no difiere significativamente del estimado en 1990 (2.1 días, E.T. = 0.10, $n = 9$; prueba de Mann-Whitney, $z = 1.48$, *ns*). Los análisis presentados combinan los datos de los dos años; no obstante, hemos repetido todos ellos incluyendo solamente los datos de 1988 sin encontrar diferencias en los resultados.

Puesto que la incubación dura una media de 13 días (véase Resultados), para cada nido hemos calculado la temperatura media (media de las medias diarias) y mínima (media de las mínimas diarias) sobre los trece días anteriores a la eclosión de los huevos. Toda mención posterior a las temperaturas medias y mínimas durante el periodo de incubación se refiere a estas medias. Por otra parte, para el estudio del efecto de la temperatura ambiental sobre la duración del periodo de eclosión se han calculado las medias durante los cinco últimos

días del periodo de puesta de cada nido (véase Slagsvold 1986, Slagsvold y Lifjeld 1989); el calor diferencial que reciban los huevos dependerá en gran medida de la atención que la hembra les dedique *antes* de completar la puesta.

Es conveniente definir aquí de forma precisa los periodos de puesta, incubación y eclosión, según los criterios que vamos a emplear. Éstos serán válidos por omisión, y se señalarán explícitamente los diferentes criterios empleados en otros trabajos cuando esto sea relevante.

- Periodo de puesta (PP): intervalo en días desde la puesta del primer huevo hasta la puesta del último, ambos inclusive. Puesto que esta especie pone, en general, un huevo diario, el periodo de puesta en días suele coincidir con el tamaño de puesta. Sin embargo, en ocasiones la puesta se interrumpe por uno o varios días; el periodo de puesta incluye estos días, por lo que no siempre coincide con el número de huevos.

- Periodo de incubación (PI): intervalo en días desde el comienzo de la incubación, según el criterio expuesto arriba, hasta que nace el primer pollo. Este intervalo queda abierto al final, no incluyendo el día del nacimiento del primer pollo. Puede haber superposición entre los periodos de puesta e incubación, por lo que su duración conjunta no es siempre la suma de los intervalos correspondientes. Asimismo, ambos periodos son disjuntos si la incubación comienza algún día después de la puesta del último huevo. En este último caso, los días entre uno y otro periodo no se han incluido en ninguno de los dos.

- Periodo de eclosión (PE): intervalo en días desde el nacimiento del primer pollo hasta el nacimiento del último, ambos inclusive. La suma de los periodos de incubación y eclosión (PI + PE) se ha analizado en relación con algunas variables, por ser el equivalente del periodo de incubación considerado en otros trabajos.

- "Fase huevo" (FH): Periodo comprendido entre la puesta del primer huevo y el nacimiento del último pollo. Hemos analizado la duración de este periodo

porque es donde la hembra puede ejercer un mayor efecto en la duración total del intento reproductor, poniendo más o menos huevos y/o empezando a incubarlos antes o después.

Se han seguido dos estrategias en el análisis de los datos. En primer lugar se ha investigado la influencia de cada variable estudiada sobre PI, PE y FH, tanto de forma independiente, como controlando estadísticamente el resto de variables. Esta estrategia permite comparar nuestros resultados con los de trabajos que han tenido en cuenta solamente alguna de las variables estudiadas por nosotros. Una vez analizadas de forma independiente, todas las variables se han considerado en conjunto, para estudiar su importancia relativa. Los periodos estudiados representan variables continuas, y se han tratado como tales pese a la discontinuidad provocada por la frecuencia de observación. No obstante, en ciertos casos, sobre todo relativos al periodo de eclosión, donde el error de observación es relativamente alto, se han empleado pruebas no paramétricas para el análisis de los datos (véase, p. ej., Lessells y Avery 1989).

RESULTADOS

Periodo de incubación

El periodo de incubación de la población estudiada tiene una duración media de 13.1 días (rango 10-15, E.T. = 0.18, $n = 35$). En 18 puestas, el día en que los huevos aparecen descubiertos por primera vez coincide con el comienzo de la incubación, mientras que en las otras 17 puestas los huevos se encuentran descubiertos entre uno y tres días antes de que comience la incubación. El periodo de incubación en estas últimas puestas es de 12.7 días (rango 10-14, E.T. = 0.31, $n = 17$), algo más corto que los 13.4 días (rango 12-15, E.T. = 0.76, $n = 18$) que presentan las primeras, si bien las diferencias no son significativas ($F_{1,33} = 3.56$, $0.10 > P > 0.05$).

El tiempo en que los huevos están descubiertos en los nidos en que aparecen destapados antes de iniciarse la incubación es de 14.2 días (rango 11-17, E.T. = 0.33, $n = 17$), significativamente más largo ($F_{1,33} = 5.00, P < 0.05$) que en los nidos en que los huevos aparecen destapados el mismo día en que comienza la incubación. En adelante, al periodo desde que los huevos aparecen destapados, pero fríos, hasta que comienza la incubación, lo denominaremos periodo de incubación parcial. Ni la fecha de inicio de puesta ($F_{1,33} = 0.03, ns$), ni el tamaño de la misma ($F_{1,33} = 0.89, ns$) difiere entre los nidos que presentan incubación parcial y aquellos que no la presentan.

El periodo mínimo de incubación en la población estudiada fue de 10 días. Sin embargo, las dos puestas que mostraron este intervalo corresponden a nidos en los que hubo incubación parcial previa. Eliminando estas puestas, el periodo de incubación más corto fue de 11 días, y corresponde a una puesta de ocho huevos en la que la incubación comenzó un día después de concluir la puesta, eclosionando todos los huevos en un periodo de tres días. Este PI puede considerarse excepcional y, entre las 18 parejas que no presentaron incubación parcial, en ocho la incubación dura 13 días y en siete 14 días.

Por último, un enfoque alternativo es estudiar el tiempo transcurrido desde la puesta de un huevo hasta su eclosión (Tabla 7.1). El último y penúltimo huevos tardan algo más de 14 días en eclosionar. El resto tarda aproximadamente un día más conforme retrocedemos en la secuencia. Estos intervalos, algo más largos que los PI medios señalados arriba, son consecuencia del retraso en el comienzo de la incubación en algunos nidos.

Periodo de eclosión

Con una sola excepción, en las puestas estudiadas los huevos eclosionan de forma asincrónica, extendiéndose PE por dos (63% de las puestas, $n = 32$) o tres días (31%). En una puesta de nueve huevos, todos eclosionaron el mismo día, mientras que en otra de siete huevos tardaron cuatro días; en ambas

Tabla 7.1. Periodos transcurridos entre la puesta de los seis últimos huevos (HU, HV, ... HZ) y su eclosión. Se han excluido los huevos que no eclosionaron.

	HU	HV	HW	HX	HY	HZ
Media	18.2	17.1	16.4	15.6	14.8	14.4
E.T.	0.30	0.30	0.29	0.30	0.26	0.26
<i>n</i>	19	17	18	20	19	20

eclosionaron todos los huevos. Para el total de puestas, el periodo medio de eclosión es de 2.3 días (E.T. = 0.10, $n = 32$).

En las puestas en que la incubación comienza el día en que los huevos aparecen descubiertos, PE dura 2.3 días (E.T. = 0.11, $n = 17$), y 2.4 días (E.T. = 0.18, $n = 15$) en las que se detectó incubación parcial. Las diferencias no son significativas (prueba de Mann-Whitney, $z = -1.48$, *ns*). En los casos en los que en el último día del periodo de eclosión nacieron solamente uno o dos pollos, estos correspondieron invariablemente a los últimos huevos depositados. Entre el resto no parece haber un orden definido.

Efecto del tamaño del huevo sobre el periodo de incubación

La duración de PI no está relacionada de forma significativa con el volumen medio de los huevos que componen la puesta ($b = -0.94$, $t_{33} = 0.56$, *ns*; Figura 7.1). Tampoco hemos encontrado relaciones significativas entre la duración de PI y la elongación media de los huevos ($b = 0.01$, $t_{33} = 0.22$, *ns*), o el volumen total (volumen medio de los huevos por tamaño de puesta) de los mismos ($b = 0.06$, $t_{33} = 0.66$, *ns*).

Tomando un peso medio de los huevos de 1.72 g (véase Capítulo 6), la duración esperada de PI (véase Rahn y Ar 1974) es de 13.5 días.

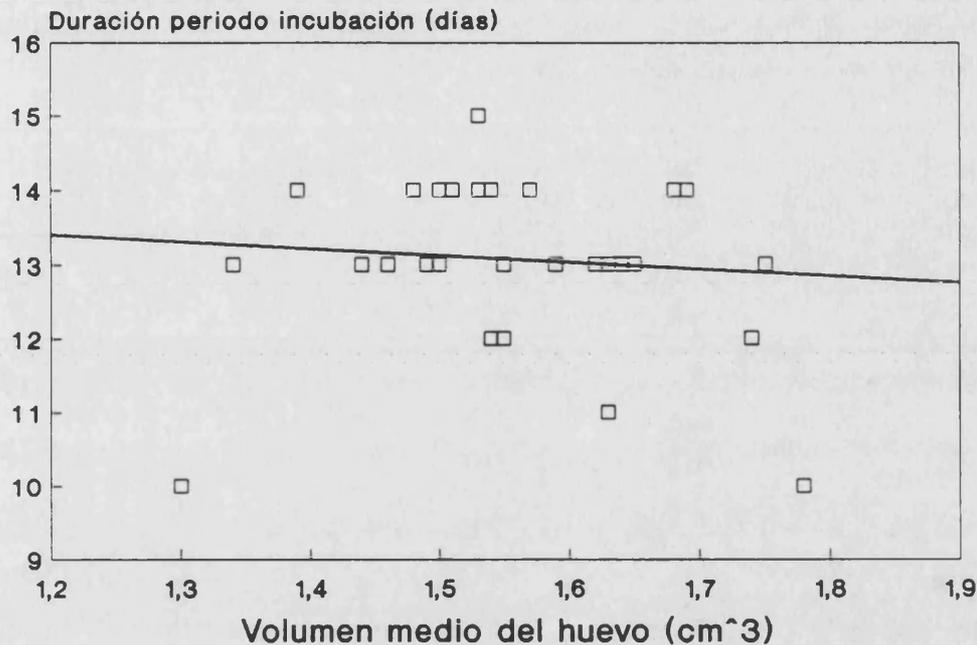


Figura 7.1. Relación entre la duración del periodo de incubación y el volumen medio del huevo.

Efecto del tamaño de puesta sobre los periodos de incubación y eclosión

Hay una ligera tendencia a que PI aumente con el tamaño de puesta, pero ésta no es significativa ($b = 0.18$, $t_{33} = 1.01$, ns ; Figura 7.2). Este análisis se repitió manteniendo constante la fecha de inicio de puesta, el día de comienzo de la incubación, y las temperaturas medias y mínimas, y el coeficiente de regresión parcial de PI sobre el tamaño de puesta tampoco presentó significación estadística ($b' = 0.10$, $t_{29} = 0.56$, ns).

Agrupando las puestas en "pequeñas" (5-7 huevos), "medianas" (8 huevos), y "grandes" (9-10 huevos), no hay diferencias significativas entre los PI de los tres grupos ($F_{2,32} = 0.49$, ns ; Tabla 7.2). La incidencia de los nidos con incubación parcial en los tres grupos no se desvía de una distribución al azar ($X^2 = 0.43$, g.l. = 2, ns).

Ni el día de comienzo de la incubación ($F_{2,32} = 0.18$, ns), ni el periodo de eclosión (Kruskal-Wallis ANOVA, $X^2 = 0.05$, ns) difieren entre los tres grupos, y

Tabla 7.2. Relación de los periodos de incubación y eclosión con el tamaño de puesta. Se indica el tamaño muestral en los apartados en que no coincide con el número de puestas de la categoría correspondiente (véase metodología). Se presentan los valores medios \pm E.T.

	Tamaño de puesta		
	5-7	8	9-10
Número de puestas	10	15	10
Tamaño medio puesta	6.6 \pm 0.21	8.0	9.2 \pm 0.13
Día comienzo incubación	0.0 \pm 0.33	-0.3 \pm 0.28	-0.2 \pm 0.36
Periodo incubación	12.8 \pm 0.29	13.1 \pm 0.37	13.3 \pm 0.21
Nidos con incubación parcial	6 (60%)	7 (47%)	4 (40%)
Periodo eclosión	2.4 \pm 0.25 (<i>n</i> = 8)	2.4 \pm 0.13 (<i>n</i> = 14)	2.3 \pm 0.20 (<i>n</i> = 10)
Incubación + Eclosión	15.0 \pm 0.19 (<i>n</i> = 8)	15.6 \pm 0.32 (<i>n</i> = 14)	15.6 \pm 0.27 (<i>n</i> = 10)
"Fase huevo"	21.3 \pm 0.56 (<i>n</i> = 8) ^a	22.4 \pm 0.29 (<i>n</i> = 14)	23.7 \pm 0.26 (<i>n</i> = 10)

(a) El tamaño medio de estas ocho puestas fue de 6.8 \pm 0.15 huevos.

la regresión de PE sobre el tamaño de puesta no es significativa ($b = -0.02$, $t_{30} = 0.21$, *ns*). La suma de PI y PE es algo menor en puestas pequeñas, pero las diferencias entre grupos no son significativas ($F_{2,29} = 1.24$, *ns*), y la relación lineal también carece de significación ($b = 0.24$, $t_{30} = 1.33$, *ns*). Las diferencias entre FH sí que presentan significación estadística ($F_{2,29} = 10.01$, $P < 0.001$), pero se deben casi exclusivamente a las diferencias en PP, ya que FH es 1.04 días más largo por cada huevo adicional ($t_{30} = 5.32$, $P < 0.001$, $r^2 = 46\%$; Figura 7.3).

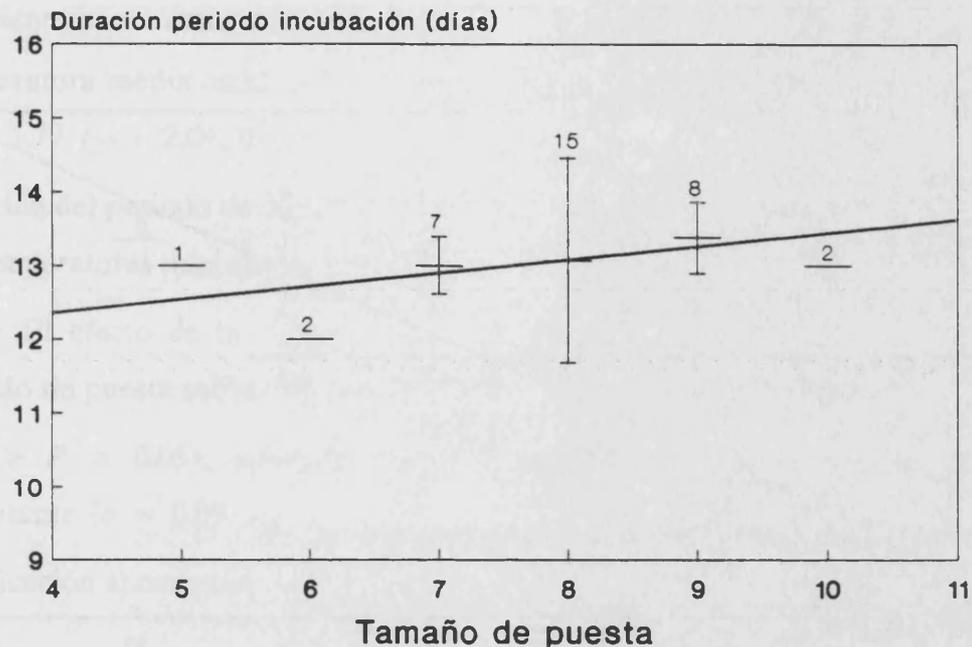


Figura 7.2. Relación entre la duración del periodo de incubación y el tamaño de puesta. Para cada tamaño de puesta se presenta la duración media (\pm D.T.) del periodo de incubación, y el tamaño muestral. La recta de regresión se ha calculado sobre el total de datos ($n = 35$).

Efecto de la temperatura ambiental sobre los periodos de incubación y eclosión

En 1988, los nidos considerados en este capítulo gozaron de temperaturas más cálidas durante la fase de incubación que en 1990: la temperatura media en 1988 fue de 16.5°C (E.T. = 0.11, $n = 26$ nidos), y en 1990 de 12.8°C (E.T. = 0.05, $n = 9$ nidos); las mínimas fueron de 10.8°C (E.T. = 0.17) en 1988 y de 6.6°C (E.T. = 0.09) en 1990. El periodo de incubación no difiere de forma significativa entre los dos años ($F_{1,33} = 1.50$, *ns*).

El periodo de incubación no está relacionado significativamente con la temperatura media ($b = -0.15$, $t_{33} = 1.38$, *ns*), ni con la mínima ($b = -0.17$, $t_{33} = 1.81$, *ns*; Figura 7.4). Modelos alternativos, en los que se han excluido valores altos o bajos de las temperaturas, o se han considerado el número de días en los que la temperatura mínima alcanzó determinado valor durante PI, no permiten señalar ninguna relación significativa. Al mantener constante la fecha de inicio

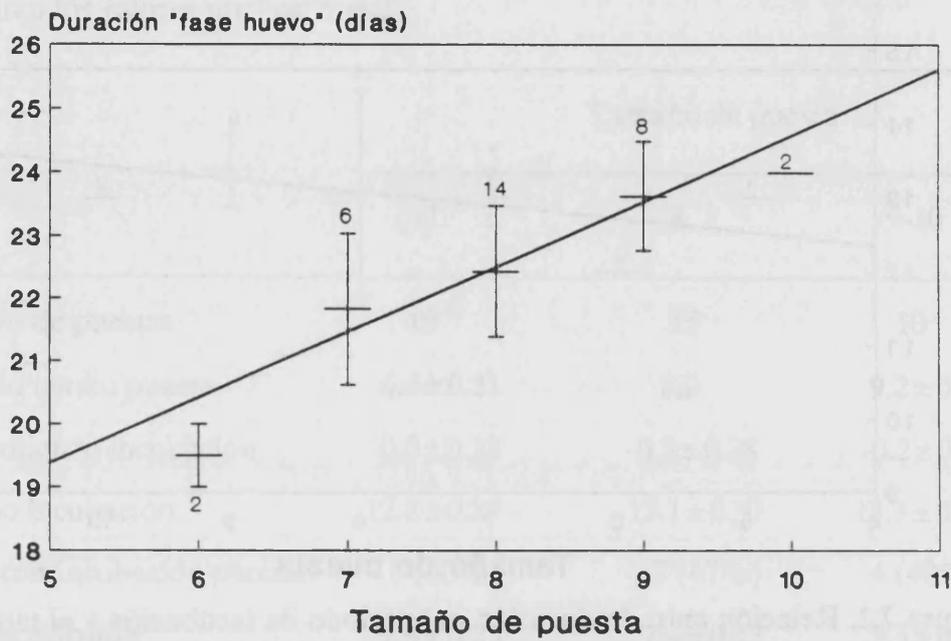


Figura 7.3. Relación entre la duración de la "fase huevo" y el tamaño de puesta. Presentación de los datos como en Figura 7.2. ($n = 32$)

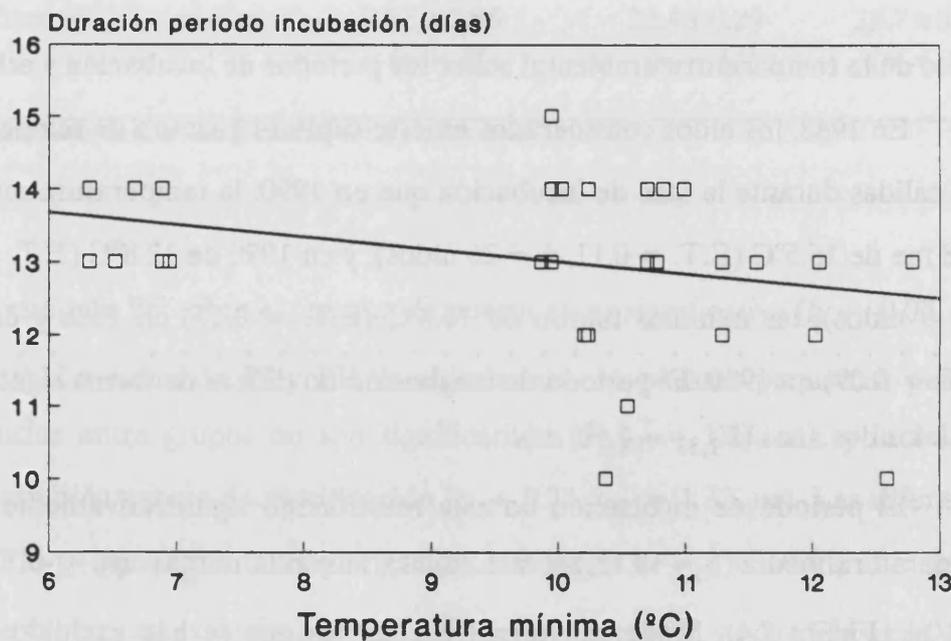


Figura 7.4. Relación entre la duración del periodo de incubación y la temperatura mínima.

de puesta, el tamaño de puesta, el día de comienzo de la incubación, y la temperatura mínima, el coeficiente de regresión parcial de PI sobre la temperatura media cambia de signo y se aproxima a la significación estadística ($b' = 1.77, t_{29} = 2.04, 0.10 > P > 0.05$). El mismo tipo de análisis revela que la duración del periodo de incubación disminuye de forma significativa al aumentar las temperaturas mínimas ($b' = -1.85, t_{29} = 2.13, P < 0.05$).

El efecto de la temperatura media durante los cinco últimos días del periodo de puesta sobre PE se aproxima a la significación ($b = 0.13, t_{30} = 1.86, 0.10 > P > 0.05$), mientras que el de la temperatura mínima es menos importante ($b = 0.09, t_{30} = 1.63, ns$). Ninguna de las dos relaciones adquiere significación al controlar el resto de variables estudiadas.

Efecto de la fecha de inicio de puesta sobre los periodos de incubación y eclosión

El periodo de incubación muestra una débil tendencia a disminuir conforme avanza la estación ($b = -0.06, t_{33} = 2.46, P < 0.05, r^2 = 13\%$; Figura 7.5). Sin embargo, al mantener constantes el tamaño de puesta, el día de comienzo de la incubación, y las temperaturas, esta relación pierde la significación ($b' = -0.19, t_{29} = 1.07, ns$).

La duración del periodo de eclosión no muestra ninguna tendencia significativa ($b = 0.02, t_{30} = 1.94, ns$).

El periodo transcurrido desde la puesta del primer huevo a la eclosión del último (FH) disminuye al avanzar la estación ($b = -0.09, t_{30} = 2.83, P < 0.01, r^2 = 18\%$; Figura 7.6). Sin embargo, tras eliminar los efectos del tamaño de puesta, el día de comienzo de la incubación, y las temperaturas, el coeficiente de regresión parcial carece de significación ($b' = -0.86, t_{26} = 0.40, ns$).

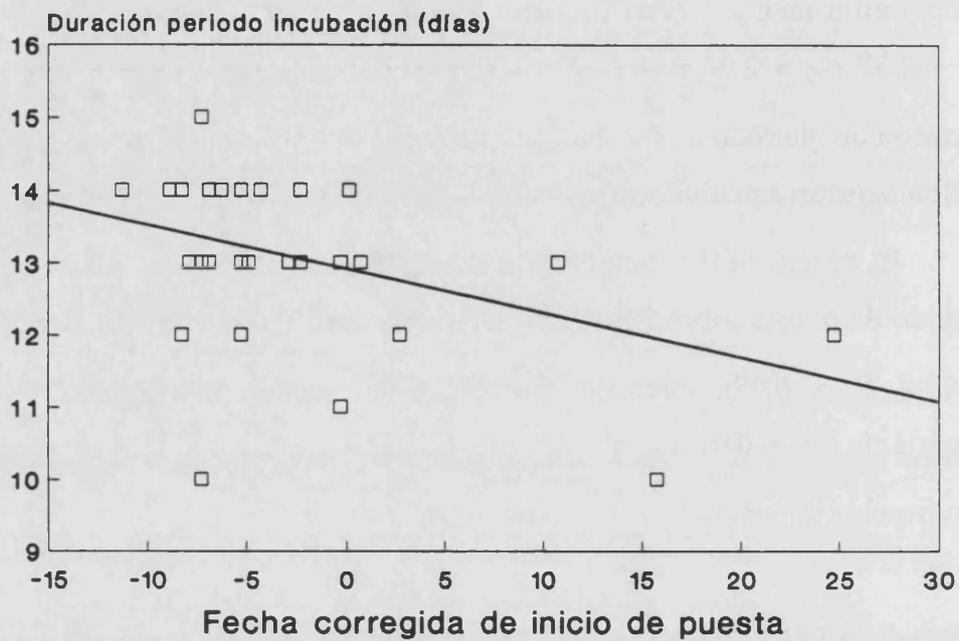


Figura 7.5. Relación entre el la duración del periodo de incubación y la fecha corregida de inicio de puesta.

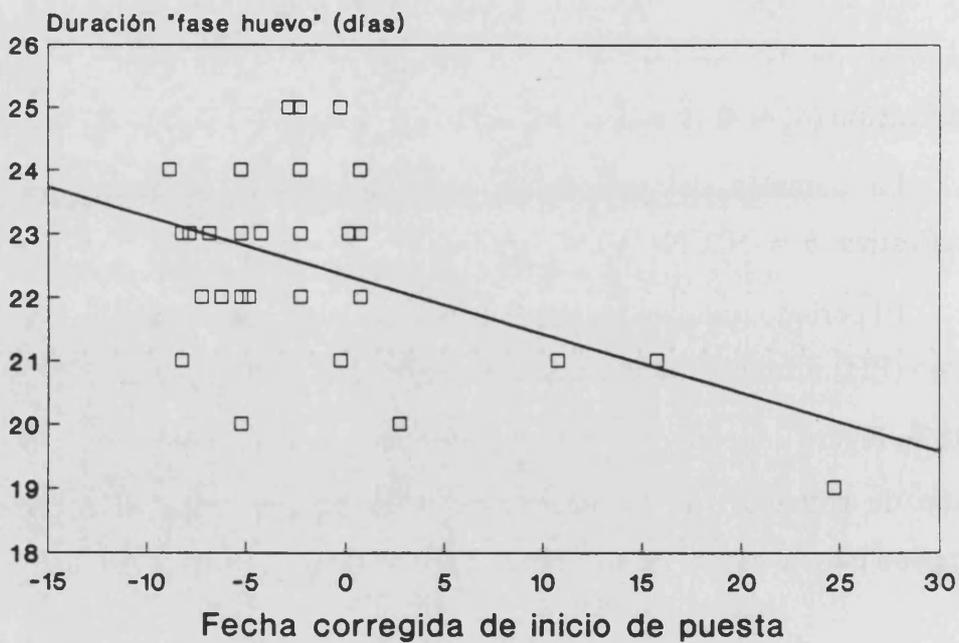


Figura 7.6. Relación entre la duración de la "fase huevo" y la fecha corregida de inicio de puesta.

Efecto del día de comienzo de la incubación sobre los periodos de incubación y eclosión

La incubación puede empezar en cualquier momento entre dos días antes de concluir la puesta y dos días después (Tabla 7.3). Lo más frecuente en la población estudiada es comenzar la incubación el día en que se pone el último huevo. Sin embargo, no hay diferencias significativas entre el número de parejas que comienza a incubar el día de la puesta del último huevo y las que lo hacen antes o después ($X^2 = 0.40$, g.l. = 2, *ns*).

Tabla 7.3. Relación entre el día de comienzo de la incubación y distintos parámetros de la reproducción. *D-* agrupa las puestas en que la incubación comienza tras la puesta del antepenúltimo ($n = 5$ puestas) o penúltimo huevo ($n = 7$), *D0* incluye los nidos en los que la incubación comienza el día de puesta del último huevo, y *D+* agrupa las puestas en que la incubación empieza un día ($n = 9$ puestas) o dos después ($n = 1$). Véase Tabla 7.2 para más detalles.

	<i>D-</i>	<i>D0</i>	<i>D+</i>
Número de puestas	12	13	10
Fecha inicio puesta ^a	-6.1 ± 0.99 ($n = 10$)	-4.5 ± 0.85 ($n = 13$)	-1.5 ± 1.06 ($n = 9$)
Tamaño medio puesta	8.1 ± 0.31	8.0 ± 0.34	7.7 ± 0.30
Periodo incubación	13.8 ± 0.22	12.6 ± 0.31	12.8 ± 0.36
Nidos con incubación parcial	4 (33%)	7 (54%)	6 (60%)
Periodo eclosión	2.4 ± 0.14 ($n = 11$)	2.5 ± 0.20 ($n = 11$)	2.2 ± 0.19 ($n = 10$)
Incubación + Eclosión	16.1 ± 0.25 ($n = 11$)	15.3 ± 0.20 ($n = 11$)	15.0 ± 0.37 ($n = 10$)
"Fase huevo"	22.0 ± 0.45 ($n = 11$)	22.7 ± 0.36 ($n = 11$)	22.9 ± 0.53 ($n = 10$)

(a) Se han excluido tres puestas muy tardías (véase metodología).

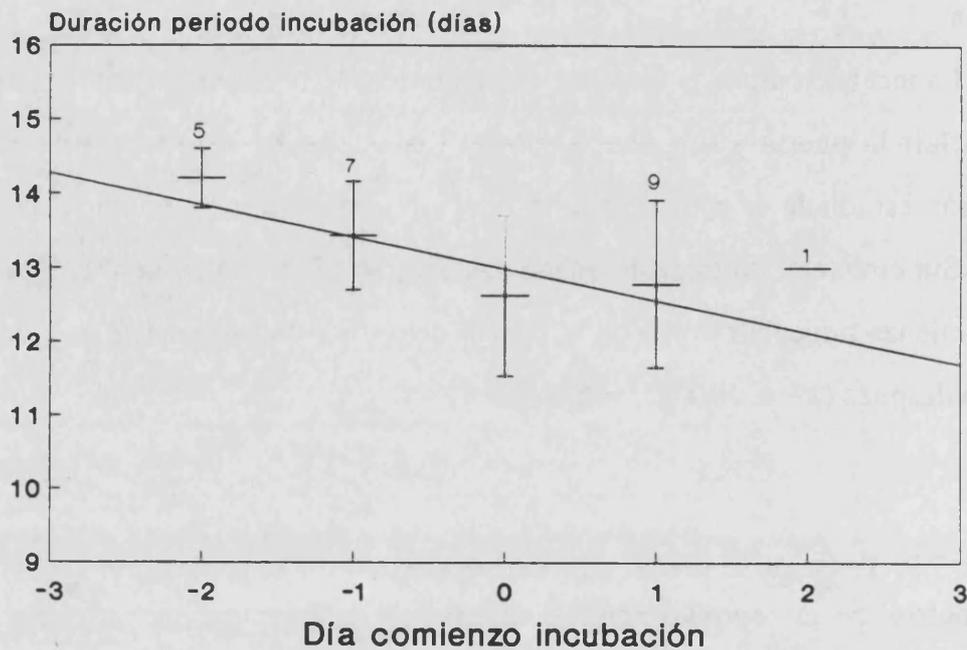


Figura 7.7. Relación entre la duración del periodo de incubación y el día de comienzo de la incubación (día de puesta del último huevo = día 0). Presentación de datos como el Figura 7.2. ($n = 35$)

Las parejas que comienzan la incubación antes de poner el último huevo iniciaron antes la puesta que aquéllas que lo hacen tras concluir la puesta, y éstas antes que las que comienzan la incubación uno o dos días después de poner el último huevo (prueba de Jonckheere para alternativas ordenadas, $J^* = 2.64$, $P < 0.01$). El tamaño de la puesta no difiere entre los tres grupos ($F_{2,32} = 0.36$, ns).

El periodo de incubación es más corto en aquellas parejas que empiezan a incubar más tarde ($b = -0.43$, $t_{33} = 2.60$, $P < 0.02$, $r^2 = 14\%$; Figura 7.7). Considerando los tres grupos presentados en la Tabla 7.3, las diferencias observadas en PI son significativas ($F_{2,32} = 4.35$, $P < 0.05$). Las parejas que empiezan la incubación antes de la puesta del último huevo presentan un PI significativamente *más largo* que aquellas que esperan al menos hasta la puesta del último huevo para comenzar a incubar (prueba t , una cola, $t_{33} = 2.96$, $P < 0.02$). La proporción de nidos en los que se presenta incubación parcial en los

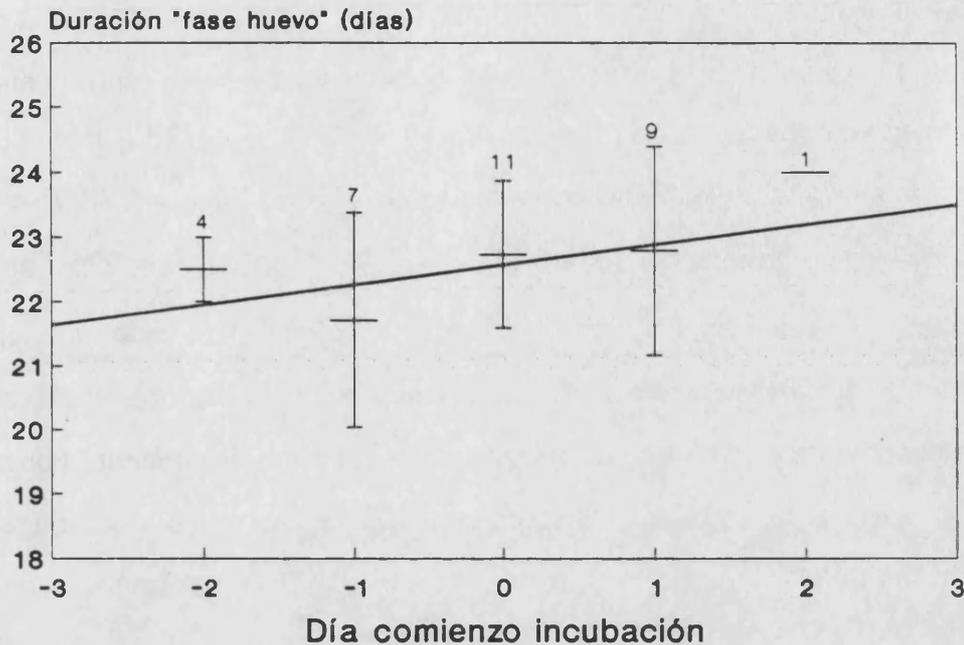


Figura 7.8. Relación entre la duración de la "fase huevo" y el día de comienzo de la incubación. Presentación como en Figura 7.7. ($n = 32$)

tres grupos no difiere de una distribución al azar ($X^2 = 0.92$, g.l. = 2, *ns*), por lo que esto no explica las diferencias encontradas en PI. Cuando se mantienen constantes la fecha de inicio de puesta, el tamaño de puesta, y las temperaturas medias y mínimas, el coeficiente de regresión parcial de PI sobre el día en que comenzó ésta es significativo, aunque cambia de signo ($b' = 0.40$, $t_{26} = 3.75$, $P < 0.001$).

Las diferencias en PE entre los tres grupos no son significativas (Kruskal-Wallis ANOVA, $X^2 = 0.41$, *ns*). Así, la suma de PI y PE difiere significativamente entre los tres ($F_{2,29} = 4.32$, $P < 0.05$), mostrando el mismo patrón que PI. A pesar de ello, FH es 0.8-1.0 días *más corta* en las parejas que empiezan a incubar antes de la puesta del último huevo que en el resto, aunque ni las diferencias entre grupos ($F_{2,29} = 1.16$, *ns*), ni la tendencia general ($b = 0.31$, $t_{30} = 1.29$, *ns*; Figura 7.8) alcanzan significación estadística.

Importancia relativa de las variables estudiadas sobre la duración del periodo de incubación

El tamaño de puesta en los nidos considerados en este capítulo disminuye significativamente al avanzar la estación ($b = -0.05$, $t_{33} = 2.12$, $P < 0.05$, $r^2 = 9\%$). Además, tanto las temperaturas medias ($b = 0.11$, $t_{33} = 2.97$, $P < 0.01$, $r^2 = 19\%$), como las mínimas ($b = 0.14$, $t_{33} = 3.27$, $P < 0.01$, $r^2 = 22\%$) aumentan al avanzar la estación. Por otra parte, se ha visto que, para cada nido, el día de comienzo de la incubación tiene importancia en su duración, empleando más tiempo aquellas parejas que comienzan a incubar antes de concluir la puesta.

Incluyendo todas las variables estudiadas en un único modelo (regresión lineal múltiple), se logra explicar una porción significativa, aunque pequeña, de la varianza en los datos ($F_{5,29} = 3.42$, $P < 0.02$, $r^2 = 26\%$). Seleccionando las variables paso a paso, tras incluir el día de comienzo de la incubación ($b' = -0.35$) y la fecha de inicio de puesta ($b' = -0.32$), la adición de otras variables estudiadas no mejora significativamente el modelo; este modelo explica un 23% de la varianza en la duración del periodo de incubación ($F_{2,32} = 5.95$, $P < 0.01$).

Puesto que nuestro criterio de definir el comienzo de la incubación difiere del de la mayoría de estudios realizados, hemos repetido este análisis tomando como día de inicio de la incubación el día de puesta del último huevo. Cuando se incluyen las cinco variables estudiadas, la regresión carece de significación ($F_{5,29} = 1.72$, *ns*). Al seleccionar las variables paso a paso, solamente la fecha de inicio de puesta entra en el modelo ($b = -0.06$, $t_{33} = 2.27$, $P < 0.05$, $r^2 = 10\%$).

Importancia relativa de las variables estudiadas en la duración del periodo de eclosión

La duración del periodo de eclosión se ha estudiado en función de la fecha de inicio de puesta, el tamaño de la puesta, el día de comienzo de la incubación, y las temperaturas media y mínima durante los últimos días del

periodo de puesta. Incluyendo las cinco variables en un modelo de regresión lineal múltiple no se consigue explicar más que una porción mínima, y no significativa, de la varianza ($F_{3,28} = 1.11, ns$). La temperatura media durante el periodo de puesta ($b' = 0.36$) es la que más contribuye a explicar la variabilidad en los datos. Al intentar seleccionar las variables paso a paso, ninguna alcanzó significación suficiente para ser incluida en el modelo.

Importancia relativa de las variables estudiadas en la duración total de la "fase huevo"

Al incluir las cinco variables consideradas en este trabajo en un modelo de regresión lineal múltiple, se consigue explicar un 67% de la varianza en FH ($F_{5,26} = 13.55, P < 0.001$). La única variable que carece de importancia es la fecha de inicio de puesta ($b' = -0.12$).

Al efectuar la regresión paso a paso, el tamaño de la puesta y el día de comienzo de la incubación consiguen explicar un 57% de la varianza ($F_{2,29} = 21.57, P < 0.001$), y la inclusión de más variables no mejora significativamente el modelo.

DISCUSIÓN

Variabilidad interpoblacional de la duración del periodo de incubación

En general, la duración del periodo de incubación es muy poco variable en poblaciones de la misma especie que viven en condiciones diferentes (Williamson y Emison 1971, Morton 1976, Murphy 1978). No obstante, se han señalado variaciones de entre uno y dos días en la duración del periodo de incubación en algunas especies de paseriformes (Murphy 1983, Järvinen 1990). Existen pocos datos comparables sobre el carbonero común, pero éstos están de acuerdo con el rango encontrado en otras especies. El periodo transcurrido entre

la puesta del último huevo y el nacimiento del último pollo es de 14.4 días en Sagunto (presente estudio), de 13.5 a 13.9 días en Alemania (Winkel 1970, 1975), de 15 días en Holanda (Kluijver 1950), y de 16.3 días en Noruega (Haftorn 1981b; un sólo nido). Gibb (1950), en Inglaterra, considera el periodo de incubación como el tiempo transcurrido entre su comienzo (tal como se ha descrito en el presente trabajo) o la puesta del último huevo, lo que suceda después, y el nacimiento del último pollo; su "periodo aparente de incubación" dura 13.9 días. El periodo de incubación presentado aquí para Sagunto es algo más corto que la suma de los periodos medios de incubación (13.1 días) y eclosión (2.3 días) debido a que algunas parejas comienzan la incubación antes de concluir la puesta; este hecho no se tiene en cuenta en otros trabajos.

Aunque el aumento del periodo de incubación con el tamaño del huevo se ha señalado a nivel interespecífico (Heinroth 1922, Worth 1940, Rahn y Ar 1974), a nivel intraespecífico los resultados son menos concluyentes. Por ejemplo, Isenmann (1970) y Parsons (1972) señalan una relación positiva entre el tamaño del huevo y la duración del periodo de incubación en el fulmar antártico *Pagodroma nivea* y la gaviota argéntea respectivamente, mientras Runde y Barrett (1981) no encuentran relación alguna en la gaviota tridáctila *Rissa tridactyla*. Murphy (1983) ha encontrado que los huevos del tirano oriental *Tyrannus tyrannus* en New York son mayores que en Kansas, y el periodo de incubación es más largo en New York. Murphy sugiere que huevos más grandes se ven favorecidos en el ambiente más frío de New York, y ello provoca un aumento en el periodo de incubación. Para el carbonero común, los datos disponibles son escasos y no siempre precisos, pero en general están de acuerdo con esta relación. En Inglaterra, donde el volumen del huevo es mayor que en Sagunto (véase Tabla 6.2), el periodo de incubación también es mas largo. Por otra parte, la población alemana estudiada por Winkel (1970), con un volumen medio del huevo algo menor que la de Sagunto (Tabla 6.2), presenta un periodo de incubación más corto. Aparte de estas observaciones casuales, no disponemos

de ninguna evidencia firme de que exista una relación entre el tamaño medio del huevo y la duración del periodo de incubación entre distintas poblaciones de carbonero común.

Variabilidad intrapoblacional de la duración del periodo de incubación

En la población estudiada, las diferencias en el volumen medio y elongación de los huevos entre diferentes puestas no tienen una influencia significativa en la duración del periodo de incubación. Es más, la tendencia (no significativa) del periodo de incubación a disminuir conforme aumenta el volumen medio del huevo es contraria a la esperada. No conocemos ningún estudio que haya mostrado una relación significativa entre la duración del periodo de incubación y el volumen del huevo en paseriformes, aunque se han señalado tendencias no significativas en la dirección esperada (Järvinen 1990).

La duración del periodo de incubación se ajusta a la predicha por Rahn y Ar (1974) en función del peso medio del huevo.

Algunos autores han mostrado que las puestas de mayor tamaño cuestan más tiempo de incubar (Baltz y Thompson 1988, Moreno y Carlson 1989, Smith 1989). Sin embargo, estos estudios aumentaron experimentalmente el tamaño de puesta fuera del rango normal de la especie estudiada. En puestas no manipuladas, Moreno (1989) no encuentra un efecto significativo del tamaño de puesta en la duración de la incubación en la collalba gris *Oenanthe oenanthe*. Nuestro estudio señala que, dentro del rango normal de puesta del carbonero común en Sagunto, un aumento del tamaño de puesta no aumenta significativamente el periodo de incubación. El efecto del tamaño de puesta es aún menor al controlar otras variables.

Condiciones ambientales desfavorables, actuando principalmente sobre el comportamiento de la hembra, pueden prolongar el periodo de incubación (p. ej. Huggins 1941, Skutch 1962, White y Kinney 1964, Drent 1975, Arcese y Smith 1988, Moreno 1989). En particular, temperaturas ambientales bajas pueden

alargar el periodo de incubación (Kendeigh 1952, Lowther 1979, Haftorn 1983, Murphy 1983, Järvinen 1990) o retrasar su comienzo (Mertens 1980). En el presente estudio se muestra que la temperatura mínima durante el periodo de incubación está negativamente relacionada con la duración de ésta cuando se controlan estadísticamente otras variables.

Aunque se han señalado excepciones (Goldstein y Yom-Tov 1988, Järvinen 1990), el periodo de incubación suele disminuir al avanzar la estación (MacRoberts y MacRoberts 1972, Parsons 1972, Runde y Barrett 1981, Slagsvold 1986, Nilsson y Smith 1988, Moreno y Carlson 1989, Smith 1989, Järvinen 1990). Nuestros resultados sobre el carbonero común están de acuerdo con estas observaciones. Entre los factores que se han sugerido que provocan esta disminución del periodo de incubación al progresar la estación reproductora se incluyen una disminución del tamaño medio del huevo y del tamaño medio de puesta, un aumento de la temperatura ambiental, y un incremento en la eficiencia de incubación de las hembras debido a cambios en el comportamiento. En nuestro estudio, el tamaño medio del huevo no presenta variaciones estacionales (Capítulo 6). La temperatura mínima está negativamente relacionada con la duración del periodo de incubación tras controlar estadísticamente otras variables pero, al estar muy relacionada con la fecha de puesta, no mejora significativamente ningún modelo que incluya esta última. Un efecto contrario ha sido encontrado por Järvinen (1990) en el papamoscas cerrojillo *Ficedula hypoleuca* y el colirrojo real *Phoenicurus phoenicurus* en Laponia; en estas especies el efecto de la temperatura enmascara el de otras variables incluyendo la fecha de inicio de puesta.

Las únicas variables que, por sí solas, presentan una relación significativa con la duración del periodo de incubación son la fecha de inicio de puesta y el día de comienzo de la incubación. El mejor modelo encontrado para explicar la variabilidad en la duración del periodo de incubación en la población de Sagunto incluye solamente estas dos variables. Este resultado pone de manifiesto

la importancia de una variable que normalmente no se tiene en cuenta: el día de comienzo de la incubación. Es por ello que recomendamos que, en trabajos que traten específicamente el estudio del periodo de incubación, no se asuma su inicio tras, por ejemplo, la puesta del último huevo, sino que se determine de forma más precisa para cada nido (véase, p. ej., Howe 1976, Briskie y Sealy 1989). En una sección posterior se discuten con más detalle las posibles causas y consecuencias de la variabilidad intrapoblacional en el comienzo de la incubación.

¿Por qué se descubren los huevos antes de empezar a incubarlos?

En un detallado estudio sobre el comportamiento del carbonero común, Kluijver (1950) señala que, durante el día, la hembra casi no pasa tiempo en el nido durante el periodo de puesta. La hembra cubre los huevos con el material del nido durante estos periodos de ausencia, e incluso, en algunos nidos, los huevos parece que permanecen tapados (sin recibir calor directamente) también durante la noche, cuando la hembra pernocta en el nido (pero véase Perrins 1979, Haftorn 1981a, Haftorn y Reinertsen 1985). La interpretación generalmente aceptada de la costumbre que tienen algunas aves de enterrar los huevos entre el material del nido hasta que da comienzo la incubación es la de que esto puede confundir a los posibles predadores, haciéndoles creer que el nido está vacío (véase p. ej. Perrins 1979). Según esto, descubrir los huevos debe suponer un mayor riesgo de perder la puesta. Por ello, es especialmente interesante el comportamiento observado por nosotros de destapar los huevos antes de empezar la incubación.

Nuestros resultados sugieren que pueden existir beneficios asociados a este comportamiento en la población estudiada. Las parejas que descubren los huevos antes de comenzar la incubación logran acortar el periodo de incubación en 0.7 días con respecto a las que no los descubren. Ello sugiere que estas parejas han comenzado la incubación durante el día, aunque dediquen a ello

muy poco tiempo (véase Haftorn 1981*a, b*). El aumento en la asincronía en la eclosión (0.1 días) es despreciable (nótese que, por definición, la incubación parcial puede iniciarse *después* de completarse la puesta). Por lo tanto, este comportamiento tiene el potencial de poder acortar el periodo nidícola. El que la mitad de las parejas de la población estudiada presente este comportamiento indica que está bastante extendido. No disponemos de datos similares en huecos naturales, ni conocemos ningún estudio que los presente, pero sería interesante investigar si el aumento del riesgo de perder la puesta por destapar los huevos antes de comenzar la incubación queda compensado por la reducción del riesgo de perderla al acortar el periodo nidícola.

Comienzo de la incubación

La incubación requiere la aplicación de calor sobre los huevos. En la mayoría de especies, los individuos encargados de llevarla a cabo pierden las plumas de la zona ventral ("placa incubatriz") y desarrollan una alta vascularización en ella para facilitar el trasvase de calor a los huevos. Drent (1975) resume otros cambios estructurales en esta zona a partir de las observaciones de Lange (1928). Estos cambios están regulados hormonalmente (véase Phillips *et al.* 1985, Johnson 1986). No está totalmente claro cuál es la importancia relativa de dos hormonas, la progesterona y la prolactina, en la determinación del inicio de la incubación. Lo que sí se ha demostrado es que la prolactina, junto con algunos esteroides, es responsable del desarrollo de la placa incubatriz, y del mantenimiento del comportamiento de incubación. El hecho que consideramos relevante aquí es que el aumento de la prolactina en el plasma sanguíneo provoca la regresión de las gónadas. El empleo de la misma hormona tanto para regular el mantenimiento de la incubación y el desarrollo de estructuras asociadas, como para provocar la regresión de las gónadas, debe crear conflictos entre las dos actividades (incubación y formación de huevos; véase también Haftorn 1981*a*). En numerosas especies se ha descrito que la

placa incubatriz no está completamente desarrollada hasta varios días después de depositarse el último huevo (Bailey 1952, Jones 1971; véase Haftorn 1981a para el carbonero común). Es posible que si la incubación se inicia durante el periodo de puesta, ésta sea menos eficaz que si se pospone hasta que las estructuras físicas y el repertorio etológico necesarios estén desarrollados (véase también Runde y Barrett 1981).

Por otra parte, las necesidades energéticas de la hembra durante el periodo de formación de huevos pueden ser elevadas. Briskie y Sealy (1989) han sugerido que el comienzo de la incubación puede retrasarse si la hembra necesita emplear la mayor parte del tiempo buscando alimento. Si la incubación da comienzo, su progreso será más lento cuanto más veces tenga la hembra que salir en busca de alimento, y más largos sean estos recesos.

Nuestros resultados indican que el periodo de incubación es significativamente más largo en aquellas puestas en las que la incubación comienza antes de concluir la puesta, apoyando la idea de una menor eficacia. Los dos factores próximos presentados arriba pueden contribuir a este efecto, como lo indica el estudio de las temperaturas de los huevos durante el periodo de puesta (Haftorn 1981a, Haftorn 1983), y el tiempo de dedicación de las hembras (Haftorn 1981b). La pregunta que se plantea es: ¿es mejor comenzar la incubación cuanto antes, a costa de una menor eficacia, o posponerla para lograr mayor eficacia? Examinando la duración total del periodo desde la puesta del primer huevo hasta que nace el último pollo, las parejas que comienzan a incubar antes de concluir la puesta presentan una duración aproximadamente un día menor que el resto, si bien las diferencias no son significativas. Este acortamiento del periodo de actividad del nido puede resultar ventajoso (Kluijver *et al.* 1977, Clark y Wilson 1981). Otra línea de evidencia que apoya que es preferible la opción de empezar a incubar antes de concluir la puesta es que son las parejas que inician antes la puesta (presumiblemente las que se encuentran en mejores condiciones) las que presentan este comportamiento.

Aunque el razonamiento anterior parece implicar que es mejor empezar a incubar cuanto antes, hay al menos dos razones en contra de un adelanto excesivo del comienzo de la incubación. Por una parte, y debido a limitaciones impuestas por factores próximos, comenzar a incubar mucho antes de concluir la puesta puede ser tan poco eficaz que no acorte significativamente la duración de la "fase huevo". Nuestros resultados muestran que el acortamiento de la "fase huevo" en las parejas que comienzan la incubación antes de concluir la puesta, en relación a aquellas que la inician después, no es significativo. Por otra parte, se ha visto que la variabilidad observada en el día de comienzo de la incubación no tiene un efecto significativo sobre la duración del periodo de eclosión. Un mayor adelanto podría aumentar el grado de asincronía en la eclosión de los huevos. Cierta asincronía puede ser ventajosa en algunas condiciones, pero una asincronía excesiva puede resultar perjudicial (Bancroft 1985, McLaughlin y Montgomerie 1985, Price 1985, Haydock y Ligon 1986, Slagsvold 1986, Mock y Ploger 1987, Amundsen y Stokland 1988).

Asincronía en la eclosión

La duración del periodo de eclosión en la población estudiada (2.3 días) está dentro del rango encontrado en otras localidades. La duración media es de 3 días en Inglaterra (Gibb 1950), de 2.9 días en Alemania (Neub 1979), de 1.8 días en Noruega (Haftorn 1981*b*) y de 2.1 días en Finlandia (Orell 1983).

En otros trabajos se han encontrado dos tendencias principales en el grado de asincronía en la eclosión de los huevos. Por una parte, la asincronía aumenta al avanzar la estación (Gibb 1950, Zink 1959, Nisbet y Cohen 1975, Neub 1979, Haftorn 1981*a*, Slagsvold 1982, Orell 1983, Mead y Morton 1985, Skagen 1987, Potti *et al.* 1988, Moreno y Carlson 1989); por otra, la asincronía aumenta con el tamaño de puesta (Tyrväinen 1969, Howe 1976, Neub 1979, Slagsvold 1982, Murphy 1983, Hussell 1985*b*, Wiklund 1985, H. G. Smith 1988, Briskie y Sealy 1989, Moreno y Carlson 1989). No obstante, excepciones a ambas

tendencias no son infrecuentes (Neub 1979, Haftorn 1981a, Gibbons 1987, Lessells y Avery 1989, Slagsvold y Lifjeld 1989). Nosotros tampoco hemos encontrado ningún efecto significativo de estas dos variables sobre la duración del periodo de eclosión.

Haftorn (1981a) encuentra una clara relación positiva entre el tiempo dedicado a la incubación durante el periodo de puesta y la duración del periodo de eclosión. Esta tendencia también se aprecia en nuestros datos, aunque carece de significación estadística.

Por último, Slagsvold (1986) y Slagsvold y Lifjeld (1989) han encontrado una relación positiva entre la asincronía en la eclosión de los huevos y la temperatura ambiental durante los cinco últimos días del periodo de puesta del papamoscas cerrojillo *Ficedula hypoleuca*. Esto les lleva a sugerir que limitaciones energéticas durante los últimos días del periodo de puesta pueden afectar directamente el patrón de eclosiones. Nosotros no hemos encontrado una relación significativa entre estas variables pero, entre las variables estudiadas, la temperatura media durante los cinco últimos días del periodo de puesta es la más relacionada con el grado de asincronía.

Aunque nuestra frecuencia de observación es similar a la empleada en algunos de los trabajos citados arriba, y por tanto las comparaciones son posibles, pensamos que el error introducido por esta causa es suficientemente grande para enmascarar diferencias si las hubiera. Por otra parte, el presente estudio sólo incluye primeras puestas, por lo que tanto la variación en el tamaño de puesta como en las fechas de puesta son limitadas. Por ello, es conveniente aplazar una discusión más detallada sobre la variación en el periodo de eclosión.

Capítulo 8

Crecimiento de los pollos

INTRODUCCIÓN

Los padres optimizan su inversión en un intento reproductor si cada uno de los huevos que depositan produce un pollo que logra, a su vez, reproducirse con éxito. Para ello, los pollos deben abandonar el nido en buenas condiciones de desarrollo. Por ejemplo, Perrins (1965) señala que la mortalidad de los pollos de carbonero común *Parus major* después de abandonar el nido está negativamente relacionada con el peso a los 15 días de vida, y Tinbergen y Boerlijst (1990) muestran que existe una relación causal entre el peso de los pollos y su supervivencia futura (pero véase Nur y Clobert 1989).

Numerosos estudios han intentado relacionar el peso de los pollos en diferentes etapas de su desarrollo con otras variables. Se ha observado, por ejemplo, que el peso final que alcanzan los pollos puede depender del volumen del huevo, del número de hermanos, de la fecha de eclosión, del tipo de hábitat o de la disponibilidad de alimento (Gibb 1950, Gibb y Betts 1963, Dyrce 1974, Cramm 1982, Michelland 1982, Berressem *et al.* 1983, Orell 1983, Sánchez-Aguado 1985, Järvinen e Ylimaunu 1986b, Cowie y Hinsley 1987, Henrich 1989, Lemel 1989, Dhindsa y Boag 1990, Simons y Martin 1990).

Tan importante como el peso final alcanzado puede ser la velocidad con que se alcanza dicho peso (véase p. ej. O'Connor 1984). El desarrollo de las técnicas de ajuste de curvas a los datos referentes al crecimiento de los pollos (p. ej. Ricklefs 1967, Crossner 1977; véase también Ricklefs 1983) ha permitido comparar tasas de crecimiento (incrementos de peso en función del tiempo) en lugar de los pesos absolutos. La variabilidad intraespecífica de la tasa de crecimiento se ha estudiado tanto a nivel intrapoblacional (Ricklefs y Peters

1979, Ross 1980, Orell 1983, Ricklefs 1984, Singer y Yom-Tov 1988, De Lope y De La Cruz 1989, Järvinen 1989d) como a nivel interpoblacional (Ricklefs y Peters 1979, Murphy 1983, Orell 1983, Gaubert 1985). Todos estos trabajos han examinado la influencia de diversos factores en la tasa de crecimiento de los pollos, y en el peso máximo teórico que alcanzan, pero los resultados obtenidos hasta el momento distan de ser generalizables.

El presente capítulo constituye un intento de abordar, de forma preliminar, algunos aspectos del crecimiento. En primer lugar, describiremos el crecimiento (aumento de peso) de los pollos de carbonero común *Parus major* en la población de Sagunto. A continuación, se estudia el efecto de diversas variables de reproducción y ambientales sobre (1) la tasa de crecimiento de los pollos, (2) el peso máximo al que tienden en su crecimiento, (3) el tiempo que emplean en alcanzar el peso final, y (4) el peso de los pollos a diferentes edades. Por último, y añadiendo a nuestros datos los procedentes de otras poblaciones, examinaremos la variabilidad interpoblacional en el crecimiento de los pollos de esta especie.

MATERIAL Y MÉTODO

El crecimiento de los pollos se ha estudiado en 16 nidos de los que, al menos, un pollo abandonó el nido. Todos proceden de las parcelas de Sagunto y del año 1990. Catorce de ellos corresponden a primeras puestas y dos a segundas puestas. De dos nidos se desconoce el tamaño de puesta y las fechas de eclosión se han calculado a partir de las curvas de crecimiento de los pollos. En otro nido se conoce el tamaño de puesta pero no la fecha exacta de su inicio, pues la puesta permaneció interrumpida tras encontrarse.

Salvo los nidos que se localizaron en fases más tardías, el resto se visitó en general cada dos o tres días (tres veces por semana) desde la fecha estimada

de eclosión hasta que los pollos contaban, al menos, 14 ó 15 días de edad. A partir de esta edad el aumento de peso es, en general, despreciable (ej. Perrins 1979). Además, en edades más tardías el manejo de los pollos se hace difícil y existe el riesgo de un abandono prematuro del nido. Las visitas se realizaron a primera hora de la mañana.

Una vez nacidos, los pollos se marcaban individualmente con un rotulador graso no tóxico, pintando diferentes partes del cuerpo. Esta marca permitió identificar a los pollos sin ambigüedad con el patrón de visitas empleado, aunque era necesario restaurar las marcas en cada visita. A partir del día 5 de vida (D5; D0 es el día de eclosión del primer pollo del nido) los pollos se marcaron individualmente con anillas de plástico de colores. Los pollos presentes en el nido en cada visita eran pesados con un dinamómetro "Pesola", con una precisión de 0.5 g.

El crecimiento de los pollos de esta especie se ajusta a un modelo logístico de la forma

$$P = A/(1 + e^{-k(t-b)})$$

donde P es el peso en gramos de los pollos cuando tienen la edad t (expresado en días), A es el valor de la asíntota a la que tiende el peso (en g), k es la constante de crecimiento de los pollos (en g/día por gramo, simplificado d^{-1}), y b es la edad en días en la que los pollos alcanzan el punto de inflexión de la curva logística (50% del valor de la asíntota). Los parámetros A , k , y b se han estimado a partir de los pesos diarios de los pollos. Los tres parámetros se estimaron simultáneamente mediante un ajuste numérico mínimo cuadrático a una regresión no lineal. Para ello utilizamos el programa AR (BMDP). Al ajustar los tres parámetros simultáneamente, este método permite una mejor estima que otros métodos previamente propuestos (véase Ricklefs 1983, 1984, Lyon y Montgomerie 1985).

Para realizar el estudio interpoblacional hemos analizado los pesos de los pollos de un total de seis poblaciones de carbonero común. Éstas son,

nombradas a partir de la localidad donde se han estudiado, Wytham, Inglaterra (Gibb 1950), Oosterhout, Holanda (Van Balen 1973), Lahr, Alemania (Rheinwald 1975), Oulu, Finlandia (Orell 1983), Ankara, Turquía (Kiziroglu 1988), y Sagunto, España (presente estudio). Los datos originales de estos trabajos se han ajustado al mismo modelo logístico utilizado para Sagunto, para hacer comparables los resultados. Los pesos diarios empleados se han obtenido de distinta forma:

- Wytham: Se han empleado los pesos diarios de los pollos, correspondientes a primeras puestas, del año 1947 (Gibb 1950: Tabla 13).
- Oosterhout: Los pesos diarios se han estimado a partir de la Figura 24 en Van Balen (1973). Corresponden a nidos en los que no hubo mortalidad, y en los que los pollos estaban "bien alimentados".
- Lahr: La estima de los pesos diarios se ha realizado a partir de la Figura 1 en Rheinwald (1975). Puesto que en estos datos parece haber bastantes pollos mal nutridos, sobre todo al final del periodo, hemos calculado los pesos diarios sobre la mediana, en lugar de sobre la media. Rheinwald ofrece los valores de la asíntota (16.3 g) y la tasa de crecimiento (0.404 d^{-1}) calculados a partir de la media; los valores calculados por nosotros a partir de las medias (no utilizados posteriormente) son 16.335 g y 0.407 d^{-1} respectivamente, lo que verifica una buena estima de los pesos a partir de la figura.
- Oulu: Pesos diarios tomados del Apéndice 1 en Orell (1983). Incluye sólo pollos que lograron abandonar el nido.
- Ankara: Pesos tomados de la Tabla 2 en Kiziroglu (1988). Ofrece los pesos en los días 4/5 (los hemos tomado como día 5), 7, 10, 13, y 15, a diferentes horas; hemos tomado los pesos correspondientes al intervalo horario 08.00-11.00. Para ajustar la curva hemos asumido un peso inicial (día 0) igual al de la población de Sagunto, ya que el volumen medio de los huevos en las dos poblaciones es muy similar (véase Tabla 6.2). El material incluye sólo pollos que logran abandonar el nido. Los resultados obtenidos en el análisis de esta población ofrecen

desviaciones típicas relativamente altas, por lo que, aunque se presentan, hemos optado por no interpretarlos.

Debido a la diversa procedencia de estos datos de distintas poblaciones, y a que su ajuste posterior al modelo logístico se ha basado en valores medios poblacionales, no se han tratado estadísticamente los parámetros obtenidos (véase Ricklefs 1983).

RESULTADOS

Función de crecimiento de los pollos en Sagunto

La función de crecimiento se ha estimado a partir de los pesos diarios de pollos, correspondientes a primeras puestas, que lograron abandonar el nido. Los pesos de aquellos pollos que murieron durante su estancia en el nido se han excluido de este cálculo. Se han excluido también los pollos de dos nidos (46A/90 y 191/90) por sufrir una alteración notable del crecimiento en los últimos días de estancia en el nido (¿desaparición de uno de los padres?).

El peso medio diario de los pollos se ofrece en la Figura 8.1. La función que describe mejor estos datos (suma de cuadrados residual: 1.33) es

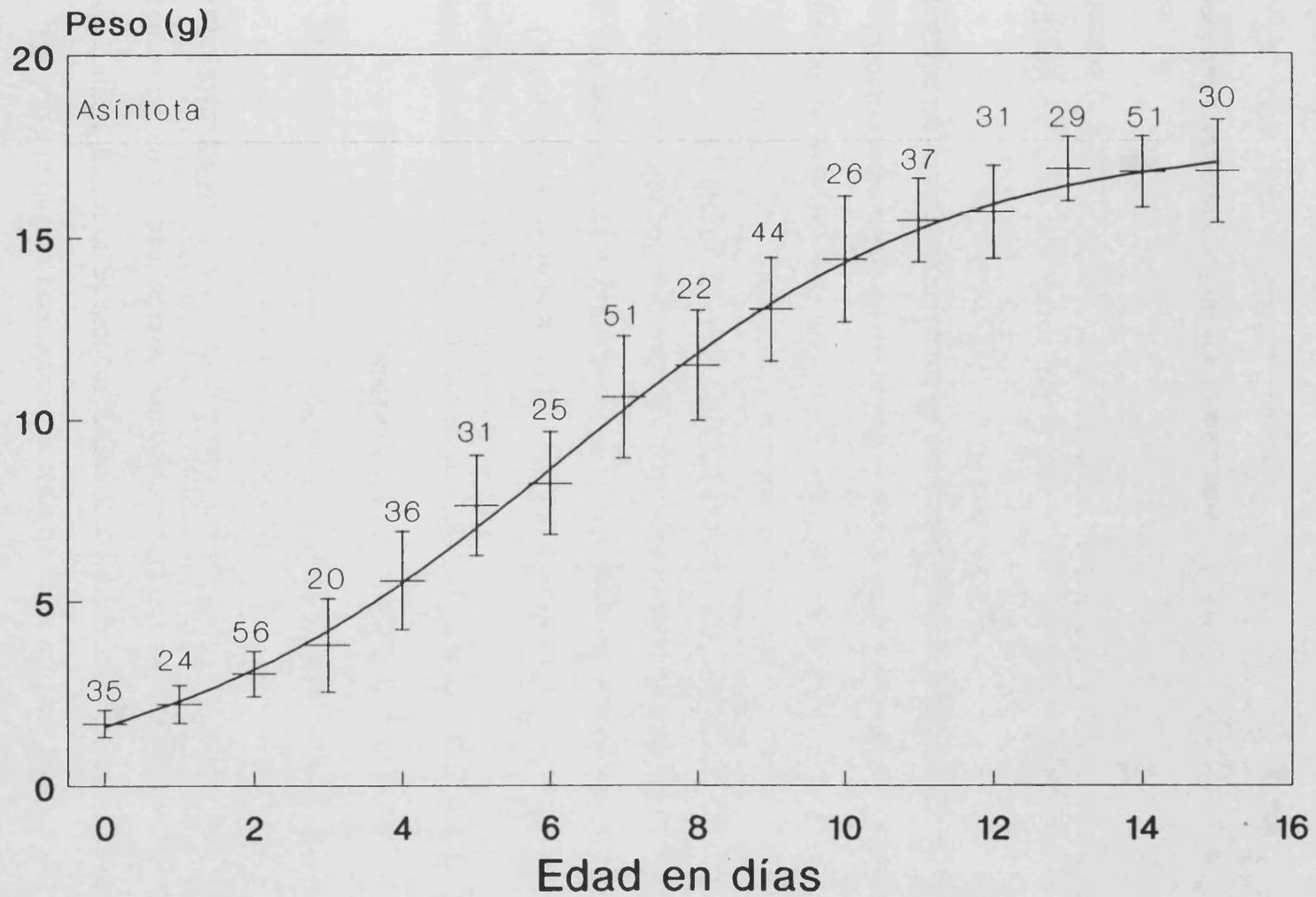
$$P = 17.635 / (1 + e^{-0.378(t - 6.110)}).$$

La correlación entre los pesos calculados y los observados es altamente significativa ($r > 0.99$).

Factores que afectan el crecimiento de los pollos

En esta sección hemos calculado la función de crecimiento individualmente para cada nido. Como en la sección anterior, se han excluido del cálculo aquellos pollos que murieron durante su estancia en el nido. A partir de cada ecuación, se ha calculado el tiempo que tardan los pollos de cada nido en crecer desde que tienen un 10% del peso asintótico hasta que alcanzan el

Figura 8.1. Curva de crecimiento de los pollos de carbonero común. Se presenta el peso medio (\pm D.T.) de los pollos y el número de pollos pesados cada día.



90% (t_{10-90} ; véase p. ej. Ricklefs 1967). A , k , b , y t_{10-90} para cada nido se han relacionado con los parámetros reproductores conocidos (Tabla 8.1). Se han calculado dos variables más a partir de los valores ofrecidos en la tabla, y se han incluido en los análisis: el éxito en la eclosión (número de eclosiones en relación al tamaño de puesta), y éxito reproductor (número de pollos que abandonan el nido en relación al tamaño de puesta). La tabla también incluye las medias de las temperaturas máximas, mínimas y medias (T_{\max} , T_{\min} , T_{med}) durante el crecimiento de los pollos (D0 a D15). El nido 46A/90 se ha excluido de posteriores análisis por las irregularidades encontradas durante el desarrollo de los pollos.

El valor de la asíntota decrece al avanzar la estación, estando negativamente relacionada con las fechas de inicio de puesta y eclosión, y con las temperaturas ambientales (máxima, mínima y media). El modelo que mejor describe la variabilidad en el valor de la asíntota (regresión lineal múltiple, paso a paso) incluye solamente la temperatura mínima como variable independiente ($b = -0.35$, $t_{10} = 4.03$, $P < 0.01$, $r^2 = 58\%$). Eliminando del modelo aquellas variables de las que se desconoce algún valor, la relación entre el valor de la asíntota y la temperatura mínima es altamente significativa ($b = -0.35$, $t_{13} = 4.59$, $P < 0.001$, $r^2 = 59\%$; Figura 8.2).

La tasa de crecimiento, k , está negativamente relacionada con las fechas de inicio de puesta y eclosión y la temperatura ambiental (regresiones lineales simples, $P < 0.05$). El mejor modelo encontrado para explicar la variabilidad de k (regresión lineal múltiple, paso a paso, $F_{2,9} = 40.57$, $P < 0.001$, $r^2 = 88\%$) incluye como variables independientes a la temperatura mínima ($b' = 0.77$) y el éxito en la eclosión ($b' = -0.66$).

Los pollos alcanzan antes el punto de inflexión de la curva de crecimiento, b , conforme las fechas de puesta y eclosión son más tardías y la temperatura ambiental aumenta (regresiones lineales simples, $P < 0.05$ para la fecha de puesta, $P < 0.01$ para las otras cuatro variables). El mejor modelo

Tabla 8.1. Parámetros de reproducción, temperatura ambiental, y parámetros de crecimiento de los pollos de los nidos estudiados.

Nido	Tamaño puesta	Fecha inicio puesta	Fecha eclosión	Pollos que Eclosiones vuelan	T_{max} (°C)	T_{min} (°C)	T_{med} (°C)	Asíntota (g)	k (días-1)	b (días)	t_{10-90} (días)	
44A/90	8	9	29	7	5	20.36	8.33	14.35	12.11	0.51	5.27	8.55
43C/90	10	8	29	10	7	20.36	8.33	14.35	17.83	0.35	6.64	12.48
44B/90	8	17	38	8	8	22.84	11.41	17.13	16.75	0.38	6.23	11.72
33D/90	9	10	30	9	7	20.63	9.00	14.81	16.61	0.36	6.69	12.11
2/90	7	9	30	6	6	20.63	9.00	14.81	18.46	0.39	6.53	11.27
45A/90	9	14	36	9	7	22.71	10.29	16.50	19.15	0.35	7.34	12.66
13/90	9	17	38	9	9	22.84	11.41	17.13	17.55	0.37	5.55	11.91
18/90	12 ^a	-	30	10	9	20.63	9.00	14.81	17.42	0.41	5.68	10.64
191/90	-	-	66	-	8	24.89	16.32	20.61	13.99	0.52	4.50	8.47
47A/90	8	12	32	5	5	21.56	8.95	15.25	17.89	0.44	5.55	10.10
118/90	9	19	31	8	7	21.04	8.88	14.96	18.46	0.36	6.10	12.34
129/90	8	48	65	8	6	24.84	16.19	20.51	16.19	0.42	5.89	10.41
122/90	7	31	49	7	7	23.87	12.73	18.30	18.89	0.36	6.26	12.21
102/90	7	26	45	7	7	23.88	12.49	18.19	17.61	0.43	5.21	10.22
37BZ/90	6	72	88	5	3	28.07	18.81	23.44	14.63	0.44	4.93	9.94
47AZ/90	-	-	77	-	5	27.59	18.04	22.81	14.73	0.48	4.06	9.25

(a) Puesta probablemente correspondiente a dos hembras.

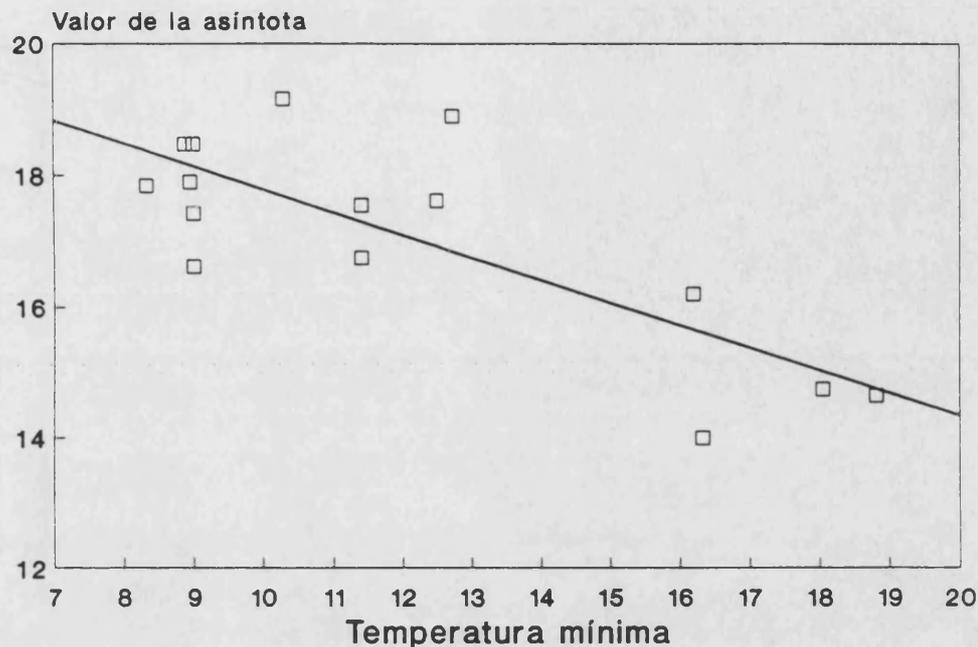


Figura 8.2. Relación entre el peso asíntótico de los pollos en cada nido y la temperatura mínima (media de las mínimas) durante el periodo de crecimiento de los pollos.

encontrado (regresión lineal múltiple, paso a paso, $F_{2,8} = 12.83$, $P < 0.01$, $r^2 = 70\%$) incluye la temperatura mínima ($b' = -3.01$) y la fecha de puesta ($b' = 0.10$).

El tiempo que tardan los pollos en alcanzar el 90% del peso asíntótico desde que tienen un 10% (t_{10-90}) presenta la misma relación con las fechas de puesta y eclosión y la temperatura ambiental que b (regresiones lineales simples, $P < 0.01$). El mejor modelo encontrado (regresión lineal múltiple, paso a paso) incluye solamente la temperatura mínima como variable independiente ($b = -0.28$, $t_9 = 3.58$, $P < 0.01$, $r^2 = 54\%$).

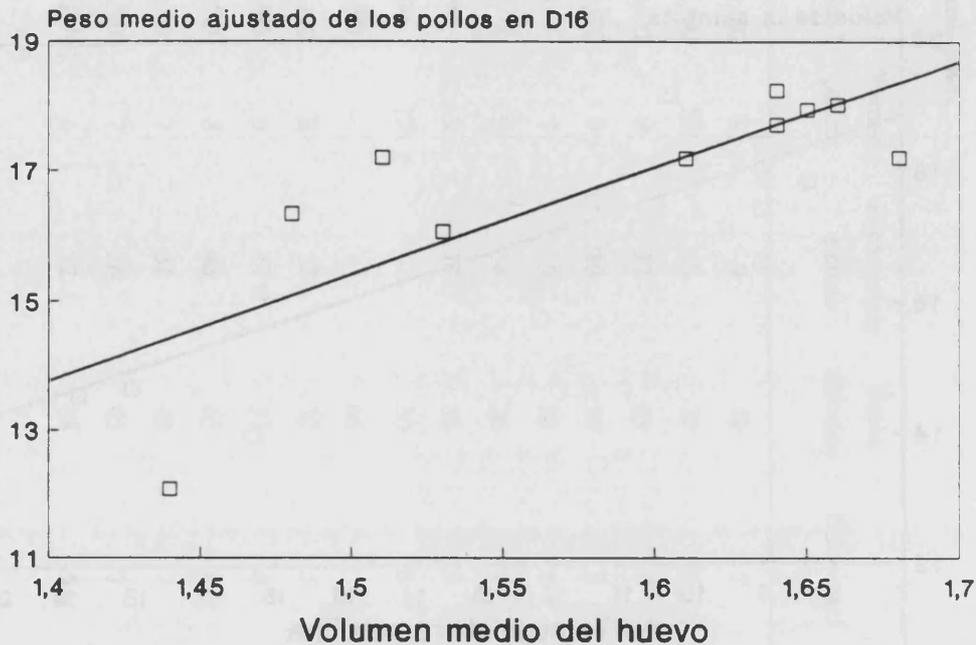


Figura 8.3. Relación entre el peso medio ajustado de los pollos en D16 y el volumen medio de los huevos del nido al que pertenecen.

Relación entre algunos parámetros reproductores y ambientales y el peso de los pollos en distintos momentos del desarrollo

A partir de las funciones de crecimiento calculadas individualmente para cada nido, hemos estimado el peso de los pollos en cinco momentos de su desarrollo: D0, D4, D8, D12 y D16. Estas estimas (pesos ajustados) se han intentado relacionar con las variables de reproducción y temperatura ambiental presentadas en la Tabla 8.1. A éstas se han añadido el volumen medio de los huevos de cada nido, y las temperaturas medias y mínimas en periodos de cinco días a partir del nacimiento del primer pollo de cada nido (D0-D4, D5-D9 y D10-D14).

El volumen medio de los huevos se conoce en diez de los nidos incluidos en este capítulo. No hay una relación significativa entre el volumen medio de los huevos y el peso medio de los pollos en D0, D4 ni D8. Existe una relación positiva entre el volumen medio del huevo y el peso medio de los pollos en D12

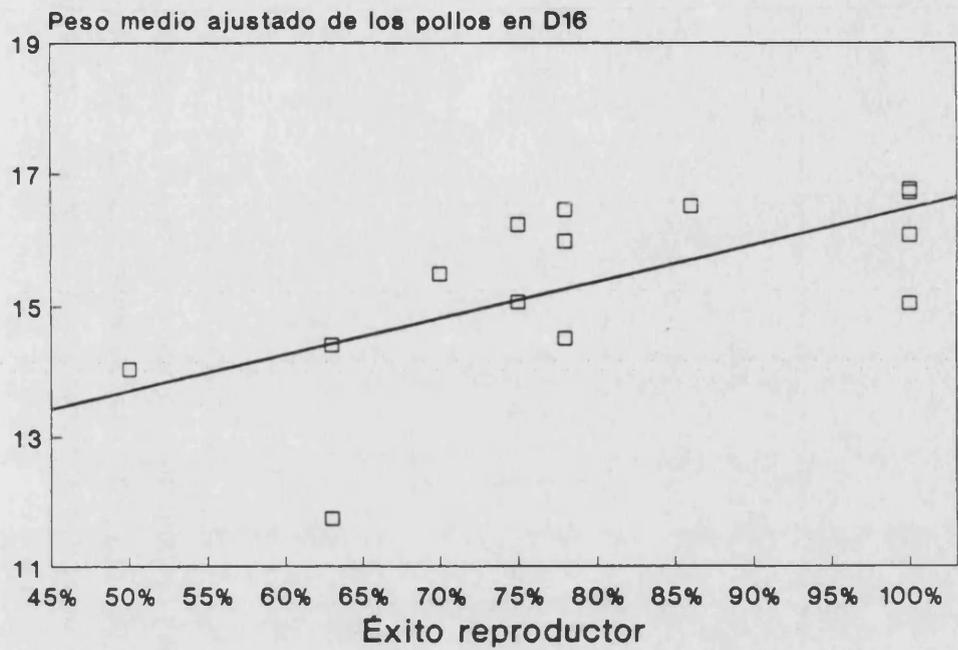


Figura 8.4. Relación entre el peso medio ajustado de los pollos en D16 y el éxito reproductor de la nidada.

($b = 13.04, t_8 = 3.17, P < 0.02, r^2 = 50\%$) y D16 ($b = 16.41, t_8 = 3.54, P < 0.01, r^2 = 56\%$; Figura 8.3). Esta última relación se mantiene significativa tras eliminar del análisis un nido en el que los pollos alcanzan un peso excepcionalmente bajo (nido 46A/90, véase Tabla 8.1).

El peso medio ajustado de los pollos en D4 y D8 no está relacionado linealmente con ninguna de las variables, o combinación de variables, estudiadas (regresiones lineales múltiples, $P > 0.05$).

Tanto el peso en D12 ($b = 5.66, t_{12} = 2.87, P < 0.02, r^2 = 36\%$) como en D16 ($b = 7.06, t_{12} = 2.77, P < 0.02, r^2 = 34\%$; Figura 8.4) están positivamente relacionados con el éxito reproductor. Ambas relaciones están provocadas por el bajo peso alcanzado por los pollos en nidos con un éxito reproductor muy reducido ($< 65\%$). Excluyendo estos tres nidos del análisis, no se observa ninguna relación significativa entre el peso de los pollos en D12 y D16 y el éxito

Tabla 8.2. Parámetros que describen el crecimiento de los pollos de carbonero común en distintas localidades. Se ofrece también la suma de cuadrados residual (SRC) del modelo para cada localidad. Los valores se han calculado a partir de los pesos diarios de los pollos, ajustandolos a un modelo logístico mediante una regresión no lineal (ver texto). Referencias: (1) Presente estudio; (2) Orell 1983; (3) Rheinwald 1975; (4) Gibb 1950; (5) Van Balen 1973; (6) Kiziroglu 1988.

Localidad	A (g)	D.T.	C.V.	k (d ⁻¹)	D.T.	C.V.	b (d)	D.T.	C.V.	SCR	Ref.
Sagunto	17.635	0.271	0.015	0.378	0.015	0.040	6.110	0.135	0.022	1.3337	(1)
Oulu	16.690	0.110	0.007	0.418	0.009	0.022	5.075	0.060	0.012	0.3790	(2)
Lahr	17.079	0.091	0.005	0.412	0.005	0.012	5.964	0.040	0.007	0.0074	(3)
Wytham	19.286	0.119	0.006	0.413	0.007	0.017	6.486	0.052	0.008	0.2833	(4)
Oosterhout	17.598	0.293	0.017	0.390	0.018	0.046	5.970	0.146	0.024	1.7647	(5)
Ankara	20.289	2.638	0.130	0.238	0.047	0.195	8.408	1.374	0.163	1.5029	(6)

reproductor. El ajuste no se mejora significativamente al incluir más variables en el modelo (regresión lineal múltiple, $P > 0.05$).

No se ha encontrado ninguna relación significativa entre las temperaturas medias o mínimas en periodos de cinco días y el peso de los pollos en días posteriores.

Comparación interpoblacional de los parámetros de la ecuación logística

La Tabla 8.2 ofrece los resultados del ajuste de los pesos de los pollos de diversas poblaciones al modelo logístico. Las curvas de crecimiento se presentan en la Figura 8.5. Entre las cuatro poblaciones continentales europeas, tanto la tasa crecimiento como el peso final alcanzado por los pollos son muy similares. La tasa de crecimiento de la población inglesa se encuentra dentro del rango de las poblaciones continentales, y el mayor peso final lo alcanza gracias a un mayor tiempo de crecimiento (mayor b).

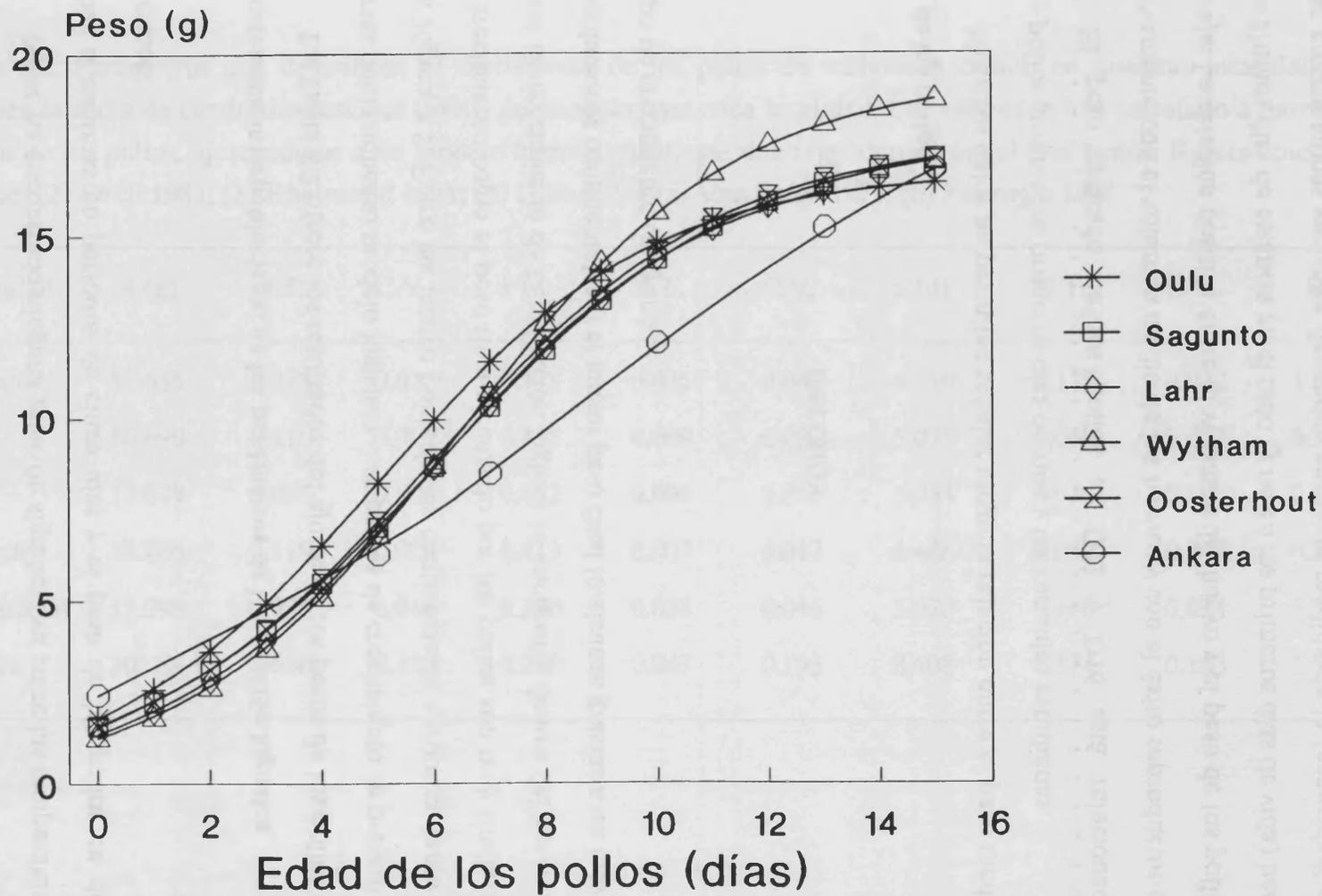
DISCUSIÓN

Peso de los pollos

Nuestros datos no permiten señalar ninguna relación entre el peso medio de los pollos durante los primeros días de vida y las variables estudiadas.

El peso ajustado de los pollos en D12 y D16 está relacionado positivamente con el volumen medio de los huevos y con el éxito reproductor de la pareja. La relación positiva entre el volumen del huevo y el peso de los pollos en los últimos días de estancia en el nido (y no en los primeros días de vida) hace pensar en que ambas variables dependan en cierta medida de la "capacidad" de los padres: las parejas que ponen huevos más grandes son a la vez más eficaces alimentando a los pollos. Por otra parte, las parejas menos "capaces" ponen huevos más pequeños, tienen un menor éxito reproductor y los pollos que logran

Figura 8.5. Curvas de crecimiento de los pollos de carbonero común en diferentes poblaciones.



abandonar el nido lo hacen en peores condiciones. Estos resultados también están de acuerdo con la fuerte correlación fenotípica y genotípica entre el tamaño del huevo y el peso final de los pollos (véase, p. ej., Ricklefs 1983). Nuestro estudio coincide con muchos otros (p. ej. Lack y Silva 1949, Holcomb 1970, Dyrz 1974, Yom-Tov y Ar 1980, King y Hubbard 1981, Zach y Mayoh 1982, Richter 1984, Singer y Yom-Tov 1988, De Lope y De La Cruz 1989; pero véase Bryant 1978b, Orell 1983, Sánchez-Aguado 1985) en señalar la independencia entre el número de pollos y el peso final alcanzado por éstos.

Mención aparte merece el peso máximo teórico al que tienden los pollos en su crecimiento. Los resultados de los trabajos que relacionan el peso máximo teórico alcanzado por los pollos de distintas especies con diversas variables no permiten conclusiones generales. Por ejemplo, Järvinen (1989d) indica que el peso asintótico es independiente del tamaño del huevo, del número de pollos, y de la fecha de eclosión, y señala una ausencia de variación anual. Como contraste, Orell (1983) encuentra diferencias anuales e indica que el peso asintótico de los pollos tiende a ser menor en puestas mayores (véase también Crossner 1977, Soler y Soler 1990), y Järvinen e Ylimaunu (1986b) observan que está positivamente relacionado con el tamaño del huevo. Estos últimos trabajos revelan estas relaciones sólo en alguno de los años de estudio, lo que sugiere que, ante ciertas condiciones excepcionales, los factores estudiados pueden afectar al peso máximo teórico de los pollos, mientras que en condiciones normales no influyen de manera apreciable. Nuestro estudio está de acuerdo con esta interpretación, y es hacia el final de la estación cuando el peso asintótico es más bajo. Aunque la temperatura mínima sea la variable que muestra una mejor relación con el peso asintótico, es probablemente un indicador de las condiciones alimenticias, bastante deterioradas en esta época (véase Barba y Gil-Delgado 1990b y Capítulo 9).

Esta aparente contradicción entre el peso en D16 y el peso máximo teórico se explica por el propio cálculo de este último. Los nidos en los que los

pollos presentan un menor peso asintótico "alcanzan" éste antes (menor b y t_{10-90}) que aquellos en los que el peso asintótico es más elevado. Así, la ecuación predice un crecimiento diferencial posterior a D16. Lindén (1988) ha demostrado que este crecimiento diferencial ocurre en el carbonero común. Precisamente, estas diferencias entre el peso obtenido en un momento dado y el peso teórico calculado a partir del ajuste de una ecuación con los datos basados en el historial de crecimiento de los pollos es lo que hace valioso el empleo del método de ajuste de curvas (véase O'Connor 1984). En resumen, aunque no hemos encontrado diferencias estacionales entre los pesos de los pollos en D16, los resultados del análisis de las curvas de crecimiento sugieren que los pollos procedentes de nidos tardíos alcanzarán un menor peso final que aquéllos procedentes de nidos tempranos.

Tasa de crecimiento

La mayoría de estudios consultados señalan que la tasa de crecimiento es independiente de las variables con las que se ha intentado relacionar. Así, no se ha observado relación entre la tasa de crecimiento y la fecha de puesta (Hunt y Hunt 1976), el tamaño y composición del huevo (Richter 1984, Ricklefs 1984, Järvinen 1989*d*), la fecha de eclosión (Järvinen 1989*d*), o el número de pollos (Hunt y Hunt 1976, Crossner 1977, Richter 1984, Sanchez-Aguado 1985, Moreno 1987, De Lope y De La Cruz 1989, Järvinen 1989*d*, Soler y Soler 1990). Por supuesto, existen excepciones a casi todo lo anterior (véase p. ej. Hunt y Hunt 1976, Ricklefs 1982, Orell 1983, Singer y Yom-Tov 1988).

Nuestro trabajo muestra que la tasa de crecimiento aumenta conforme disminuye el éxito en la eclosión y avanza la estación (aumenta la temperatura mínima). Esto indica que si los padres se encuentran con menos pollos de los esperados (el éxito en la eclosión es bajo), los pollos que nacen crecen más deprisa que en aquellos procedentes de nidos donde nace una mayor proporción de pollos. Algunos autores (p. ej. O'Connor 1978*b*, Ross 1980, Ricklefs 1984) han

señalado la independencia entre la tasa de crecimiento y el valor de la asíntota, y sugieren que ambos pueden ser regulados por separado. Nuestros resultados confirman que crecer más deprisa no significa alcanzar un mayor peso final; de hecho, mientras la tasa de crecimiento aumenta al transcurrir la estación, el peso asíntótico de los pollos disminuye.

Crecimiento de los pollos en distintas poblaciones

Los resultados obtenidos en distintas poblaciones están de acuerdo con la escasa variabilidad de los parámetros relacionados con el crecimiento a nivel intrapoblacional. Excluyendo la población inglesa, de mayor talla media, y la de Ankara, de la que el material es escaso, el resto presenta un patrón de crecimiento muy semejante pese a la diversidad de hábitats y años de procedencia de los datos. En otros estudios se ha llegado a la misma conclusión (Murphy 1983, Orell 1983), aunque también se han encontrado diferencias interpoblacionales (Gaubert 1985). Estos resultados están de acuerdo con la idea de una maximización de la tasa de crecimiento (véase Maher 1964, Ricklefs 1973, James y NeSmith 1988), lo que explica la escasa variación anual, estacional, o geográfica salvo en casos obvios de malnutrición (King y Hubbard 1981, Orell 1983; véase también Martin 1987) o en condiciones extremas (Järvinen e Ylimaunu 1986b). Esta idea está reforzada por la semejanza entre las fórmulas que describen la tasa metabólica específica de cada especie y la tasa de crecimiento de los pollos, lo que sugiere que la capacidad de los pollos de ganar peso depende de la tasa metabólica de la especie (O'Connor 1984).

Capítulo 9

Abundancia de alimento para los pollos y su relación con la actividad reproductora del carbonero común

Most birds have a restricted breeding season, which is so timed that the young are being raised when their food is most plentiful.

(Lack 1954)

A predator will always prey on those animals that occur more frequently in its hunting area. This fact finds its expression in the graph of its prey animals.

(Wendland 1981)

INTRODUCCIÓN

El comienzo y desarrollo de la estación de nidificación de las aves depende en gran manera de la abundancia y disponibilidad de alimento para los pollos (Immelmann 1971, Murton y Westwood 1977, Daan *et al.* 1989). Por una parte, el éxito reproductor es mayor en años en los que la abundancia de alimento para los pollos es mayor (Hamerstrom 1979, Boag y Grant 1984, Gibbs *et al.* 1984, Wendland 1984, Price 1985, Korpimäki 1987, Sydeman *et al.* 1991). También se ha observado que el tamaño medio de puesta y/o el peso de los huevos está positivamente relacionado con la abundancia de alimento (Högstedt 1981, Newton y Marquiss 1981, Järvinen y Väisänen 1984, Murphy 1986, Hussell y Quinney 1987, Arcese y Smith 1988, Hill 1988, Hiom *et al.* 1991). Por otra parte, el éxito reproductor de los individuos nidificantes pasa por una buena sincronía entre el momento de máxima disponibilidad de alimento y el de mayores necesidades energéticas; una mala sincronía provoca un bajo éxito reproductor (Van Balen 1973).

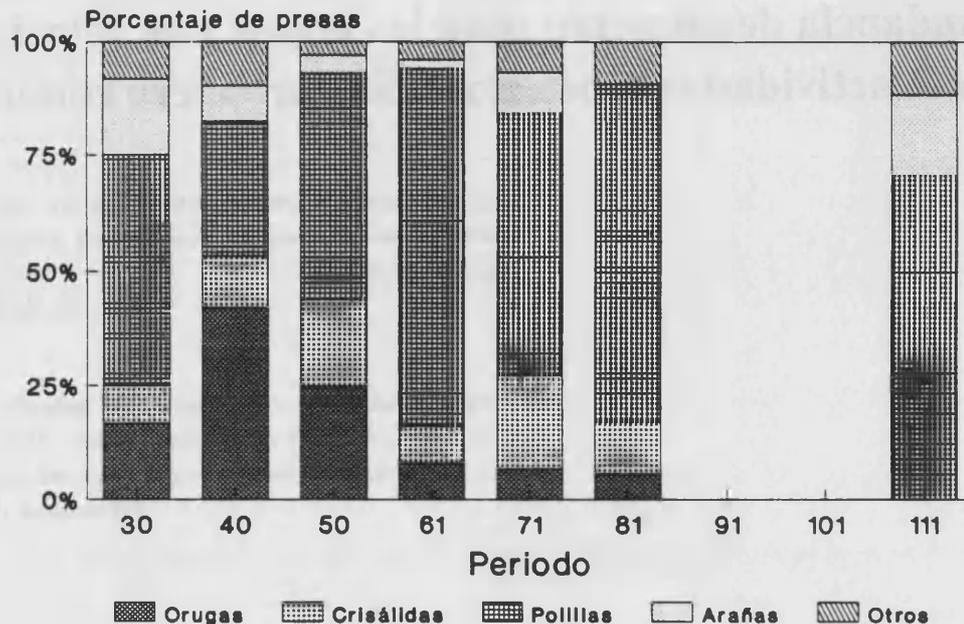


Figura 9.1. Variación estacional de la dieta de los pollos de carbonero común en el naranjal. (tomado de Barba y Gil-Delgado 1990b)

Cuando iniciamos el presente estudio, numerosos investigadores habían abordado la tarea de describir la dieta de los pollos del carbonero común *Parus major*. Los resultados indicaban que ésta se basaba en orugas (Kluijver 1950, Betts 1955, Pfeifer y Keil 1959, Tinbergen 1960, Gibb y Betts 1963, Bösenberg 1964, Royama 1970, Van Balen 1973, Eguchi 1980, Dornbush 1981, Török 1985, Klejnotowski 1987, Cowie y Hinsley 1988). Sin embargo, nosotros observamos que la base de la dieta de los pollos de esta especie en el naranjal estudiado estaba compuesta por imagos de Lepidopteros, casi exclusivamente de la familia Noctuidae (polillas en adelante; Barba *et al.* 1989, Barba y Gil-Delgado 1990b; véase Figura 9.1). Como consecuencia de estos resultados, comenzamos a estudiar la fenología anual de las poblaciones de polillas en el naranjal (véase García 1990).

Nuestro objetivo en el presente capítulo es estudiar las relaciones entre la fenología anual de las polillas y la actividad reproductora del carbonero común

en el naranjal. Además, estudiaremos las relaciones entre la abundancia anual de polillas, su fenología, y su sincronía con las distintas fases del ciclo reproductor del carbonero común y distintos parámetros de la reproducción de esta especie.

MATERIAL Y MÉTODO

Trampeo de polillas

El trampeo de polillas se llevó a cabo desde abril de 1988 hasta julio de 1990, incluyendo tres estaciones de nidificación del carbonero común. Utilizamos cinco trampas de luz actínica de 12 v y 6 w, construidas por nosotros basándonos en Heath (1970). Cada trampa disponía de una batería que le confería una autonomía de unas seis horas. Las cinco trampas eran utilizadas en cada sesión, una en cada punto de muestreo. Estos puntos se encontraban aproximadamente a un kilómetro de distancia del área donde se encontraban las cajas nido, y a un kilómetro de distancia una de otra. Esta distancia se dejó para evitar interferencias entre las trampas. En esta zona no hay otra fuente de luz que pueda interferir con las trampas.

Cada noche de muestreo, conectábamos la primera trampa dos horas después de la puesta de sol, la segunda 15 minutos más tarde, y así hasta la última. Cada trampa se retiraba tres horas después de haberse conectado. Los individuos capturados se mataban con acetato de etilo, y eran conservados en un congelador hasta el momento de su determinación. La mayoría de los noctuidos se pudieron determinar *de visu* a nivel específico, pero recurrimos al examen de los genitales en caso de duda. Utilizamos las claves de Pierce (1942, 1967) y Calle (1982), así como una colección propia realizada durante este trabajo.

Los muestreos se realizaron tres veces por mes. En principio se eligieron los días 10, 20 y 30 de cada mes aunque en la práctica podía oscilar un máximo

de dos días sobre las fechas previstas para evitar días lluviosos o con mucho viento. Dos muestreos (10-10-89 y 30-07-89) no pudieron realizarse por diversas causas. Además, y vistos los resultados obtenidos durante el invierno de 1988, los siguientes muestreos, correspondientes al invierno de 1989, no se efectuaron: 10-10-89, 10-11-89, 30-11-89, 10-12-89, 30-12-89, 20-01-90, 30-01-90, 10-02-90. En las gráficas, la abundancia de polillas en estos diez días en que no se realizaron trampeos se presenta como la media entre las abundancias de los días contiguos. En total, se realizaron 73 muestreos durante el periodo de estudio.

García (1990) presenta los resultados de los primeros 38 muestreos, y el lector interesado puede consultar allí las especies capturadas y la distribución estacional de las capturas. En este trabajo consideramos únicamente las especies capturadas que son más abundantes en la dieta del pollo de carbonero común: *Peridroma saucia*, *Agrotis ipsilon*, *Autographa gamma*, *Xestia c-nigrum* y *Mythimna unipuncta*. Entre estas cinco especies componen el 64% de todas las polillas encontradas en la dieta, y un 75% si contamos sólo las que se pudieron identificar a nivel específico. Una ausencia notable es *Noctua pronuba*, que compone un 13% de todas las polillas encontradas en la dieta pero de la que se han capturado muy pocos individuos para permitir su análisis.

Para cada sesión de muestreo se obtuvo un valor medio de abundancia de cada especie dividiendo el total de individuos capturados en todas las trampas por el número de trampas. El término "abundancia" se refiere en adelante a este valor, y asumimos que, para cada especie, este valor es proporcional a la abundancia real en el hábitat (véase García 1990 y referencias citadas).

Parámetros reproductores del carbonero común

Para cada una de las seis temporadas de estudio (1986-91) hemos calculado los siguientes parámetros reproductores en la población de carbonero común estudiada:

- Fecha media de inicio de puesta: calculada sobre todas las primeras puestas iniciadas cada año (véase Capítulo 4);
- Tamaño de puesta: calculada sobre todas las primeras puestas completas cada año (véase Capítulo 5);
- Éxito reproductor: proporción de huevos depositados en primeras puestas que produjeron pollos que abandonaron el nido.

Para estudiar la sincronía entre el número de nidos activos y la abundancia de polillas solamente consideramos los nidos con éxito. El fracaso total se produjo en todos los casos por causas distintas a la falta de alimento, por lo que la inclusión de estos nidos dificultaría la interpretación de los resultados. Hemos dividido la estación de nidificación en periodos de diez días, cada uno de ellos centrado en un día en que se realizó un muestreo de polillas (p. ej. día 5 al 14, 15 al 24, ect.). Para cada uno de estos intervalos calculamos:

- Número de puestas iniciadas: nidos en los que se depositó el primer huevo;
- Número de nidos con pollos: desde la eclosión del primer huevo hasta el abandono del nido;
- Número de nidos en los que volaron los pollos;
- Número de nidos activos: desde la puesta del primer huevo hasta el abandono del nido.

Para calcular estos datos hemos asumido la puesta de un huevo diario, un periodo de incubación de 13 días, y una estancia de los pollos en el nido de 20 días (Capítulos 4 y 7).

RESULTADOS

Variación estacional y anual en la abundancia de polillas

La abundancia de polillas varía notablemente entre años. Si consideramos las cinco especies estudiadas en este capítulo conjuntamente (p. ej.

Figura 9.2), el máximo alcanzado en 1990 es sólo la mitad del alcanzado en 1988, y en 1989 el máximo fue todavía menor. Similar tendencia muestra *P. saucia*, la especie más abundante en la dieta de los pollos, pero la diferencia entre 1989 con el resto de años es aún más notable (Figura 9.3).

Los dos periodos invernales de los que tenemos datos (1988-89 y 1989-90) también presentan diferencias en cuanto a la abundancia de polillas (Figura 9.2). En el primer invierno, las capturas entre noviembre y febrero fueron muy escasas, aumentando progresivamente a partir de marzo y alcanzando el máximo a finales de mayo. En el segundo invierno las capturas se mantuvieron relativamente altas, y el máximo anual se alcanzó entre finales de febrero y principios de marzo. No disponemos de datos del invierno de 1987-88 pero, salvando diferencias en la abundancia, el patrón anual parece más parecido al de 1988-89, con un máximo en el mes de junio.

P. saucia es en gran parte la responsable del patrón anual observado (Figura 9.3), por ser la especie más capturada. García (1990) muestra que los periodos de vuelo principales de *P. saucia*, *M. unipuncta*, *A. ipsilon* y *X. c-nigrum* coinciden en el tiempo, mientras que el de *A. gamma* está algo más retrasado (mediados de julio a finales de agosto). Esta especie provoca un alargamiento del periodo de abundancia de las polillas hacia el periodo estival, cuando las cuatro especies citadas arriba comienzan a escasear.

Sincronía entre la abundancia de polillas y la actividad reproductora del carbonero común

El inicio de las puestas en 1989 coincide con el aumento en la abundancia de polillas (Figuras 9.2 y 9.3). Sin embargo, en 1990, se produjo el máximo en la abundancia de polillas con anterioridad, y las puestas se iniciaron en la fase descendente. En 1988 no disponemos de datos invernales, pero el patrón parece similar a 1989, iniciándose las puestas en la fase ascendente de la curva de abundancia de polillas.

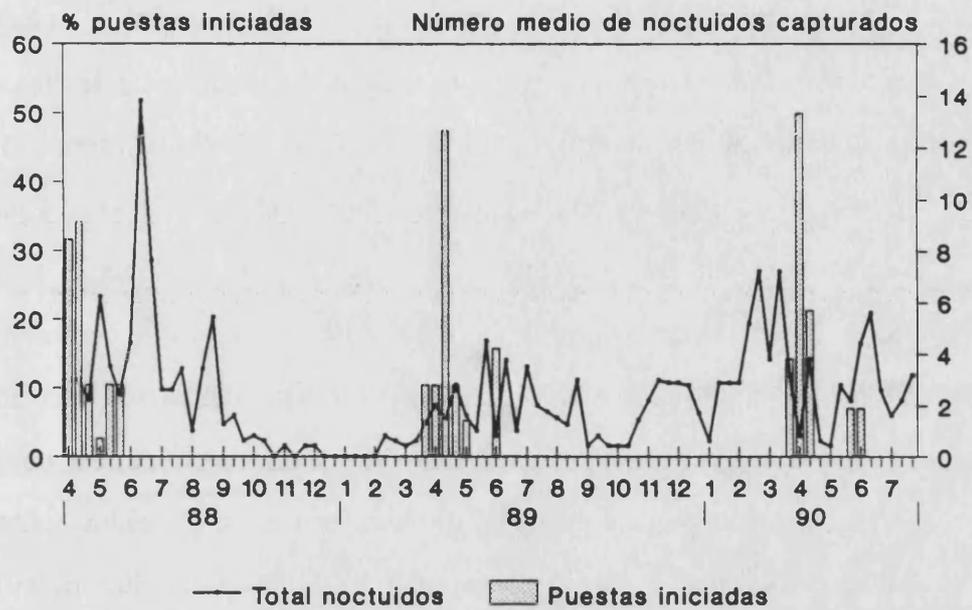


Figura 9.2. Relación entre el porcentaje de puestas comenzadas y la abundancia de polillas.

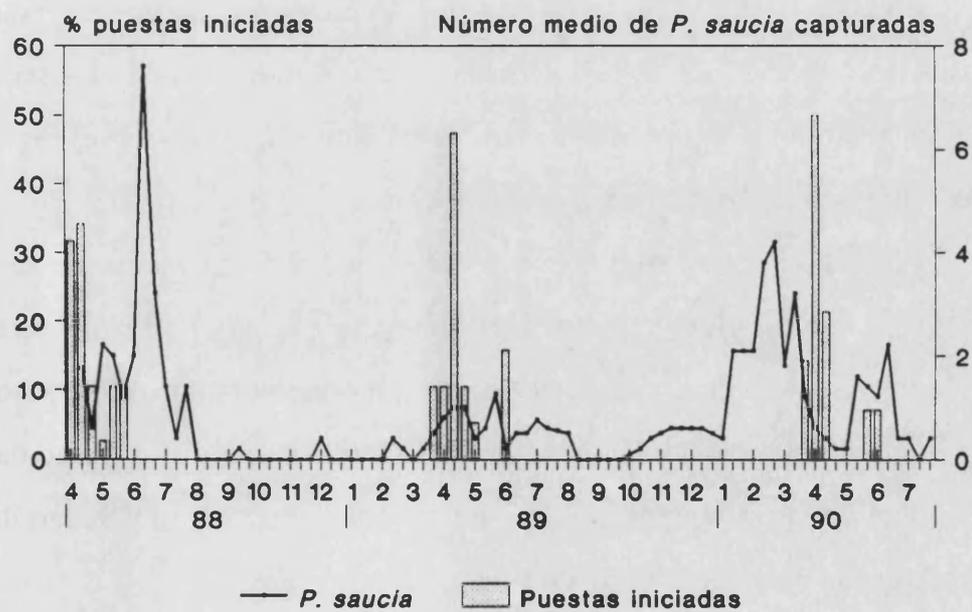


Figura 9.3. Relación entre el porcentaje de puestas comenzadas y la abundancia de *P. saucia*.

En general, los pollos están en el nido cuando hay polillas, aunque el ajuste no parece demasiado fino (Figuras 9.4 y 9.5). Tanto en 1988 como en 1990 se produce un aumento en la abundancia de polillas posterior al máximo de nidos con pollos. Esto se observa mejor cuando consideramos las fechas en que los pollos abandonan el nido (Figura 9.6 y 9.7). El resultado es menos claro en 1989, donde la abundancia de polillas presenta poca variación de abril a julio.

En resumen, en los dos años en los que hay una variación estacional apreciable en la abundancia de polillas (1988 y 1990), las puestas comienzan de forma que la actividad de los nidos (periodo de puesta, incubación y estancia de los pollos en el nido) es anterior al periodo de máxima abundancia de polillas (Figura 9.8). No obstante, la conclusión de la actividad de los nidos coincide en general con un descenso notable en la abundancia de *P. saucia* (Figura 9.9).

Relación entre la abundancia de polillas y algunos parámetros reproductores del carbonero común

En la Tabla 9.1 hemos resumido algunos de los parámetros reproductores del carbonero común en los seis años de estudio. El objetivo de esta sección es relacionar estos parámetros con la abundancia de polillas (véase p. ej Figura 6.2) en las tres temporadas de las que tenemos datos.

En primer lugar, en 1990 se observa que la fecha media de inicio de puesta es entre una y dos semanas más temprana que en el resto de los años, y que tanto el tamaño medio de puesta como la moda son también los mayores de todo el periodo de estudio. Hemos comprobado que durante el invierno de 1989-90 hubo una relativa abundancia de polillas, y que entre enero y marzo de 1990 se produjo una gran abundancia de ellas.

En segundo lugar, el éxito reproductor de las primeras puestas en los años en que se estudio la abundancia de alimento fue mayor el año en que se registro una mayor abundancia de polillas, y menor el año en que esta abundancia fue



Figura 9.4. Relación entre el porcentaje de nidos con pollos y la abundancia de polillas.

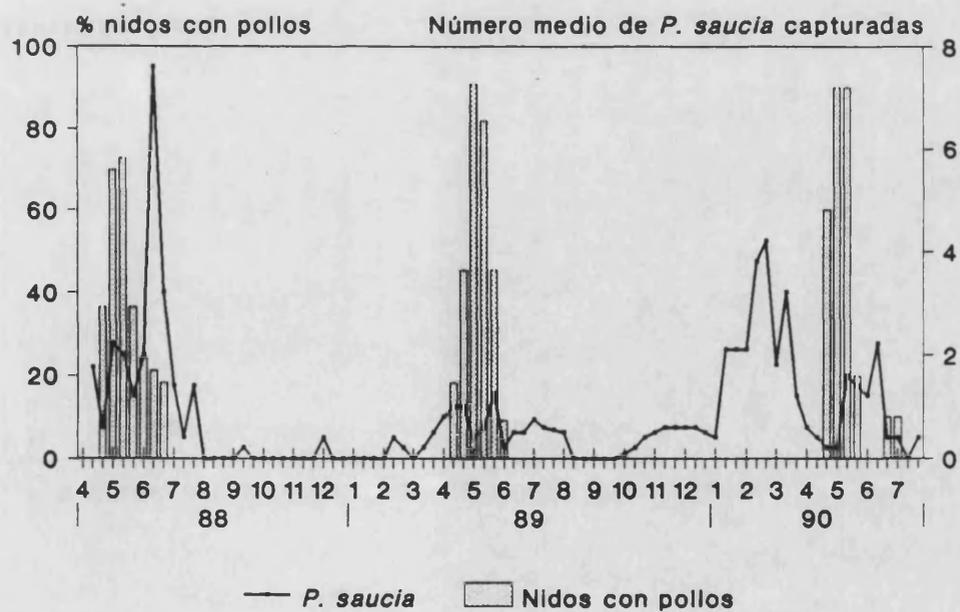


Figura 9.5. Relación entre el porcentaje de nidos con pollos y la abundancia de *P. saucia*.

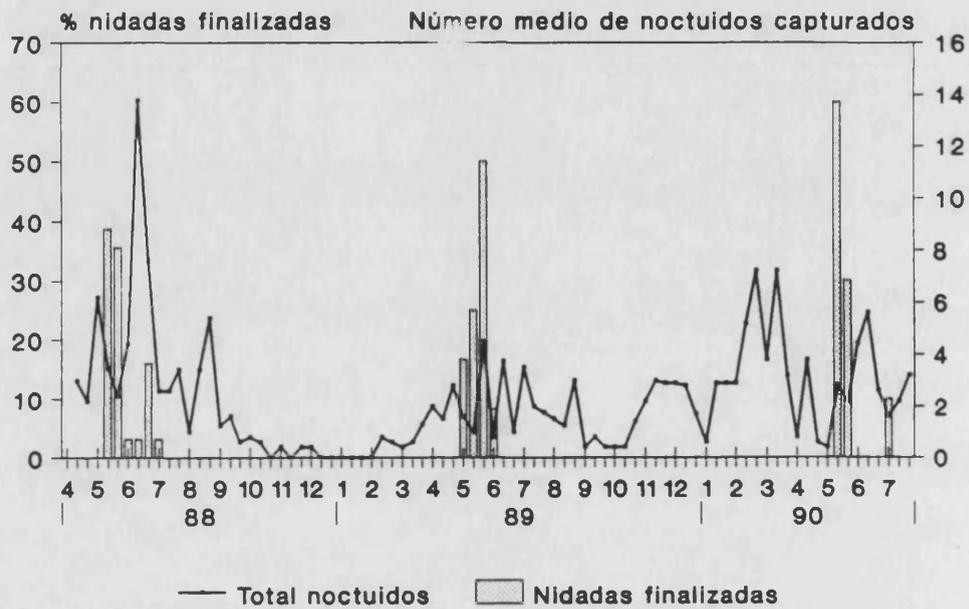


Figura 9.6. Relación entre el porcentaje de nidos en los que vuelan los pollos y la abundancia de polillas.

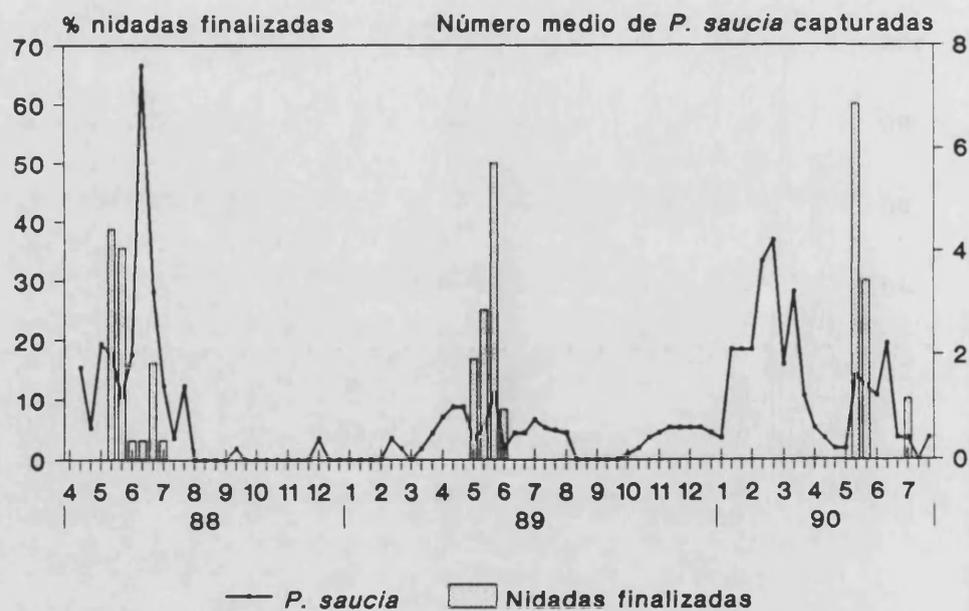


Figura 9.7. Relación entre el porcentaje de nidos en los que vuelan los pollos y la abundancia de *P. saucia*.

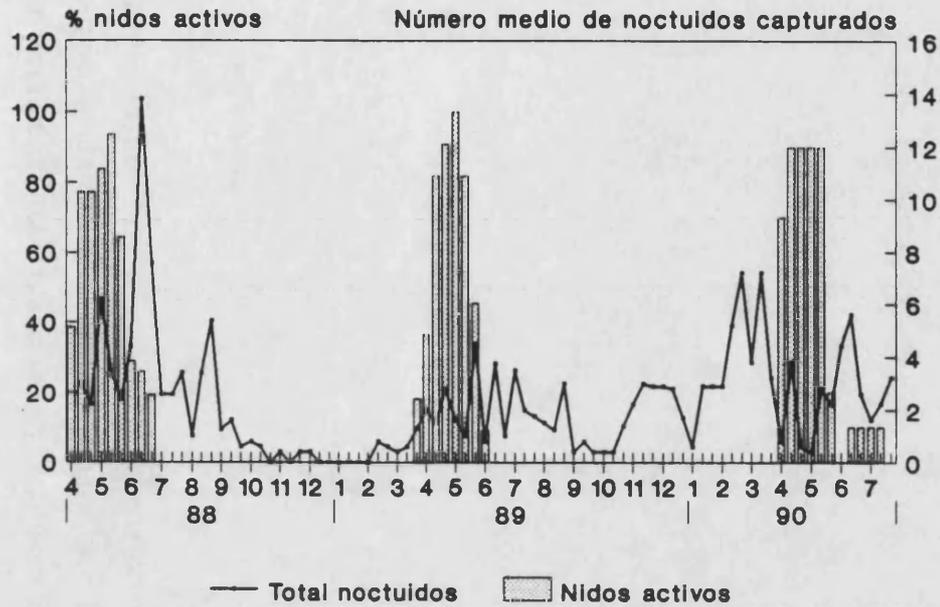


Figura 9.8. Relación entre el porcentaje de nidos activos y la abundancia de polillas.

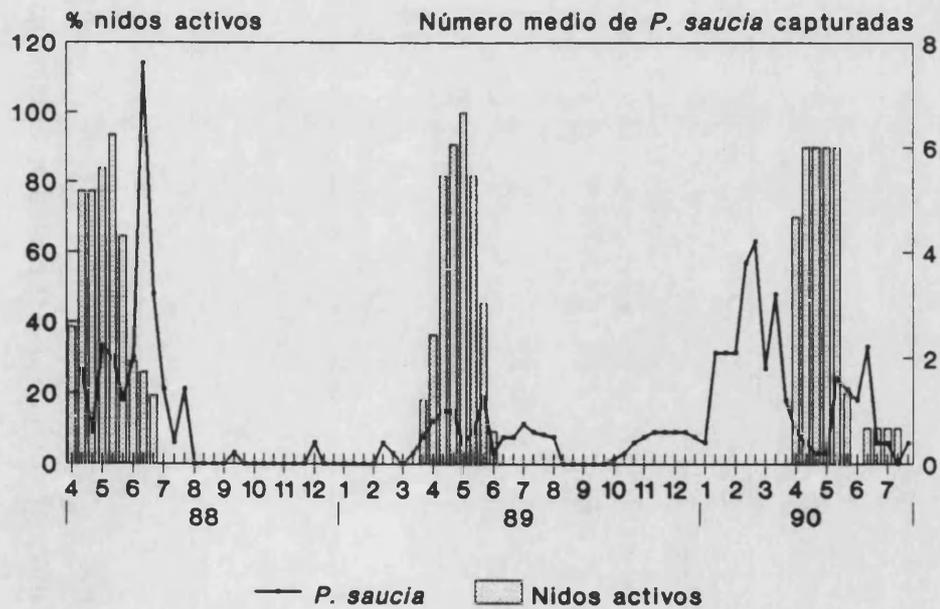


Figura 9.9. Relación entre el porcentaje de nidos activos y la abundancia de *P. saucia*.

Tabla 9.1. Parámetros reproductores del carbonero común. Para la fecha media de puesta 1 = 1º de abril. El éxito reproductor es el porcentaje de huevos que produce pollos que consiguen abandonar el nido con vida, excluyendo los nidos predados o abandonados. Se presentan los tamaños muestrales utilizados para el cálculo de cada parámetro.

Año	Fecha media de puesta	E.T.	<i>n</i>	Tamaño medio de puesta	E.T.	Moda	<i>n</i>	Éxito reproductor	<i>n</i>
1986	27.9	1.53	22	6.9	0.36	7	17	67%	12
1987	23.2	1.98	22	7.6	0.26	8	21	81%	17
1988	20.1	1.79	31	7.7	0.20	8	27	81%	19
1989	19.1	2.24	16	7.9	0.26	8	16	56%	11
1990	11.3	1.75	12	8.9	0.21	9	11	77%	9
1991	20.8	1.92	20	8.4	0.20	8	18	89%	15

menor, alcanzándose en 1990 un valor intermedio. La escasez de polillas en 1989 coincide con el éxito reproductor más bajo registrado en los seis años de estudio.

DISCUSIÓN

Naturaleza de los datos y limitaciones en la interpretación

Un problema con el que se encuentran la mayor parte de los estudios que pretenden relacionar la abundancia de alimento con la actividad reproductora de las aves es que lo que se emplea son índices de abundancia de las presas, y no la abundancia real (véase Daan *et al.* 1989). El presente estudio no escapa a esta limitación. Nuestra interpretación de los resultados se basa en la presunción de que el índice de abundancia utilizado (individuos capturados en las trampas de luz) sea proporcional a la abundancia real de polillas.

Además, nuestro estudio tiene un problema añadido, referente a la propia limitación de las trampas de luz como método de trampeo (véase Southwood 1978). Cada especie de polilla tiene un comportamiento diferente frente a las trampas de luz, y responde a las mismas desde diferentes distancias. Además, no hay que olvidar que las trampas capturan individuos *activos*. La actividad de las polillas depende en gran manera de las condiciones de humedad, temperatura y luminosidad ambiental (Williams 1961, Taylor 1963, Bowden y Church 1973, Bowden y Morris 1975, Persson 1976, Morton *et al.* 1981, Bowden 1982, Dent y Pawar 1988). Por lo tanto, un bajo índice de capturas no indica necesariamente escasa abundancia, sino escasa actividad la noche del trampeo. Hemos hecho lo posible para homogeneizar las condiciones de trampeo evitando noches con lluvia o mucho viento. Además, en cada trampeo se medía la temperatura y humedad *in situ* en cada trampa, y se estimaba la luminosidad ambiental. García (1990) hace un estudio de la influencia de éstos y otros factores en los patrones de vuelo, y concluye que la temperatura y la duración

del día son los más importantes para explicar la variabilidad observada (un 70% entre los dos). Ambas variables presentan una clara y paralela variación estacional. Por lo tanto, pensamos que los patrones de vuelo observados responden a variaciones estacionales en la actividad de las polillas, aunque desconocemos la relación entre ésta y la abundancia real.

Otro aspecto que escapa a un análisis de este tipo es la relación entre abundancia y disponibilidad de presas. Vale la pena resaltar un par de ejemplos. En su estudio sobre los noctuidos del naranjal, García (1990) capturó 951 individuos, pertenecientes a 29 especies (este trabajo se centró en especies del tamaño utilizado habitualmente por el carbonero común para alimentar a los pollos). Noventa y cuatro de estos individuos (10%) pertenecían a la especie *Agrotis excahmationis*. Esta especie tiene un periodo de vuelo similar al de *P. saucia*, y aparece en la dieta de los pollos, sin embargo solo alcanza el 2% de los noctuidos identificados en la dieta de los pollos (véase Barba y Gil-Delgado 1990b). ¿Es más fácil capturar esta especie en las trampas de luz y su índice de abundancia está sobreestimado en relación a otras especies? ¿La especie es abundante pero, por el motivo que sea, las aves no pueden capturarla con facilidad? ¿O sí pueden capturarla pero prefieren otras? Son algunas de las preguntas a las que esperamos contestar en el futuro, pero cuyas respuestas desconocemos por el momento. El segundo ejemplo es justamente opuesto. *Noctua pronuba* alcanza un 16% de los noctuidos identificados en la dieta de los pollos, pero no llega al 1% de los individuos capturados en las trampas de luz. Las preguntas a plantear en este caso son también opuestas a las enunciadas arriba.

Pero las dificultades de interpretación no terminan con las del muestreo de las polillas. Si bien es verdad que estas forman la mayor parte de la dieta de los pollos, no es menos cierto que la mitad de la dieta esta compuesta por otras presas, y que la composición de la dieta varía estacionalmente (Barba y Gil-Delgado 1990b). Que la disponibilidad de polillas sea baja en un momento de la

estación no significa necesariamente que la disponibilidad de alimento para los pollos sea baja. Además, desconocemos la relevancia de los resultados obtenidos para las fases anterior y posterior a la estancia de los pollos en el nido. La dieta de los padres durante las fases de puesta e incubación, e incluso durante la alimentación de los pollos, nos es desconocida, como también lo es la dieta de los pollos una vez abandonan el nido.

Ante estos inconvenientes, debemos también resaltar un punto que facilita la interpretación de los resultados. Las orugas son las presas que siguen en abundancia a los imagos en la dieta de los pollos (24%), y estas presas son las que más abundan en la dieta de los pollos en el resto de poblaciones estudiadas (referencias en Introducción). Creemos razonable asumir que la abundancia anual de orugas es proporcional a la abundancia anual de imagos, y que la abundancia estacional presenta una forma similar, pero adelantada en el tiempo, a la de los imagos. Para las crisálidas, que forman un 14% de la dieta del pollo, aplica el mismo argumento. Entre los tres tipos de presa componen el 88% de la dieta de los pollos en el naranjal (Barba y Gil-Delgado 1990b). Por ello, pensamos que los resultados obtenidos sobre las poblaciones de imagos, pese a las limitaciones comentadas arriba, permiten interpretar las variaciones estacionales y anuales en la abundancia de alimento para los pollos durante su estancia en el nido.

Relación entre la abundancia de alimento y la reproducción del carbonero común

Lack (1950, 1954) fue el primero en proponer que el ciclo reproductor de las aves debía estar sincronizado con las variaciones estacionales del alimento, de forma que el periodo de máxima demanda energética coincidiera con el momento en que la abundancia de alimento fuera máxima. Numerosos estudios han confirmado esta idea de forma general, pero muy pocos se han preocupado de cuantificar esta relación (p. ej. Gibb y Betts 1963, Mebs 1964, Hussell 1972,

Bryant 1975, Cramm 1982, Hussell y Quinney 1987, Lundberg 1987, Kuitunen 1989). La mayor parte de estos estudios muestra cierto desfase entre la máxima abundancia de alimento y la estancia en el nido de la mayoría de los pollos. Nuestro estudio muestra también este desfase.

Un aspecto a considerar es que, una vez abandonan el nido, los pollos dependen en gran medida de los padres para su alimentación, y sus necesidades energéticas son mucho mayores que durante su estancia en el nido (Royama 1966b, Martin 1987). Van Balen (1973) llega a la conclusión de que el periodo inmediatamente anterior al abandono del nido, y el periodo posterior al mismo es crítico para la supervivencia de los pollos. Los estudios de Weathers y Sullivan (1989) sobre *Junco phaeonotus* muestran que el periodo posterior al abandono del nido es crítico para los pollos, debido a su ineficacia buscando alimento. Así pues, una buena estrategia, al menos en algunas especies, sería sincronizar la puesta de modo que la máxima abundancia de alimento coincidiera con el momento en que los pollos abandonan el nido. Los resultados obtenidos por nosotros muestran que la mayor parte de los pollos, en los tres años de estudio, abandonan el nido en la fase de incremento en la abundancia de polillas. Por desgracia, desconocemos la suerte de estos pollos una vez abandonan el nido, e incluso si las polillas siguen siendo importantes en su dieta.

Perrins (1970) sugirió que la disponibilidad de alimento para que la hembra formara los huevos podría retrasar la fecha de inicio de puesta en muchas especies. Estudios experimentales en los que se ha proporcionado alimento extra han confirmado repetidamente esta idea, y las parejas abastecidas comienzan la puesta antes que aquellas no abastecidas (véase Murphy y Haukioja 1986, Martin 1987). Durante nuestro estudio, el invierno de 1989-90 fue aparentemente favorable para las poblaciones de polillas, y la abundancia de éstas en los primeros meses de 1990 fue incluso superior a la alcanzada en los meses primaverales y estivales el año anterior. Presumiblemente, los datos sobre las poblaciones de polillas debieron ser un reflejo de una abundancia general de

insectos y, obviamente, de orugas. Creemos razonable inferir que el adelanto de una a dos semanas en la fecha media de inicio de puesta en el año 1990 con respecto a los otros cinco años que duró el presente estudio fue una consecuencia de estas buenas condiciones alimenticias en un periodo relativamente temprano.

El tamaño de puesta está relacionado positivamente con la abundancia de alimento en algunas especies (Mebs 1964, Southern 1970, Bryant 1975, Andersson 1981, Hussell y Quinney 1987, Perrins 1991). Sin embargo, la mayoría de estudios en los que se ha proporcionado alimento extra a diversas especies de paseriformes muestran que el tamaño de puesta no se ve afectado positivamente (Martin 1987; pero véase Arcese y Smith 1988). Daan *et al.* (1989) concluyen que la disponibilidad de alimento afecta la fecha de inicio de puesta y ésta, a su vez, afecta al tamaño de puesta, bien vía un programa interno anual, bien vía alguna variable externa independiente del alimento, como la duración del día. Los resultados obtenidos por nosotros sobre la variación estacional del tamaño de puesta (Capítulo 5), donde la fecha de puesta parece ser el factor más importante que afecta al tamaño de puesta ("efecto de calendario") están de acuerdo con esta idea. Por ello, pensamos que el mayor tamaño de puesta alcanzado en 1990 con respecto a los otros cinco años de estudio es debido principalmente al adelanto en la fecha de puesta. La comparación entre los tamaños de puesta y la abundancia de alimento el resto de años apoyan esta idea. Así, tanto en 1988, donde la abundancia fue mayor, como en 1989 en que fue menor, el tamaño de puesta fue menor que en 1990, y el tamaño de puesta fue prácticamente igual en 1988 y 1989 a pesar de la gran diferencia observada en la abundancia de alimento entre años.

La relación positiva entre la abundancia de alimento para los pollos y el éxito reproductor se ha mostrado en diversas especies (Hamerstrom 1979, Wendland 1984, Price 1985, Korpimäki 1987, Sydeman *et al.* 1991). La adición experimental de alimento ha conseguido incrementar el éxito reproductor en

varias ocasiones (Arcese y Smith 1988, Dhindsa y Boag 1990). En nuestros datos también se observa una relación positiva entre la abundancia de alimento y el éxito reproductor del carbonero común. Ésta es especialmente notable en 1988, año en que se registró una escasa abundancia de alimento y un éxito reproductor excepcionalmente bajo.

Capítulo 10

Conclusiones y consideraciones finales

RESUMEN DE LOS RESULTADOS

A continuación resumimos los resultados más relevantes obtenidos en el presente estudio. Salvo que se indique lo contrario, estos datos corresponden a la población de carbonero común *Parus major* de Sagunto.

- 1.- La fecha media de inicio de puesta ha variado entre el 11 y el 28 de abril en los seis años de estudio. Las diferencias entre años son significativas.
- 2.- Entre 26 poblaciones europeas, la fecha media de inicio de puesta se retrasa significativamente al aumentar la latitud. Sin embargo, un modelo curvilíneo describe mejor los datos. Este modelo predice un retraso de la fecha media de inicio de puesta al aumentar y al disminuir la latitud a partir de los 45°N.
- 3.- El 19% de las parejas que tienen éxito en la primera puesta comienzan una segunda puesta el mismo año. Este porcentaje varía entre un 8% y un 27% en distintos años, siendo más bajo los años en que la fecha media de inicio de puesta es más tardía. Las parejas que realizan dos puestas comienzan la primera una media de seis días antes de la fecha media de puesta.
- 4.- Un 13% de las parejas que pierden la primera puesta realizan una puesta de reposición. En todos los casos, las parejas que realizaron una puesta de reposición habían perdido la primera durante la fase de puesta.
- 5.- La estación de nidificación del carbonero común dura entre 80 y 106 días. El 72% de las puestas comienza en abril, el 20% en mayo, y el 7% en junio. El análisis de la intensidad de nidificación indica que esta población dispone de dos "meses igualmente buenos" para la nidificación.

- 6.- El número de "meses igualmente buenos" para la nidificación del carbonero común en Europa es independiente de la latitud.
- 7.- El tamaño medio de las primeras puestas ha oscilado entre 6.9 y 8.9 huevos en los seis años de estudio. Las diferencias entre años son significativas. El tamaño medio de puesta anual es mayor cuanto más temprana es la fecha media de inicio de puesta ese año.
- 8.- El tamaño medio de las segundas puestas fue de 6.9 huevos. Las segundas puestas son significativamente menores que las primeras puestas de las parejas que las realizaron. La segunda puesta es tanto menor que la primera cuanto mayor es la primera.
- 9.- El intervalo entre el inicio de la primera y la segunda puesta es cuatro días mayor por cada huevo que aumente la primera puesta.
- 10.- El tamaño de puesta decrece significativamente al avanzar la estación en tres de los seis años de estudio. Este descenso es debido al menor tamaño de las segundas puestas. Para cada año, no hay ninguna relación significativa entre el tamaño de las primeras puestas y su fecha de inicio.
- 11.- Al considerar todos los años conjuntamente, el descenso estacional del tamaño de puesta es significativo, tanto para el total de puestas como sólo para las primeras puestas.
- 12.- Entre 46 poblaciones de carbonero común, el tamaño de puesta aumenta significativamente al aumentar la latitud. Sin embargo, un modelo curvilíneo describe mejor los datos. Este modelo predice un tamaño de puesta máximo a los 56°N, y un descenso hacia el Norte y hacia el Sur.
- 13.- Las dimensiones medias de los huevos de la población estudiada son: 18.2 mm de largo, 13.4 mm de ancho, 1.7 g de peso, y 1.6 cm³ de volumen. Los huevos presentan una elongación media de 136.2.
- 14.- El ancho y el largo de los huevos están positivamente relacionados. Sin embargo, dentro de la misma puesta, ambos parámetros son independientes.

- 15.- Las diferencias entre las dimensiones del huevo en diferentes poblaciones son significativas. Los huevos son más anchos a medida que aumenta la latitud. Excluyendo las poblaciones de Sagunto y Ankara, los huevos son también más largos, más pesados y de mayor volumen al aumentar la latitud.
- 16.- El volumen del huevo no presenta variaciones significativas entre años. No se observa tampoco ninguna tendencia estacional.
- 17.- El volumen del huevo no varía con el tamaño de puesta, ni difiere significativamente entre la primera y la segunda puesta de la misma pareja en el mismo año.
- 18.- No hay diferencias significativas en el volumen de los huevos depositados en el mismo orden en la secuencia en puestas de distinto tamaño. Sí se han detectado algunas diferencias significativas entre huevos depositados en distinto orden en la secuencia, pero no se observa ningún patrón definido.
- 19.- No se observa ninguna relación significativa entre el volumen del huevo y la temperatura ambiental durante su formación.
- 20.- El periodo de incubación dura 13 días. La incubación puede empezar en cualquier momento entre dos días antes de concluir la puesta y dos días después de terminarla, aunque lo más frecuente es que empiece el día en que se deposita el último huevo.
- 21.- El periodo de incubación es más corto cuanto más tardía es la fecha de inicio de puesta, y es más corto si la incubación comienza una vez concluida la puesta que si lo hace antes. El mejor modelo para describir la variabilidad en la duración de la incubación incluye el día de comienzo de la incubación y la fecha de inicio de puesta como variables independientes. La duración de la incubación es independiente del tamaño y forma del huevo y del tamaño de puesta. La temperatura ambiental afecta a la duración de la incubación una vez se controlan estadísticamente otras variables.

- 22.- La eclosión de los huevos es asincrónica, presentando una duración media de 2.3 días. La duración del periodo de eclosión es independiente de la fecha de inicio de puesta, del tamaño de puesta, del día de comienzo de la incubación y de la temperatura ambiental.
- 23.- El periodo comprendido entre la puesta del primer huevo y el nacimiento del último pollo depende del tamaño de puesta y del día de comienzo de la incubación.
- 24.- Los pollos alcanzan un peso asintótico de 17.6 gramos. El peso asintótico desciende significativamente al avanzar la estación y es independiente del tamaño de puesta, del porcentaje de pollos que nace o que abandona el nido, y de la temperatura durante el crecimiento de los pollos.
- 25.- La tasa de crecimiento de los pollos es de 0.38 gramos por día por gramo. La tasa de crecimiento aumenta al aumentar la temperatura mínima durante el crecimiento de los pollos y al disminuir la proporción de pollos que nacen en el nido, pero es independiente del tamaño de puesta.
- 26.- El patrón de crecimiento de los pollos es muy similar en cuatro poblaciones continentales europeas estudiadas. Una población inglesa presenta una tasa de crecimiento similar a las de las cuatro poblaciones continentales, pero el peso asintótico es mayor.
- 27.- Las polillas (Lepidoptera: Noctuidae) son las presas más numerosas en la dieta de los pollos de carbonero común. Tanto su abundancia como su fenología presentan importantes variaciones anuales.
- 28.- En los tres años en que se ha estudiado, el momento de máxima abundancia de polillas es unos días posterior al momento en que la mayoría de pollos abandona los nidos.
- 29.- En 1990, año en que hubo una gran abundancia de insectos durante el invierno, se registró la fecha media de inicio de puesta más temprana, y el tamaño de puesta más alto, de los seis años de estudio.

30.- En 1989, año en que la abundancia de polillas durante la primavera fue muy baja, se registró el menor éxito reproductor de los seis años de estudio.

CONCLUSIONES

Los resultados presentados en este trabajo permiten obtener las siguientes conclusiones:

- 1.- La fecha media de inicio de puesta del carbonero común se retrasa, y el tamaño de puesta disminuye, desde las poblaciones centrales del área de distribución de la especie hasta las poblaciones situadas en los extremos latitudinales del área de distribución. Estos resultados apoyan la idea de que las poblaciones situadas en la periferia del área de distribución de una especie sufren un mayor estrés y dedican menos energía al proceso reproductor.
- 2.- Las variaciones intrapoblacionales e intrapuesta del volumen de los huevos del carbonero común parecen causadas por factores próximos. No obstante, creemos necesario un estudio sobre la variabilidad en la composición de los huevos antes de concluir que no existe una inversión diferencial, "estratégica", por parte de la hembra en distintos huevos de la misma puesta o en huevos de puestas distintas.
- 3.- La incubación es menos efectiva (dura más) si comienza antes de haberse concluido la puesta. Un posible beneficio de empezar la incubación antes de concluir la puesta es el acortamiento de la duración total del periodo de actividad del nido. Los resultados obtenidos apoyan esta idea, pero el acortamiento observado (una media de un día) no es significativo.
- 4.- La duración del periodo comprendido entre la puesta del primer huevo y el nacimiento del último pollo dependen de dos variables que están bajo el

control de la hembra: el tamaño de la puesta y el día de comienzo de la incubación. Es en este periodo en el que los padres pueden alterar la duración del intento reproductor.

- 5.- La tasa de crecimiento y el peso máximo final alcanzado por los pollos muestra muy poca variabilidad entre distintas poblaciones continentales europeas. Esto está de acuerdo con la idea de que, salvo en casos obvios de malnutrición, el crecimiento de los pollos de una especie está relacionado con su tasa metabólica específica.
- 6.- La abundancia de alimento para los pollos y su fenología anual están relacionadas con distintos parámetros reproductores. La fenología anual del alimento de los pollos está relacionada con la fecha de inicio de puesta (la puesta empieza antes si hay una abundancia temprana de alimento) y, en consecuencia, con el tamaño de puesta (la puesta es mayor si comienza antes). Por otra parte, la abundancia de alimento para los pollos está relacionada con el éxito reproductor.

PERSPECTIVAS

En este estudio se presentan dos modelos cuantitativos que apoyan la idea del mayor estrés sufrido por las poblaciones periféricas al área de distribución de una especie. Los resultados obtenidos hasta el momento apuntan hacia la realización de un menor esfuerzo reproductor en estas poblaciones marginales. En la actualidad continuamos el estudio de la población de Sagunto, así como el comenzado más recientemente en el encinar de Monte Poblet (Tarragona) y en un bosque caducifolio en Pitarque (Teruel). Otros estudios que se están realizando en España (J. Potti, com. pers., E. Martínez, com. pers.), Italia (S. Tralongo, com. pers.) y Marruecos (R. Baouab, com. pers.) permitirán una mejor definición de los patrones encontrados hasta el momento.

En relación con estos estudios, es necesario recordar las recomendaciones citadas en el Capítulo 3 de este trabajo, referentes a la influencia de parásitos y predadores en la estrategia de reproducción de una especie. Este aspecto se ha omitido en la mayor parte de estudios. Nosotros hemos hecho referencia al papel de los predadores en trabajos anteriores (Gil-Delgado y Barba 1987, Barba y Gil-Delgado 1990a), pero desconocemos hasta el momento la influencia de los parásitos. Es por ello que hemos omitido en este trabajo casi cualquier referencia a las pérdidas de huevos y pollos. Creemos necesario un estudio en profundidad del efecto de predadores y parásitos en el éxito reproductor antes de aventurar cuándo es más conveniente comenzar la puesta o cuántos huevos es conveniente poner en un intento reproductor. Para ello, será necesaria una aproximación experimental, con la manipulación de las condiciones de nidificación. Es también necesario un estudio de la supervivencia de los pollos después de abandonar el nido, aspecto del que no disponemos de datos hasta el momento.

Éste y otros trabajos recientemente publicados sugieren que el tamaño del huevo en passeriformes de pequeño tamaño no es una consecuencia de "decisiones estratégicas" de la hembra a la hora de invertir energía. Los datos presentados apuntan más bien hacia la producción de huevos del mayor volumen posible que permitan las condiciones ambientales y la propia condición fisiológica de la hembra. Como hemos comentado, esta conclusión asume una relación entre el tamaño del huevo y su "calidad". Quizás la realización de estudios donde se estudie específicamente la composición del huevo permitan verificar si existe o no una inversión diferencial "estratégica" en distintos huevos de la misma puesta o de puestas distintas.

Los resultados presentados sobre la incubación y eclosión de los huevos son aún escasos. Pese a ello, algunos aspectos como la determinación del comienzo de la incubación y el descubrimiento de los huevos antes de empezar a incubarlos, poco tratados en otros trabajos, pensamos que tienen interés y nos

hemos permitido la licencia de discutirlos con más extensión de lo que permiten los datos obtenidos. Gran parte de las ideas presentadas precisan de una comprobación más rigurosa, y los estudios sobre este aspecto continúan en la actualidad. También continúan los estudios sobre los factores que afectan al crecimiento de los pollos, aspecto del que también disponemos de poca información.

En cuanto a la relación entre la abundancia de alimento y la actividad reproductora, se va a comenzar un estudio experimental de adición de alimento en distintas fases del ciclo reproductor. Con ello pretendemos determinar si existe una limitación de alimento en algún momento de este ciclo, y su efecto en el éxito reproductor de la población. Sin duda, estudios en los que se relacione la abundancia y disponibilidad de alimento para las aves en distintas fases del ciclo reproductor, pese a su dificultad, son muy necesarios para entender la estrategia reproductora de una población en un área determinada.

Bibliografía

- Alatalo, R. V., Carlson, A. y Lundberg, A. 1988. Nest cavity size and clutch size of Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca* breeding in natural tree holes. - *Ornis Scand.* 19: 317-319.
- Alatalo, R. V. y Lundberg, A. 1984. Density dependence in breeding success of the Pied Flycatcher. - *J. Anim. Ecol.* 53: 969-977.
- Alatalo, R. V., Lundberg, A. y Ulfstrand, S. 1985. Habitat selection in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. - pp. 59-83 en Cody, M. L. (ed.) *Habitat selection in birds*. Academic Press, New York.
- Alerstam, T. y Högstedt, G. 1981. Evolution of hole-nesting in birds. - *Ornis Scand.* 12: 188-193.
- Alerstam, T. y Högstedt, G. 1983. Reply to Wesolowski. - *Ornis Scand.* 14: 246-247.
- Alerstam, T. y Högstedt, G. 1985. Sheltered nesting in birds: a reply to Greenwood and an evaluation of the Canadian avifauna. - *Ornis Scand.* 16: 158-162.
- Allen, R. W. y Nice, M. M. 1952. A study of the breeding biology of the Purple Martin (*Progne subis*). - *Am. Midl. Nat.* 47: 606-665.
- Amundsen, T. y Stokland, J. N. 1988. Adaptive significance of asynchronous hatching in the shag: a test of the brood reduction hypothesis. - *J. Anim. Ecol.* 57: 329-344.
- Amundsen, T. y Stokland, J. N. 1990. Egg size and parental quality influence nestling growth in the shag. - *Auk* 107: 410-413.
- Andersson, M. 1981. Reproductive tactics of the Long-tailed Skua *Stercorarius longicaudus*. - *Oikos* 37: 287-294.
- Ankney, C. D. y Afton, A. D. 1988. Bioenergetics of breeding Northern Shovelers: diet, nutrient reserves, clutch size, and incubation. - *Condor* 90: 459-472.
- Anonymous. 1984. *Statistical package for the social sciences*. - SPSS inc., Chicago, Illinois.
- Arcese, P. y Smith, J. N. M. 1988. Effects of population density and supplemental food on reproduction in Song Sparrows. - *J. Anim. Ecol.* 57: 119-136.
- Ashmole, N. P. 1963. The regulation of numbers of tropical oceanic birds. - *Ibis* 103b: 458-473.
- Askenmo, C. 1982. Clutch size flexibility in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. - *Ardea* 70: 189-196.
- Askenmo, C. y Unger, U. 1986. How to be double-brooded: trends and timing of breeding performance in the Rock Pipit. - *Ornis Scand.* 17: 237-244.
- Aspey, W. P. y Lustick, S. I. (eds.) 1983. *Behavioral energetics. The cost of survival in vertebrates*. - Ohio State Univ. Press, Ohio.
- Bailey, R. E. 1952. The incubation patch of passerine birds. - *Condor* 54: 121-136.
- Baker, J. R. 1938. The relation between latitude and breeding season in birds. - *Proc. Zool. Soc. Lond. Series A* 108: 557-582.

- Balát, F. 1970. Clutch-size in the Great Tit, *Parus major* Linn., in the pine forest of southern Moravia. - *Zool. Listy* 19: 321-333.
- Baltz, M. E. y Thompson, C. F. 1988. Successful incubation of experimentally enlarged clutches by House Wrens. - *Wilson Bull.* 100: 70-79.
- Bancroft, G. T. 1984. Patterns of variation in size of Boat-tailed Grackle *Quiscalus major* eggs. - *Ibis* 126: 496-509.
- Bancroft, G. T. 1985. The influence of total nest failures and partial losses on the evolution of asynchronous hatching. - *Am. Nat.* 126: 495-504.
- Barba, E. 1986. *El carbonero común (Parus major) en el naranjal*. - Tesis de Licenciatura, Universidad de Valencia.
- Barba, E. y Gil-Delgado, J. A. 1990a. Competition for nest-boxes among four vertebrate species: an experimental study in orange groves. - *Holarct. Ecol.* 13: 183-186.
- Barba, E. y Gil-Delgado, J. A. 1990b. Seasonal variation in the nestling diet of the Great Tit *Parus major* in orange groves in eastern Spain. - *Ornis Scand.* 21: 296-298.
- Barba, E., Gil-Delgado, J. A. y López, G. 1988. El tamaño de la puesta del Carbonero Común (*Parus major*) en los naranjales valencianos y en el encinar de Monte Poblet (Tarragona). - *Mediterránea Ser. Biol.* 10: 5-11.
- Barba, E., Gil-Delgado, J. A. y López, J. A. 1989. La alimentación de los pollos del carbonero común (*Parus major*) en el naranjal valenciano. - *Ardeola* 36: 83-87.
- Barba, E. y López, J. A. 1990a. Altura de nidificación del carbonero común, *Parus major*, en el naranjal: preferencias, limitaciones del medio y relaciones interespecíficas. - *Doñana, Acta Vert.* 17: 49-55.
- Barba, E. y López, J. A. 1990b. Estación de nidificación, tamaño de puesta, y éxito reproductor del escribano soteño, *Emberiza cirtus*. - *Mediterránea Ser. Biol.* 12: 79-88.
- Belda, E. J. 1991. *Estudio de las causas que inciden sobre el éxito reproductor del verdicillo (Serinus serinus) al final de la estación reproductora*. - Tesis de Licenciatura, Universidad de Valencia.
- Bell, G. y Koufopanou, V. 1986. The cost of reproduction. - pp. 83-131 en Dawkins, R. y Ridley, M. (eds.) *Oxford surveys in evolutionary biology*, vol. 3. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Berressem, K. G., Berressem, H. y Schmidt, K.-H. 1983. Vergleich der Brutbiologie von Höhlenbrütern in innerstädtischen und stadtfernen Biotopen. - *J. Orn.* 124: 431-445.
- Betts, M. M. 1955. The food of titmice in oak woodland. - *J. Anim. Ecol.* 24: 282-323.
- Birkhead, T. R. y Nettleship, D. N. 1982. The adaptive significance of egg size and laying date in Thick-billed Murres, *Uria lomvia*. - *Ecology* 63: 300-306.
- Blondel, J. 1969. Méthodes de dénombrement des populations d'oiseaux. - pp. 97-151 en Lamotte, M. y Bourlière, F. (eds.) *Problèmes d'écologie: l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres*. Masson, Paris.

- Blondel, J., Clamens, A., Cramm, P., Gaubert, H. e Isenmann, P. 1987. Population studies on tits in the Mediterranean region. - *Ardea* 75: 21-34.
- Boag, P. T. y Grant, P. R. 1984. Darwin's Finches (*Geospiza*) on Isla Daphne Major, Galápagos: breeding and feeding ecology in a climatically variable environment. - *Ecol. Monogr.* 54: 463-489.
- Bösenberg, K. 1964. Vergleichende Festellungen zur Nestlingsnahrung von Trauerschnäpper (*Ficedula hypoleuca*), Kohlmeise (*Parus major*) und Blaumeise (*Parus caeruleus*) in verschiedenen Waldbiotopen. - *Beitr. Vogelk.* 9: 249-262.
- Bowden, J. 1982. An analysis of factors affecting catches of insects in light-traps. - *Bull. Ent. Res.* 72: 535-556.
- Bowden, J. y Church, B. M. 1973. The influence of moonlight on catches of insects in light-traps in Africa. Part II. The effect of moon phase on light-trap catches. - *Bull. Ent. Res.* 63: 129-142.
- Bowden, J. y Morris, M. G. 1975. The influence of moonlight on catches of insects in light-traps in Africa. III. The effective radius of a mercury-vapour light-trap and the analysis of catches using effective radius. - *Bull. Ent. Res.* 65: 303-348.
- Boyce, M. S. y Perrins, C. M. 1987. Optimizing Great Tit clutch-size in a fluctuating environment. - *Ecology* 68: 142-153.
- Brawn, J. D. y Balda, R. P. 1983. Use of nest boxes in ponderosa pine forests. - pp.159-164 en Davis, J. W., Goodwin, G. W. y Ockenfels, R. A. (tech. coords.) *Snag habitat management: Proceedings of the symposium*. USDA For. Serv. Gen. Tech. Rep. RM-99.
- Brawn, J. D. y Balda, R. P. 1988. Population biology of cavity nesters in northern Arizona: do nest sites limit breeding densities? - *Condor* 90: 61-71.
- Breitwisch, R. 1989. Mortality patterns, sex ratios, and parental investment in monogamous birds. - pp. 1-50 en Power, D. M. (ed.) *Current ornithology*, vol. 6. Plenum Press, New York.
- Briskie, J. V. y Sealy, S. G. 1989. Nest-failure and the evolution of hatching asynchrony in the least flycatcher. - *J. Anim. Ecol.* 58: 653-665.
- Bruns, H. 1960. The economic importance of birds in forests. - *Bird Study* 7: 193-208.
- Brush, T. 1983. Cavity use by secondary cavity-nesting birds and response to manipulations. - *Condor* 85: 461-466.
- Bryant, D. M. 1975. Breeding biology of House Martins *Delichon urbica* in relation to aerial insect abundance. - *Ibis* 117: 180-216.
- Bryant, D. M. 1978a. Establishment of weight hierarchies in the broods of House Martins *Delichon urbica*. - *Ibis* 120: 16-26.
- Bryant, D. M. 1978b. Environmental influences on growth and survival of nestling House Martins *Delichon urbica*. - *Ibis* 120: 271-283.
- Bryant, D. M. 1988. Lifetime reproductive success of House Martins. - pp. 173-188 en Clutton-Brock, T. H. (ed.) *Reproductive success. Studies of individual variation in contrasting breeding systems*. Univ. Chicago Press, Chicago.

- Bull, E. L. 1986. Ecological value of dead trees to cavity-nesting birds in northeastern Oregon. - *Oregon Birds* 12: 91-99.
- Busse, P. 1967. Zmiennosc, wielkosc, ksztaltu i ubarwienia jaj podwarszawskich populacji sikor: *Parus major* i *Parus caeruleus* L. - *Notaki orn.* 8: 33-50.
- Calle, J. A. 1982. *Noctuidos españoles*. - Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, Madrid.
- Carey, C. 1988. Avian reproduction in cold climates. - *Proc. Int. Omithol. Congr.* 19: 2708-2715.
- Ceballos, P. 1972. Protección de las aves insectívoras. Alimentación natural de *Parus major* y *P. caeruleus*. - *Memorias Real Acad. Ciencias Exactas, Físicas, Nat. Madrid. Ser. Ciencias Nat.*, Tomo XXV, 1.
- Clamens, A. e Isenmann, P. 1989. Effect of supplemental food on the breeding of Blue and Great Tits in Mediterranean habitats. - *Ornis Scand.* 20: 36-42.
- Clark, A. B. y Wilson, D. S. 1981. Avian breeding adaptations: hatching asynchrony, brood reduction and nest failure. - *Quart. Rev. Biol.* 56: 253-277.
- Clark, A. B. y Wilson, D. S. 1985. The onset of incubation in birds. - *Am. Nat.* 125: 603-611.
- Clutton-Brock, T. H. (ed.) 1988. *Reproductive success. Studies of individual variation in contrasting breeding systems*. - Chicago Univ. Press, Chicago.
- Cody, M. L. 1966. A general theory of clutch size. - *Evolution* 20: 174-184.
- Cody, M. L. 1971. Ecological aspects of reproduction. - pp. 461-512 en Farner, D. S. y King, J. R. (eds.) *Avian biology*, vol I. Academic Press, New York.
- Coleman, J. D. 1972. The breeding biology of the Rook *Corvus frugilegus* L. in Canterbury, New Zeland. - *Notornis* 19: 118-139.
- Conner, R. N. y Adkisson, C. S. 1977. Principal component analysis of woodpecker nesting habitat. - *Wilson Bull.* 89: 122-129.
- Conner, R. N., Miller Jr., O. K. y Adkisson, C. S. 1976. Woodpecker dependence on trees infected by fungal heart rots. - *Wilson Bull.* 88: 575-581.
- Cooke, F., Findlay, C. S. y Rockwell, R. F. 1984. Recruitment and the timing of reproduction in Lesser Snow Geese (*Chen caerulescens caerulescens*). - *Auk* 101: 451-458.
- Cowie, R. J. y Hinsley, S. A. 1987. Breeding success of Blue Tits and Great Tits in suburban gardens. - *Ardea* 75: 81-90.
- Cowie, R. J. y Hinsley, S. A. 1988. Feeding ecology of great tits (*Parus major*) and blue tits (*Parus caeruleus*) breeding in suburban gardens. - *J. Anim. Ecol.* 57: 611-626.
- Cramm, P. 1982. La reproduction des mésanges dans une chênaie verte du Languedoc. - *L'Oiseau et R. F. O.* 52: 347-360.
- Crossner, K. A. 1977. Natural selection and clutch size in the European Starling. - *Ecology* 58: 885-892.
- Cuisin, M. 1988. Le Pic Noir (*Dryocopus martius* (L.)) dans les biocénoses forestières. - *L'Oiseau et R. F. O.* 58: 173-274.

- Daan, S., Dijkstra, C., Drent, R. y Meijer, T. 1989. Food supply and the annual timing of avian reproduction. - *Proc. Int. Ornithol. Congr.* 19: 392-407.
- Dahlsten, D. L. y Copper, W. A. 1979. The use of nesting boxes to study the biology of the Mountain Chickadee (*Parus gambeli*) and its impact on selected forest insects. - pp. 217-260 en Dickson, J. G., Connor, R. N., Fleet, R. R., Jackson, J. A. y Kroll, J. C. (eds.) *The role of insectivorous birds in forest ecosystems*. Academic Press, New York.
- De Laet, J. F. y Dhondt, A. A. 1989. Weight loss of the female during the first brood as a factor influencing second brood initiation in Great Tits *Parus major* and Blue Tits *P. caeruleus*. - *Ibis* 131: 281-289.
- De Lope, F. y De La Cruz, C. 1989. El desarrollo de los pollos en la Golondrina Común (*Hirundo rustica* L.): las diferencias entre las crías. - *Ardeola* 36: 55-60.
- Delacour, J. y Vaurie, C. 1950. Les mésanges charbonnières. (Revision de l'espèce *Parus major*.) - *L'Oiseau et R. F. O.* 20: 91-121.
- Dement'ev, G. P. y Gladkov, N. A. (eds.) 1954. *Birds of the Soviet Union*, vol. 5. - Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem (1970).
- Dent, D. R. y Pawar, C. S. 1988. The influence of moonlight and weather on catches of *Helicoverpa armigera* (Huebner) (Lepidoptera: Noctuidae) in light and pheromone traps. - *Bull. Ent. Res.* 78: 365-377.
- Dervieux, A., Isenmann, P., Clamens, A. y Cramm, P. 1990. Breeding time and breeding performance of the Blue Tit (*Parus caeruleus*) in two Mediterranean habitats. - pp. 77-87 en Blondel, J., Gosler, A. G., Lebreton, J.-D. y McCleery, R. H. (eds.) *Population biology of Passerine birds. An integrated approach*. Springer-Verlag, Berlin.
- DeSante, D. F. y Baptista, L. F. 1989. Factors affecting the termination of breeding in Nuttall's White-crowned Sparrows. - *Wilson Bull.* 101: 120-124.
- Dhindsa, M. S. y Boag, D. A. 1990. The effect of food supplementation on the reproductive success of Black-billed Magpies *Pica pica*. - *Ibis* 132: 595-602.
- Dhondt, A. A., Eyckerman, R. y Hublé, J. 1979. Will Great Tits become Little Tits? - *Biol. J. Linn. Soc.* 11: 289-294.
- Dhondt, A. A., Eyckerman, R., Moermans, R. y Hublé, J. 1984. Habitat and laying date of Great and Blue Tit *Parus major* and *P. caeruleus*. - *Ibis* 126: 388-397.
- Dhondt, A. A. y Schillemans, J. 1983. Reproductive success of the Great Tit in relation to its territorial status. - *Anim. Behav.* 31: 902-912.
- Dixon, W. J., Brown, M. B., Engelman, L., Frane, J. W., Hill, M. A., Jennrich, R. I. y Toporek, J. D. 1983. *BMDP statistical software*. - Univ. California Press, California.
- Divis, T. 1983. Príspevek k nidobiologii nekterych nasich sykor *Parus*. - *Vychodoces. Poboka CDS* (Sbornik) 5: 1-18.
- Dornbusch, M. 1981. Die Ernährung einiger Kleinvogelarten in Kiefernjungbestockungen. - *Beitr. Vogelk.* 27: 73-99.

- Drent, R. H. 1975. Incubation. - pp. 333-420 en Farner, D. S. y King, J. R. (eds.) *Avian biology*, vol. V. Academic Press, New York.
- Duncan, D. C. 1987. Variation and heritability in egg size of the Northern Pintail. - *Can. J. Zool.* 65: 992-996.
- Dyrce, A. 1974. Factors affecting the growth rate of nestling Great Reed Warblers and Reed Warblers at Milicz, Poland. - *Ibis* 116: 330-339.
- Eakin, J. 1983. A study of the eastern bluebird at the Holden Arboretum, Lake County, Ohio. - *Kirtlandia* 40: 1-51.
- East, M. L. y Perrins, C. M. 1988. The effect of nestboxes on breeding populations of birds in broadleaved temperate woodlands. - *Ibis* 130: 393-401.
- Ebenman, B. 1986. Sexual size dimorphism in the Great Tit *Parus major* in relation to the number of coexisting congeners. - *Oikos* 47: 355-359.
- Edington, J. M. y Edington, M. A. 1972. Spatial patterns and habitat partition in the breeding birds of an upland wood. - *J. Anim. Ecol.* 41: 331-357.
- Eeva, T., Lehikoinen, E. y Veistola, S. 1989. Habitat preference and breeding performance in four hole-nesting passerines at the northern limit of their range. - *Ornis Fennica* 66: 142-150.
- Eguchi, K. 1980. The feeding ecology of the nestling Great Tit, *Parus major minor*, in the temperate ever-green broadleaved forest. II. With reference to breeding ecology. - *Res. Popul. Ecol.* 22: 284-300.
- Eldridge, J. L. y Krapu, G. L. 1988. The influence of diet quality on clutch size and laying pattern in Mallards. - *Auk* 105: 102-110.
- Enemar, A., Nyholm, E. y Persson, B. 1972. The influence of nest-boxes on the passerine bird community of Fagelsångsdalen, southern Sweden. - *Vår Fågelv.* 40: 185-192.
- Enemar, A. y Sjöstrand, B. 1972. Effects of the introduction of Pied Flycatchers (*Ficedula hypoleuca*) on the composition of a passerine bird community. - *Ornis Scand.* 3:79-89.
- Erskine, A. J. 1964. Nest-site competition between Bufflehead, Mountain Bluebird and Tree Swallow. - *Can. Field-Nat.* 78: 202-203.
- Escobar, J. V. y Gil-Delgado, J. A. 1983. Gorrión Común (*Passer domesticus*) y Carbonero (*Parus major*): una predicción al entrar en competencia. - *Alytes* 1: 401-410.
- Escobar, J. V. y Gil-Delgado, J. A. 1984. Estrategias de nidificación en *Passer domesticus*. - *Doñana, Acta Vert.* 11: 65-78.
- Faaborg, J. 1988. *Ornithology. An ecological approach*. - Prentice-Hall, New Jersey.
- Fidalgo, L. 1990. Breeding patterns of the Coal Tit (*Parus ater*) and the Great Tit (*Parus caeruleus*) in pine stands in Portugal. - pp. 55-64 en Blondel, J., Gosler, A. G., Lebreton, J.-D. y McCleery, R. H. (eds.) *Population biology of Passerine birds. An integrated approach*. Springer-Verlag, Berlin.
- Fowler, J. y Cohen, L. 1986. *Statistics for ornithologists*. - B. T. O. Guide 22.

- Frederiksen, K. S., Jensen, M., Larsen, E. H. y Larsen, V. H. 1972. Nogle data til belysning af yngletidspunkt og kuldstorrelse hos mejser (Paridae). - *Dansk Orn. For. Tidssk.* 66: 73-85.
- Froke, J. B. 1983. The role of nest boxes in bird research and management. - pp. 10-13 en Davis, J. W., Goodwin, G. W. y Ockenfels, R. A. (tech. coords.) *Snag habitat management: Proceedings of the symposium*. U. S. For. Ser. Gen. Tech. Rep. RM-99.
- García, D. M. 1990. *Temporal distribution of some noctuid moths in orange fields in Sagunto (eastern Spain): coexistence patterns and factors affecting samples and species ordination*. - Tesis de Licenciatura, Universidad de Valencia.
- García, J. 1983. Mallerenga carbonera. - pp. 239-240 en Muntaner, J., Ferrer, X. y Martínez-Vilalta, A. (eds.) *Atlas dels ocells nidificants de Catalunya i Andorra*. Ketres, Barcelona.
- Gaubert, H. 1985. Étude comparée de la croissance pondérale des jeunes de deux populations de mésanges bleues, *Parus caeruleus* L., en Corse et en Provence: augmentation expérimentale de la taille des nichées corses. - *Acta Oecologica, Oecol. Gener.* 6: 305-316.
- Gibb, J. A. 1950. The breeding biology of the Great and Blue Titmice. - *Ibis* 92: 507-539.
- Gibb, J. A. y Betts, M. M. 1963. Food and food supply of nestling Tits (Paridae) in Breckland pine. - *J. Anim. Ecol.* 32: 489-533.
- Gibbons, D. W. 1987. Hatching asynchrony reduces parental investment in the jackdaw. - *J. Anim. Ecol.* 56: 403-414.
- Gibbs, H. L., Grant, P. R. y Weiland, J. 1984. Breeding of Darwin's finches at an unusually early age in an El Niño year. - *Auk* 101: 872-874.
- Gil-Delgado, J. A. 1979. *La omitocenosis de los naranjales, Sagunto (Valencia)*. - Tesis Doctoral, Universidad de Valencia.
- Gil-Delgado, J. A. 1981. La avifauna del naranjal valenciano. III. El Verdecillo (*Serinus serinus* L.). - *Mediterránea Ser. Biol.* 5: 97-114.
- Gil-Delgado, J. A. 1983. Breeding bird community in orange groves. - *Proc. VII Int. Congr. Bird Census IBCC, V Meeting EOAC*, pp. 100-106.
- Gil-Delgado, J. A. y Barba, E. 1987. Aves nidificantes en huecos de los naranjos. - *Mediterránea Ser. Biol.* 9: 29-40.
- Gil-Delgado, J. A. y Catalá, M. C. 1989. El verderón común (*Carduelis chloris*): población nidificante, tamaño de la puesta y éxito reproductor. Un ejemplo de estudios a largo plazo. - *Mediterránea Ser. Biol.* 11: 121-132.
- Gil-Delgado, J. A. y Escarré, A. 1977. Avifauna del naranjal valenciano. I. Datos preliminares sobre el Mirlo (*Turdus merula* L.). - *Mediterránea Ser. Biol.* 2: 89-109.
- Gil-Delgado, J. A. y Gómez, J. A. 1988. El Verdecillo (*Serinus serinus*): Tendencias en la estación de nidificación, en el tamaño del huevo y en la supervivencia. - *Doñana, Acta Vert.* 15: 201-214.
- Gil-Delgado, J. A., Pardo, R., Bellot, J. y Lucas, I. 1979. Avifauna del naranjal valenciano. II. El Gorrión Común (*Passer domesticus* L.). - *Mediterránea Ser. Biol.* 3: 69-99.

- Goldstein, H. y Yom-Tov, Y. 1988. Breeding biology of the Orange-tufted Sunbird in Israel. - *Ardea* 76: 169-174.
- Goodburn, S. F. 1991. Territory quality or bird quality? Factors determining breeding success in the Magpie, *Pica pica*. - *Ibis* 133: 85-90.
- Grant, P. R. 1982. Variation in the size and shape of Darwin's Finch eggs. - *Auk* 99: 15-23.
- Greenwood, J. J. D. 1985. Comments on hole-nesting birds. - *Ornis Scand.* 16: 153-158.
- Greig-Smith, P. W., Feare, C. J., Freeman, E. M. y Spencer, P. L. 1988. Causes and consequences of egg-size variation in the European Starling *Sturnus vulgaris*. - *Ibis* 130: 1-10.
- Gutzwiller, K. J. y Anderson, S. H. 1986. Trees used simultaneously and sequentially by breeding cavity-nesting birds. - *Great Basin Nat.* 46: 358-360.
- Gutzwiller, K. J. y Anderson, S. H. 1987. Multiscale associations between cavity-nesting birds and features of Wyoming streamside woodlands. - *Condor* 89: 534-548.
- Gutzwiller, K. J. y Anderson, S. H. 1988. Co-occurrence patterns of cavity-nesting birds in cottonwood-willow communities. - *Oecologia (Berl.)* 76: 445-454.
- Gysel, L. W. 1961. An ecological study of tree cavities and ground burrows in forest stands. - *J. Wildl. Manage.* 25: 12-20.
- Haapanen, A. 1965. Bird fauna of the Finnish forests in relation to forest succession. 1. - *Ann. Zool. Fennici* 2: 153-196.
- Haftorn, S. 1981a. Incubation during the egg-laying period in relation to clutch-size and other aspects of reproduction in the Great Tit *Parus major*. - *Ornis Scand.* 12: 169-185.
- Haftorn, S. 1981b. Incubation rhythm in the Great Tit *Parus major*. - *Fauna norv. Ser. C, Cinclus* 4: 9-26.
- 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.
- Haftorn, S. 1985. Variations in clutch size and egg dimensions of the Great Tit *Parus major*. - *Fauna norv. Ser. C, Cinclus* 8: 106-115.
- Haftorn, S. 1986. Clutch size, intracatch egg size variation, and breeding strategy in the goldcrest *Regulus regulus*. - *J. Orn.* 127: 291-301.
- Haftorn, S. y Reinertsen, R. E. 1985. The effect of temperature and clutch size on the energetic cost of incubation in a free-living Blue Tit (*Parus caeruleus*). - *Auk* 102: 470-478.
- Haftorn, S. y Reinertsen, R. E. 1990. Thermoregulatory and behavioral responses during incubation of free-living female Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca*. - *Ornis Scand.* 21: 255-264.
- Hailman, J. P. 1986. The heritability concept applied to wild birds. - pp. 71-95 en Johnston, R. F. (ed.) *Current Ornithology*, vol. 4. Plenum Press, New York.
- Hamann, H. J., Schmidt, K.-H. y Simonis, S. 1989. Der Einfluß der Höhenlage auf Ei- und Gelegegröße bei Kohlmeisen (*Parus major*). - *J. Orn.* 130: 69-74.
- Hamerstrom, F. 1979. Effect of prey on predator: voles and harriers. - *Auk* 96: 370-374.

- Hamerstrom, F., Hamerstrom, F. N. y Hart, J. 1973. Nest boxes: an effective management tool for kestrels. - *J. Wildl. Manage.* 37: 400-403.
- Harestad, A. S. y Keisker, D. G. 1989. Nest tree use by primary cavity-nesting birds in south central British Columbia. - *Can. J. Zool.* 67: 1067-1073.
- Haydock, J. y Ligon, J. D. 1986. Brood reduction in the chihuahuan raven: an experimental study. - *Ecology* 67: 1194-1205.
- Heath, J. 1970. Insect light traps. - *Leaflet. Amat. Ent. Soc.* 33: 1-16.
- Hegner, R. E. y Wingfield, J. C. 1987. Effects of brood-size manipulation on parental investment, breeding success, and reproductive endocrinology of House Sparrows. - *Auk* 104: 470-480.
- Heinroth, O. 1922. Die Beziehungen zwischen Vogelgewicht, Eigewicht, Gelegegewicht und Brutdauer. - *J. Orn.* 70: 172-285.
- Henrich, S. G. 1989. *The genetical ecology of nestling growth in the Great Tit (Parus major L.)*. - PhD Thesis, University of Basel.
- Higuchi, H. 1978. Use rates of nestboxes by birds according to forest types and the breeding density in forests with and without nestboxes. - *J. Jap. For. Soc.* 60: 255-261.
- Hill, D. A. 1984. Laying date, clutch size and egg size of the Mallard *Anas platyrhynchos* and Tufted Duck *Aythya fuligula*. - *Ibis* 126: 484-495.
- Hill, W. L. 1988. The effect of food abundance on the reproductive patterns of coots. - *Condor* 90: 324-331.
- Hinde, R. A. 1952. The behaviour of the Great Tit (*Parus major*) and some other related species. - *Behav. Suppl.* 2: 1-201.
- Hiom, L., Bolton, M. Monahan, P. y Worrall, D. 1991. Experimental evidence for food limitation of egg production in gulls. - *Ornis Scand.* 22: 94-97.
- Högstedt, G. 1981. Effect of additional food on reproductive success in the Magpie *Pica pica*. - *J. Anim. Ecol.* 50: 219-229.
- Holcomb, L. C. 1970. Growth of nestling American Goldfinches depending on the number in the nest and hatching sequence. - *Bird Banding* 41: 11-47.
- Howe, H. F. 1976. Egg size, hatching asynchrony, sex, and brood reduction in the Common Grackle. - *Ecology* 57: 1195-1207.
- Hsu, M. y Humpert, M. J. 1988. Use of artificial nest cavities along Ohio interstate highways by bluebirds (*Sialia sialis*) and mice (*Peromyscus* sp.). - *Ohio J. Sci.* 88: 151-153.
- Huggins, R. A. 1941. Egg temperatures of wild birds under natural conditions. - *Ecology* 22: 148-157.
- Hunt Jr., G. L. y Hunt, M. W. 1976. Gull chick survival: the significance of growth rates, timing of breeding and territory size. - *Ecology* 57: 62-75.
- Hussell, D. J. T. 1972. Factors affecting clutch size in arctic passerines. - *Ecol. Monogr.* 42: 317-364.
- Hussell, D. J. T. 1985a. Clutch size, daylength, and the seasonality of resources: comments on Ashmole's hypothesis. - *Auk* 102: 632-634.

- Hussell, D. J. T. 1985b. On the adaptive basis for hatching asynchrony: brood reduction, nest failure and asynchronous hatching in snow buntings. - *Ornis Scand.* 16: 205-212.
- Hussell, D. J. T. y Quinney, T. E. 1987. Food abundance and clutch size of Tree Swallows *Tachycineta bicolor*. - *Ibis* 129: 243-258.
- Immelmann, K. 1971. Ecological aspects of periodic reproduction. - pp. 341-389 en Farner, D. S. y King, J. R. (eds.) *Avian biology*, vol. I. Academic Press, New York.
- Ingold, D. J. e Ingold, D. A. 1983. A study of possible niche preferences of cavity-nesting birds in the Colorado Rockies. - *New Mexico Ornithol. Soc. Bull.* 12: 1-9.
- Isenmann, P. 1970. Contribution à la biologie de reproduction du Petrel des neiges (*Pagodroma nivea* Forster). Le probleme de la petite et de la grande forme. - *L'Oiseau et R.F.O.* 40: 99-134.
- Isenmann, P., Ales, E. y Moreno, O. 1990. The timing of breeding and clutch size of blue tits (*Parus caeruleus*) in an evergreen holm oak habitat in southern Spain. - *Rev. Ecol. (Terre et Vie)* 45: 177-181.
- Isenmann, P. y Moali, A. 1987. Clutch-size reduction in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* in North-West Africa. - *Ornis Fennica* 64: 119.
- James, F. C. y McCulloch, C. E. 1990. Multivariate analysis in ecology and systematics: panacea or Pandora's box? - *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 21: 129-166.
- James, F. C. y NeSmith, C. 1988. Nongenetic effects in geographic differences among nestling populations of Red-winged Blackbirds. - *Proc. Int. Ornithol. Congr.* 19: 1424-1433.
- Järvinen, A. 1983. Breeding strategies of hole-nesting passerines in northern Lapland. - *Ann. Zool. Fennici* 20: 129-149.
- Järvinen, A. 1984. The breeding ecology of hole-nesting passerines in extreme northern conditions. - *Kilpisjärvi Notes* 8: 1-12, + apéndices. (Tesis Doctoral)
- Järvinen, A. 1986. Clutch size of passerines in harsh environments. - *Oikos* 46: 365-371.
- Järvinen, A. 1989a. Clutch-size variation in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. - *Ibis* 131: 572-577.
- Järvinen, A. 1989b. Geographical variation in temperature variability and predictability and their implications for the breeding strategy of the Pied Flycatcher *Ficedula hpoleuca*. - *Oikos* 54: 331-336.
- Järvinen, A. 1989c. Patterns and causes of long-term variation in reproductive traits of the Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca*. - *Ornis Fennica* 66: 24-31.
- Järvinen, A. 1989d. Body mass and wing length of nestling Redstarts *Phoenicurus phoenicurus* in a harsh northern environment. - *Ornis Fennica* 66: 151-156.
- Järvinen, A. 1990. Incubation and nestling periods in hole-nesting passerines in Finish Lapland. - *Ornis Fennica* 67: 65-72.
- Järvinen, A. 1991. A meta-analitic study of the effects of female age on laying-date and clutch-size in the Great Tit *Parus major* and the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. - *Ibis* 133: 62-66.

- Järvinen, A. y Pyl, M. 1989. Egg dimensions of the Great Tit *Parus major* in southern Finland. - *Ornis Fennica* 66: 69-74.
- Järvinen, A. y Väisänen, R. A. 1983. Egg size and related reproductive traits in a southern passerine *Ficedula hypoleuca* breeding in an extreme northern environment. - *Ornis Scand.* 14: 253-262.
- Järvinen, A. y Väisänen, R. A. 1984. Reproduction of Pied Flycatchers (*Ficedula hypoleuca*) in good and bad breeding seasons in a northern marginal area. - *Auk* 101: 439-450.
- Järvinen, A. e Ylimaunu, J. 1986a. Intraclutch egg-size variation in birds: physiological responses of individuals to fluctuations in environmental conditions. - *Auk* 103: 235-237.
- Järvinen, A. e Ylimaunu, J. 1986b. Growth of nestling Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* in northern Lapland. - *Ornis Fennica* 63: 17-25.
- Johansson, H. 1974. Kullstorlek och hächningsframgång hos vissa holkhäckande småfåglar i centrala Sverige 1972-1974 (1952-1963). - *Fauna och Flora* 6: 212-218.
- Johnson, A. L. 1986. Reproduction in the female. - pp. 403-431 en Sturkie, P. D. (ed.) *Avian physiology*, 4^a ed. Springer Verlag, New York.
- Jones, P. J. 1973. *Some aspects of the feeding ecology of the Great Tit*. - PhD Thesis, University of Oxford.
- Jones, R. E. 1971. The incubation patch in birds. - *Biol. Rev.* 46: 315-339.
- Kendeigh, S. C. 1941. Length of day and energy requirements for gonad development and egg-laying in birds. - *Ecology* 22: 237-248.
- Kendeigh, S. C. 1952. Parental care and its evolution in birds. - *Ill. Biol. Monogr.* 22: 1-357.
- Kendeigh, S. C. 1973. Monthly variations in the energy budget of the House Sparrow throughout the year. - pp. 17-58 en Kendeigh, S. C. y Pinowski, J. (eds.) *Productivity, dynamics, and systematics of granivorous birds*. Inst. Ecology, Dziekanow.
- Kerpez, T. A. y Smith, N. S. 1990. Competition between european Starlings and native woodpeckers for nest cavities in Saguaros. - *Auk* 107: 367-375.
- Kikkawa, J. 1980. Winter survival in relation to dominance classes among Silvereyes *Zosterops lateralis chlorocephala* of Heron Island, Great Barrier Reef. - *Ibis* 122: 437-446.
- Kilham, L. 1971. Reproductive behavior of Yellow-bellied Sapsuckers. I. Preference for nesting in *Fomes*-infected aspens and nest hole interrelations with flying squirrels, raccoons, and other animals. - *Wilson Bull.* 83: 159-171.
- King, J. R. 1973. Energetics of reproduction in birds. - pp. 78-120 en Farner, D. S. (ed.) *Breeding biology of birds*. Nat. Acad. Sci., Washington D. C.
- King, J. R. y Hubbard, J. D. 1981. Comparative patterns of nestling growth in White-crowned Sparrows. - *Condor* 83: 362-369.
- Kiziroglu, I. 1982. Brutbiologische Untersuchungen an vier Meisenarten (*Parus*) in der Umgebung von Ankara. - *J. Orn.* 123: 409-423.

- Kiziroglu, I. 1988. Über die Nestbesuchsaktivität der Altvögel und die Gewichtsentwicklung der Nestjungen bei einigen Meisenarten (*Parus* sp.). - *Verh. orn. Ges. Bayern* 24: 743-750.
- Klejnotowski, Z. 1987. Skład pokarmu pisklat szpaka (*Sturnus vulgaris* L.), mazurek (*Passer montanus* L.) i sikorki bogatki (*Parus major* L.) gniezdzących się w sadzie. - *Rocz. Akad. Roln. Poznaniu* CLXIX, *Ornithol. Stos.* 13: 85-89.
- Klomp, H. 1970. The determination of clutch size in birds. A review. - *Ardea* 58: 1-124.
- Kluijver, H. N. 1950. Daily routines of the Great Tit, *Parus m. major* L. - *Ardea* 38: 99-135.
- Kluijver, H. N. 1951. The population ecology of the Great Tit *Parus m. major* L. - *Ardea* 39: 1-135.
- Kluijver, H. N., van Balen, J. H. y Cavé, A. J. 1977. The occurrence of time-saving mechanisms in the breeding biology of the Great Tit, *Parus major*. - pp. 153-169 en Stonehouse, B. y Perrins, C. M. (eds.) *Evolutionary ecology*. Macmillan, London.
- Koenig, W. D. 1984. Geographical variation in clutch size in the Northern Flicker (*Colaptes auratus*): support for Ashmole's hypothesis. - *Auk* 101: 68-706.
- Kondelka, D. 1978. Die Brutbionomie der Kohlmeise (*Parus major*) in Obstholzbeständen. - *Folia Zool. (Brno)* 27: 239-248.
- Korpimäki, E. 1984. Clutch size and breeding success of Tengmalm's Owl *Aegolius funereus* in natural cavities and nest-boxes. - *Ornis Fennica* 61: 80-83.
- Korpimäki, E. 1985. Clutch size and breeding success in relation to the nest-box size in Tengmalm's Owl *Aegolius funereus*. - *Holarct. Ecol.* 8: 175-180.
- Korpimäki, E. 1987. Clutch size, breeding success and brood size experiments in Tengmalm's Owl *Aegolius funereus*: a test of hypotheses. - *Ornis Scand.* 18: 277-284.
- Koskimies, J. 1957. Variations in size and shape of eggs of the velvet scoter, *Melanitta fusca* (L.). - *Arch. Soc. "Vanamo"* 12: 58-69.
- Krebs, J. R. y Perrins, C. M. 1978. Behaviour and population regulation in the Great Tit (*Parus major*). - pp. 23-47 en Ebling, F. J. y Studdart, D. M. (eds.) *Population control by social behaviour*. Institute of Biology, London.
- Krementz, D. G. y Handford, P. 1984. Does avian clutch size increase with altitude? - *Oikos* 43: 256-259.
- Kuitunen, M. 1987. Seasonal and geographical variation in the clutch size of the Common Treecreeper *Certhia familiaris*. - *Ornis Fennica* 64: 125-136.
- Kuitunen, M. 1989. Food, space and time constraints on reproduction in the common treecreeper (*Certhia familiaris* L.). - *Biol. Res. Reports Univ. Jyväskylä* 15. (Tesis Doctoral)
- Lack, D. 1947. The significance of clutch-size. - *Ibis* 89: 302-352.
- Lack, D. 1948. The significance of clutch size. Part III. - *Ibis* 90: 24-45.
- Lack, D. 1950. Family-size in titmice of the genus *Parus*. - *Evolution* 4: 279-290.
- Lack, D. 1954. *The natural regulation of animal numbers*. - Clarendon Press, Oxford.
- Lack, D. 1958. A quantitative breeding study of British tits. - *Ardea* 46: 91-124.
- Lack, D. 1971. *Ecological isolation in birds*. Blackwell, Oxford.

- Lack, D. y Silva, E. T. 1949. The weight of nestling Robins. - *Ibis* 91: 64-78.
- Land, D., Marion, W. R. y O'Meara, T. E. 1989. Snag availability and cavity nesting birds in slash pine plantations. - *J. Wildl. Manage.* 53: 1165-1171.
- Leblanc, Y. 1987. Intraclutch variation in egg size of Canada Geese. - *Can. J. Zool.* 65: 3044-3047.
- Leblanc, Y. 1989. Variation in size of eggs of captive and wild Canada Geese. - *Ornis Scand.* 20: 93-98.
- Leclercq, B. 1976. Étude expérimentale des facteurs limitant la densité des mésanges en forêt. - *Alauda* 44: 301-318.
- Leclercq, B. 1977. Étude phenologique des paramètres liés à la reproduction des Mésanges en futaie de Chênes. - *Rev. Ecol. (Terre et Vie)* 31: 599-619.
- Lemel, J. 1989. Habitat distribution in the Great Tit *Parus major* in relation with reproductive success, dominance, and biometry. - *Ornis Scand.* 20: 226-233.
- Lennerstedt, I. 1983. Födoområden hos lövsångare *Phylloscopus trochilus* och svarttuit flungsnappare *Ficedula hypoleuca* i fjällsjörkskog. - *Vår Fågelv.* 42: 11-20.
- Lessells, C. M. y Avery, M. I. 1989. Hatching asynchrony in European Bee-eaters *Merops apiaster*. - *J. Anim. Ecol.* 58: 815-835.
- Likhachev, G. N. 1967. O velicine kladki nekotorych ptic v centre evropejskoj casti SSSR. - *Omitologija* 8: 165-174.
- Lindén, M. 1988. Reproductive trade-off between first and second clutches in the great tit *Parus major*: an experimental study. - *Oikos* 51: 285-290.
- Lindén, M. 1990. Reproductive investment and its fitness consequences in the Great Tit *Parus major*. - *Acta Univ. Ups.* 260. (Tesis Doctoral)
- Lindén, M. y Moller, A. P. 1989. Cost of reproduction and covariation of life history traits in birds. - *Trends Ecol. Evol.* 4: 367-371.
- Löhrl, H. 1973. Einfluß der Brutraumfläche auf die Gelegegröße der Kohlmeise (*Parus major*). - *J. Orn.* 114: 339-347.
- Löhrl, H. 1986. Experimente zur Bruthohlenwahl der Kohlmeise (*Parus major*). - *J. Orn.* 127: 51-59.
- Löhrl, H. 1987. Einfluß der Tiefe der Bruthöhle auf die Eizahl beim Kleiber (*Sitta europaea*). - *Ökol. Vögel* 9: 69-70.
- Lowther, P. E. 1979. The nesting biology of House Sparrow in Kansas. - *Kansas Orn. Soc. Bull.* 30: 23-26.
- Lundberg, A. 1979. Residency, migration and a compromise: adaptations to nest-site scarcity and food specialization in three Fennoscandian owl species. - *Oecologia* (Berl.) 41: 273-279.
- Lundberg, P. 1987. Breeding seasons of north scandinavian starlings (*Sturnus vulgaris*): constrained by food or time? - *J. Anim. Ecol.* 56: 847-855.

- Lundberg, P. y Silverin, B. 1986. Breeding cycles of two North Scandinavian starling *Sturnus vulgaris* populations and the circannual testicular and gonadotrophin cycles. - *Ornis Scand.* 17: 18-23.
- Lyon, B. E. y Montgomerie, R. D. 1985. Incubation feeding in Snow Buntings: female manipulation or indirect parental care? - *Behav. Ecol. Sociobiol.* 17: 279-284.
- MacRoberts, M. H. y MacRoberts, B. R. 1972. The relationship between laying date and incubation period in Herring and Lesser Black-backed Gulls. - *Ibis* 114: 93-97.
- Magrath, R. D. 1990. Hatching asynchrony in altricial birds. - *Biol. Rev.* 65: 587-622.
- Maher, W. J. 1964. Growth rate and development of endothermy in the Snow Bunting (*Plectrophenax nivalis*) and Lapland Longspur (*Calcarius lapponicus*) at Barrow, Alaska. - *Ecology* 45: 520-528.
- Makatsch, W. 1976. *Die Eier der Vögel Europas*, vol. 2. - Neuman Verlag, Leipzig.
- Margis, G. 1989. Variation in linear measurements of the Starling eggs *Sturnus vulgaris* in northern Lithuania. - *Acta Ornithol. Lithuanica* 1: 93-101.
- Martin, J.-L. 1988. *Variation géographique, adaptation et speciation: l'exemple de Parus caeruleus (Aves)*. - Thèse, Université du Languedoc.
- Martin, J.-L. y Bellot, M.-D. 1990. Variation in morphology, laying date and clutch size between non-Mediterranean and Mediterranean Blue Tits. - pp. 157-164 en Blondel, J., Gosler, A. G., Lebreton, J.-D. y McCleery, R. H. (eds.) *Population biology of Passerine birds. An integrated approach*. Springer-Verlag, Berlin.
- Martin, T. E. 1987. Food as a limit on breeding in birds: a life-history perspective. - *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 18: 453-487.
- Martin, T. E. 1988. Nest placement: implications for selected life-history traits, with special reference to clutch-size. - *Am. Nat.* 132: 900-910.
- McArthur, R. H. 1964. Environmental factors affecting species diversity. - *Am. Nat.* 98: 387-397.
- McCleery, R. H. y Perrins, C. M. 1985. Territory size, reproductive success and population dynamics in the great tit, *Parus major*. - pp. 353-373 en Sibly, R. M. y Smith, R. H. (eds.) *Behavioural ecology. Ecological consequences of adaptive behaviour*. Blackwell, Oxford.
- McEllin, S. M. 1979. Nest sites and population demographics of White-breasted and Pygmy nuthatches in Colorado. - *Condor* 81: 348-352.
- McLaughlin, R. L. y Montgomerie, R. D. 1985. Brood division by lapland longspurs. - *Auk* 102: 687-695.
- Mead, P. S. y Morton, P. L. 1985. Hatching asynchrony in the mountain white-crowned sparrow (*Zonotrichia leucophrys oriantha*): a selected or incidental trait? - *Auk* 102: 781-792.
- Meathrel, C. E. y Ryder, J. P. 1987. Intraclutch variation in the size, mass and composition of Ring-billed Gull eggs. - *Condor* 89: 364-368.

- Mebs, T. 1964. Zur Biologie und Populationsdynamik des Mäusebussards (*Buteo buteo*) (Unter besonderer Berücksichtigung der Abhängigkeit vom Massenwechsel der Feldmaus *Microtus arvalis*). - *J. Orn.* 105: 247-306.
- Menkhorst, P. W. 1984. Use of nest-boxes by forest vertebrates in Gippsland: acceptance, preference and demand. - *Aust. Wildl. Res.* 11: 255-264.
- Mertens, J. A. L. 1980. Energy requirements for incubation in Great Tits and other bird species. - *Ardea* 69: 185-192.
- Mertens, J. A. L. 1987. The influence of temperature on the energy reserves of female Great Tits during the breeding season. - *Ardea* 75: 73-80.
- Michelland, D. 1982. Survie en milieu insulaire: quelle stratégie? Le cas des Mésanges en Corse. - *Revue d'Écologie (Terre et Vie)* 36: 187-210.
- Mikkola, H. 1983. *Owls of Europe*. - Poyser, Calton.
- Miller, E. H. 1979. Egg size in the Least Sandpiper *Calidris minutilla* on Sable Island, Nova Scotia, Canada. - *Ornis Scand.* 10: 10-16.
- Mills, J. A. 1979. Factors affecting the egg size of Red-billed Gulls *Larus novaehollandiae scopulinus*. - *Ibis* 121: 53-67.
- Mock, D. W. 1984. Infanticide, siblicide, and avian nestling mortality. - pp. 3-30 en Hausfater, G. y Hrady, S. B. (eds.) *Infanticide: comparative and evolutionary perspectives*. Aldine, New York.
- Mock, D. W. 1985. Siblical brood reduction: the prey size hypothesis. - *Am. Nat.* 125: 327-343.
- Mock, D. W. y Ploger, B. J. 1987. Parental manipulation of optimal hatch asynchrony in cattle egrets: an experimental study. - *Anim. Behav.* 35: 150-160.
- Molina, J. F. 1971. Muestreo de nidadas para aves insectívoras en pinares de Soria. - *Bol. Serv. Plagas For.* 27: 63-70.
- Moller, A. P. 1984. Geographical trends in breeding parameters of Swallows *Hirundo rustica* and House Martins *Delichon urbica*. - *Ornis Scand.* 15: 43-54.
- Moller, A. P. 1987. Egg predation as a selective factor for nest design: an experiment. - *Oikos* 50: 91-94.
- Moller, A. P. 1989. Parasites, predators and nest boxes: facts and artefacts in nest box studies of birds? - *Oikos* 56: 421-423.
- Moller, A. P., Allander, K. y Dufva, R. 1990. Fitness effects of parasites on Passerine birds: a review. - pp. 269-280 en Blondel, J., Gosler, A. G., Lebreton, J.-D. y McCleery, R. H. (eds.) *Population biology of Passerine birds. An integrated approach*. Springer-Verlag, Berlin.
- Monrós, J. S. 1991. *Efecto del hábitat y de la competencia en la reproducción del carbonero común Parus major*. - Tesis de Licenciatura, Universidad de Valencia.
- Moreau, R. E. 1946. The recording of incubation and fledging periods. - *Brit. Birds* 39: 66-70.
- Moreno, J. 1987. Nestling growth and brood reduction in the Wheatear *Oenanthe oenanthe*. - *Ornis Scand.* 18: 302-309.

- Moreno, J. 1989. Energetic constraints on uniparental incubation in the Wheatear *Oenanthe oenanthe* (L.). - *Ardea* 77: 107-115.
- Moreno, J. y Carlson, A. 1989. Clutch size and the costs of incubation in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. - *Ornis Scand.* 20: 123-128.
- Morton, M. L. 1976. Adaptive strategies of *Zonotrichia* breeding at high latitude or high altitude. - *Proc. Int. Ornithol. Congr.* 16: 323-336.
- Morton, R., Tuart, L. D. y Wardhaugh, K. G. 1981. The analysis and standarisation of light-trap catches of *Heliothis armiger* (Hübner) and *H. punctiger* (Wallengren) (Lepidoptera: Noctuidae). - *Bull. Ent. Res.* 71: 207-225.
- Muller, Y. 1985. Étude comparée de la reproduction de la mésange charbonnière (*Parus major*) dans trois formations forestières des Vosges du Nord. - *Ciconia* 9: 1-21.
- Munro, H. L. y Rounds, R. C. 1985. Selection of artificial nest sites by five sympatric passerines. - *J. Wildl. Manage.* 49: 264-276.
- Murphy, E. C. 1978. Breeding ecology of house sparrows: spatial variation. - *Condor* 80: 180-193.
- Murphy, E. C. 1980. Body size of House Sparrows: reproductive and survival correlates. - *Proc. Int. Ornithol. Congr.* 17: 1155-1161.
- Murphy, E. C. y Haukioja, E. 1986. Clutch size in nidicolous birds. - pp. 141-180 en Johnston, R. F. (ed.) *Current ornithology*, vol. 4. Plenum Press, New York.
- Murphy, M. T. 1983. Ecological aspects of the reproductive biology of eastern kingbirds: geographic comparisons. - *Ecology* 64: 914-928.
- Murphy, M. T. 1986. Body size and condition, timing of breeding, and aspects of egg production in Eastern Kingbirds. - *Auk* 101: 465-476.
- Murton, R. K. y Westwood, N. J. 1977. *Avian breeding cycles*. Clarendon Press, Oxford.
- Neub, M. 1979. Brutbiologische Konsequenzen des asynchronen Schlüpfens bei Kohlmeise (*Parus major*) und Blaumeise (*Parus caeruleus*). - *J. Orn.* 120: 196-214.
- Newton, I. (ed.) 1989. *Lifetime reproduction in birds*. - Academic Press, London.
- Newton, I. y Marquiss, M. 1981. Effect of additional food on laying dates and clutch sizes of Sparrowhawks. - *Ornis Scand.* 12: 224-229.
- Nice, M. M. 1957. Nesting success in altricial birds. - *Auk* 74: 305-321.
- Nilsson, J. Å. y Smith, H. G. 1988. Incubation feeding as a male tactic for early hatching. - *Anim. Behav.* 36: 641-647.
- Nilsson, S. G. 1975. Kullstorlek och häckningsframgång i holkar och naturliga håll. - *Vår Fågelv.* 34: 207-211.
- Nilsson, S. G. 1984a. The evolution of nest-site selection among hole-nesting birds: the importance of nest predation and competition. - *Ornis Scand.* 15: 167-175.
- Nilsson, S. G. 1984b. Clutch size and breeding success of the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* in natural tree-holes. - *Ibis* 126: 407-410.

- Nilsson, S. G. 1986. Evolution of hole-nesting in birds: on balancing selection pressures. - *Auk* 103: 432-435.
- Nilsson, S. G. 1987. Limitation and regulation of population density in the Nuthatch *Sitta europaea* (Aves) breeding in natural cavities. - *J. Anim. Ecol.* 56: 921-937.
- Nisbet, I. C. T. y Cohen, M. E. 1975. Asynchronous hatching in common and roseate terns, *Sterna hirundo* and *S. dougallii*. - *Ibis* 117: 374-379.
- Nol, E., Baker, A. J. y Cadman, M. D. 1984. Clutch initiation dates, clutch size, and egg size of the American Oystercatcher in Virginia. - *Auk* 101: 855-867.
- Norusis, M. J. 1986. *SPSS/PC+ for the IBM PC/XT/AT*. - SPSS inc., Chicago, Illinois.
- Nur, N. 1986. Alternative reproductive tactics in birds: individual variation in clutch size. - pp. 49-77 en Bateson, P. P. G. y Klopfer, P. H. (eds.) *Perspectives in ethology*, vol. 7. Plenum Press, New York.
- Nur, N. 1990. The cost of reproduction in birds: evaluating the evidence from manipulative and non-manipulative studies. - pp. 281-296 en Blondel, J., Gosler, A. G., Lebreton, J.-D. y McCleery, R. H. (eds.) *Population biology of passerine birds. An integrated approach*. Springer-Verlag, Berlin.
- Nur, N. y Clobert, J. 1989. Measuring Darwinian fitness in birds: a field guide. - *Proc. Int. Ornithol. Congr.* 19: 2121-2130.
- O'Connor, R. J. 1978a. Brood reduction in birds: selection for fratricide, infanticide and suicide? - *Anim. Behav.* 26: 79-96.
- O'Connor, R. J. 1978b. Structure in avian growth patterns: a multivariate study of passerine development. - *J. Zool.* (London) 185: 147-172.
- O'Connor, R. J. 1984. *The growth and development of birds*. - Wiley & Sons, Chichester.
- Odum, E. P. 1941. Annual cycle of the Black-capped Chickadee. 2. - *Auk* 58: 518-545.
- Ojanen, M. 1983a. Significance of variation in egg traits in birds, with special reference to passerines. - *Acta Univ. Oulu. A 154 Biol.* 20. (Tesis Doctoral)
- Ojanen, M. 1983b. Effects of laying sequence and ambient temperature on the composition of eggs of the great tit *Parus major* and pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. - *Ann. Zool. Fennici* 20: 65-71.
- Ojanen, M., Orell, M. y Väisänen, R. A. 1978. Egg and clutch sizes in four passerine species in northern Finland. - *Ornis Fennica* 55: 60-68.
- Ojanen, M., Orell, M. y Väisänen, R. A. 1979. Role of heredity in egg size variation in the Great Tit, *Parus major*, and the Pied Flycatcher, *Ficedula hypoleuca*. - *Ornis Scand.* 10: 22-28.
- Ojanen, M., Orell, M. y Väisänen, R. A. 1981. Egg size variation within passerine clutches: effects of ambient temperatures and laying sequence. - *Ornis Fennica* 58: 93-108.
- Orell, M. 1983. Nestling growth in the Great Tit *Parus major* and the Willow Tit *P. montanus*. - *Ornis Fennica* 60: 65-82.

- Orell, M. y Ojanen, M. 1983a. Timing and length of the breeding season of the Great Tit, *Parus major*, and the Willow Tit, *P. montanus*, near Oulu, northern Finland. - *Ardea* 71: 183-198.
- Orell, M. y Ojanen, M. 1983b. Effect of habitat, date of laying and density on clutch size of the Great Tit *Parus major* in northern Finland. - *Holarct. Ecol.* 6: 413-423.
- Orell, M. y Ojanen, M. 1986. Relation of fitness of female Great Tits to clutch size and number of broods. - *Ornis Fennica* 63: 120-127.
- Ortiz, F. 1970. Resultados obtenidos en la aceptación de los nidos artificiales en un monte adhesionado de la provincia de Sevilla. - *Bol. Serv. Plagas For.* 25: 57-65.
- Otto, C. 1979. Environmental factors affecting egg weight within and between colonies of Fieldfare *Turdus pilaris*. - *Ornis Scand.* 10: 111-116.
- Owen, D. F. 1977. Latitudinal gradients in clutch size: an extension of David Lack's theory. - pp. 171-179 en Perrins, C. M. y Stonehouse, B. (eds.) *Evolutionary ecology*. MacMillan, London.
- Parsons, J. 1972. Egg size, laying date and incubation period in the Herring Gull. - *Ibis* 114: 536-541.
- Parsons, J. 1975. Seasonal variation in the breeding success of the Herring Gull: an experimental approach to pre-fledging success. - *J. Anim. Ecol.* 44: 553-573.
- Pascual, J. A. 1985. Ocupación de cajas anideras en montes de rebollo (*Quercus pyrenaica* Willd) de la provincia de Salamanca. - *Bol. Est. Cent. Ecol* 14: 35-46.
- Perrins, C. M. 1965. Population fluctuations and clutch size in the Great Tit, *Parus major*. - *J. Anim. Ecol.* 34: 601-647.
- Perrins, C. M. 1970. The timing of birds' breeding seasons. - *Ibis* 112: 242-255.
- Perrins, C. M. 1979. *British tits*. - Collins, London.
- Perrins, C. M. y Birkhead, T. R. 1983. *Avian ecology*. Blackie, Glasgow.
- Perrins, C. M. 1990a. Factors affecting clutch size in Great and Blue Tits. - pp. 121-130 en Blondel, J., Gosler, A. G., Lebreton, J.-D. y McCleery, R. H. (eds.) *Population biology of Passerine birds. An integrated approach*. Springer-Verlag, Berlin.
- Perrins, C. M. 1990b. Concluding remarks: dispersal and gene flow. - pp. 475-480 en Blondel, J., Gosler, A. G., Lebreton, J.-D. y McCleery, R. H. (eds.) *Population biology of Passerine birds. An integrated approach*. Springer-Verlag, Berlin.
- Perrins, C. M. 1991. Tits and their caterpillar food supply. - *Ibis* 133 suppl. I: 49-54.
- Perrins, C. M. y McCleery, R. H. 1989. Laying dates and clutch size in the Great Tit. - *Wilson Bull.* 101: 236-253.
- Persson, B. 1976. Influence of weather and nocturnal illumination on the activity and abundance of populations of Noctuids (Lepidoptera) in south coastal Queensland. - *Bull. Ent. Res.* 66: 33-63.
- Peterson, B. y Gauthier, G. 1985. Nest site use by cavity-nesting birds of the Cariboo Parkland, British Columbia. - *Wilson Bull.* 97: 319-331.
- Pettifor, R. A. 1989. *Individual variation in clutch size in tits*. - PhD Thesis, University of Oxford.

- Pfeifer, S. y Keil, W. 1959. Siebenjährige Untersuchungen zur Einährungsbiologie nestjunger Singvogel. - *Luscinia* 32: 13-18.
- Phillips, J. G., Butler, P. J. y Sharp, P. J. 1985. *Physiological strategies in avian biology*. - Blackie, Glasgow.
- Pierce, F. N. 1942. *The genitalia of the group Noctuidae of the Lepidoptera of the British Islands. (Female)* - Classey, Faringdon.
- Pierce, F. N. 1967. *The genitalia of the group Noctuidae of the Lepidoptera of the British Islands. (Male)* - Classey, Middlesex.
- Pierotti, R. y Annett, C. A. 1987. Specialization and switching in an ecological generalist: diet and reproductive output in the Herring Gull. - pp. 417-442 en Kamil, A. C., Krebs, J. R. y Pulliam, H. R. (eds.) *Foraging behavior*. Plenum Press, New York.
- Pierotti, R. y Bellrose, C. A. 1986. Proximate and ultimate causation of egg size and the "third-chick disadvantage" in the Western Gulls. - *Auk* 103: 401-407.
- Pikula, J. 1971. Die Variabilität der Eier der Population *Turdus philomelos*, Brehm 1831 in der CSSR. - *Zool. Listy* 20: 69-83.
- Pikula, J. 1974. Ökologie der Art *Turdus merula* in der CSSR. - *Acta Sc. Nat. Brno* 8: 1-42.
- Pikula, J. 1975. Gelegegröße und Brutbeginn bei *Parus major* und *Parus ater* im Bergmassiv Belanské Tatry. - *Zool. Listy* 24: 373-384.
- Potti, J. y Montalvo, S. 1990. Ocupación de áreas con nidales por el papamoscas cerrojillo (*Ficedula hypoleuca*). - *Ardeola* 37: 75-84.
- Potti, J., Montalvo, S., Sánchez-Aguado, F. J. y Blanco, D. 1988. La reproducción del Herrerillo Común (*Parus caeruleus*) en un robledal del centro de España. - *Ardeola* 35: 31-43.
- Potti, J., Sánchez-Aguado, F. J., Blanco, D. y Montalvo, S. 1987. Breeding data for a population of Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca* in Central Spain. - *Ardeola* 34: 105-110.
- Price, T. D. 1985. Reproductive responses to varying food supply in a population of Darwin's finches: clutch size, growth rates and hatching synchrony. - *Oecologia* (Berl.) 66: 411-416.
- Pryl, M. 1980. Satakielen *Luscinia luscinia* pesimäbiologiasta Suomessa. - *Ornis Fennica* 57: 33-39.
- Rahn, H. y Ar, A. 1974. The avian egg: incubation time and water loss. - *Condor* 76: 147-152.
- Raphael, M. G. 1985. Orientation of American Kestrel nest cavities and nest trees. - *Condor* 87: 437-438.
- Raphael, M. G. y White, M. 1984. Use of snags by cavity nesting birds in the Sierra Nevada. - *Wildl. Monogr.* 86: 1-66.
- Rasch, G. 1985. The ecology of cavity nesting in the Stitchbird (*Notiomystis cincta*). - *N. Z. J. Zool.* 12: 637-642.
- Rheinwald, G. 1975. Gewichtsentwicklung einiger nestjunger Höhlenbrüter. - *J. Orn.* 116: 55-64.
- Richter, W. 1984. Nestling survival and growth in the Yellow-headed Blackbird, *Xanthocephalus xanthocephalus*. - *Ecology* 65: 597-608.

- Ricklefs, R. E. 1967. A graphical method of fitting equations to growth curves. - *Ecology* 48: 978-983.
- Ricklefs, R. E. 1973. Patterns of growth in birds. II. Growth rate and the mode of development. - *Ibis* 115: 177-201.
- Ricklefs, R. E. 1980. Geographical variations in clutch-size among passerine birds: Ashmoe's hypothesis. - *Auk* 97: 38-49.
- Ricklefs, R. E. 1982. Some considerations on sibling competition and avian growth rates. - *Auk* 99: 141-147.
- Ricklefs, R. E. 1983. Avian postnatal development. - pp. 1-83 en Farner, D. S., King, J. R. y Parles, K. C. (eds.) *Avian Biology*, vol. VII. Academic Press, New York.
- Ricklefs, R. E. 1984. Components of variance in measurements of nestling European Starlings (*Sturnus vulgaris*) in Southeastern Pennsylvania. - *Auk* 101: 319-333.
- Ricklefs, R. E. y Peters, S. 1979. Intraspecific variation in the growth rate of nestling Starlings (*Sturnus vulgaris*). - *Bird Banding* 50: 338-348.
- Rofstad, G. y Sandvik, J. 1985. Variation in egg size of the Hooded Crow *Corvus corone cornix*. - *Ornis Scand.* 16: 38-44.
- Rofstad, G. y Sandvik, J. 1987. Morphology of hatchlings Hooded Crows and its relation to egg volume. - *Condor* 89: 494-499.
- Rohwer, F. C. y Eisenhauer, D. I. 1989. Egg mass and clutch size relationships in geese, eiders, and swans. - *Ornis Scand.* 20: 43-48.
- Rosenius, P. 1926. *Sveriges fåglar och fågelbon*, vol. I. - Första Bandet, Lund.
- Ross, H. A. 1980. Growth of nestling Ipswich Sparrows in relation to season, habitat, brood size, and parental age. - *Auk* 97: 721-732.
- Royama, T. 1966a. A reinterpretation of courtship feeding. - *Bird Study* 13: 116-129.
- Royama, T. 1966b. Factors governing feeding rate, food requirement and brood size of nestling Great Tits *Parus major*. - *Ibis* 108: 313-347.
- Royama, T. 1969. A model for the global variation of clutch-size in birds. - *Oikos* 20: 562-567.
- Royama, T. 1970. Factors governing the hunting behaviour and selection of food by the Great Tit (*Parus major* L.). - *J. Anim. Ecol.* 39: 619-668.
- Runde, O. J. y Barrett, R. T. 1981. Variations in egg size and incubation period of the Kittiwake *Rissa tridactyla* in Norway. - *Ornis Scand.* 12: 80-86.
- Rydén, O. 1978. Egg weight in relation to laying sequence in a South Swedish urban population of the Blackbird *Turdus merula*. - *Ornis Scand.* 9: 172-177.
- Sæther, B.-E. 1988. Pattern of covariation between life-history traits of European birds. - *Nature* 331: 616-617.
- Sæther, B.-E. 1990. Age-specific variation in reproductive performance of birds. - pp. 251-283 en Power, D. M. (ed.) *Current Ornithology*, vol. 7. Plenum Press, New York.

- Sánchez-Aguado, F. J. 1983. *Biología del gorrión molinero, Passer montanus L., en el valle del Río Henares*. - Tesis Doctoral, Universidad de Alcalá de Henares.
- Sánchez-Aguado, F. J. 1985. Crecimiento de los pollos de Gorrión Molinero (*Passer montanus L.*). - *Doñana, Acta Vert.* 12: 197-209.
- Saunders, D. A. 1979. The availability of tree hollows for use as nest sites by white-tailed black cockatoos. - *Aust. Wildl. Res.* 6: 205-216.
- Saunders, D. A., Smith, G. T. y Rowley, I. 1982. The availability and dimensions of tree hollows that provide nest sites for cockatoos (Psittaciformes) in Western Australia. - *Aust. Wildl. Res.* 9: 541-556.
- Scebba, S. 1983. A note about Great Tit (*Parus major*) in the Vivara Island, Gulf of Naples. - *Gli Uccelli d'Italia* 8: 168-175.
- Schiermann, G. 1934. Studien über Siedlungsdichte in Brutgebiete. II. Der Brandenburgische Kiefernwald. - *J. Orn.* 82: 455-486.
- Schifferli, L. 1973. The effect of egg weight on the subsequent growth of nestling Great Tits, *Parus major*. - *Ibis* 115: 549-558.
- Schmidt, K.-H. y Einloft-Achenbach, H. 1984. Können isolierte Meisenpopulationen in Städten ihren Bestand erhalten? - *Vogelwelt* 105: 97-105.
- Shaw, P. 1985. Brood reduction in the blue-eyed shag *Phalacrocorax atriceps*. - *Ibis* 127: 476-494.
- Short, L. L. 1979. Burdens of the picid hole-excavating habit. - *Wilson Bull.* 91: 16-28.
- Siegel, S. y Castellan Jr., N. J. 1988. *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*, 2ª ed. - McGraw-Hill, Singapore.
- Simons, L. S. y Martin, T. E. 1990. Food limitation of avian reproduction: an experiment with the Cactus Wren. - *Ecology* 71: 869-876.
- Singer, R. y Yom-Tov, Y. 1988. The breeding biology of the House Sparrow *Passer domesticus* in Israel. - *Ornis Scand.* 19: 139-144.
- Skagen, S. K. 1987. Hatching asynchrony in American goldfinches: an experimental study. - *Ecology* 68: 1747-1759.
- Skutch, A. F. 1949. Do tropical birds rear as many young as they can nourish? - *Ibis* 91: 430-455.
- Skutch, A. F. 1962. The constancy of incubation. - *Wilson Bull.* 74: 115-152.
- Slagsvold, T. 1975a. Breeding time of birds in relation to latitude. - *Norw. J. Zool.* 23: 213-218.
- Slagsvold, T. 1975b. Hypotheses on breeding time and clutch size in birds. - *Norw. J. Zool.* 23: 219-222.
- Slagsvold, T. 1976. Annual and geographical variation in the time of breeding of the Great Tit *Parus major* and the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* in relation to environmental phenology and spring temperature. - *Ornis Scand.* 7: 127-145.
- Slagsvold, T. 1981. Clutch-size and population stability in birds: a test of hypotheses. - *Oecologia* (Berlin) 49: 213-217.

- Slagsvold, T. 1982. Clutch size, nest size, and hatching asynchrony in birds: experiments with the fieldfare (*Turdus pilaris*). - *Ecology* 63: 1389-1399.
- Slagsvold, T. 1985. Asynchronous hatching in passerine birds: influence of hatching failure and brood reduction. - *Ornis Scand.* 16: 81-87.
- Slagsvold, T. 1986. Asynchronous versus synchronous hatching in birds: experiments with the pied flycatcher. - *J. Anim. Ecol.* 55: 1115-1134.
- Slagsvold, T. y Lifjeld, J. T. 1988. Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca* prefer dry nest cavities. - *Fauna norv. Ser. C, Cinclus* 11: 67-70.
- Slagsvold, T. y Lifjeld, J. T. 1989. Constraints of hatching asynchrony and egg size in pied flycatchers. - *J. Anim. Ecol.* 58: 837-849.
- Slagsvold, T. y Sæther, B.-E. 1979. Time of egg-laying and clutch size variation in the Fieldfare *Turdus pilaris*. - *Fauna norv. Ser. C, Cinclus* 2: 53-59.
- Slagsvold, T., Sandvik, J., Rofstad, G., Lorentsen, Ö. y Husby, M. 1984. On the adaptive value of intraclutch egg-size variation in birds. - *Auk* 101: 685-697.
- Slatkin, M. K. 1987. Gene flow and the geographic structure of natural populations. - *Science* 236: 787-792.
- Smith, H. G. 1988. *Reproductive costs and offspring quality: the evolution of clutch size in tits (Parus)*. - PhD Thesis, University of Lund.
- Smith, H. G. 1989. Larger clutches take longer to incubate. - *Ornis Scand.* 20: 156-158.
- Smith, H. G., Källander, H. y Nilsson, J.-Å. 1987. Effect of experimentally altered brood size on frequency and timing of second clutches in the great tit. - *Auk* 104: 700-706.
- Smith, H. G., Källander, H. y Nilsson, J.-Å. 1989. The significance of clutch overlap in Great Tit *Parus major*. - *Ibis* 131: 589-600.
- Smith, K. G. 1988. Clutch-size dependent asynchronous hatching and brood reduction in *Junco hyemalis*. - *Auk* 105: 200-203.
- Snow, D. W. 1953. *Systematics and comparative ecology of the genus Parus in the Palearctic region*. - PhD Thesis, University of Oxford.
- Snow, D. W. 1954. The habitats of Eurasian tits (*Parus* spp.). - *Ibis* 96: 565-585.
- Snyder, F. R. 1977. Increasing reproductive effort and success by reducing nest site limitations. - pp. 27-33 en Temple, S. A. (ed.) *Endangered birds: management techniques for preserving threatened species*. Univ. Wisconsin Press, Madison, Wisconsin.
- Sokal, R. R. y Rohlf, F. J. 1981. *Biometry*, 2ª ed. - Freeman, New York.
- Soler, M. 1988. Egg size variation in the Jackdaw *Corvus monedula* in Granada, Spain. - *Bird Study* 35: 69-76.
- Soler, M. y Soler, J. J. 1987. Fenología de puesta en *Corvus monedula*. Análisis de los factores que pueden afectarla. - *Ardeola* 34: 3-14.
- Soler, M. y Soler, J. J. 1990. Crecimiento de los pollos de la Grajilla (*Corvus monedula*), relación entre desarrollo y comportamiento petitorio. - *Ardeola* 37: 37-52.

- Southern, H. N. 1970. The natural control of a population of Tawny Owls *Strix aluco*. - *J. Zool.* (Lond.) 162: 197-285.
- Southwood, T. R. E. 1977. Habitat, the templet for ecological strategies? - *J. Anim. Ecol.* 46: 337-365.
- Southwood, T. R. E. 1978. *Ecological methods. With particular reference to the study of insect populations.* Chapman & Hall, London.
- Stauffer, D. F. y Best, L. B. 1982. Nest-site selection by cavity nesting birds of riparian habitats in Iowa. - *Wilson Bull.* 94: 329-337.
- Stearns, S. C. 1976. Life-history tactics: a review of the ideas. - *Quart. Rev. Biol.* 51: 3-47.
- Stearns, S. C. 1989. Trade-offs in life-history evolution. - *Funct. Ecol.* 3: 259-268.
- Sternberg, H. y Winkel, W. 1970. Über die Ei-Grösse des Trauerschnäppers (*Ficedula hypoleuca*) und ihre Beziehung zu Zeit, Alter und Biotop. - *Vogelwarte* 25: 260-267.
- Stinson, C. H. 1979. On the selective advantage of fratricide in birds. - *Evolution* 33: 1219-1225.
- Svensson, B. W. 1978. Clutch dimensions and aspects of the breeding strategy of the Chaffinch *Fringilla coelebs* in northern Europe: a study based on egg collections. - *Ornis Scand.* 9: 66-83.
- Sydeman, W. J., Penniman, J. F., Penniman, T. M., Pyle, P. y Ainley, D. G. 1991. Breeding performance in the western gull: effects of parental age, timing of breeding and year in relation to food availability. - *J. Anim. Ecol.* 60: 135-149.
- Taylor, L. R. 1963. Analysis of the effect of temperature on insects in flight. - *J. Anim. Ecol.* 32: 99-117.
- Teather, K. L. y Weatherhead, P. J. 1989. Sex-specific mortality in nestling great-tailed grackles. - *Ecology* 70: 1485-1493.
- Tinbergen, J. M. y Boerlijst, M. C. 1990. Nestling weight and survival in individual great tits (*Parus major*). - *J. Anim. Ecol.* 59: 1113-1127.
- Tinbergen, J. M. y Van Balen, J. H. 1989. Food and multiple breeding. - *Proc. Int. Ornithol. Congr.* 19: 380-391.
- Tinbergen, L. 1960. The natural control of insects in pinewood. I. Factors influencing the intensity of predation by songbirds. - *Archs. Néerl. Zool.* 43: 265-343.
- Tomek, T. 1988. The breeding biology of the Dunnock, *Prunella modularis* (Linnaeus, 1758), in the Ojcow National Park (South Poland). - *Acta Zool. Cracov.* 31: 115-166.
- Török, J. 1985. The diet niche relationships of the Great Tit (*Parus major*) and the Blue Tit (*Parus caeruleus*) nestlings in oak forest. - *Opusc. Zool.* (Budapest) 19-20: 99-108.
- Tullett, S. G. 1985. Incubation. - pp. 303-305 en Campbell, B. y Lack, E. (eds.) *A dictionary of birds.* Poyser, Calton.
- Tralongo, S. 1987. *Osservazioni bio-ecologiche su Parus major Linnaeus e P. caeruleus Linnaeus (Aves: Paridae) in un bosco dell'appennino emiliano.* - Tesi di Laurea, Università di Padova.

- Tralongo, S. 1988. Studio sull'ecologia della cinciallegra *Parus major* L. e della cinciarella *Parus caeruleus* L. in un bosco ceduo. - *Picus* 14: 91-96.
- Tralongo, S. 1990. Aspetti della predazione sui Paridi in nidi artificiali. - *Picus* 16: 99-104.
- Troetschler, T. G. 1976. Acorn Woodpecker breeding strategy as affected by starling nest-hole competition. - *Condor* 78: 151-165.
- Tyrväinen, H. 1969. The breeding biology of the redwing (*Turdus iliacus* L.). - *Ann. Zool. Fennici* 6: 1-46.
- Väisänen, R. A. 1969. Evolution of the Ringed Plover *Charadrius hiaticula* L. during the last hundred years in Europe. A new computer method based on egg dimensions. - *Ann. Acad. Sci. Fennicae A IV* 149: 1-90.
- Van Balen, J. H. 1973. A comparative study of the breeding ecology of the Great Tit *Parus major* in different habitats. - *Ardea* 61: 1-93.
- 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.
- Van Balen, J. H., Van Body, C. J. H., Franeker, J. K. 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.
- Van Noordwijk, A. J. 1984. Quantitative genetics in natural populations of birds illustrated with examples from the Great Tit, *Parus major*. - pp. 67-79 en Wöhrmann, K. y Loeschcke, V. (eds.) *Population biology and evolution*. Springer-Verlag, Berlin.
- Van Noordwijk, A. J. 1987. Quantitative ecological genetics of Great Tits. - pp. 363-380 en Cooke, F. y Buckley, P. A. (eds.) *Avian genetics. A population and ecological approach*. Academic Press, London.
- Van Noordwijk, A. J., Keizer, L. C. P., Van Balen, J. H. y Scharloo, W. 1981. Genetic variation in egg dimensions in natural populations of the Great Tit. - *Genetica* 55: 221-232.
- Verhulst, S. y Tinbergen, J. M. 1991. Experimental evidence for a causal relationship between timing and success of reproduction in the great tit *Parus m. major*. - *J. Anim. Ecol.* 60: 269-282.
- Vleck, C. M. 1981. Energetic cost of incubation in the Zebra Finch. - *Condor* 83: 229-237.
- Von Haartman, L. 1967. Clutch-size in the Pied Flycatcher. - *Proc. Int. Ornithol. Congr.* 14: 155-164.
- Von Haartman, L. 1969. The nesting habits of Finnish birds. I. Passeriformes. - *Comm. Biol.* 32: 1-187.
- Von Haartman, L. 1971. Population dynamics. - pp. 391-459 en Farner, D. S. y King, J. R. (eds.) *Avian biology*, vol. I. Academic Press, New York.
- Von Haartman, L. 1982. Two modes of clutch size determination in passerine birds. - *J. Yamashina Inst. Ornithol.* 14: 214-219.
- Voous, K. H. 1960. *Atlas of European birds*. - Nelson, London.

- Walsberg, G. E. 1983a. Avian ecological energetics. - pp. 161-220 en Farner, D. S. y King, J. R. (eds.) *Avian biology*, vol. VII. Academic Press, New York.
- Walsberg, G. E. 1983b. Ecological energetics: what are the questions? - pp. 135-158 en Brush, A. H. y Clark Jr., G. A. (eds.) *Perspectives in ornithology*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Waters, J. R., Noon, B. R. y Verner, J. 1990. Lack of nest site limitation in a cavity-nesting bird community. - *J. Wildl. Manage.* 54: 239-245.
- Weathers, W. W. y Sullivan, K. A. 1989. Juvenile foraging proficiency, parental effort, and avian reproductive success. - *Ecol. Monogr.* 59: 223-246.
- Weisheit, A. S. y Creighton, P. D. 1989. Interference by House Sparrows in nesting activities of Barn Swallows. - *J. Field Ornithol.* 60: 323-328.
- Wendland, V. 1981. Cyclic population changes in three mouse species in the same woodland. - *Oecologia* (Berl.) 48: 7-12.
- Wendland, V. 1984. The influence of prey fluctuations on the breeding success of the Tawny Owl *Strix aluco*. - *Ibis* 126: 284-295.
- Wesolowski, T. 1983. Conjectures, venturous suggestions or "Evolution of hole-nesting in birds"? - *Ornis Scand.* 14: 63-65.
- Wesolowski, T. 1989. Nest-sites of hole-nesters in a primeval temperate forest (Bialowieza National Park, Poland). - *Acta Orn.* 25.
- Wesolowski, T. y Stawarczyk, T. 1991. Survival and population dynamics of Nuthatches *Sitta europaea* breeding in natural cavities in a primeval temperate forest. - *Ornis Scand.* 22: 143-154.
- White, F. N. y Kinney, J. L. 1964. Avian incubation. - *Science* 186: 107-115.
- Wiggins, D. A. 1990. Sources of variation in egg mass of the Tree Swallows *Tachycineta bicolor*. - *Ornis Scand.* 21: 157-160.
- Wiklund, C. G. 1985. Fieldfare *Turdus pilaris* breeding strategy: the importance of asynchronous hatching and resources needed for egg formation. - *Ornis Scand.* 16: 213-221.
- Williams, A. J. y Cooper, J. 1983. The crowned cormorant: breeding biology, diet and offspring reduction strategy. - *Ostrich* 54: 213-219.
- Williams, C. B. 1961. Studies in the effect of weather conditions on the activity and abundance of insect populations. - *Phil. Trans. Royal Soc. London. Series B. Biol. Sci.* 713, 244: 331-378.
- Williamson, F. S. L. y Emison, W. B. 1971. Variation in the timing of breeding and molt of the Lapland longspur (*Calcarius lapponicus*) in Alaska, with relation to differences in latitude. - *BioScience* 21: 701-707.
- Winkel, W. 1970. Experimentelle Untersuchungen zur Brutbiologie von Kohl- und Blaumeise (*Parus major* und *P. caeruleus*). Über die Legeperiode, Eigrösse, Brutdauer, Nestlingsentwicklung und Reaktion bei Veränderung der Eizahl. - *J. Orn.* 111: 154-174.

- Winkel, W. 1975. Vergleichend-brutbiologische Untersuchungen an fünf Meisen-Arten (*Parus* spp.) in einem niedersächsischen Aufforstungsgebiet mit Japanischer Lärche *Larix leptolepis*. - *Vogelwelt* 96: 41-63, 104-114.
- Winkel, W. 1980. Über die Flügelänge von Kohl-, Blau- und Tannenmeisen (*Parus major*, *P. caeruleus* und *P. ater*) in Beziehung zu Geschlecht und Alter. - *Beitr. Vogelkd.* 26: 213-221.
- Winkel, W. y Winkel, D. 1987. Gelegestärke und Ausfliege-Erfolg bei Erst- und Zweit-bruten von Kohl- un Tannenmeisen (*Parus major*, *P. ater*) Befunde aus einem Lärchenforst.- *Vogelwelt* 108: 209-220.
- Winkler, D. W. y Walters, J. R. 1983. The determination of clutch size in precocial birds. - pp. 33-68 en Johnston, R. F. (ed.) *Current ornithology*, vol. 1. Plenum Press, New York.
- Witherby, H. F., Jourdain, F. C. R., Ticehurst, N. F. y Tucker, B. W. 1943. *The handbook of British birds*, vol. 1. - H. F. & G. Witherby Ltd., London.
- Worth, C. B. 1940. Egg volumes and incubation periods. - *Auk* 57:44-60.
- Wyndham, E. 1986. Length of birds' breeding seasons. - *Am. Nat.* 128: 155-164.
- Ylimaunu, J. y Järvinen, A. 1987. Do Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca* have a brood-survival or brood-reduction strategy? - *Ornis Fennica* 64: 10-15.
- Yom-Tov, Y. y Ar, A. 1980. On the breeding ecology of the Dead Sea sparrow, *Passer moabiticus*. - *Israel J. Zool.* 29: 171-187.
- Yom-Tov, Y. y Hilborn, R. 1981. Energetic constraints on clutch size and time of breeding in temperate zone birds. - *Oecologia* (Berl.) 48: 234-243.
- Zach, R. y Mayoh, K. R. 1982. Weight and feather growth of nestling Tree Swallows. *Can. J. Zool.* 60: 1080-1090.
- Zang, V. H. 1982. Der Einfluß der Höhenlage auf Alterszusammensetzung und Bruthbiologie bei Kohl- und Blaumeise (*Parus major*, *P. caeruleus*) im Harz. - *J. Orn.* 123: 145-154.
- Zarnowitz, J. E. y Manuwal, D. A. 1985. The effects of forest management on cavity-nesting birds in northwestern Washington. - *J. Wildl. Manage.* 49: 255-263.
- Zeleny, L. 1976. *The bluebird: how you can help its fight for survival*. - Indiana Univ. Press, Bloomington.
- Zink, G. 1959. Zeitliche Faktoren im Brutablauf der Kohlmeise (*Parus major*). Untersuchungen an einer gekennzeichneten Population von Kohlmeisen in Möggingen-Radolfzell (II). - *Vogelwarte* 20: 128-134.
- Zink, R. M. 1989. The study of geographic variation. - *Auk* 106: 157-160.
- Zink, R. M. y Remsen Jr., J. V. 1986. Evolutionary processes and patterns of geographic variation in birds. - pp. 1-69 en Johnston, R. F. (ed.) *Current ornithology*, vol. 4. Plenum Press, New York.

APÉNDICE

TRABAJOS PUBLICADOS

En las páginas siguientes se reproducen los artículos publicados por el autor de esta tesis que están directamente relacionados con el objeto del presente estudio. Éstos son:

- Gil-Delgado, J. A. y Barba, E. 1987. Aves nidificantes en huecos de los naranjos. - *Mediterránea Ser. Biol.* 9: 29-40.
- Barba, E., Gil-Delgado, J. A. y López, G. 1988. El tamaño de la puesta del carbonero común (*Parus major*) en los naranjales valencianos y en el encinar de Monte Poblet (Tarragona). - *Mediterránea Ser. Biol.* 10: 5-11.
- Barba, E., Gil-Delgado, J. A. y López, J. A. 1989. La alimentación de los pollos del carbonero común (*Parus major*) en el naranjal valenciano. - *Ardeola* 36: 83-87.
- Barba, E. y Gil-Delgado, J. A. 1990. Competition for nest-boxes among four vertebrate species: an experimental study in orange groves. - *Holarct. Ecol.* 13: 183-186.
- Barba, E. y Gil-Delgado, J. A. 1990. Seasonal variation in nestling diet of the Great Tit *Parus major* in orange groves in eastern Spain. - *Ornis Scand.* 21: 296-298.
- Barba, E. y López, J. A. 1990. Altura de nidificación del carbonero común, *Parus major*, en el naranjal: preferencias, limitaciones del medio, y relaciones interespecíficas. - *Doñana, Acta Vert.* 17: 49-55.

AVES NIDIFICANTES EN HUECOS DE LOS NARANJOS

por

J. A. GIL-DELGADO y E. BARBA

RESUMEN

Dos especies de aves crían en los huecos de los naranjos, el Carbonero Común y el Torcecuello. El Carbonero Común presenta densidades que se insertan en el intervalo de los bosques caducifolios. La población se caracteriza por presentar parejas que no crían. La supervivencia en el nido es similar al de otras especies que construyen nidos abiertos, por lo que criar en huecos en el naranjal, no ofrece ventajas en el éxito reproductor. La predación ejerce una fuerte presión durante el período nidícola. La supervivencia de los pollos en el nido está determinada por la «calidad» del hueco, siendo la altura a la que está situada la entrada uno de los factores influyentes. Con estas características, la mortalidad una vez abandonado el nido debe ser baja para mantener la población estabilizada.

SUMMARY

Parus major and *Jyns torquilla* breed in natural holes in orange groves. *P. major* has a density of 5-8 pairs/10 ha. and *J. torquilla* has a density of 0.6-1.2 pairs/10 ha. Clutch-size of Great Tit is 6.4 eggs ($n=10$). There are some Great Tit pairs which do not breed, although these pairs keep a territory throughout the breeding season. The breeding success is similar to open-nesting species, so nesting in orange tree-holes has not advantage for this species. Predations is the most important cause of nest mortality. «Quality» of tree-holes must be important in nest survival. Mortality after leaving the nest must be low to keep a stable population.

INTRODUCCION

La presencia del Carbonero Común (*Parus major*) como especie nidificante en los naranjos, es señalada por GIL-DELGADO (1983), al mostrar el

(1) Departamento de Ecología, Universidad de Valencia. Burjassot (Valencia).

estatus poblacional durante la temporada reproductora en el período de 1975-1980. Sin embargo, aunque la información sobre otras especies que crían en este hábitat es notable (véase p. e. GIL-DELGADO y ESCARRE 1977, GIL-DELGADO 1981, ESCOBAR y GIL-DELGADO 1984), el conocimiento sobre la biología del Carbonero Común durante la estación reproductora es escaso, en parte porque sus hábitos de nidificación hacen más laboriosa la detección de sus nidos.

El Carbonero Común es una especie bien conocida, por la facilidad con que acepta las cajas anidaderas. No obstante, la documentación relacionada con la nidificación en ausencia de cajas es reducida (véase p. e. NILSSON 1975). La necesidad de trabajos de este tipo, manifestada por diversos autores (KREBS 1971, DUNN 1977, PERRINS 1979, entre otros), nos anima a ofrecer los resultados obtenidos hasta el momento en torno al tamaño de la población, el éxito reproductor y la influencia de los huecos en la supervivencia, al señalar NICE (1957) que las aves que establecen sus nidos en huecos tienen un éxito reproductor superior al de especies que crían en nidos abiertos.

La segunda especie, el Torcecuello (*Jynx torquilla*), reside en la parcela estudiada desde 1981, comprobándose su nidificación en la misma en 1985.

AREA DE ESTUDIO

El área de estudio está constituida por una parcela de 16.919 Ha., situada en el término municipal de Sagunto (Valencia). Las características de los huertos, y la composición del estrato herbáceo, pueden consultarse en GIL-DELGADO y ESCARRE (1977) y GIL-DELGADO *et al.* (1979). No obstante, debemos señalar que, desde 1976, año en que la totalidad de la parcela estaba cubierta de arbolado, la superficie ocupada por los naranjos se ha reducido, por actuaciones relacionadas con la renovación de los huertos. En la figura 1 puede observarse que el proceso de renovación de los huertos sigue vigente.

MATERIAL Y METODO

Para determinar el número de parejas que residen en el área de estudio hemos empleado la técnica de la parcela (BLONDEL 1965, GARCIA y PURROY 1973), y el de la búsqueda de nidos (SMITH 1943, VAL NOLAN 1963), método mixto que se viene utilizando en este escenario desde 1975 (GIL-DELGADO 1983). La distribución uniforme de los naranjos facilita la representación de todos ellos sobre los planos de trabajo confeccionados.

En 1985 se revisaron 12 Ha. al menos dos veces durante la estación de nidificación. En aquellos lugares donde conocíamos la existencia de una pareja cuyo nido no había sido localizado, se intensificó la búsqueda. Así, aunque sobre la superficie revisada se localizaron todos los nidos, éstos se encontraron en distintas fases de actividad. Los nidos localizados se visitaban dos veces por semana.

El trabajo desarrollado en 1985, nos permitió cartografiar la totalidad de los huecos existentes en la parcela, de manera que, en 1986, todos los nidos se descubrieron en fase de construcción o durante la deposición de los huevos. Todos los huecos eran visitados semanalmente, siendo más asidua la visita a los nidos localizados.

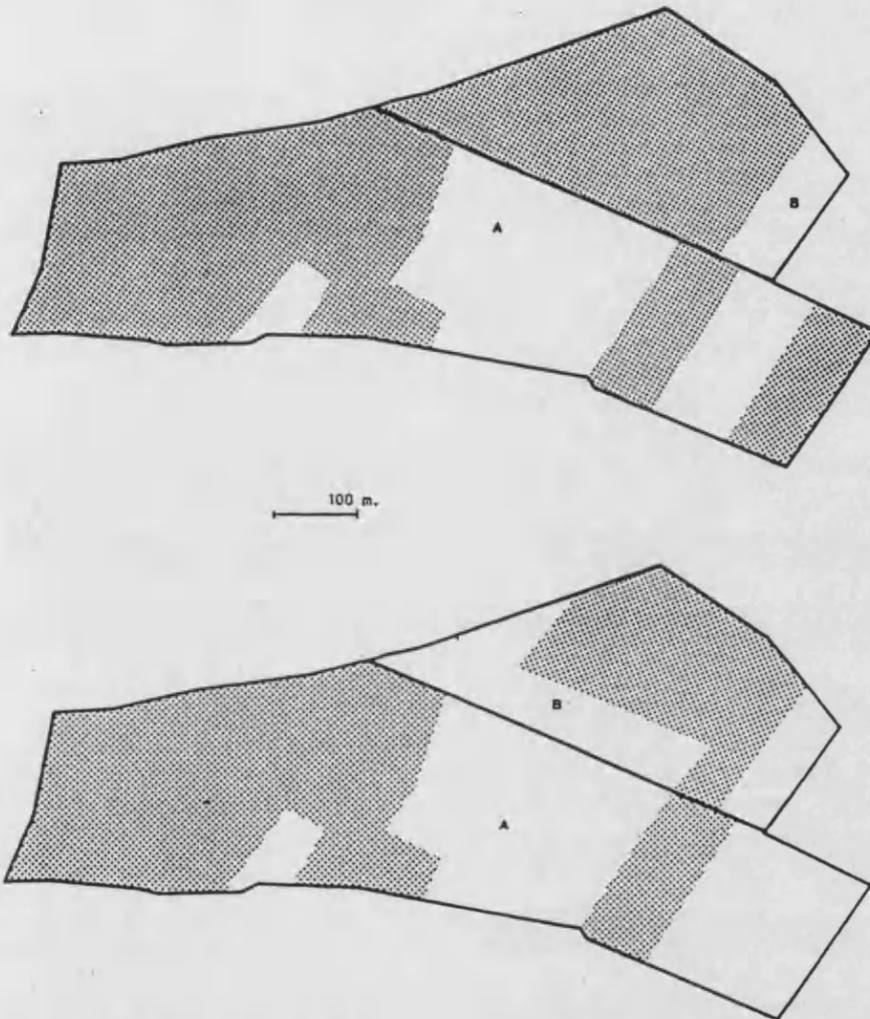


Figura 1.—Distribución de la superficie arbolada (zona punteada), en la parcela 1A) 1985. 1B) 1986. Se indican los sectores A y B.

La parcela de la figura 1 está dividida en dos sectores. En 1985 los dos sectores contenían cajas anidaderas, que fueron retiradas del sector A en 1986, con la excepción de una, por razones ajenas. Todas las cajas se colocaron en 1986 en el sector B. Por estar la parcela en estudio desde 1975, el apartado correspondiente a la densidad recoge la totalidad de parejas en el área de estudio desde esa fecha. En los años 1978 y 1979 no se censó la población de Carbonero Común.

Los resultados que guardan relación con el resto de los temas tratados proceden exclusivamente de los nidos localizados en huecos. La mayoría pertenecen a las temporadas reproductoras de 1985 y 1986, pero incluimos tres con procedencia anterior.

Para visualizar el interior de los nidos, utilizamos una bombilla de 3.5 w., conectada mediante un cable semirrígido a una batería de 4.5 v. Este sistema nos permitió observar el interior de los huecos.

RESULTADOS

Densidad del Carbonero Común

La densidad del Carbonero Común en la parcela oscila entre 5 y 8 parejas por 10 Ha. (GIL-DELGADO 1983). Las densidades en 1985 y 1986 fueron de 7.7 y 8.3 parejas por 10 Ha.; estos valores no difieren de las densidades de temporadas anteriores. El efecto de las cajas en 1985 debe despreciarse, pues éstas se colocaron una vez que los territorios de las distintas parejas ya se conocían. En la figura 2 se puede observar la variación de la densidad desde 1975.

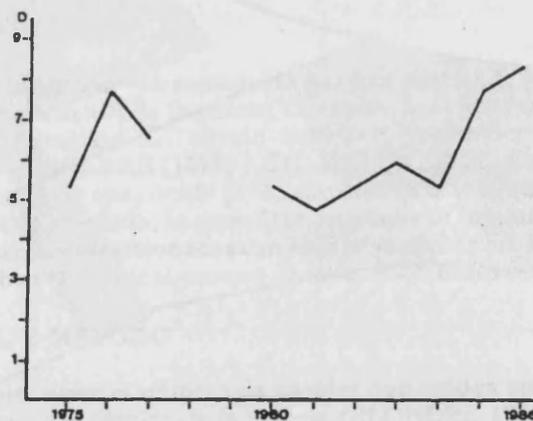
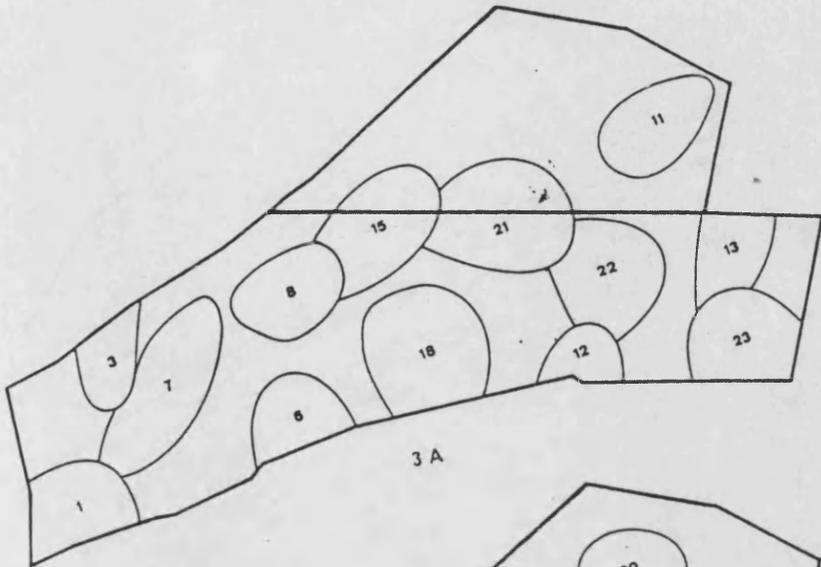
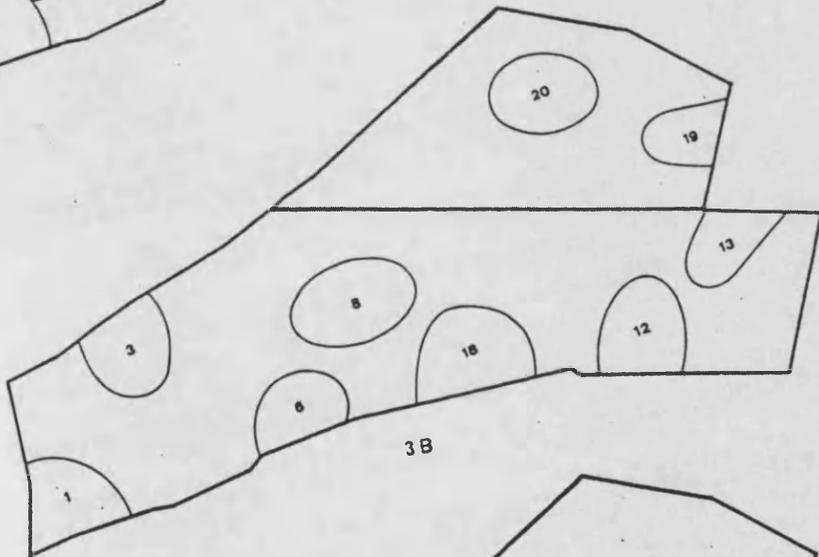


Figura 2.—Evolución de la población de *Parus major* en la parcela durante período de 1975 a 1986. D = densidad, expresada en número de parejas/10 Ha. Los valores de 1975 a 1980 proceden de GIL-DELGADO (1983).

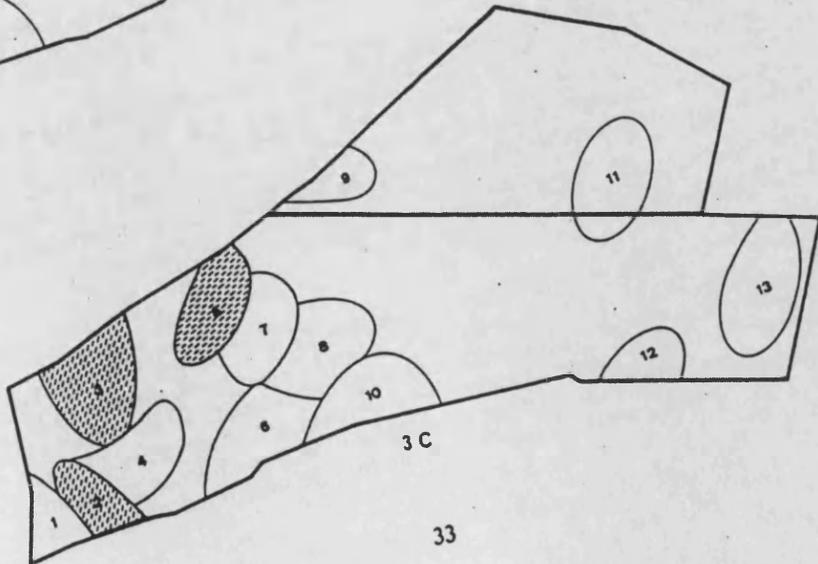
Durante las dos primeras temporadas de estudio (1975 y 1976), la parcela estaba cubierta de arbolado en su totalidad. Desde entonces, el arbolado ha sufrido una reducción paulatina, quedando en la actualidad circunscrito a las zonas que muestra la figura 1B. No obstante, esta reducción del arbolado no ha ocasionado el descenso de parejas asentadas en la parcela, aunque sí ha incidido sobre su distribución en la zona, al concentrarse en las zonas arboladas. Este proceso se puede observar en la figura 3, donde se presenta la distribución de las parejas en las temporadas de nidificación correspondientes a los años 1976, 1981, 1985 y 1986.



3 A



3 B



3 C

33

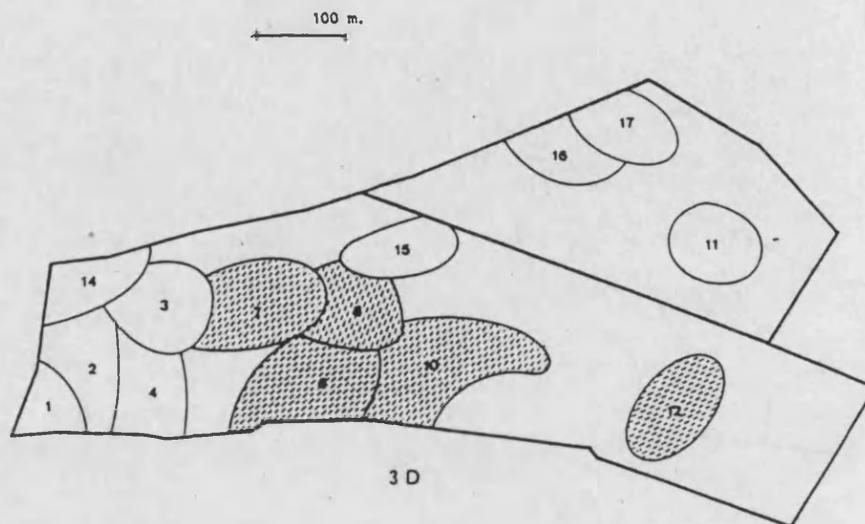


Figura 3.—Distribución de las parejas de *P. major* en los años 1976 (Fig. 3A), 1981 (Fig. 3B), 1985 (Fig. 3C) y 1986 (Fig. 3D). Los territorios sombreados en las figuras 3C y 3D corresponden a las parejas de las que se tienen sospechas fundadas de no intentar la nidificación.

Parejas que no crían

En 1985, de las 13 parejas que residían en la parcela, cuatro situaron el nido en cajas. De las nueve restantes, 5 ocuparon huecos de los naranjos. De las parejas 2, 3, 5 y 6 (figura 3C) no existe constancia de que intentaran criar. Las tres primeras se detectaban continuamente sobre la parcela. La pareja 6 tenía parte de su territorio en el exterior de la parcela. Además, la pareja 9 de la misma figura, conocida desde primeros de marzo, no intentó criar hasta que tuvo un nidal disponible. La caja se colocó el 20 de abril y al día siguiente fue ocupada por la pareja propietaria del territorio.

En 1986, tras quitar los nidales del sector A; nos encontramos con el cuadro que refleja la figura 3D. Cinco parejas de este sector no criaron. Como en 1985, estas parejas eran detectadas continuamente en sus territorios. Por otra parte, el mejor conocimiento de los huecos y la visita semanal a los mismos, hacen más improbable no descubrir los nidos en caso de que hubieran existido.

Situación de los nidos

Los nidos de Carbonero Común se disponen sobre el tronco principal y, en general, a escasa altura (14-40 cm., $n=10$) con la abertura situada en la parte superior ($n=4$) o lateralmente ($n=6$). Tres nidos tenían la abertura entre 60-100 cm. El diámetro de la abertura de entrada oscila entre 3 y 13 cm. y la profundidad de la cavidad entre 0 y 39 cm. Todos los huecos proceden de la putrefacción del tronco. El diámetro mínimo de un tronco ocupado es

de 26 cm., por lo que huecos situados en árboles más jóvenes parecen ser insuficientes para las necesidades de la especie.

Los tres nidos conocidos de Torcecuello estaban ubicados en el mismo hueco. El diámetro de entrada del mismo era de 4.5 cm., la profundidad de 39 cm. y la entrada era lateral y estaba situada a 79 cm. del suelo. Este hueco también lo utilizó el Carbonero Común en 1986 (véase tabla III).

Tamaño de la puesta y éxito reproductor del Carbonero Común

Sobre 10 puestas conocidas, el tamaño medio de la puesta es de .4 huevos por nido, con una distribución de dos puestas de 5 huevos, tres de 6, cuatro de 7 y una de 8.

La tabla I muestra el éxito de la eclosión y la supervivencia en función del número inicial de huevos. Los 67 huevos se corresponden con 11 nidos (uno más que para obtener el tamaño medio de la puesta y fue abandonado antes de que la puesta estuviera completa). Otros dos nidos se encontraron durante el período de deposición, o en los primeros días del período de incubación, pero no se pudo precisar el número de huevos. Con estos, son 13 el número de nidos, de los cuales cinco (38.6%) dejan pollos volanderos. De cinco nidos en los que conocemos al predador, la Culebra Bastarda (*Malpolon monspesulanus*) devoró tres nidadas, y la Comadreja (*Mustela nivalis*) dos.

TABLA I

Éxito en la eclosión y en la supervivencia. El número de huevos de la primera fila se corresponde con once nidos. En la segunda fila incluimos dos nidos en los que no pudo precisarse el número de huevos

N.º NIDOS	N.º HUEVOS	ECLOSIONES	%	SUPERVIVIENTES	%
	67	44	65,6	19	28,3
13		9	69,2	5	38,5

TABLA II

Pollos que consiguen volar y muertos en función de la altura (h) a la que estaba situada la abertura de entrada al nido.

Los pollos pertenecen a 13 nidos.

	POLLOS MUERTOS	POLLOS QUE VUELAN	
Nidos (h = 60—100 cm.)	5	10	15
Nidos (h = 0— 40 cm.)	29	9	38
	34	19	53

TABLA III
Fenología de las cuatro nidadas criadas en el mismo hueco

AÑO	PUESTA	1.º HUEVO	EMANCIPACIÓN	TAMAÑO DE LA PUESTA	SUPERVIVIENTES	ESPECIE
1985	1.ª	21-24-IV	27-V	?	5	Torcecuellos
1985	2.ª	4-VI	9-VII	7	5	Torcecuellos
1986	1.ª	5-VI	13-VII	11	4	Torcecuellos
1986	1.1	17-IV	30-V	8	5	Carbonero

Al considerar la supervivencia en función del número de pollos eclosionados y en relación con la altura a que está situada la entrada del nido, los nidos con abertura situada entre los 60-100 cm. presentan un éxito reproductor mayor ($Z^2=8.5$, $p < 0.01$, valor obtenido de la tabla II).

El Torcecuello

Esta especie está asentada en la parcela desde 1981, año en que aparece la primera pareja. En 1985, una segunda pareja se establece en el área. La figura 4 permite apreciar la distribución de las dos parejas en la parcela. La pareja asentada en 1985 hace dos puestas en este año y una en 1986. La tabla III presenta el desarrollo de estas nidadas, junto con una de Carbonero Común, procedente de 1986, que utilizó para ubicar el nido este mismo hueco.

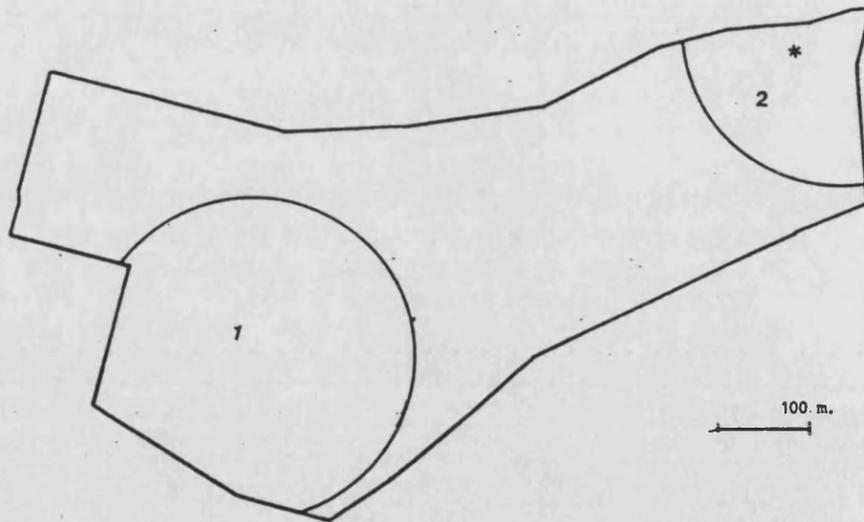


Figura 4.—Distribución de las dos parejas de *Jynx torquilla* en el área de estudio. La pareja 1 procede de 1981, y la pareja 2 de 1985. La estrella, señala la situación del nido utilizado por *J. torquilla* en 1985 y 1986, y por *P. major* del territorio 2 de la figura 3 en 1986.

DISCUSION

En ausencia de cajas, la densidad del Carbonero Común varía según el tipo de hábitat. En los bosques de coníferas, las densidades oscilan entre 0 y 2.5 parejas por 10 Ha. (VAN BALEN 1973, PEDROCHI 1973, 1975). HERRERA (1978) señala densidades similares en el encinar andaluz. En el bosque caducifolio, el Carbonero Común alcanza las máximas densidades, variando sus poblaciones entre 1.9 y 13.3 parejas por 10 Ha. (véase VAN BALEN 1973). Por último, en parques y jardines urbanos, la densidad varía entre 0 y 12 parejas por 10 Ha., dependiendo del tipo de arbolado predominante (HUBLE y DHONDT 1973, ALONSO y PURROY 1969). Eliminando este último escenario, en los huertos de naranjos los valores de densidad se insertan en el campo de los obtenidos en bosques caducifolios, aunque sin alcanzar sus densidades máximas.

La disminución de la superficie arbolada no parece incidir sobre el número de parejas establecidas en el área, aunque sí lo hace sobre la distribución de las mismas, al congregarse en las zonas arboladas y abandonar aquellos huertos en los que los naranjos son arrancados. Este suceso parece indicar que, a gran escala, el efecto de la cobertura no limita directamente el número de parejas presentes en el naranjal.

En los hábitats naturales, las cavidades están limitadas (NICE 1957), y son aún más escasas en los manipulados por el hombre, al retirarse los árboles viejos y los que se secan (ALLEN y NICE 1952, BURNS 1960, VAN BALEN, 1973). La escasez de cavidades adecuadas en los naranjales puede demostrarse a partir de la utilización de la misma cavidad año tras año en determinados territorios. Así, la pareja que ocupa el territorio 1 de la figura 3, utiliza el mismo hueco en los cuatro intentos de nidificación conocidos, a pesar del fracaso de las nidadas, que son predadas sistemáticamente (dos de ellas la misma temporada). En otro hueco, el Torcecuello realizó dos puestas en 1985 y una en 1986, siendo utilizado también por una pareja de Carbonero Común, que realizó una puesta esta última temporada.

Si hay parejas que no crían, y determinadas cavidades son utilizadas año tras año, las cavidades tienen que presentar ciertos caracteres mínimos del agrado de los ocupantes, pese a que no todos tengan una «calidad» óptima. Comparando el éxito de las nidadas en relación con un determinado hueco, podemos apreciar que la cavidad utilizada por una pareja de Carbonero Común y el Torcecuello, consigue sacar adelante un total de 19 pollos (5 Carboneros y 14 Torcecuellos) en dos temporadas. Por el contrario, el hueco del territorio 1, antes descrito, no deja ningún superviviente. Las diferencias en la supervivencia entre los huecos con entradas situadas a cierta altura y los que tienen la entrada cerca del nivel del suelo, deben de guardar relación con la «calidad» de los huecos. De hecho, la cavidad utilizada por el Torcecuello y el Carbonero Común pertenece al grupo formado por nidos con aberturas situadas entre 60 y 100 cm. del suelo, mientras que el hueco del territorio 1 se encuentra en el otro grupo.

VON HAARTMAN (1971) señala que el número de cavidades limita la población de aves que crían en ellas, aunque BRUSH (1983) sugiere que esto

no sucede siempre. En el naranjal, los huecos limitan las parejas que consiguen nidificar, aunque la densidad es mayor.

NICE (1957) concluye que las aves nidificantes en huecos tienen un éxito reproductor mayor que las que construyen nidos abiertos. Para el Carbonero Común, en los naranjales, no es así, pues el éxito reproductor no difiere del de otras especies que crían en nidos abiertos en este mismo hábitat (véase GIL-DELGADO y ESCARRE 1977, GIL-DELGADO 1981). NILSSON (1975) obtiene, en huecos naturales, un éxito reproductor del 66.7%, mayor que el obtenido en los naranjales, y en consonancia con las cifras propuestas por NICE (1957). Dos pueden ser las causas de esta notable diferencia. La primera estaría relacionada con la «calidad» de los huecos, ya que en el naranjal los huecos proceden exclusivamente de la putrefacción del naranjo, por lo que las condiciones que presentan para la nidificación no deben ser las adecuadas. La segunda podría estar referida a las características de los predadores potenciales. Por ejemplo, la representación de los ofidios, algunos de los cuales son conocidos predadores de huevos y pollos (VALVERDE 1967, GARZON 1974, DIAZ 1976, entre otros), es más amplia en los países mediterráneos. La anatomía de este grupo le permite introducirse fácilmente en huecos de pequeño diámetro de entrada, por lo que las especies que nidifiquen en huecos correrán mayores riesgos en áreas de coexistencia con especies de ofidios que saquean nidos. En general, las aves nidificantes en huecos en la mitad norte de Europa encontrarán en los huecos mayor seguridad que sus homólogos del sur del continente. Además, una vez localizado el nido por el predador, el hueco se convierte en una trampa para los pollos, y a veces para alguno de los padres.

En cualquier caso, la mayor seguridad que presentan los huecos resulta cuestionable en los naranjales. Cierta evidencia de la mayor presión de los predadores se desprende a partir de que, de los 8 nidos que fracasan, cinco de ellos (62.5%) lo son por predación. Un ofidio, *M. monspessulanus*, es el predador más importante. El otro conocido, *M. nivalis*, es el principal predador de nidos de Carbonero Común en Inglaterra (DUNN 1977). La Rata Negra (*Rattus rattus*) también está presente en los naranjales, siendo un conocido predador de nidos de Gorrión Común (*Passer domesticus*) en este hábitat (GIL-DELGADO *et al.* 1979), y no debe despreciar las nidadas de Carbonero Común si se le presenta la ocasión.

BULMER y PERRINS (1973) y PERRINS y MOSS (1975) asumen que la mortalidad anual entre los adultos es del 50%, y que la supervivencia de un joven por pareja es suficiente para mantener la población estabilizada. Si observamos el sector A la figura 3D, podemos apreciar que alrededor de la mitad de las parejas no logra nidificar. BARBA (1986) señala que, en los naranjales, sólo el 9% de las parejas hace segundas puestas y, entre los que intentan criar, la producción es del 1.7 pollos por nido (tabla I), valor que se reduce si relacionamos la producción de pollos con el número de parejas asentadas en la parcela. BULMER y PERRINS (1973) señalan que el 78% de los jóvenes mueren durante el primer año de vida, después de abandonar el nido. En los naranjales, este valor debe de ser inferior, al ejercer un mayor peso la mortalidad durante la fase de estancia en el nido.

BIBLIOGRAFIA

- ALLEN, R. W. y NICE, M. M. 1952: A study of the breeding biology of the Purple Martin (*Progne subis*). *Am Midl. Nat.* 47: 606-665.
- ALONSO, J. A. y PURROY, F. J. 1979: La avifauna de los parques de Madrid. *Naturalia hispanica* 18.
- BARBA, E. 1986: El Carbonero Común (*Parus major*) en el naranjal. Tesis de Licenciatura no publicada.
- BLONDEL, J. 1965: Etude des populations d'oiseaux dans une garrigue méditerranéenne: description du milieu, de la méthode de travail et exposé des premiers résultats obtenus á la période de reproduction. *La Terre et La Vie* 112: 331-341.
- BRUSH, T. 1983: Cavity use by secondary cavity-nesting birds and response to manipulations. *Condor* 85: 461-466.
- BULMERR, M. G. y PERRINS, C. M. 1973: Mortality in the Great Tit *Parus major*. *Ibis* 115: 277-281.
- BURNS, H. 1960: The economic importance of birds in forests. *Bird Study* 7: 193-208.
- DIAZ, C. 1976: Alimentación de la Culebra Bastarda (*Malpolon monspessulanus*; Ophidia, Colubridae) en el S. O. de España. *Doñana, Acta Vertebrata* 3: 113-127.
- DUNN, P. K. 1977: Predation by Weasels (*Mustela nivalis*) on breeding tits (*Parus ssp.*) in relation to the density of tits and rodents. *J. Anim. Ecol.* 46: 633-652.
- ESCOBAR, J. V. y GIL-DELGADO, J. A. 1984: Estrategias de nidificación en *Passer domesticus*. *Doñana, Acta Vertebrata* 11 (1): 65-78.
- GARCIA, L. y PURROY, F. J. 1973: Evaluaciones de comunidades de aves por el método de la parcela. Resultados obtenidos en el matorral mediterráneo de la Punta del Sabinar, Almería. *Bol. est. cen. ecol.* 2: 41-49.
- GARZON, J. 1974: *Coluber hippocrepis* acechando *Hirundo rustica* y capturando *Passer domesticus*. *Doñana, Acta Vertebrata* 1: 51.
- GIL-DELGADO, J. A. 1981: La avifauna del naranjal valenciano. III. El Verdellino (*Serinus serinus* L.). *Mediterránea* 5: 97-114.
- 1983: Breeding bird community in orange groves. *Proc. VII Int. Con. Bird Census IBCC V Meeting EOAC*, 100-106.
- GIL-DELGADO, J. A. y ESCARRE, A. 1977: Avifauna del naranjal valenciano, I. Datos preliminares sobre el Mirlo (*Turdus merula* L.). *Mediterránea* 2: 89-109.
- GIL-DELGADO, J. A.; PARDO, R.; BELLOT, J. y LUCAS, T. 1979: Avifauna del naranjal valenciano. II. El Gorrión Común (*Passer domesticus* L.). *Mediterránea* 3: 69-99.
- HAARTMAN, L. Von 1971: Population dynamics. En *Avian Ecology*, vol. I. pp. 391-459. Farner D. S. y King J. R. (eds.) Academic Press, New York.
- HERRERA, C. M. 1978: Evolución estacional de las comunidades de Passeriformes en dos encinares de Andalucía Oriental. *Ardeola* 25: 143-180.
- HUBLE, J. y DHONDT, A. A. 1973: Ecologie des populations de Mésanges Charbonnières (*Parus m. major* L.) en basse Belgique. *Extrait des Ann. Soc. Royale Zool. de Belgique* 103 (1): 37-41.
- KREBS, J. R. 1971: Territory and breeding density in the Great Tit, *Parus major* L. *Ecology* 52: 2-22.
- LACK, D. 1958: A quantitative breeding study of British tits. *Ardea* 47: 91-124.
- NICE, M. M. 1957: Nesting success in altricial birds. *Auk* 74: 305-321.
- NILSSON, S. G. 1975: Kullstorlek och hckningsframgang in holkar och naturliga hal. *Var Fagelvarld* 34: 207-211.
- PEDROCHI, C. 1973: Estudios en bosques de coníferas del Pirineo Central. Serie A: pinar con acebo de San Juan de la Peña. 2) «Utilización de métodos de cuadrícula al estudio de la densidad de nidificación de aves». *Pirineos* 109: 73-77.
- 1975: Efecto topoclimático en la densidad de nidificación de aves. *P. Cent. pir. Biol. exp. de Juca* 7: 163-167.

- PERRINS, C. M. 1979: *British Tits*. Collins, London.
- PERRINS, C. M. y MOSS, D. 1975: Reproductive rates in Great Tit. *J. Anim. Ecol.* 44: 695-706.
- SMITH, H. M. 1943: Size of breeding populations in relation to egg laying and reproductive success in the Eastern Red Winged Blackbird (*Agelaius phoeniceus*). *Ecology* 24: 138-207.
- VAL NOLAN Jr. 1963: Reproductive success of birds in deciduous scrub habitat. *Ecology* 44: 305-313.
- VALVERDE, J. A. 1967: *Estructura de una comunidad de vertebrados terrestres*. C.S.I.C., Madrid.

EL TAMAÑO DE LA PUESTA DEL CARBONERO COMÚN (*PARUS MAJOR*) EN LOS NARANJALES VALENCIANOS Y EN EL ENCINAR DE MONTE POBLET (TARRAGONA)

(Clutch size in Great Tits (*Parus major*) in orange-groves of Valencia and in the holm oak forest of Monte Poblet (Tarragona))

por

E. BARBA¹, J. A. GIL-DELGADO¹, G. LÓPEZ²

RESUMEN

La estación de nidificación del Carbonero Común (*Parus major*) en la franja mediterránea ibérica comienza en abril y finaliza en julio. No obstante, la fecha media de puesta es diferente en distintas localidades. El tamaño medio de la puesta gira en torno a los 7 huevos por nido en las localidades estudiadas. Este valor es diferente del tamaño de la puesta al norte de los Pirineos y en regiones más occidentales de la Península Ibérica.

SUMMARY

In the Iberian mediterranean area, the Great Tit's breeding season starts in April and finishes in July, but the mean laying date differs in different areas. The mean clutch size is about 7 eggs in the study sites. This values is significantly lower than mean clutch size both in more northern localities and in Salamanca (western Spain).

Palabras clave: Carbonero Común, Tamaño de la Puesta, Cajas nido.

INTRODUCCIÓN

Entre las aves son numerosas las especies que por causas de diversa índole varían el tamaño de la puesta. Esta capacidad es centro de atención y, sobre

(1) Departamento de Ecología. Facultad de Biología. Universidad de Valencia. Burjasot (Valencia).

(2) Departamento de Ciencias Ambientales y Recursos Naturales. Universidad de Alicante.

el tema, existe un buen número de artículos que han descrito diferentes tendencias a nivel intraespecífico. Unas son de naturaleza geográfica (véase LACK, 1954; CODY, 1971; BLONDEL, 1985 entre otros); otras están relacionadas con el influjo que ejerce el hábitat, la densidad de población y la fecha de puesta de los huevos (KLUIJVER, 1951; SNOW, 1955 y 1958; VAN BALEN, 1973; NEWTON, 1976; pero véase también KLOMP, 1970; CODY, 1971; PERRINS y BIRKHEAD, 1983). Entre las tendencias geográficas, la más difundida enlaza el tamaño de la puesta con la latitud al estar ambas fuertemente correlacionadas (PERRINS y BIRKHEAD, 1983). En este sentido, el incremento del tamaño de la puesta con la latitud del Bisbita Común (*Anthus pratensis*) en Finlandia (PULLIAINIEN, 1977) es un buen ejemplo.

Entre las especies europeas, el Carbonero Común (*Parus major*) es una de las mejor conocidas y existe una amplia información sobre el tamaño medio de la puesta que la especie tiene en los distintos países de Europa (KLUIJVER, 1963; LACK, 1964; BUSSE, 1967; VON HAARTMAN, 1969; BALAT, 1970; JOHANSSON, 1972; WINKEL, 1975; OJANEN *et al.*, 1978; DHONT y SCHILLEMANS, 1983 entre otros).

En este artículo ofrecemos los resultados obtenidos en tres localidades cercanas a la costa mediterránea ibérica, situadas a latitudes y altitudes diferentes. Las tres localidades representan dos tipos de hábitats: el naranjal (Sagunto y Catarroja), y el encinar (Monte Poblet).

ÁREA DE ESTUDIO

La tabla I muestra la situación geográfica de las tres localidades en las que se ha realizado este estudio. Sagunto y Catarroja son áreas dedicadas al cultivo del naranjo y en donde ésta es la especie predominante. La estructura de los huertos es similar en ambas zonas y la distribución de los árboles y las especies vegetales que componen el estrato herbáceo están descritas en GIL-DELGADO y ESCARRÉ (1977). Ambas localidades pertenecen a la provincia de Valencia.

La tercera localidad corresponde a un encinar de la asociación *Quercetum ilicis galloprovinciale*, situado en el Monte Poblet, término municipal de Vimbodí (Tarragona). Una descripción más detallada del área se puede encontrar en ESCARRÉ *et al.* (1982).

TABLA I

Situación geográfica y tipo de hábitat de las localidades de estudio

	LATITUD	LONGITUD	ALTITUD	HÁBITAT
Catarroja	39° 24' N	0° 27' W	30 m.	Naranjal
Sagunto	39° 42' N	0° 15' W	30 m.	Naranjal
Monte Poblet	41° 21' N	1° 05' E	600-900 m.	Encinar

MATERIAL Y MÉTODO

El número de puestas controladas es de 89. No obstante, para determinar el tamaño de la puesta se descartaron 8 de ellas, 6 por ser abandonadas antes de estar completas y 2 por sospechar que pertenecían a 2 hembras. De estas últimas, una procedente de Sagunto contenía 14 huevos y la otra, procedente de Monte Poblet contenía 13 huevos.

Las puestas fueron estudiadas en cajas nido. En el Monte Poblet se colocaron 20 cajas de 1985, número que se amplió a 76 en 1986. Los nidales se colocaron lo suficientemente dispersos como para evitar el aumento de densidad en estas zonas. Para la estima de la densidad en el encinar del Monte Poblet se utilizaron dos parcelas de 5 ha. divididas en una malla de 25 x 25 m., que eran censadas 2 veces al mes para obtener un valor representativo de cada mes. En estas parcelas no se colocaron nidales. En este estudio se han considerado la densidad correspondiente al mes de abril.

En Sagunto se colocaron 13 cajas nido en 1985 en una parcela ampliamente descrita por GIL-DELGADO y ESCARRÉ (1977) y con distribución dispersa con el fin de evitar el aumento de la densidad. En 1986 y 1987 esta parcela quedó libre de nidales y se dispusieron 59 cajas en una parcela adyacente de 10 ha.

RESULTADOS

La tabla II muestra las densidades de las tres localidades para cada una de las temporadas reproductoras estudiadas.

La estación de nidificación comienza en abril y finaliza en julio al volar los pollos de las puestas de junio. La duración de la temporada reproductora es similar en todas las localidades estudiadas. La mayoría de las puestas se inician a finales de abril y principios de mayo (Fig. 1). Al comparar Sagunto y Monte Poblet se puede apreciar que la distribución de las puestas a lo largo de la estación de nidificación muestran máximos distintos y la fecha media de puesta en Sagunto está adelantada en relación con el Monte Poblet ($t = 4.16$, g.l. = 77, $p < 0.001$).

En Sagunto y Monte Poblet, el Carbonero Común realiza generalmente una sola puesta (Sagunto: 86% de las parejas; Monte Poblet: 91% de las pare-

TABLA II

Densidad (número de parejas por 10 ha.) en las localidades de estudio.

En Catarroja el estudio comenzó en 1987. ° = Cajas-nido en exceso;

* = Cajas-nido en exceso y primer año de aplicación

	1985	1986	1987
Catarroja			4.0*
Sagunto	7.7	15.9°	17.8°
Monte Poblet	2.0	2.0	3.0

jas). En Catarroja los resultados son muy distintos al realizar todas las parejas dos puestas.

El tamaño de la puesta varía entre 4 y 10 huevos. La tabla III muestra el número de nidos que presentan cada tamaño de puesta para cada localidad y año. Al comparar los tamaños de la puesta entre Sagunto y Monte Poblet intraanualmente no se observan diferencias significativas (1985: $F_{1,7} = 1.29$; 1986: $F_{1,31} = 0.06$; 1987: $F_{1,29} = 0.002$). Al comparar el tamaño de la puesta de estas localidades interanualmente existen diferencias en Sagunto ($F_{2,46} = 4.2$, $p < 0,05$) pero no en Monte Poblet ($F_{2,21} = 1.15$, n.s.)

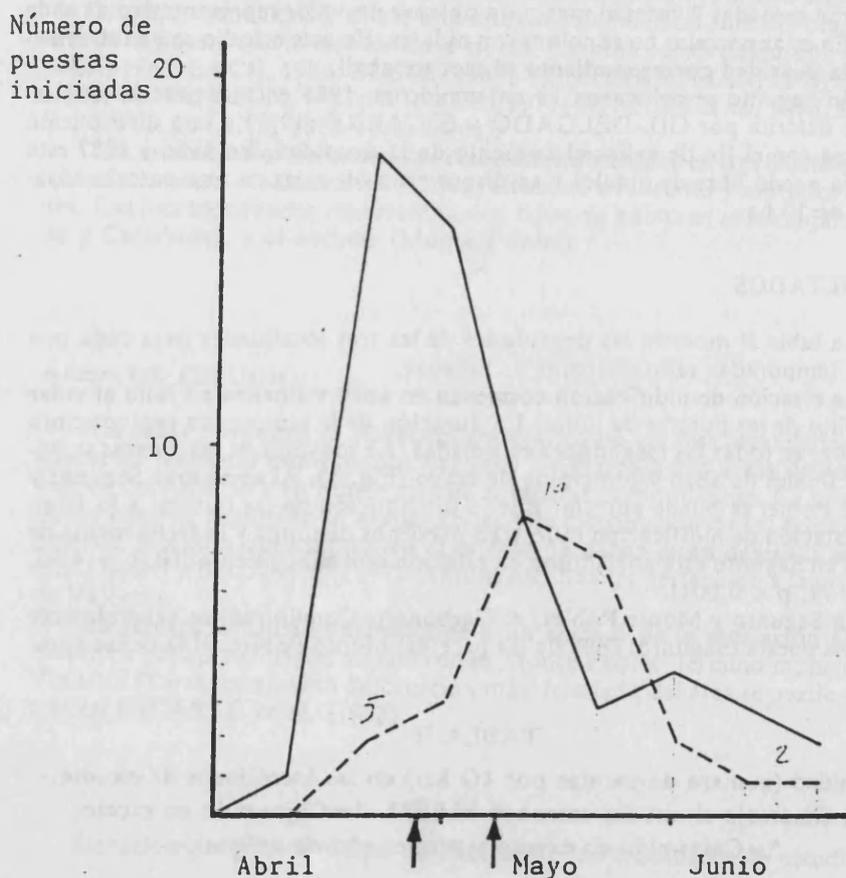


Figura 1.—Distribución del inicio de las puestas en el curso de la estación de nidificación. Los intervalos son de 10 días. La línea continua pertenece a la localidad de Sagunto, y la discontinua a el Monte Poblet. En la figura también se muestra con un par de flechas la situación de las fechas medias de las primeras puestas en las dos localidades (Sagunto = 27 de abril; Monte Poblet = 8 de mayo).

TABLA III
Distribución de los nidos en relación con el tamaño de la puesta
por localidad y año

LOCALIDAD Y AÑO	TAMAÑO DE LA PUESTA										n
	4	5	6	7	8	9	10	X			
Catarroja											
1987				1	2	5		8.5		8	
Sagunto											
1985			1		1	2	1	8.4		5	
1986	1	3	5	7	3	1	1	6.7		21	
1987			5	7	6	4	1	7.5		23	
Monte Poblet											
1985		1			3			7.2		4	
1986		3	3	4	1		1	6.6		12	
1987			1	4	2		1	7.5		8	

DISCUSIÓN

Entre la información existente en relación con el tamaño de la puesta, el valor señalado por MUNTANER *et al.* (1983) es geográficamente el más cercano a nuestra área de estudio. Estos autores señalan para Cataluña un tamaño medio de la puesta de 6.1 huevos por nido (s.d. = 1.65, n = 73). Dicho valor muestra diferencias altamente significativas en comparación con el valor medio conjunto de las tres localidades que abarca este estudio ($X = 7.3$, s.d. = 1.39, n = 81) ($F_{1,151} = 23.8$, p. < 0.001). La diferencia existente procede básicamente de la elevada proporción de puestas de pequeño tamaño señaladas por MUNTANER *et al.* (1983).

En principio, entre el Monte Poblet y Sagunto podríamos esperar diferencias en el tamaño medio de la puesta por motivos relacionados con la diferencia de densidad observada (tabla II) (KLUIJVER, 1951; LACK, 1958), pues para esta especie los derivados de la situación geográfica son discutidos (CRAMM, 1982; KREMENTZ y HANDFORD, 1984). No obstante, entre ambas localidades no existen diferencias, por lo que podemos sugerir que el tamaño medio de la puesta en la franja mediterránea ibérica gira en torno a los 7 huevos por nido. Al comparar este valor con los procedentes de países situados al norte de los Pirineos (KLUIJVER, 1963; CRAMM, 1982; DHONT y SCHILLEMANS, 1983), se aprecia una diferencia de 2 huevos aproximadamente entre las dos vertientes pirenaicas, que concuerda con la reducción del tamaño de la puesta según desciende la latitud (véase LACK, 1954; CODY, 1971; entre otros).

Estas diferencias no deben generalizarse para la totalidad de la Península Ibérica. En los mismos años en que desarrollamos este trabajo, PASCUAL (1985) obtiene en Salamanca un valor medio de 9.1 huevos por nido, cifra que no difiere de algunas procedentes de áreas del norte de los Pirineos.

El estudio salmantino se sitúa en una latitud intermedia entre las que definen a Sagunto y Monte Poblet. CODY (1971), basado con LACK (1954), sugiere que la clina de aumento del tamaño de la puesta de oeste a este en Europa está asociada con la disminución de la estabilidad climática según se incrementa la distancia al Océano Atlántico. JOHNSON (1960), señala que *Melospiza melodia* tiene un tamaño de puesta inferior en las zonas costeras. Si ambas sugerencias son ciertas, deben contribuir a explicar las diferencias entre el sudoeste salmantino y la franja mediterránea ibérica, por estar esta última más cercana a la costa y gozar de una mayor estabilidad climática (véase ASCHMANN, 1973).

AGRADECIMIENTOS

Queremos expresar nuestra gratitud a la sección de CODENA de la Diputación Provincial de Valencia y a la Secció Territorial del Servei del Medi Natural de Tarragona por la cesión de los nidales empleados en este estudio. También a J. A. López por su colaboración en el control de las puestas de Catarroja.

BIBLIOGRAFIA

- ASCHMANN, H. 1973: Distribution and peculiarity of mediterranean ecosystems. En di Castri, F. y Mooney, H. A. (eds.) *Ecological studies 7: Mediterranean type ecosystems*, pp. 11-19. Springer-Verlag, Berlín.
- BALAT, F. 1970: Clutch-size in the Great Tit, *Parus major* Linn., in the pine forest of southern Moravia. *Zool. Listy* 19: 321-333.
- BALEN, J. H. vdn 1973: A comparative study of the breeding ecology of the Great Pit *Parus major* in different habitats. *Ardea* 61: 1-93.
- BLONDEL, J. 1985: Breeding strategies of the Blue Tit and Coal Tit (*Parus*) in mainland and island mediterranean habitats: a comparison. *J. Anim. Ecol.* 54: 531-556.
- BUSSE, P. 1967: Zmiennós, wielkóski, kształtu i ibarwienia jaj podwarszawskich populacji sikor: *Parus major* i *Parus caeruleus* L. *Notaki orn.* 8: 33-50.
- CODY, M. L. 1971: Ecological aspects of reproduction. En Farner, D. S. y King, J. R. (eds.) *Avian Biology vol I*, pp. 461-512. Academic Press. New York.
- CRAMNI, P. 1982: La reproduction des mésanges dans une chênaie verte du Languedoc. *L'oiseau* 52: 347-360.
- DHONT, A. A. y SCHILLEMANS, J. 1983: Reproductive success of the Great Tit in relation to its territorial status. *Anim. Behav.* 31: 902-912.
- ESCARRÉ, A.; BELLOT, J.; LLEDÓ, M. J.; HERVÁS, J.; PUJALTE, E. y GARRIDO, P. 1982: Balance de nutrientes en pequeñas cuencas de encinar. I. Selección de la zona de estudio e instalación de instrumentos para la recogida de datos. *Mediterránea* 6: 141-164.
- GIL-DELGADO, J. A. y ESCARRÉ, A. 1977: Avifauna del naranjal valenciano. I. Datos preliminares sobre el Mirlo (*Turdus merula* L.) *Mediterránea* 2: 89-109.
- 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.
- HAARTMAN, L. von 1969: The nesting habits of Finnish birds. I. Passeriformes. *Comm. Biol.* 32: 1-187.
- JOHANSSON, H. 1972: Clutch size and breeding success in some hole nesting passerines in Central Sweden. *Ornis Fenn.* 49: 1-6.
- JOHNSON, R. E. 1960: Variation in breeding season and clutch size in Song Sparrows of the Pacific coast. *Condor* 56: 268-276.
- KLOMP, H. 1970: The determination of clutch size in birds. *Ardea* 58: 1-124.
- KLUIJVER, H. N. 1963: The determination of reproductive rates in Paridae. *Proc. 13 th. Int. Orn. Congr.* (Ithaca, 1962): 706-716.
- KREMETZ, D. J. y HANDFORD, P. 1984: Does avian clutch size increase with altitude? *Oikos* 43: 256-259.
- LACK, D. 1954: *The natural regulation of animal numbers*. Oxford University Press. London.
- 1958: A quantitative breeding study of British Tits. *Ardea* 46: 91-124.
- 1964: A long-term study of the Great Tit (*Parus major*). *J. Anim. Ecol.* 33 (Jubilee Suppl.): 159-173.
- MUNTANER, J.; FERRER, X. y MARTÍNEZ-VILALTA, A. 1983: *Atlas dels ocells nidificants de Catalunya i Andorra*. Ketres. Barcelona.
- NEWTON, I. 1976: Breeding of Sparrowhawks (*Accipiter nisus*) in different environments. *J. Anim. Ecol.* 45: 830-849.
- OJANEM, M.; ORELL, M. y VÄISÄNEN, R. A. 1978: Egg and clutch sizes in four passerine species in northern Finland. *Ornis Fenn* 55: 60-68.
- PASCUAL, J. A. 1985: Ocupación de cajas anidaderas en montes de rebollo (*Quercus pyrenaica*, Willd) de la provincia de Salamanca. *Bol. Est. Cent. Ecol.* 14: 35-46.
- PERRINS, C. M. y BIRKHEAD, T. R. 1983: *Avian ecology*. Blackie, Glasgow.
- PULLIAINEN, E. 1977: Habitat selection and clutch size in the Meadow-pipit, *Anthus pratensis*, in Finland, specially in Lapland. *Aquilo, ser. Zool.* 17: 1-6.
- SNOW, D. W. 1955: The breeding of the Blackbird, Song Thrush and Mistle Thrush in Great Britain. Part II. Clutch size. *Bird Study* 2: 72-84.
- 1958: *A study of Blackbirds*. Allen and Unwin. London.
- WINKEL, W. 1975: Vergleichend-brutbiologische Untersuchungen and fünf Meisen-arten (*Parus* spp.) in einen niedersächsischen Aufforstungsgebiet mit Japanischer Lärcher *Larix leptolepis*. *Vogelwelt* 96: 41-63, 104-114.

NOTAS BREVES

LA ALIMENTACION DE LOS POLLOS DEL CARBONERO COMUN (*PARUS MAJOR*) EN EL NARANJAL VALENCIANO

INTRODUCCIÓN

La alimentación del Carbonero Común (*Parus major*) ha sido objeto de numerosos estudios al norte de los Pirineos, determinándose que las orugas de lepidópteros constituyen el alimento básico de los pollos de esta especie (GIBB 1954, TINBERGEN 1960, ROYAMA, 1970, VAN BALEN 1973, KLEJNOTOWSKI 1987).

En este artículo presentamos los resultados obtenidos sobre la alimentación de los pollos del Carbonero Común en los naranjales, cultivos que ocupan amplias extensiones en la región oriental de la Península Ibérica.

ÁREA DE ESTUDIO Y MÉTODOS

El área de estudio comprende dos parcelas dedicadas al cultivo del naranjo y situadas en los términos municipales de Sagunto y Catarroja (Valencia). Sus principales características y la vegetación de los huertos están ampliamente descritas en GIL-DELGADO y ESCARRE (1977), GIL-DELGADO *et al.* (1979) y BARBA *et al.* (1988).

Las presas se han recolectado con el empleo del método del collar (véase KLUIJVER 1961, ORIANS 1966, PERIS 1980, HENRY 1982). El collar utilizado era de alambre recubierto de plástico y el tiempo máximo de aplicación sobre cada pollo era de dos horas. Las presas las recolectamos de la boca de los pollos y en su caso del suelo del nido si los pollos las habían tirado. Tras la retirada de las presas, cebamos a los pollos con carne picada; ningún pollo murió a consecuencia de la manipulación. Todas las presas proceden de nidadas ubicadas en cajas de nido.

Todas las presas proceden del período comprendido entre el 18 de mayo y el 21 de junio, época del año en la que la frecuencia de nidos con pollos es máxima (BARBA 1986), y recolectadas en pollos con edades comprendidas entre 4 y 12 días de vida.

El número de nidos utilizados es de 20, con un tiempo de aplicación total de 70 horas (\bar{X} = 3 h. 30 min. por nido). El número de muestras fue de 46, de manera que cada nido fue manipulado 2,3 veces. En cada sesión de trabajo por caja, colocábamos el collar a todos los pollos. El número de presas en 10 muestras fue de 0 y en las 36 restantes recogimos entre 1 y 7 presas. El número total de pollos al que les colocamos collar es de 120; en este valor no incluimos las repeticiones.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

La tabla 1 muestra la composición de la dieta de los pollos de Carbonero Común en los naranjales. La totalidad del alimento es de origen animal, con un claro predominio de los lepidópteros (80%). Entre éstos, los imagos son los más frecuentes (65,5%) y las orugas las que tienen una representación más pobre (11,3%). Todos los imagos de lepidópteros pertenecen a la familia *Noctuidae*, siendo *Peridroma saucia* la especie más frecuente. Las restantes especies que aparecen en la dieta se muestran en la tabla 1. La dieta complementaria (20%) abarca desde una ooteca hasta un saltamontes.

A diferencia de otras poblaciones en donde las orugas de lepidópteros constituyen el soporte alimenticio de los pollos (GIBB 1954, ROYAMA 1970, VAN BALEN 1973 entre otros), en los naranjales se reduce su importancia y son sus imagos las presas predominantes en la dieta de los pollos. La sustitución de orugas por imagos tiene que influir en la técnica de búsqueda y captura del alimento. Durante el día, los imagos buscan grietas y cavidades donde

TABLA 1

Composición de la dieta del pollo de Carbonero Común en el naranjal. Los lepidópteros se clasifican según los caracteres genitales (véase CALLE, 1982). (1): Se incluyen aquellos especímenes en los que no fue posible determinar la especie, pero sí la familia.

[Composition of food in the diet of nestling Great Tits in orange groves. Lepidoptera were identified by genital characters (see CALLE, 1982). (1): Items in which family was identified but species could not be identified.]

	Oruga (Caterpillar)	Crisálida (Crysalis)	Imago (Imaginal)	Total
LEPIDOPTERA	9	18	53	80
<i>Peridroma saucia</i>		5	21	
<i>Noctua pronuba</i>			4	
<i>Agrotis spinifera</i>			1	
<i>Agrotis segetum</i>			2	
<i>Agrotis</i> spp.		1	9	
<i>Mythimna unipuncta</i>			3	
<i>Autographa gamma</i>			1	
<i>Heliothis armigera</i>			1	
<i>Heliothis peltigera</i>			1	
<i>Xestia c-nigrum</i>			2	
Noctuidae (1)			8	
Indeterminadas	9	12		
COLEOPTERA			1	1
HYMENOPTERA			2	2
ORTHOPTERA			1	1
ARANEIDA			6	6
Otras presas				10
Total presas				100

permanecen en reposo y en estas condiciones la búsqueda del alimento debe realizarse sobre el estrato arbóreo, tronco y ramas y orientarse hacia presas estáticas y crípticas. LAWRENCE (1985) comenta la escasa habilidad del Carbonero Común para localizar presas crípticas, a pesar de que ROYAMA (1970) encuentra que este tipo de presas aparecen en gran número en la dieta de los pollos. Nuestros resultados coinciden en señalar que la cripsis no parece ser un gran inconveniente para el Carbonero Común y la sugerencia de LAWRENCE (1985), basada en un estudio experimental, no se corresponde con lo que acaece en los naranjales.

Diversos autores (GIBB 1950, PERRINS, 1965, LACK 1966, JONES, 1972) han señalado la relación que existe entre la abundancia de orugas y el comienzo y desarrollo de la estación de nidificación del Carbonero Común. Sin embargo, VAN BALEN (1973) indica que la abundancia de orugas no tiene un efecto directo sobre la actividad reproductora de esta especie, sino que ambos sucesos dependen de las temperaturas de los meses previos (véase también KLUIJVER 1951 y 1952). Además, VAN BALEN (1973) muestra que en los pinares la estación de nidificación del Carbonero Común se encuentra en desfase con la presencia de orugas en ese hábitat, lo que es interpretado como una inadaptación de esta especie a las condiciones alimenticias del pinar. La artificialidad del naranjal debe originar dificultades de adaptación (véase LACK 1971), por lo que es posible un desfase entre la mayor abundancia de orugas y las necesidades alimenticias de los pollos. Otra circunstancia que tiene que influir en la escasa representación de orugas es la manipulación de la que es objeto el naranjal. Durante la estación de nidificación el sustrato herbáceo, del cual depende la mayoría de las orugas de las especies presas (GÓMEZ *et. al.* 1979), es eliminado. Además, las costumbres nocturnas de algunas orugas (BOVEY 1984) debe dificultar su captura durante las horas diurnas. No obstante, en los naranjales el Carbonero Común mantiene densidades superiores a las de otros hábitats ibéricos (GIL-DELGADO y BARBA 1987) y en presencia de un exceso de cajas nidos alcanza densidades comparables a las del bosque caducifolio (BARBA *et. al.* 1988), considerado como el hábitat óptimo para la especie (véase PERRINS 1979). Por otra parte, el tamaño de la puesta en los naranjales no difiere del registrado en los encinares de la franja mediterránea ibérica (BARBA *et. al.* 1988) y aunque en los huecos naturales la mortalidad por depredación es elevada (GIL-DELGADO y BARBA 1987), las polladas que se desarrollan en cajas nidos muestran una supervivencia similar a la obtenida en el bosque caducifolio (BARBA 1986). Por consiguiente, la sustitución en la dieta de los pollos de las orugas de lepidópteros por los imagos no tiene un efecto negativo inmediato sobre la población de Carbonero Común residente en los naranjales.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a J. Baixeras su consejo en la clasificación de los lepidópteros. Los nidales fueron cedidos por la sección de CODENA de la Excm. Diputación Provincial de Valencia.

RESUMEN

En esta nota analizamos la dieta de los pollos del Carbonero Común (*Parus major*) en los naranjales, mediante el empleo de collares. Todo el alimento es de origen animal. Los lepidópteros constituyen la base de la dieta (80 %) y entre éstos la fase imago es la más frecuente (65,5 %). Los imagos de *Peridroma saucia* son la presa más abundante. La sustitución de orugas por imagos no tiene efectos negativos sobre la población del Carbonero Común residente en los naranjales.

PALABRAS CLAVE: pollos, alimentación, lepidóptero, oruga, imago. *Parus major*

SUMMARY

Nestling diet of Great Tit (Parus major) in the orange groves of Valencia, East Spain

The diet of nestling Great Tit was studied in orange groves near Valencia (East Spain) using the ligature method. The major prey are Lepidoptera (80 %), among which imagines are the most abundant item (65,5 %). *Peridroma saucia* was the major prey species (Table I). According to our previous work (see literature), substitution of caterpillars for imagines had not negative effects on Great Tit population topics (density, clutch-size, nestling survival in the nest) so adult had not problems in taking cryptic preys.

KEY WORDS: nestlings, food, lepidoptera, caterpillars, imagines. *Parus major*.

BIBLIOGRAFIA

- BALEN, J. J. H. VAN (1973). A comparative study of the breeding ecology of the Great Tit *Parus major* in different habitats. *Ardea*, 61: 1-93.
- BARBA, E. (1986). El Carbonero Común (*Parus major*) en el naranjal. Tesis de Licenciatura, no editada. Fac. Biología, Universidad de Valencia.
- , J. A. GIL-DELGADO y G. LÓPEZ (1988). Tamaño de puesta del Carbonero Común (*Parus major*) en los naranjales valencianos y en el encinar de Monte Poblet (Tarragona). *Mediterránea*, 10: 5-11.
- BOVEY, R. (1984). *La defensa de las plantas cultivadas*. Omega. Barcelona.
- CALLE, J. A. (1982). *Noctuidos españoles*. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Madrid.
- GIBB, J. A. (1950). The breeding biology of the Great and Blue Titmice. *Ibis*, 92: 507-539.
- (1954). Feeding ecology of tits with notes on Tree Creeper and Goldcrest. *Ibis*, 96: 513-543.
- GIL-DELGADO, J. A., y E. BARBA (1987). Aves nidificantes en huecos de los naranjos. *Mediterránea*, 9: 29-40.
- , y A. ESCARRE (1977). Avifauna del naranjal valenciano. I. Datos preliminares sobre el Mirlo (*Turdus merula* L.). *Mediterránea*, 2: 89-109.
- , R. PARDO, J. BELLOT y I. LUCAS (1979). Avifauna del naranjal valenciano. II. El Gorrión Común (*Passer domesticus* L.). *Mediterránea*, 3: 69-99.
- GÓMEZ, M. R., M. ARROYO y J. L. YELA (1979). *Mariposas de la Península Ibérica. Vol. V. Heteróceros (III)*. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Madrid.
- HENRY, C. (1982). Etude du régime alimentaire des passereaux par la méthode des colliers. *Alauda*, 50: 92-107.
- JONES, P. J. (1972). Food as proximate factor regulating the breeding season of the Great Tit (*Parus major*). *Proc. XV Con. Int. Ornith.*: 657.
- KLEJNOTWSKI, Z. (1987). Skład pokarmu pisklat szpaka (*Sturnus vulgaris* L.), mazurka (*Passer montanus* L.) i sikori bogatki (*Parus major*) gniezdacych się w sadzie. *Rocz. Akad. Roln. Poznaniu CLXIX, Ornitol. Stos.*, 13: 85-89.

- KLUIJVER, H. N. (1951). The population ecology of the Great Tit *Parus m. major* L. *Ardea*, 39: 1-35.
- (1952). Notes on body weight and time of breeding in the Great Tit *Parus major* L. *Ardeola*, 40: 123-141.
- (1961). Food consumption in relation to habitat in breeding chickadees. *Auk*, 78: 532-550.
- LACK, D. (1966). *Population studies of birds*. Clarendon Press, London.
- (1971). *Ecological isolation in birds*. Blackwell, Oxford.
- LAWRENCE, E. S. (1985). Sit-and-wait predators and a cryptic prey: a field study with wild birds. *J. Anim. Ecol.*, 54: 965-976.
- ORIAN, G. H. (1966). The food of nestling yellow-headed Blackbirds in the Cariboo Parklands of British Columbia. *Condor*, 68: 321-337.
- PERIS, S. (1980). Biología del Estornino Negro (*Sturnus unicolor*). II. Dieta del pollo. *Doñana Acta Vert.*, 7: 249-260.
- PERRINS, C. M. (1965). Population fluctuations and clutch-size in the Great Tit, *Parus major* L. *J. Anim. Ecol.*, 34: 601-647.
- (1979). *British Tits*. Collins, London.
- ROYAMA, T. (1970). Factors governing the hunting behaviour and selection of food by the Great Tit (*Parus major* L.). *J. Anim. Ecol.*, 39: 619-668.
- TINBERGEN, L. (1960). The natural control of insects in pinewood. I. Factors influencing the intensity of predation by songbirds. *Arch. Neerl. Zool.*, 43: 265-343.

[Recibido: 29.2.88]

E. BARBA, J. A. GIL-DELGADO y J. A. LÓPEZ
Dpto. de Ecología, Universidad de Valencia. Burjasot (Valencia)

Competition for nest-boxes among four vertebrate species: an experimental study in orange groves

E. Barba and J. A. Gil-Delgado

Barba, E. and Gil-Delgado, J. A. 1990. Competition for nest-boxes among four vertebrate species: an experimental study in orange groves. - *Holarct. Ecol.* 13: 183-186.

The experiment was carried out in eastern Spain from 1986 to 1988. The nest-boxes were placed at the height where natural holes occur, visited twice a week, and cleaned after every breeding season. Four vertebrate species used the nest-boxes: great tit *Parus major*, house sparrow *Passer domesticus*, tree sparrow *Passer montanus*, and black rat *Rattus rattus*. The first species to occupy the nest-boxes, the great tit, was the least able to defend them. During the third year breeding by the great tit in the nest-boxes decreased markedly, probably due to the increase of house sparrow and black rat occupation. We suggest that differences among species in their ability to discover and use new holes could allow some inferior competitors to breed in a habitat along with more aggressive competing species.

E. Barba and J. A. Gil-Delgado, Departamento de Ecología, Universidad de Valencia, C/Dr. Molinell 50, E-46100 Burjassot, Valencia, Spain.

Introduction

Hole-nesting species are thought to be limited by the availability of holes (Von Haartman 1971), and the importance of competition for them has been stressed by Van Balen et al. (1982) and Nilsson (1984a). Field experiments have also provided strong evidence of competition for holes among two or three bird species (e.g. Slagsvold 1978, Dhondt and Eyckerman 1980, Van Balen et al. 1982, Minot and Perrins 1986, Gustafsson 1987, 1988).

In the orange groves studied, three main species are able to use the holes of the orange-trees: an obligate hole-nester, great tit *Parus major* L., a facultative hole-nester, house sparrow *Passer domesticus* L., and a mammal, black rat *Rattus rattus* L. The black rat makes aerial and underground nests in this habitat (Faus and Vericad 1981), and tree holes are used mainly for resting (pers. obs.). Two other hole-nesting bird species, tree sparrow *Passer montanus* L., and wryneck *Jynx torquilla* L. breed in the groves, although their densities are much lower, and the latter may be absent for years

in an area (Gil-Delgado 1983, Gil-Delgado and Barba 1987).

Gil-Delgado and Barba (1987) found some evidence of hole limitation in the orange groves. Our main purpose in this study was to determine if interspecific competition for them could occur and, if so, to explore the long-term outcome. We adopted an experimental approach using nestboxes, which were assumed to be good quality holes. This assumption was based in the preference that the birds show for them (Perrins 1979, Escobar and Gil-Delgado 1983) as well as in the higher breeding success in the nest-boxes when compared with natural holes (Nilsson 1984b) or domed nests (Escobar and Gil-Delgado 1984). The results of the experiment are then compared with the situation in the groves without nest-boxes.

Study area and methods

The study was conducted in Sagunto, eastern Spain (39° 42'N, 0° 15'W, 30 m a.s.l.). Orange *Citrus aurantium*

Accepted 11 July 1989

© HOLARCTIC ECOLOGY

Tab. 1. Densities of the avian species in the control plot, and nest-box use in the experimental plot, during the study years.

	1986	1987	1988
Control plot			
Density (pairs 10 ha ⁻¹) of:			
Great tit	8.7	7.9	6.3
House sparrow	22.0	22.8	26.8
Tree sparrow	0.0	0.8	0.8
Experimental plot			
Number of boxes occupied by:			
Great tit	27	22	11
House sparrow	0	19	24
Tree sparrow	2	1	1
Black rat	0	3	19
Empty	26	10	0

groves completely covered the study and surrounding area. Details about tree distribution and the herbaceous stratum within this culture are available in Gil-Delgado et al. (1979). We selected two plots for this study: a 12.66 ha control plot, and a 19.51 ha experimental plot, which were located 50 m apart.

Fifty-five nest-boxes were placed in the experimental plot in February 1986. We used one of the hanging-model wooden nest-box that the ICONA (Institute for Nature Conservation) erects to protect insectivorous birds. The entrance \varnothing was 30 mm and the bottom area was 140 x 140 mm (see Escobar and Gil-Delgado 1983 for details). This nest-box model was not suitable for wryneck, so we will not deal with this species in the present study. The nest-boxes were placed in the lower part of the tree (average height 48 cm, range 20–81 cm), at the height where natural holes occur (Gil-Delgado and Barba 1987). In 1986–1988, we visited every nest-box twice a week from middle March to early August. We also made some winter visits in 1986 and 1987. Boxes were cleaned after every breeding season. The territories of the great tit were mapped using the mapping method (Blondel 1969); consecutive clutches placed within the same territory during the same breeding season were assigned to the same pair.

In the control plot no nest-boxes were placed. We also used the mapping method to follow great tit and tree sparrow population dynamics during the study years. The number of breeding pairs of house sparrow in the control plot was determined by searching their nests throughout the groves (see Gil-Delgado 1983 for details of the method).

Results

The number of boxes occupied increased from 29 (52.7%) in 1986, to 45 (81.8%) in 1987, and all the boxes were occupied by 15 April 1988. Four vertebrate

species were found in the boxes (Tab. 1). Nest-boxes were first occupied by great tit, which did so in great numbers in the first breeding season. Tree sparrow also occupied two nest-boxes, where a pair bred twice. Black rat occupied three nest-boxes during the second winter and two pairs raised litters of three and five young the following spring. House sparrow used the nest-boxes during the second breeding season.

Experimental data show a decrease in the number of nest-boxes occupied by great tit. In 1987, the decline was not significant ($\chi^2 = 0.59$, d.f. = 1, n.s.) and was not caused by a decline of breeding pairs in the nest-boxes, but because each pair used only one nest-box while some pairs had laid second or repeat clutches in different boxes the previous year. In 1988 there was a significant decrease in the number of pairs of great tits which occupied the nest-boxes ($\chi^2 = 4.32$, d.f. = 1, $p < 0.05$). On the other hand, there was a significant increase in the number of nest-boxes occupied by black rat ($\chi^2 = 32.95$, d.f. = 2, $p < 0.001$) and house sparrow ($\chi^2 = 30.25$, d.f. = 2, $p < 0.001$). There was a single pair of tree sparrows during the study years which occupied a single nest-box in 1987 and 1988. Overall, bird species mainly used nest-boxes to nest, while black rat used them mainly to rest and, occasionally, as eating or breeding places. As resting or breeding place, black rat fills the nest-box with orange leaves, sometimes to more than half its deep. These nest-boxes were never used by the birds before being cleaned, although some of them were deserted by the black rats after a period of use.

In 1986 and 1987, all great tit pairs detected in the experimental plot bred in the boxes. In 1988, thirteen pairs kept a territory in this plot; eleven of them were breeding in the boxes, another one made a nest in a tree-hole, and the nest of the last one, if it made any, was not found. The decrease in density from the first two years (11.3 pairs per 10 ha) to the last one (6.7 pairs per 10 ha) was not significant ($\chi^2 = 1.18$, d.f. = 1, n.s.). The density of great tits in the control plot during the study years (Tab. 1) was similar to that of previous years (see Gil-Delgado and Barba 1987). On the other hand, house sparrow kept a low density during these years (see Gil-Delgado 1983 for comparison), with a slight increase in the last year.

Some data collected during the field work will be useful in the discussion. To date, at least two great tit nests, both containing eggs, were destroyed by house sparrow. One of them was used by the latter species which made its nest on the great tit's. One adult great tit was found dead in a nest box containing a house sparrow nest with two eggs; after the great tit was removed, the house sparrow completed the clutch with two additional eggs. The black rat preyed upon a great tit nest which contained eggs, and three tree sparrow nests with eggs or nestlings; the rat was found twice into the nest preyed on while in the other two instances the predation by the rat was inferred by the rests left. A partially eaten adult house sparrow was found in a nest-box. The

presence of snail shells in the boxes that the black rat use as eating places is common. Although sometimes the black rat enlarged the entrance hole of the nest-box, it was not necessary for them to do so.

Discussion

Nest-box colonization may depend on the extent to which the boxes meet the requirements of the species. The same nest-box model used in the present study had been readily accepted by house and tree sparrows (Escobar and Gil-Delgado 1983, 1984) and by great tit (Barba et al. 1988). The delay in the nest-box occupation by house sparrow in this study seems to be only related to the placement of the nest-boxes in the lower part of the trees, while in previous studies in this habitat (Escobar and Gil-Delgado 1983, 1984) they were placed at higher heights (unpubl. data). For black rat there were no data before this study was performed but, as far as we know, the nest-boxes seem to be too small compared with aerial nests of this species (see Faus and Vericad 1981), which could be the cause of its reluctance to breed in them. However, nest-boxes provide a good quality resting place when compared with natural holes, since they are better protected against bad weather.

The ability of a species to colonize the nest-boxes may depend also on the dispersal pattern of the species. In orange groves, great tit seems to be the best colonizer of the nest-boxes, and was the only species, excluding a single tree sparrow pair, that used the nestboxes during the first breeding season. House sparrow and black rat coexisted with great tit in the same groves, so their absence in the nest-boxes during the first breeding season could be interpreted as a poorer colonization ability of this resource.

The number of nest-boxes occupied by great tit decreased after the first breeding season, while those occupied by house sparrow and black rat increased. The decrease of 50% in the number of great tit pairs breeding in nest-boxes in the last year, and the complete occupation of nest-boxes in this year, strongly suggest that the decline of great tit numbers on the nest-boxes was an effect of the competitive pressure of both house sparrow and black rat. The nest-box occupation by black rat is interpreted as exploitative competition (e.g. Keddy 1989), since it prevented the subsequent use by the birds. The instances of predation involved a different behaviour, and nest-boxes that suffered predation were not occupied by the rats afterwards. That the density in the control plot did not change during the study years, and even in the experimental plot the changes in density were not significant, allowed us to reject the hypothesis that the decrease in nest-box occupation was caused by changes in population numbers. Dhondt and Schillemans (1983) pointed out that some pairs could be breeding in an area without defending a territory (what they called "real intruders"). The

method used in the experimental plot, with lack of systematic search for pairs breeding in natural holes, allows the possibility that some pairs did actually breed in natural holes in this plot. However, even if this happened, this shift from nest-boxes to natural holes should be interpreted as a consequence of competitive pressure, since nest-boxes are preferred over natural holes and the breeding success in the nest-boxes in this habitat, 70% (unpubl. data) is higher than in the natural holes, 28% (Gil-Delgado and Barba 1987).

It may be expected that the number of the boxes occupied by house sparrow will increase after the study years, since the density of this species in orange groves can reach more than 60 pairs per 10 ha (Gil-Delgado 1983) and its preference for nest-boxes has been documented in this same area (Escobar and Gil-Delgado 1983). Furthermore, house sparrow starts breeding earlier than great tit in this habitat (see Gil-Delgado et al. 1979, Barba et al. 1988), so it may take the boxes before the great tit begins the nest-building. The same increasing trend may be expected for black rat, since each individual may simultaneously or successively use several boxes as resting, eating or breeding sites (pers. obs.). After 1988, both trends would mean a displacement of great tit from the nestboxes. This process will eventually finish with most or all nest-boxes monopolized by black rat. Using a similar approach, Kaatz and Olberg (1975) showed how a population of tree sparrows completely occupied all the available nest-boxes within three years time, displacing all other species including great tit and pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* Pallas.

The experimental results suggest that competition among these species should occur in orange groves, at least for good quality tree holes. Moreover, the expected trends suggest that even an exclusion of some species could eventually occur. However, all four species coexist in the same groves and, indeed, the density of the poorer competitor, great tit, is more or less stable over the years (Gil-Delgado and Barba 1987). These results agree with the idea that competitive exclusion is unusual in natural systems (see Simberloff 1982 for a review). Recently, Barba and López (in press) have suggested that house sparrows avoid the natural holes, building their own nests on the trees, because of the high risk of predation on the holes. They argued that great tit, being an obligate hole-nester, must accept this risk of predation to breed in the orange groves. The results presented here give a possible mechanism to explain the maintenance of great tit, namely its ability to discover and use new available holes before more aggressive competitors. Therefore, the results of this study suggest that not only preferences for some hole characteristics (e.g. Raphael and White 1984, Gutzwiller and Anderson 1988) but also the ability to discover and use new suitable holes could be important in avoiding competition.

Along with the above hypothesis, some implications

for the use of nest-boxes arose from this experiment. Some studies have shown that other mammals are able to occupy nest-boxes (Brown and Balda 1983, Knistautas and Lutkus 1984, Menkhorst 1984, Blondel 1985, Munro and Rounds 1985), some of them being potential predators of birds' eggs or nestlings. Results of this study suggest that long-term studies are needed before recommending an extensive use of nest-boxes in certain systems. Because of differences in the rate of colonization and the ability to defend nest-boxes, the number of individuals and species which occupy the nest-boxes could change over the years. In addition, if nest-boxes are occupied not only by competitors but also by potential predators, the negative effects on bird populations would be increased, and the final outcome could be just opposite to what was pursued. In particular, this study do not support the idea of Ceballos (1972) of placing nest-boxes in fruit-tree cultures to improve tit populations, at least in the orange groves studied here.

Acknowledgements - We are grateful to A.G. Gosler, G. López and C. M. Perrins for useful comments and suggestions on earlier drafts, and to C. Carbone and R. C. Ritter for improving the English. Nest-boxes were provided by CO-DENA (Excm. Diputación Provincial de Valencia). The paper was written when E. Barba was at the Edward Grey Institute, Oxford, granted by the Fundación Canada Blanch.

References

- Barba, E. and López, J. A. 1983. Altura de nidificación del carbonero común, *Parus major*, en el naranjal: preferencias, limitaciones del medio, y relaciones interespecíficas.- Doñana, Acta Vert. 17, (in press).
- , Gil-Delgado, J. A. and Lopez, G. 1988. Tamaño de puesta del Carbonero Común *Parus major* en los naranjales valencianos y en el encinar de Monte Poblet (Tarragona).- *Mediterránea* 10: 5-11.
- Blondel, J. 1969. Méthodes de dénombrement des populations d'oiseaux. - In: Lamotte, M. and Bourlière, F. (eds), *Problemes d'ecologie: l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres*. Masson, Paris, pp. 97-151.
- 1985. Breeding strategies of the blue tit and coal tit (*Parus*) in mainland and island Mediterranean habitats: a comparison.- *J. Anim. Ecol.* 54: 531-556.
- Brown, J.D. and Balda, R.P. 1983. Use of nest boxes in ponderosa pine forests. - In: *Snag habitat management: Proc. of the Symposium*. USDA For. Serv. Gen. Tech. Rep. RM-99, pp. 159-164.
- Ceballos, P. 1972. Protección de las aves insectívoras. Alimentación natural de *Parus major* y *P. caeruleus*. - *Memorias Real Acad. Ciencias Exactas, Fisicas, Nat. Madrid. Ser. Ciencias Nat.* 25, 1.
- Dhondt, A. A. and Eyckerman, R. 1980. Competition between the great tit and the blue tit outside the breeding season in field experiments. - *Ecology* 61: 1291-1296.
- and Schillemans, J. 1983. Reproductive success of the great tit in relation to its territorial status. - *Anim. Behav.* 31: 902-912.
- Escobar, J. V. and Gil-Delgado, J. A. 1983. Gorrión Común (*Passer domesticus*) y Carbonero (*Parus major*): una predicción al entrar en competencia. - *Alytes* 1: 401-411.
- 1984. Estrategias de nidificación en *Passer domesticus*. - Doñana, Acta Vert. 11: 65-78.
- Faus, F. V. and Vericad, J. R. 1981. Sobre nidos aéreos de Rata Negra, *Rattus rattus* (Linnaeus, 1758), en el naranjal saguntino (Valencia).- *Mediterránea* 5: 67-96.
- Gil-Delgado, J. A. 1983. Breeding bird community in orange groves. - *Proc. VII Int. Con. Bird Census IBCC. V Meeting EOAC*. pp. 100-106.
- and Barba, E. 1987. Aves nidificantes en los huecos de los naranjales.- *Mediterránea* 9: 29-40.
- , Pardo, R., Bellot, J. and Lucas, I. 1979. Avifauna del naranjal valenciano. II. El Gorrión Común (*Passer domesticus* L.). - *Mediterránea* 3: 69-99.
- Gustafsson, L. 1987. Interspecific competition lowers fitness in collared flycatchers *Ficedula albicollis*: an experimental demonstration.- *Ecology* 68: 291-296.
- 1988. Inter- and intraspecific competition for nest holes in a population of the collared flycatcher *Ficedula albicollis*. - *Ibis* 130: 11-16.
- Gutzwiller, K. J. and Anderson, S. H. 1988. Co-occurrence patterns of cavity-nesting birds in cottonwood-willow communities. - *Oecologia (Berl.)* 76: 445-454.
- Kaatz, C. and Olberg, S. 1975. Investigations on the breeding biology of *Passer montanus* L. - *Int. Studies Sparrows* 8: 107-116.
- Keddy, P. A. 1989. *Competition*. - Chapman and Hall, New York.
- Knistautas, A. J. and Lutkus, A. A. 1984. Skład gatunkowy i konkurencja międzygatunkowa u dziuplaków zasiedlających skrzynki legowe na litwie. - *Notatki Ornithol.* 25: 77-79.
- Menkhorst, P. W. 1984. Use of nest boxes by forest vertebrates in Gippsland: acceptance, preference and demand. - *Aust. Wildl. Res.* 11: 255-264.
- Minot, E. O. and Perrins, C. M. 1986. Interspecific-interference competition: nest sites for blue and great tits. - *J. Anim. Ecol.* 55: 331-350.
- Munro, H. L. and Rounds, R. C. 1985. Selection of artificial nest sites by five sympatric passerines. - *J. Wildl. Manage.* 49: 264-276.
- Nilsson, S. G. 1984a. The evolution of nest-site selection among hole-nesting birds: the importance of nest predation and competition. - *Ornis Scand.* 15: 167-175.
- 1984b. Clutch size and breeding success of the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* in natural tree-holes. - *Ibis* 126: 407-410.
- Perrins, C. M. 1979. *British tits*. - Collins, London.
- Raphael, M. G. and White, M. 1984. Use of snags by cavity nesting birds in Sierra Nevada. - *Wildl. Monogr.* 86: 1-66.
- Simberloff, D. 1982. The status of competition theory in ecology. - *Ann. Zool. Fennici.* 19: 241-253.
- Slagsvold, T. 1978. Competition between the great tit (*Parus major*) and the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*): an experiment. - *Ornis Scand.* 9: 46-50.
- Van Balen, J. H., Booy, C. H. J., Van Franeker, J. A. and Osieck, E. R. 1982. Studies on hole-nesting birds in natural sites. 1. Availability and occupation of natural nest sites. - *Ardea* 70: 1-24.
- Von Haartman, L. 1971. Population dynamics. - In: Farner, D. S. and King, J. R. (eds), *Avian Biology*, vol. I. Academic Press, New York, pp. 391-459.

Seasonal variation in nestling diet of the Great Tit *Parus major* in orange groves in eastern Spain

E. Barba and J. A. Gil-Delgado, Dept. Ecología, Univ. Valencia, C/Dr Moliner 50, 46100 Burjassot, Valencia, Spain

Thirty-two Great Tit broods were sampled using the neck-collar method. Fifty percent ($n = 526$) of the prey brought to the nestlings were Lepidoptera imagines (moths), almost exclusively Noctuidae. *Peridroma saucia* was the main moth species brought. Caterpillars were only abundant very early in the nestling stage, moths being more abundant during most of this period. We conclude that, in orange groves, the Great Tit breeding population depends heavily on moths to feed the nestlings. Fledging success does not seem to be affected by this major change in the diet, though clutch size is smaller than in other habitats.

A large number of studies on the nestling diet of the Great Tit *Parus major* have shown that caterpillars are the main prey consumed by the nestlings (see Perrins 1979), and low caterpillar availability has been reported or assumed to represent poor conditions for raising young (Gibb 1950, Perrins 1965, Jones 1973, van Balen 1973). Preliminary results from a study of the nestling diet of the Great Tit in orange groves in Spain indicated that Lepidoptera imagines were the most abundant prey brought to the young while caterpillars were far less important (Barba et al. 1989). In this paper, we describe the seasonal variation in nestling diet and discuss its possible influence on the breeding ecology of the Great Tit.

Study area and methods

The study was carried out in an orange monoculture near Sagunto, East Spain ($39^{\circ}42'N$, $0^{\circ}15'W$, 30 m a.s.l.). Data on tree distribution and plant species in the field layer of this habitat are available in Gil-Delgado et al. (1979). Food samples were obtained by placing neck-collars (see Henry 1982, Barba et al. 1989 for details) on 2–13 d old nestlings. Samples from twenty-six first and six second broods in nestboxes were collected during 1988. Neck-collars were applied once a day, for a two-hour period, to all the nestlings present in any particular nest; one-hour periods were chosen in very young broods or during bad weather conditions. Lepidoptera imagines (moths hereafter) were classified following Pierce (1942, 1967) and Calle (1982) and by using a collection of genitalia. Other prey were grouped less specifically into caterpillars, Lepidoptera pupae (pupae hereafter), spiders, and other prey. Snail shells and

sand brought to the nestlings were not included in the results presented here.

All the nests were usually checked daily, with never more than two days between consecutive visits. All the hatching dates were known; any nestling missing or found dead in the nest was assumed to be alive until the day before the visit. The total period during which nestlings were in the nests was divided into eight 10- and two 11-d periods from 26 April to 5 August. For each period, the number of nestling days was calculated by summing the number of nestlings present in the nests on each day.

Results

The number of items collected and the percentage of each prey class in every period is presented in Fig. 1. Out of the 526 prey, 49.8% were moths, 23.8% caterpillars, 14.3% pupae, 5.7% spiders, and 6.5% other prey, including Hymenoptera, Coleoptera (Curculionidae), Orthoptera (grass-hoppers), egg cocoons, and orange pieces. Noctuidae amounted to 98.5% of the moths ($n = 262$). Among moths, *Peridroma saucia* (45.4%) was the most abundant. Other species identified were *Agrotis segetum* (5 individuals), *A. exclamatoris* (4), *A. ipsilon* (9), *Noctua pronuba* (35), *Xestia c-nigrum* (4), *Mythimna unipuncta* (23), *M. loreyi* (4), *Spodoptera littoralis* (3), *Athetis hospes* (5), *Autographa gamma* (12), and *Hoplodrina ambigua* (1).

Caterpillars were the most abundant prey brought to the nestlings only during the second period (6–15 May), moths being more abundant during the rest of the season. As periods are 10 d long and nestlings stay in the nests around three weeks, probably all the pairs brought mainly moths to their nestlings at some stage. Furthermore, moths were the most abundant prey brought during periods in which a large number of nestlings were being fed (Fig. 1), so moths should be considered as an important resource for the Great Tit breeding population in orange groves.

Discussion

Most studies of the nestling diet of the Great Tit show that nestlings are fed mainly with caterpillars (Kluijver

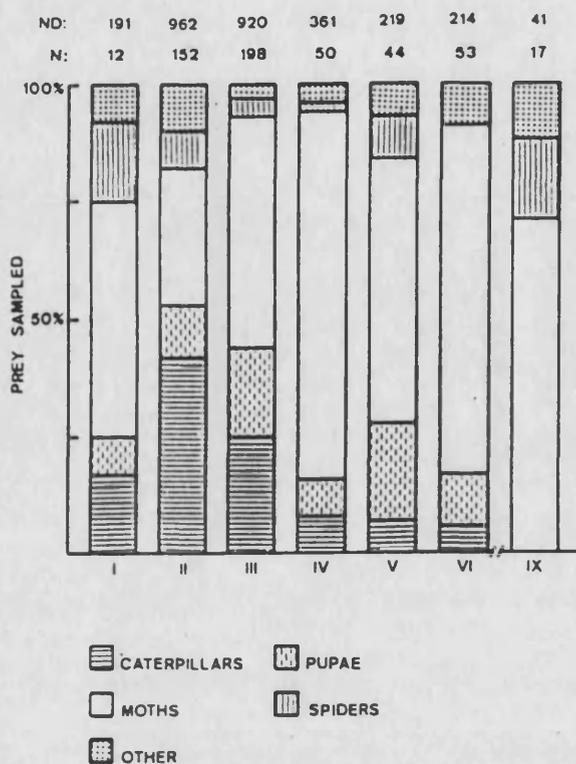


Fig. 1. Seasonal variation in the composition of the diet of nestling Great Tits. Periods are: I (26 April–5 May), II (6–15 May), III (16–25 May), IV (26 May–5 June), V (6–15 June), VI (16–25 June), VII (26 June–5 July), VIII (6–15 July), IX (16–25 July) and X (26 July–5 August). ND is the number of nestling days, and N the number of prey items collected in each period. No samples were collected in periods VII, VIII and X (81, 41 and 4 nestling days, respectively) since nestlings were either too young or too old for sampling.

1950, Betts 1955, Pfeifer and Keil 1959, Tinbergen 1960, Gibb and Betts 1963, Bösenberg 1964, Royama 1970, van Balen 1973, Eguchi 1980, Dornbush 1981, Török 1985, Klejnotowski 1987, Cowie and Hinsley 1988). However, in orange groves, Lepidoptera imagines are the most abundant prey brought to the nestlings, amounting to about 50% of all prey consumed (see also Barba et al. 1989). A flexible breeding ecology allows some birds to breed in man-made habitats (e.g. Murton and Westwood 1974), and our results show that even the basic nestling diet can be changed when Great Tits breed in orange groves. In spite of this major change in nestling diet, the fledging success of first clutches (81–90%; Barba and Gil-Delgado, unpubl.) is comparable to that of other nestbox studies (e.g. Lack 1958, van Balen 1973, Johansson 1974, Järvinen 1983, Clamens and Isenmann 1989), though clutch size is around two eggs smaller than reported for other European populations (Barba et al. 1988).

Thiollay (1988) showed that caterpillars contributed 26% to the diet of tropical birds during the breeding

season, while in temperate forests they made up 73%. Therefore, the nestling diet of the Great Tit in orange groves seems to be more similar to that of tropical species than to their temperate counterparts. Preliminary results from Corsica reported by Blondel (1985) also showed a low importance of caterpillars in the Blue Tit *Parus caeruleus* nestling diet. The foraging behaviour of the Great Tit in orange groves may also be closer to that of tropical species, i.e. looking carefully for hidden prey (see Thiollay 1988), since cryptic moths form the bulk of the nestling diet. Whether this is only a coincidence, with different underlying reasons, or a more general pattern to be found in the Mediterranean region, merits investigation.

The seasonal variation of the nestling diet in orange groves was similar to that reported by Royama (1970) and van Balen (1973) in deciduous woodland, but the increase of moths and the decrease of caterpillars in the diet was more pronounced and occurred earlier in our study. Caterpillars seem to be preferred to moths during the breeding season (see Perrins 1979). Therefore, an increase of moths in the diet should be related to a decrease in caterpillar availability. It could be inferred from Fig. 1 that in orange groves caterpillar availability decreases very early in the season. Peak periods of individual caterpillar species are very short, and the tits have to switch from one species to another as the season progresses (Tinbergen 1960, Gibb and Betts 1963, Royama 1970). In a managed monoculture, where the field layer is periodically removed (i.e. is kept in early successional stages), a low diversity of insect species is expected (see Strong et al. 1984) with a small number of species being very abundant and others very scarce. Some evidence of this effect is provided by the moths eaten, where a single species constituted more than 50% of all identified moths, and 79% of them belonged to only three species. The late and short breeding season of the Great Tit in orange groves (Barba and Gil-Delgado, unpubl.) may be a consequence of this seasonal pattern of food availability.

Acknowledgements – We are very grateful to I. C. Cuthill, P. Heeb, E. O. Minot and R. A. Pettifor for valuable comments and discussion on earlier drafts, to J. A. López for helping in the field and lab work, and to J. Baixeras for his advice in the classification of Lepidoptera. Nestboxes were provided by CODENA (Excm. Diputación Provincial de Valencia). This paper was written when E. B. was at the Edward Grey Institute, Oxford, granted by the Fundación Cañada Blanch.

References

- Balen, J. H. van 1973. A comparative study of the breeding ecology of the Great Tit *Parus major* in different habitats. – *Ardea* 61: 1–93.
- Barba, E., Gil-Delgado, J. A. and López, G. 1988. El tamaño de la puesta del Carbonero Común (*Parus major*) en los naranjales valencianos y en el encinar de Monte Poblet (Tarragona). – *Mediterránea* 10: 5–11.

- , Gil-Delgado, J. A. and López, J. A. 1989. La alimentación de los pollos de Carbonero Común (*Parus major*) en el naranjal valenciano. - *Ardeola* 36: 83-87.
- Betts, M. M. 1955. The food of titmice in oak woodland. - *J. Anim. Ecol.* 24: 282-323.
- Blondel, J. 1985. Breeding strategies of the Blue Tit and Coal Tit (*Parus*) in mainland and island Mediterranean habitats: a comparison. - *J. Anim. Ecol.* 54: 531-556.
- Bösenberg, K. 1964. Vergleichende Feststellungen zur Nestlingsnahrung von Trauerschnäpper (*Ficedula hypoleuca*), Kohlmeise (*Parus major*) und Blaumeise (*Parus caeruleus*) in verschiedenen Waldbiotopen. - *Beitr. Vogelk.* 9: 249-262.
- Calle, J. A. 1982. Noctuidos españoles. - Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, Madrid.
- Clamens, A. and Isenmann, P. 1989. Effect of supplemental food on the breeding of Blue and Great Tits in Mediterranean habitats. - *Ornis Scand.* 20: 36-42.
- Cowie, R. J. and Hinsley, S. A. 1988. Feeding ecology of great tits (*Parus major*) and blue tits (*Parus caeruleus*) breeding in suburban gardens. - *J. Anim. Ecol.* 57: 611-626.
- Dornbusch, M. 1981. Die Ernährung einiger Kleinvogelarten in Kiefernjungbestockungen. - *Beitr. Vogelk.* 27: 73-99.
- Eguchi, K. 1980. The feeding ecology of the nestling Great Tit, *Parus major minor*, in the temperate ever-green broad-leaved forest. II. With reference to breeding ecology. - *Res. Popul. Ecol.* 22: 284-300.
- Gibb, J. A. 1950. The breeding biology of the Great and Blue Titmice. - *Ibis* 92: 507-539.
- and Betts, M. M. 1963. Food and food supply of nestling tits (*Paridae*) in Breckland pine. - *J. Anim. Ecol.* 32: 489-533.
- Gil-Delgado, J. A., Pardo, R., Bellot, J. and Lucas, I. 1979. Avifauna de naranjal valenciano. II. El Gorrión Común (*Passer domesticus* L.). - *Mediterránea* 3: 69-99.
- Henry, C. 1982. Etude du régime alimentaire des passereaux par la méthode des colliers. - *Alauda* 50: 92-107.
- Järvinen, A. 1983. Breeding strategies of hole-nesting passerines in northern Lapland. - *Ann. Zool. Fenn.* 20: 129-149.
- Johansson, H. 1974. Kullstorlek och häckningsframgång hos vissa holkhäckande småfåglar i centrala Sverige 1972-1974 (1952-1963). - *Fauna och Flora* 6: 212-218 (In Swedish.)
- Jones, P. J. 1973. Some aspects of the feeding ecology of the Great Tit. - PhD thesis, Univ. of Oxford, England.
- Klejnotowski, Z. 1987. Skład pokarmu pisklat szpaka (*Sturnus vulgaris* L.), mazurek (*Passer montanus* L.) i sikorki bogatki (*Parus major* L.) gniezacych się w sadzie. - *Roczn. Akad. Roln. Poznaniu CLXIX. Ornitol. Stosow.* 13: 85-89 (In Polish.)
- Kluijver, H. N. 1950. Daily routines of the Great Tit, *Parus major* L. - *Ardea* 38: 99-135.
- Lack, D. 1958. A quantitative breeding study of British tits. - *Ardea* 46: 91-124.
- Murton, R. K. and Westwood, N. J. 1974. Some effects of agricultural change on the English avifauna. - *Brit. Birds* 67: 41-69.
- Perrins, C. M. 1965. Population fluctuations and clutch size in the great tit (*Parus major*). - *J. Anim. Ecol.* 34: 601-647.
- 1979. British tits. - Collins, London.
- Pierce, F. N. 1942. The genitalia of the group Noctuidae of the Lepidoptera of the British Island (Female). - *Classey, Faringdon.*
- 1967. The genitalia of the group Noctuidae of the Lepidoptera of the British Islands (Male). - *Classey, Middlesex.*
- Pfeifer, S. and Keil, W. 1959. Siebenjährige Untersuchungen zur Ernährungsbiologie nestjunger Singvögel. - *Luscinia* 32: 13-18.
- Royama, T. 1970. Factors governing the hunting behaviour and selection of food by the great tit (*Parus major* L.). - *J. Anim. Ecol.* 39: 619-668.
- Strong, D. R., Lawton, J. H. and Southwood, T. R. E. 1984. Insects on plants. - Blackwell, Oxford.
- Thiollay, J.-M. 1988. Comparative foraging success of insectivorous birds in tropical and temperate forest: ecological implications. - *Oikos* 53: 17-30.
- Tinbergen, L. 1960. The natural control of insects in pine-wood. I. Factors influencing the intensity of predation by songbirds. - *Archs. Néerl. Zool.* 43: 265-343.
- Török, J. 1985. The diet niche relationships of the Great Tit (*Parus major*) and Blue Tit (*Parus caeruleus*) nestlings in oak forest. - *Opusc. Zool. (Budapest)* 19-20: 99-108.

ALTURA DE NIDIFICACION DEL CARBONERO COMUN,
PARUS MAJOR, EN EL NARANJAL:
PREFERENCIAS, LIMITACIONES DEL MEDIO,
Y RELACIONES INTERESPECIFICAS

E. BARBA y J. A. LÓPEZ

Departamento de Ecología, Universidad de Valencia, C/ Dr. Moliner, 50
46100 Burjassot, Valencia, España

RESUMEN

Se realiza un estudio experimental sobre la altura de nidificación del carbonero común, *Parus major*, en el naranjal, ofreciendo nidales a diferentes alturas. Los resultados muestran una preferencia significativa por los nidales altos, apoyando la hipótesis de huida en altura (Nilsson 1984a). Esta huida no es posible en el naranjal, por no existir huecos altos, por lo que esta especie encuentra una limitación en sus preferencias, impuesta por el hábitat. Se discuten sus relaciones con un competidor potencial por los huecos, el gorrión común, *Passer domesticus*, y la influencia de la predación en la selección del lugar de nidificación de estas dos especies.

Palabras clave: Altura de nidificación, Competencia, *Parus major*, *Passer domesticus*, Predación.

ABSTRACT

Nesting height selection by the great tit, Parus major, in orange groves: preferences, habitat constraints, and interspecific relations

Nesting height preferences of the great tit, *Parus major*, were studied in orange groves near Valencia, East Spain, by offering nest-boxes at different heights. The great tit showed a significant preference for higher nest-boxes. This suggests, in accordance with Nilsson (1984a), that predation is the main factor that has selected for this preference, since natural lower nests are more vulnerable to predators than higher ones in this habitat. Without nest-boxes, the possibility of nesting high is not available in orange groves, so the great tit finds a limitation in its preferences. The relationship between the great tit and a potential competitor for holes, the house sparrow, *Passer domesticus*, and the influence of predators on nest site selection by both species is discussed.

Key words: Competition, Nesting height selection, *Parus major*, *Passer domesticus*, Predation.

INTRODUCCIÓN

La ubicación del nido puede ser de gran importancia para la supervivencia de la pollada. La predación es la causa más importante de mor-

talidad durante el período nidícola (Ricklefs 1969), y su presión debe jugar un papel esencial en la selección del lugar de nidificación. Entre las aves nidificantes en huecos, la altura del hueco elegido (Nilsson 1984a), y el cambio de hueco en años sucesivos (Songerud 1985), parecen ser una adaptación para evitar o disminuir la predación.

El carbonero común (*Parus major*) necesita huecos para construir el nido, pero es incapaz de excavarlos, lo que limita considerablemente las posibilidades de elección. En el naranjal, esta especie ocupa los huecos de los naranjos; como éstos se encuentran, en general, a menos de 40 cm del suelo, los nidos se localizan a baja altura, y la tasa de predación es alta (Gil-Delgado y Barba 1987). Estudios realizados en huecos naturales muestran que algunas especies de aves trogloditas prefieren los huecos altos, y es en éstos donde sufren unas menores pérdidas por predación (Nilsson 1984a). Sin embargo, Escobar y Gil-Delgado (1983) señalan que, situando cajas nido en la parte media y alta del naranjo (Gil-Delgado, com. pers.), éstas son ocupadas exclusivamente por el gorrión común (*Passer domesticus*). Esperando una ocupación por parte del carbonero común, proponen, basándose en un modelo teórico, que el gorrión común impide al carbonero común ocupar los nidales (Escobar y Gil-Delgado 1983).

El objetivo del presente trabajo es averiguar, mediante un estudio experimental, las preferencias, respecto a la altura de nidificación, del carbonero común en el naranjal, en ausencia de interacción por parte del gorrión común. La hipótesis de «huida en altura», propuesta para otras aves trogloditas (Nilsson 1984a) sugiere la predicción de que el carbonero común, en ausencia de competidores, elija con preferencia los lugares altos.

AREA DE ESTUDIO

El área de estudio está situada en «el Plá», extremo noreste del término municipal de Catarroja (39° 24' N, 0° 27' W, 30 m s.n.m.). Dista 3,5 km de Catarroja y 10 km de la línea costera mediterránea. La parcela erigida tiene una extensión de 9,41 ha y está, como sus alrededores, dedicada íntegramente al cultivo del naranjo. Ninguno de los huertos está formado únicamente por plantones de menos de 75 cm de altura (clase F en Gil-Delgado et al. 1979). Esta parcela fue elegida por conocer que muy pocas parejas de gorrión común construyen sus nidos en los

árboles. Estos se concentran en una caseta abandonada en el centro de la parcela, otra en el límite norte, y una tercera en el límite oeste.

MATERIAL Y MÉTODOS

En marzo de 1987 se instalaron 132 cajas de nido en 48 puntos uniformemente distribuidos sobre la parcela. 20 puntos contaban con una sola caja, situada a baja altura (30-80 cm del suelo). En los 28 restantes se situaron 4 cajas en cada uno, en el mismo árbol, y a alturas de 20, 60, 100 y 140 cm del suelo. Todas las cajas se orientaron hacia el SW. Los nidales eran de tipo colgado, con entrada circular de 30 mm de diámetro (véase Escobar y Gil-Delgado 1983 para más detalles).

Sobre los huertos se confeccionaron planos a escala 1:2.000, en los que cada naranjo aparecía individualizado. Todos los árboles se revisaron mensualmente, desde abril a julio, en 1987 y 1988, en busca de nidos de gorrión común. Todas las cajas, y los nidos encontrados, se visitaron semanalmente durante las dos temporadas de estudio.

RESULTADOS

El gorrión común construyó muy pocos nidos en los naranjos en el área de estudio. Tanto en 1987 como en 1988, localizamos seis nidos que, por su fenología, probablemente pertenecieran sólo a tres parejas. Los nidos de esta especie se concentraron en las casetas del interior y bordes de la parcela. En las cajas no detectamos ningún intento de ocupación por parte del gorrión común.

La Tabla 1 presenta los nidales ocupados por el carbonero común en las dos temporadas de nidificación. En 1987, cuatro parejas nidificaron en las cajas, realizando dos puestas cada una. En 1988, tres parejas realizaron dos puestas cada una. Todas las cajas ocupadas se encuentran en grupos. Para contrastar las preferencias en altura, se han agrupado los nidales en «altos» (altura=140 cm) y «bajos» (altura \leq 100 cm). Se han combinado los datos de ambas temporadas, pues no hay diferencias significativas entre ellas ($\chi^2=0,047$, 1 g.l., n.s.). Los resultados señalan una preferencia altamente significativa por los nidales altos ($\chi^2=26,01$, 1 g.l., $p<0,001$). Los nidales solitarios no están incluidos en este análisis, pero dado que todos entran en la categoría de bajos, y ninguno fue ocupado, su inclusión sólo acentuaría la preferencia por los lugares altos.

Tabla 1

Ocupación de los niales por el carbonero común
Nest-box occupation by the Great Tit

Situación del nidal (Altura)	Disponibles	1987	Ocupados 1988	Total
Solitario (30-80 cm)	20	0	0	0
Grupos (140 cm)	28	7	5	12
(100 cm)	28	1	1	2
(60 cm)	28	0	0	0
(20 cm)	28	0	0	0

DISCUSIÓN

La facilidad del gorrión común para aceptar las construcciones humanas para nidificar es ampliamente conocida (véase Summers-Smith 1988: 144), por lo que no es sorprendente que en la parcela estudiada haya desestimado las cajas nido en favor de las casetas. Sin embargo, algunas parejas construyeron sus nidos en los árboles a pesar de contar con niales vacíos en las cercanías, lo que sugiere una preferencia de ciertos individuos por construir nidos propios. Por lo que afecta al presente estudio, podemos aceptar que el gorrión común no interfirió con el carbonero común en la elección de los niales. La ocupación de los niales altos por el carbonero común, en ausencia de interferencia por parte del gorrión común, apoya la hipótesis de Escobar y Gil-Delgado (1983), según la cual el gorrión común puede excluir al carbonero común cuando ambos compiten por los niales.

Las preferencias en cuanto a la altura de nidificación en las aves trogloditas pueden diferir a nivel interespecífico, según la presión que actúe sobre cada especie. Nilsson (1984a) señala que las especies en las que la predación varía según la altura muestran preferencia por nidificar en huecos altos, donde la predación es menor. En el naranjal, los huecos bajos presentan una elevada tasa de predación (Gil-Delgado y Barba 1987), por lo que debe existir una presión hacia la elección de huecos altos si éstos están disponibles. Los resultados obtenidos en este trabajo apoyan esta hipótesis. Esta huida en altura no es posible en el naranjal, pues no existen huecos a alturas similares a las elegidas por el carbonero común en este trabajo, por lo que esta especie encuentra una clara limitación en sus preferencias, impuestas por el hábitat.

Los nidificantes secundarios en huecos pueden encontrar tres tipos de limitación para construir el nido (adaptado de Snyder 1977). El primero supone una escasez intrínseca de huecos en el hábitat en relación con otros recursos limitantes, el segundo unas limitaciones etológicas de la especie para localizar huecos existentes, y el tercero una limitación en el uso de los huecos por su vulnerabilidad a predadores y/o competidores. El primer tipo de limitación no existe en el naranjal, pues huecos ocupados una temporada se quedan vacíos o son ocupados por distintas especies en temporadas sucesivas (Barba 1986). El segundo tipo tampoco afecta al carbonero común ya que, de hecho, construye los nidos en los huecos de los naranjos.

En cuanto a las relaciones interespecíficas, merecen una discusión más detenida. Una cuestión a plantear es por qué el gorrión común no hace uso de los huecos de los naranjos (véase Gil-Delgado y Barba 1987). No podemos relacionar este comportamiento con limitaciones etológicas respecto a la altura de nidificación, pues en otra parcela donde se situaron cajas a baja altura, el 35% (N=55) fueron ocupadas por esta especie durante el segundo año de estudio (Barba y Gil-Delgado en prep.). Tampoco el tamaño de los huecos, tanto en cuanto a la entrada como al volumen de la cámara, factores ambos de importancia para su ocupación (Peterson y Gauthier 1985), deben afectar a esta especie, pues su tamaño es similar al del carbonero común y su puesta menor. Puesto que es la especie superior competitivamente, debemos buscar su ausencia de los huecos como una huida de la predación. Así pues, la hipótesis que sugerimos es que el gorrión común, en el naranjal, prefiere el nido en domo al nido en hueco, presumiblemente, porque es más seguro. Esta hipótesis está en conflicto con lo espuesto por Nice (1957), que indica que el nido en hueco es más seguro. La seguridad de los huecos debe depender de sus características; así, el gorrión común, cuando nidifica en cajas situadas a cierta altura (huecos de buena calidad), presenta un mayor éxito reproductor que cuando lo hace en nidos en domo (Escobar y Gil-Delgado 1984). Los estudios realizados en cajas pueden enmascarar las condiciones reales de los huecos (Nilsson 1975, 1984b, Korpimäki 1984, East y Perrins 1988). Nilsson (1986) y Gil-Delgado y Barba (1987) han indicado casos en los que el éxito reproductor de las aves nidificantes en huecos es similar al de las nidificantes en nido abierto, y Möller (1987) no encuentra diferencias entre la tasa de predación sufrida por ambos tipos de nido, hechos que también entran en conflicto con la hipótesis de Nice (1957).

La necesidad del carbonero común de nidificar en estos huecos debe hacerle asumir un elevado riesgo de ser predado. Sin embargo, los resultados obtenidos en el naranjal sugieren la hipótesis paradójica de que es la existencia de predadores la que, en último término, permite la presencia del carbonero común en este hábitat, al mantener al gorrión común alejado de los huecos. En este sentido, el razonamiento está de acuerdo con la hipótesis de Paine (1966; véase también Vance 1978), según la cual la diversidad de especies en un sistema está relacionada con el número de predadores existentes, y con su eficacia en impedir que una sola especie monopolice un recurso limitante.

AGRADECIMIENTOS

Desearnos agradecer a J. A. Gil-Delgado y G. López la lectura crítica del manuscrito, así como las sugerencias de dos revisores. Los nidales utilizados fueron cedidos por la Sección de CODENA de la Excm. Diputación Provincial de Valencia. Este trabajo forma parte de un proyecto a largo plazo del Dpto. de Ecología de la Universidad de Valencia. Parte del mismo se escribió durante una estancia de E. B. en el Edward Grey Institute, Oxford, subvencionada por la Fundación Cañada Blanch.

BIBLIOGRAFÍA

- BARBA, E. (1986). El Carbonero Común (*Parus major*) en el naranjal. Tesis de Licenciatura, Universidad de Valencia.
- EAST, M. L. y C. M. PERRINS (1988). The effect of nestboxes on breeding populations of birds in broadleaved temperate woodlands. *Ibis* 130: 393-401.
- ESCOBAR, J. V. y J. A. GIL-DELGADO (1983). Gorrión Común (*Passer domesticus*) y Carbonero (*Parus major*): una predicción al entrar en competencia. *Alytes* 1: 401-410.
- ESCOBAR, J. V. (1984). Estrategias de nidificación en *Passer domesticus*. *Doñana, Acta Vert.* 11: 65-78.
- GIL-DELGADO, J. A. y E. BARBA (1987). Aves nidificantes en los huecos de los naranjos. *Mediterránea* 9: 29-40.
- GIL-DELGADO, J. A., R. PARDO, J. BELLOT e I. LUCAS (1979). Avifauna del naranjal valenciano. II. El Gorrión Común (*Passer domesticus* L.). *Mediterránea* 3: 69-99.
- KORPIMAKI, E. (1984). Clutch size and breeding success of Tengmalm's Owl *Aegolius funereus* in natural cavities and nest-boxes. *Ornis Fennica* 61: 80-83.
- MOLLER, A. P. (1987). Egg predation as a selective factor for nest design: an experiment. *Oikos* 50: 91-94.
- NICE, M. M. (1957). Nesting success in altricial birds. *Auk* 74: 305-321.
- NILSSON, S. G. (1975). Kullstirlek och häckningsframgång i holkar och naturlinga hål. *Var Fagelvärld* 34: 207-211. (Resumen en inglés).
- (1984a). The evolution of nest-site selection among hole-nesting birds: the importance of nest predation and competition. *Ornis Scand.* 15: 167-175.
- (1984b). Clutch size and breeding success of the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* in natural tree holes. *Ibis* 126: 407-410.

- (1986). Evolution of hole nesting birds: on balancing selective pressures. *Auk* 103: 432-435.
- PAINÉ, R. T. (1966). Food web complexity and species diversity. *Am. Nat.* 100: 65-75.
- PETERSON, B. y G. GAUTHIER (1985). Nest site use by cavity-nesting birds of the Cariboo Parkland, British Columbia. *Wilson Bull.* 97: 319-331.
- RICKLEFS, R. E. (1969). An analysis of nesting mortality in birds. *Smithson. Contr. Zool.* 9: 1-48.
- SNYDER, F. R. (1977). Increasing reproductive effort and success by reducing nest site limitations. Pp. 27-33 en Temple, S. A. (ed.). *Endangered birds: management techniques for preserving threatened species*. Univ. Wisconsin Press, Madison, Wisconsin.
- SONERUD, G. A. (1985). Nest hole shift in Tengmalm's Owl *Aegolius funereus* as defence against nest predation involving long-term memory in the predator. *J. Anim. Ecol.* 54: 179-192.
- SUMMERS-SMITH, J. D. (1988). *The Sparrows*. Poyser, Calton. 342 pp.
- VANCE, R. R. (1978). Predation and resource partitioning in one predator-two prey model communities. *Am. Nat.* 112: 797-813.

Recibido 3 oct. 1988; revisado 27 abr. 1989 y 14 jun. 1989; aceptado 16 jun. 1989.

Reunido el Tribunal que suscribe, en el día de la fecha,
acordó otorgar, por unanimidad, a esta Tesis doctoral de

D. Emilio Barbey Campos
la calificación de Apto "cum laude"

Valencia, 28 de enero de 1992

El Secretario,

El Presidente

M R Minado



