

Instituto Cavanilles de Biodiversidad y Biología Evolutiva
Universitat de València

Programa de doctorado en Biodiversidad y Biología Evolutiva



VNIVERSITAT
DE VALÈNCIA

La ecología del mirlo (*Turdus merula*) en los naranjales: un estudio a largo plazo

Tesis doctoral presentada por

Jaime Gómez Martín

2015

Dirigida por

José Antonio Gil-Delgado Alberti

Tesis titulada “La ecología del mirlo (*Turdus merula*) en los naranjales: un estudio a largo plazo.” presentada por Jaime Gómez Martín para optar al grado de Doctor en Ciencias Biológicas por la Universitat de València.

Firmado: Jaime Gómez Martín

Tesis dirigida por el Doctor en Ciencias Biológicas por la Universitat de València, JOSÉ ANTONIO GIL-DELGADO.

Firmado: José A. Gil-Delgado Alberti

Profesor Titular de Ecología del Departamento de Microbiología y Ecología e investigador del grupo de Vertebrados Terrestres del Instituto Cavanilles de Biodiversidad y Biología Evolutiva de la Universitat de València

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo ha podido ser realizado gracias a un equipo de personas que han dedicado su esfuerzo a un proyecto que está en pie desde el año 1975. Algunos de ellos solo los conozco por el nombre de sus publicaciones. Con la gran mayoría he compartido intensas jornadas de campo y han conseguido que el trabajo sea mucho más placentero. No voy a nombrarlos porque es larga la lista de compañeros y además de necesitar mucho espacio corro el riesgo de dejar a alguien sin nombrar. Con alguno de ellos he tenido el placer de compartir largas estancias en el extranjero y llevado a cabo proyectos que llevan años funcionando, por lo que más que compañeros son amigos de casi toda la vida. Con otros me reúno de vez en cuando delante de una publicación pendiente o un almuerzo que sirven de excusa para recordar alguna andanza. Seguro que en el futuro, aún me queda por conocer a más gente de la que aprender y con la que disfrutar.

Solo voy a nombrar a los que han tenido una participación directa en la realización de la tesis. El Capítulo 3, aunque con cambios sustanciales, está basado en el TFM de Marta Gozábez. Carmen Vives-Ferrándiz me ha facilitado toda la información necesaria sobre los pasos administrativos que tenía que dar, además de revisarme un par de capítulos. Espero no haber entorpecido su camino hacia la lectura de esa tesis que tendré el placer de presenciar en los próximos días. Sin la ayuda de Germán López, el capítulo de la supervivencia de los adultos, sencillamente, no formaría parte de esta tesis. Espero que la gran cantidad de tiempo que ha invertido ayudándome quede recompensada en forma de publicación.

Una mención especial se merece Marcial Marín. Sin su ayuda a la hora de realizar los análisis estadísticos y la maquetación, ni hubiese logrado avanzar, ni mucho menos entregar en plazo esta tesis por culpa de esos 15 escasos años que me han dado de plazo para depositarla. Sin lugar a dudas, gran parte del rigor en el análisis que pueda tener este trabajo se lo debo a él.

Cómo no, agradecer a mi director, José Antonio Gil-Delgado, su ayuda y su estímulo. Sin él hace ya meses que habría abandonado el proyecto de presentar esta tesis. Han pasado 23 años desde que le acompañé una mañana de marzo a buscar nidos a Sagunto. No se entenderían todos estos años que con mayor o menor intensidad hemos colaborado, sin que de por medio hubiese mucha más amistad que una relación de profesor-alumno. Espero que sigamos viendo pájaros juntos veinte años más.

Para terminar, agradecer a Maria, a Helena y a Bea su infinita paciencia en estos últimos meses.

Ondara, 26 de octubre de 2015

ÍNDICE GENERAL

Índice general	i
Capítulo 1- Introducción	1
Capítulo 2- Área de estudio y métodos.	9
Especie estudiada.....	9
Área de estudio.....	11
Metodología general.....	12
Capítulo 3- Variación estacional del tamaño de la puesta y del número de volantones	17
Introducción	17
Métodos	20
Resultados	23
Caracterización de la temporada reproductora.....	23
Variación estacional del tamaño de la puesta.....	28
Ajuste del número de volantones al tamaño de la puesta.	33
Discusión.....	37
Inicio y duración de la estación de nidificación	37
Variación estacional del tamaño de la puesta.....	38
Variación estacional del número de volantones.....	40
Capítulo 4- El efecto del lirón careto <i>Eliomys quercinus</i> sobre el éxito reproductor .	43
Introducción	43
Métodos	45
Resultados	48
Éxito reproductor	48
Depredación.....	51
Depredación por lirón careto	54
Otras causas	55
Variación interanual del éxito reproductor	56
Discusión.....	58

Capítulo 5- Supervivencia del pollo más joven en nidos con eclosión asincrónica parcialmente depredados.....	63
Introducción.....	63
Métodos.....	65
Resultados.....	67
Discusión.....	73
Capítulo 6- Filopatría y proporción de sexos	77
Introducción.....	77
Métodos.....	79
Resultados.....	83
Los volantones de la parcela.....	86
Reclutamiento juvenil.....	90
Proporción de sexos.....	92
Discusión.....	94
Los volantones de la parcela y el reclutamiento juvenil	94
Proporción de sexos.....	97
Capítulo 7- La supervivencia de los adultos	99
Introducción.....	99
Métodos.....	101
Resultados.....	103
Discusión.....	111
Capítulo 8- La dinámica poblacional.....	117
Introducción.....	117
Métodos.....	118
Resultados.....	119
Discusión.....	127
Conclusiones	131
Bibliografía	137

CAPÍTULO 1-INTRODUCCIÓN

La ornitología emerge como una ciencia especializada durante la era victoriana (Allen 1994) pero no es hasta principios del siglo pasado cuando comienzan a generalizarse los estudios sobre la historia natural de las aves (Haffer 2008). En los estudios realizados a mediados del siglo XX sobre las historias de vida de diferentes especies o sobre aspectos muy particulares de sus características biológicas, era una norma general escoger especies que mantenían poblaciones boyantes en las inmediaciones de los ambientes antrópicos. Algunos ejemplos ampliamente referenciados a lo largo del tiempo fueron elaborados a partir de especies como el chingolo cantor (*Melospiza melodía* Wilson, 1810) en Norteamérica (Nice 1957) o algunas aves europeas que utilizaban las cajas-nido como el carbonero común (*Parus major* L., 1758) y el gorrión común (*Passer domesticus* L., 1758) (Kluyver 1951, Lack 1955, Summers-Smith 1963, Perrins 1965). En los jardines británicos abundaban los mirlos comunes (*Turdus merula* L., 1758), por lo que esta especie no tardó a formar parte del grupo de aves seleccionadas por los ornitólogos de entonces (Snow 1955, 1958, Batten 1973).

El mirlo común es una especie que a mitad del siglo XIX estaba confinada en los ambientes forestales de Europa (Evans *et al.* 2009). Sin embargo, en la actualidad se asocia de buen grado a los entornos antrópicos siendo una de sus características el mantener en estos ambientes densidades superiores a las establecidas en los entornos naturales (Havlin 1963, Ribaut 1964, Snow 1958, Gil-Delgado y Escarré 1977). Esta tesis versa sobre esta especie, centrándose en una población que habita una superficie dedicada al cultivo del naranjo. Recopila buena parte de la información recogida durante los últimos cuarenta años y

complementa los estudios previos que existen sobre su población, la estación reproductora y la dieta de los pollos. (Gil-Delgado y Escarré 1977; Gil-Delgado y Lacort 1996, Iglesias *et al.* 1993).

La depredación es considerada como uno de los principales mecanismos en la evolución de las estrategias vitales de las aves, siendo el factor responsable de la mayor parte de las pérdidas de nidos (Ricklefs 1969, Nilsson 1984, Martin 1995) y afectando también a la supervivencia de los adultos (Batten 1973, Post y Götmark 2006). La irrupción de nuevos depredadores, por tanto, puede aumentar las tasas de depredación de nidos y reducir la productividad reproductora de las aves (Wilcove 1985, Sieving 1992). La productividad reproductora, a su vez, ejerce una influencia notable sobre los tamaños poblacionales sucesivos y la tendencia poblacional (Martin 1991, Sherry y Holmes 1992, Johnson y Geupel 1996, McCleery *et al.* 1996). De hecho, la depredación de nidos cuando alcanza valores muy elevados puede provocar que una población no pueda mantenerse por sí misma (Pulliam 1988) y se vea abocada, de no actuar la inmigración como mecanismo encargado de la reposición de efectivos, al declive o, en los casos más extremos, a la extinción (Loiselle y Hoppes 1983, Sieving 1992, Donovan *et al.* 1995).

Desde 1975 se estudian las aves que se reproducen en una parcela de naranjos situada en la localidad valenciana de Sagunto (p.e Gil-Delgado y Escarré 1977, Barba *et al.* 1995, Gil-Delgado y Lacort 1996, Ponz *et al.* 1996, Gil-Delgado *et al.* 2005), así como sus depredadores (Faus y Vericad 1981, Monrós 1997, Gil-Delgado *et al.* 2006, 2009). Hasta la última década del siglo XX el mirlo común era una de las especies más abundantes en estos naranjales. De hecho, los estudios que abordan la abundancia en España de esta especie catalogaron al naranjal saguntino como el hábitat donde el número de parejas reproductoras era más elevado, superando ampliamente los registros obtenidos en los ambientes donde mostraba mayor abundancia (Aparicio 2011).

A partir del año 1997 irrumpe en los naranjales de Sagunto un depredador, el lirón careto (*Eliomys quercinus* L., 1766), cuya población experimentó un notable aumento durante los años siguientes (Gil-Delgado *et al.* 2006). Esta especie se alimenta de aves adultas, huevos y pollos. Además usa los nidos del mirlo común u otras aves para reproducirse o refugiarse (Gil-Delgado *et al.* 2009, Tamarit *et al.* 2012). De forma paralela al aumento de la población de lirones caretos se incrementó el porcentaje de nidos depredados y disminuyó la productividad reproductiva del mirlo común, iniciándose una notable disminución en el número de parejas reproductoras (Gil-Delgado *et al.* 2010a).

Esta tesis aborda el estudio del declive del mirlo común en el naranjal de Sagunto y el efecto que ha producido en la población la aparición de un nuevo depredador. Se analizan las consecuencias del incremento de las tasas de depredación de nidos sobre algunos aspectos de su ecología reproductiva. Se comprobará si esta población es lo suficientemente versátil como para haber modificado en los últimos años sus estrategias de vida, adaptándose a la enorme presión ejercida por los depredadores o si, por el contrario, se ve abocada a la extinción fruto de la progresiva disminución de efectivos a consecuencia del bajo éxito reproductor.

En esta tesis se abordan los siguientes aspectos de la biología reproductiva y la demografía de esta población:

Variación estacional del tamaño de la puesta y del número de volantones. El mirlo común es una especie de nidada múltiple (Snow 1958, Crick *et al.* 1993, Gil-Delgado y Escarré 1977). Lack (1954) señaló que las aves con nidada múltiple realizan la puesta tan pronto como las condiciones del periodo reproductor se lo permiten, continuando con puestas sucesivas mientras las condiciones son favorables. Además, el momento más propicio para que el tamaño de puesta sea óptimo puede ocurrir en cualquier momento

de la estación reproductora. Por otro lado, Crick *et al.* (1993) sugieren que estas especies realizan la primera puesta antes de alcanzar el tamaño de puesta óptimo, lo que implica un patrón del tamaño de la puesta que presenta un máximo hacia el periodo central de la estación de nidificación. Además, añaden que cuantas más puestas realizan, el adelanto de la fecha de la primera de ellas es mayor. El primer objetivo de esta tesis es la realización, a partir de los datos procedentes del seguimiento de los nidos, de una caracterización general de la temporada reproductora del mirlo común en Sagunto y determinar si se cumple la estacionalidad en el tamaño de la puesta predicha para especies de puesta múltiple. Por otro lado se comprobará si la variación en el éxito reproductor a lo largo de la temporada reproductora se ajusta al patrón del tamaño de la puesta evaluando la influencia de la depredación en la variación del número de volantones.

Efecto de la irrupción del lirón careto *Eliomys quercinus* sobre el éxito reproductor del mirlo común. La depredación es la principal causa de fracaso de los nidos (Ricklefs 1969, Nilsson 1984, Martin 1995). Hasta la década de los noventa afectaba a una tercera parte de los nidos de mirlo común en el naranjal de Sagunto, siendo la culebra bastarda (*Malpolon monspessulanus* Herman, 1809) el principal depredador (Gil-Delgado y Escarré 1977, Monrós 1997). Además de por la depredación, los nidos de mirlo común fracasaban por otros motivos entre los que destacaban las condiciones meteorológicas adversas y las labores ligadas al mantenimiento de los naranjos (Gil-Delgado y Escarré 1977). En 1997 se detecta la presencia de un nuevo depredador en el área de estudio: el lirón careto (Gil-Delgado *et al.* 2006). A partir de ese año, el crecimiento de la población de esta especie de roedor provoca un aumento del número de nidos depredados (Gil-Delgado *et al.* 2010a). En esta tesis se evaluará hasta donde llegan los efectos que el lirón careto provoca sobre el éxito reproductor del mirlo común. Además, se comparará si ha cambiado con los años el patrón que presentaba el éxito

reproductor que, según los estudios preliminares, disminuía al final de la estación de nidificación (Gil-Delgado y Escarré 1977).

Supervivencia del pollo más joven en nidos con eclosión asincrónica parcialmente depredados. Diferentes hipótesis han sido propuestas para explicar el significado biológico de la eclosión asincrónica de las puestas en las aves (p.e. Lack 1954, Stinson 1979, Forbes y Mock 2000). Estudios previos en el mirlo común demostraron que la asincronía permitía ajustar el tamaño de la descendencia a los recursos alimenticios mediante la rápida eliminación del pollo procedente del último huevo y que las puestas asincrónicas resultaban más productivas que las sincrónicas cuando escaseaba el alimento (Magrath 1989). Sin embargo, observaciones puntuales parecían sugerir que en Sagunto, donde la depredación alcanza valores muy elevados (Gil-Delgado *et al.* 2010a), las hembras cuyas puestas eclosionan de forma asincrónica podrían también beneficiarse de que, durante el intervalo de tiempo en que se prolonga la eclosión, la presencia simultánea de huevos y pollos permitiese evitar el fracaso total de aquellos nidos que sufren la acción de aquellos depredadores que a veces muestran preferencia por alguno de los dos estados en que se encuentran los integrantes del nido. El tercer objetivo de esta tesis es determinar el porcentaje de nidos con eclosión asincrónica en el mirlo común. Por otro lado, se analizará cómo varía el éxito de los pollos de las puestas asincrónicas en función del orden de eclosión, comprobando si los pollos más jóvenes del nido están en desventaja respecto a sus hermanos mayores, tal y como afirman la mayor parte de las hipótesis (Lack 1954, Hussell 1972, Stinson 1979, Hahn 1981). Por el contrario, los pollos más jóvenes pueden verse beneficiados al permanecer en el huevo si los nidos son afectados por la acción de depredadores que muestran preferencia por los pollos.

Filopatría y proporción de sexos. El reclutamiento juvenil es un elemento fundamental a la hora de explicar los cambios en la dinámica de las poblaciones, de ahí la importancia de conocer qué fracción de los volantones logra incorporarse a la población y si lo hace en número suficiente para reponer la pérdida de efectivos (Martin *et al.* 1996). El origen de los jóvenes que se incorporan a la población puede ser diferente y dependerá del grado de filopatría que muestren los individuos de la especie. En las aves es habitual que las hembras jóvenes se dispersen más que los machos a la hora de buscar un lugar donde reproducirse por primera vez (Greenwood 1980, Greenwood y Harvey 1982, Gowaty 1993). En el mirlo común, la información que existe sobre la dispersión juvenil apunta a que las características del medio influyen sobre el comportamiento dispersivo y que en determinados ambientes, éste puede presentar diferencias en función del sexo (Engler *et al.*, 2014, Samaš *et al.*, 2013). En las aves, incluido el mirlo común, las desviaciones en la proporción de sexos puede ser la consecuencia de diferencias en las tasas de supervivencia o en la migratología de machos y hembras (véase Aparicio 2003 y Post y Götmark 2006). Estudios previos sobre esta especie indican que la proporción de sexos de la población adulta difiere del 1:1 debido a las mayores tasas de depredación que padecen las hembras (Post y Götmark 2006). Otros autores (Amrhein *et al.* 2012) señalan que las diferencias que aparecen en algunos estudios son fruto de las diferencias de capturabilidad entre los sexos. A partir de la información obtenida durante una década mediante el anillamiento de 2000 pollos, además del marcaje y posterior seguimiento en unos determinados periodos del año de la población del área de estudio, se obtendrá información sobre la proporción de individuos que vuelan de los nidos del área de estudio y se incorpora a la población. Además, se estudiará si existen diferencias en cuanto al grado de filopatría que presentan machos y hembras, pues en el mirlo común la información previa muestra resultados diferentes en función del hábitat que ocupa (Greenwood 1980, Samaš 2013, Engler 2014). Por otro lado, se comprobará si existen desviaciones en la proporción de sexos y si éstas tienen carácter estacional, lo

que podría evidenciar diferencias en las tasas de mortalidad o en el comportamiento migratorio de machos y hembras.

La supervivencia de los adultos. El conocimiento de las tasas de supervivencia de las aves adultas puede resultar clave a la hora de comprender la dinámica de una población (Dobson 1990; Baillie y Peach 1992; Newton 1998; Siriwardena *et al.* 1998), pues la supervivencia es una de las variables que, junto con el reclutamiento de jóvenes, la emigración y la inmigración, regulan el incremento o decrecimiento de las poblaciones (Sherry y Holmes 1995). El programa de anillamiento llevado a cabo en los mismos periodos del año durante una década en el área de estudio nos permitirá estimar la supervivencia de los individuos adultos, así como detectar la existencia de variación estacional en la supervivencia o diferencias entre los sexos. Con esta información trataremos de contribuir a identificar las peculiaridades que pueden presentar las poblaciones de aves mediterráneas, pues gran parte de la información sobre la esperanza de vida de las aves en Europa procede de estudios realizados en áreas más septentrionales (p.e. Clobert *et al.* 1985, Johnson *et al.* 1991, Peach 1993, 1995, Siriwardena *et al.* 1998.). En el caso del mirlo común, concretamente, procede mayoritariamente de las Islas Británicas (Robinson *et al.* 2010).

La dinámica poblacional. Desde 1975 se conoce el número de parejas de mirlo común que nidifican en el área de estudio (Gil-Delgado y Escarré 1977, Gil-Delgado *et al.* 2010a). La densidad que presentaba esta especie en los naranjos de Sagunto era muy superior al resto de registros disponibles en otro tipo de ambientes de España (Aparicio 2011). Sin embargo, estudios preliminares sobre esta población realizados en los últimos años apuntan a una reducción en el número de efectivos ligada a la irrupción de nuevos depredadores (Gil-Delgado *et al.* 2010a). Con la información procedente de los capítulos anteriores sobre el éxito reproductor y la supervivencia de los

adultos, trataremos de averiguar la influencia de cada una de estas variables en los cambios que ha experimentado el número de parejas nidificantes de mirlo común de los naranjos de Sagunto durante los últimos cuarenta años..

CAPÍTULO 2-ÁREA DE ESTUDIO Y MÉTODOS.

ESPECIE ESTUDIADA

El mirlo común, *Turdus merula*, es una de las aves más comunes y mejor documentadas de Europa (Snow 1955, 1958, 1988, Magrath 1988, 1989, Dix *et al.* 1998, Chamberlain *et al.* 1999, Gregoire *et al.* 2003, Wysocki 2006, Evans *et al.* 2005, Van Vliet *et al.* 2009). Esta superespecie pertenece al orden de los Paseriformes y sus 15 subespecies, dos de las cuales son reconocidas por algunos autores como especies diferentes (Collar 2005), habitan la Región Paleártica, la India, Extremo Oriente, además de Australia, Nueva Zelanda y otras islas del Pacífico Sur, donde ha sido introducida (Clement y Hathway 2000).

El mirlo común es un ave de tamaño medio (72-123 gramos) que presenta un dimorfismo sexual relativamente marcado: el macho es negro con el pico y el anillo ocular amarillos, mientras la hembra es parda con el pico y el anillo ocular con escaso contraste (Aparicio 2003). Es generalista, pues se puede encontrar en gran cantidad de ambientes, desde bosques densos de árboles caducifolios o perennes, hasta el interior de las ciudades, pasando por áreas agrícolas, humedales, riberas de los ríos, dehesas, brezales o páramos, normalmente asociado a arbustos y árboles de porte medio (Ibáñez-Alamo 2010).

La dieta del mirlo común es muy variada, prácticamente omnívora, aunque consume fundamentalmente insectos y oligoquetos, especialmente *Lumbricus terrestris* L., 1758. Desde finales de verano a finales de invierno, de forma oportunista, consume también diferentes tipos de frutos cuando éstos incrementan su disponibilidad, coincidiendo además con la época en la que decrecen los recursos animales y las demandas nutricionales se incrementan (Cramp 1988, Iglesias *et al.* 1993, Chamberlain *et al.* 1999).

El mirlo común es una especie monógama y territorial (Cramp 1988). La nidificación corre a cargo de ambos sexos y normalmente construyen un nuevo nido abierto en cada puesta, pero a veces utilizan el mismo nido en las aproximadamente 3 puestas sucesivas que, en promedio, llevan a cabo en la estación de cría (Gil-Delgado y Lacort 1996). La temporada reproductora se extiende en Europa entre febrero y septiembre, y el tamaño de la puesta varía entre 2 y 6 huevos que son incubados únicamente por la hembra. Los huevos eclosionan 12 días después de iniciarse la incubación y los pollos permanecen en el nido atendidos por ambos padres durante dos semanas. Tras abandonar el nido siguen siendo alimentados durante otros 20 días por los padres (Collar 2005).

El mirlo común es una especie sedentaria o migradora, según la latitud. En Europa las poblaciones septentrionales se comportan como migradoras o migradoras parciales, dejando las zonas de cría en otoño o invierno. De hecho, el norte de la Península Ibérica recibe inmigrantes e invernantes de procedencia fundamentalmente centroeuropea que permanecen en nuestras latitudes entre octubre y marzo (Telleria *et al.* 1999). Sin embargo, las aves ibéricas son fundamentalmente sedentarias, aunque algunas poblaciones del centro de España parecen recibir machos jóvenes procedentes de zonas climáticas adversas cercanas (Aparicio 2003).

En España, el mirlo común ocupa el 93,5% de las cuadrículas en las que fue distribuido el territorio y únicamente está ausente en zonas muy deforestadas del sureste árido, la Mancha, Tierra de Campos, Los Monegros y en las islas de Fuerteventura y Lanzarote (Aparicio 2003). Alcanza elevadas densidades en una gran variedad de hábitats y pisos biogeográficos, aunque en general destacan los ambientes ecotónicos, de transición y complejidad estructural intermedia, tales como frutales termomediterráneos (100,6 aves / km²), mosaicos agrícolas y pastos cantábricos (87,8 aves / km²), enebrales-sabinares (87,9 aves / km²) o riberas arboladas (80,6 aves / km²). En España, el mirlo común presentaba la mayor densidad de parejas reproductoras en los naranjales de Valencia (Gil-Delgado 1981) con valores (148 - 307 parejas / km²) muy superiores a las densidades máximas registradas en España en los alcornoques, naranjales y matorrales que en promedio presentaban una densidad de 98 parejas / km² (Aparicio 2003).

ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio es una parcela de 16,9 hectáreas dedicada exclusivamente al cultivo del naranjo y situada en las cercanías de la localidad de Sagunto, en Valencia (39° 24' N, 0° 27' W, 30 m. s. n. m.), a 4 kilómetros de la línea de costa del mar Mediterráneo (Gil-Delgado y Escarré 1977, Gil-Delgado y Lacort 1996, Gil-Delgado *et al.* 2005). Se trata de una zona bien documentada en lo que a la distribución del arbolado o la composición herbácea (Gil-Delgado 1977, Gil-Delgado y Escarré 1977), las aves nidificantes (Gil-Delgado y Escarré 1977, Gil-Delgado 1981, Barba *et al.* 1995, Ponz *et al.* 1996), así como de sus depredadores (Faus y Vericad 1981, Monrós 1997). La parcela controlada forma parte de una superficie continua dedicada al cultivo de los cítricos y que se extiende por una franja paralela a la costa de más de 60 km de largo por 5-10 km de ancho entre las ciudades de Castellón y Valencia (Gil-Delgado *et al.* 2002) incluidas en las más de las 300.000 ha de tierras dedicadas al cultivo de los cítricos que discurren,

prácticamente sin solución de continuidad, desde Tarragona hasta Huelva (Ministerio de Medio Ambiente 2007).

El área de estudio se encuentra dentro del piso bioclimático termomediterráneo (Rivas-Martínez *et al.* 1977). El clima de Sagunto está caracterizado por inviernos suaves en los que en los meses más fríos (enero y febrero) es poco frecuente que las temperaturas caigan por debajo de los 0° C. Los veranos son cálidos alcanzándose las temperaturas máximas en los meses de julio y agosto en los que la temperatura media ronda los 25° C. La precipitación media anual supera los 400 mm, siendo mayo y septiembre los meses en que se registran las precipitaciones más abundantes.

La parcela estudiada está formada por un total de 22 huertos de naranjos cuyo tamaño varía entre las 0,5-3 ha y se encuentra delimitada en su sección norte por el camino de la Torreta y en su sección noroeste por el camino de Roda-Milans. Existe un sistema de acequias de riego, hoy en desuso por la sustitución del riego a manta por el riego por goteo, que atraviesa la parcela y forman, junto con los caminos, los límites de los huertos. El abandono de la roturación del suelo y el uso de herbicidas han reducido, incluso eliminado, la cubierta vegetal (Gil-Delgado *et al.* 2002).

METODOLOGÍA GENERAL

Mediante el empleo de la técnica mixta de la parcela y del método de la búsqueda de nidos sobre superficies conocidas (Val Nolan 1963, Blondel 1969) desde 1975 se buscan los nidos de todas las aves nidificantes (Gil-Delgado y Escarré 1977, Ponz *et al.* 1996, Gil-Delgado *et al.* 2002), incluido el mirlo común, cuyo nido es relativamente fácil de encontrar por su gran tamaño. Desde finales de febrero hasta finales de julio, con una periodicidad de 7-15 días, se inspecciona cada uno

de los naranjos. Una vez encontrados los nidos y representados en un esquema de los diferentes huertos para su posterior localización se visitan cada 2-5 días, correspondiendo las visitas más espaciadas al periodo en que los nidos contienen huevos y aumentándose la frecuencia de visitas en el momento en que los nidos contienen pollos.

El número de parejas nidificantes se calcula a partir del número de nidos que de forma simultánea permanecen activos en la parcela estudiada y, por tanto, no pueden pertenecer a la misma pareja. La localización de los machos que cantan en la parcela puede ayudar a resolver dudas a la hora de asignar el número de nidos a un determinado número de parejas en una zona concreta de la parcela (véase Gil-Delgado y Escarré 1977, Gil-Delgado y Lacort 1996).

Se conoce el historial de prácticamente la totalidad de los nidos porque éstos suelen ser encontrados antes de que comience la puesta. Si el nido es encontrado con huevos, la fecha de puesta del primer huevo (fecha de puesta) puede ser determinada descontándole a la fecha de eclosión del primer huevo, el tamaño de la puesta y los 12 días incubación. Al valor obtenido se le suma un día porque la incubación suele comenzar con la puesta del penúltimo huevo (Gil-Delgado y Escarré 1977, Capítulo 5). Para el cálculo de la fecha de puesta de los nidos encontrados con pollos se suma al periodo de puesta, incubación y eclosión, la edad de los pollos que puede ser calculada por su tamaño y aspecto con un error de 1 día.

Desde el año 1997 de forma irregular y desde 1999 de forma sistemática, los pollos son anillados a la edad de 7-8 días. El seguimiento de centenares de nidos de mirlo común durante cada estación de nidificación desde 1975 ha permitido identificar muchas de las causas de fracaso de los nidos. Respecto a los principales depredadores del área de estudio, Monrós (1997) describió las evidencias que presentaban los nidos de mirlo común cuando son depredados por

serpientes. Además, la presencia de excrementos y el aspecto característico que presentan los restos de los huevos y de los pollos permite identificar a la mayor parte de mamíferos que actúan sobre los nidos (Gil-Delgado *et al.* 2009). Otras causas de mortalidad de los componentes del nido a veces también pueden ser identificadas. Por ejemplo, coincidiendo con altas temperaturas los pollos pueden aparecer muertos a causa del calor (Belda *et al.* 1995).

Con la información obtenida de cada nido se realiza una ficha donde consta la información básica: fecha de la puesta, tamaño de la puesta, fecha de eclosión, éxito de eclosión, número de anilla de los pollos, fecha de abandono del nido y éxito reproductor o, si es el caso, las causas del fracaso del nido.

La estación de nidificación del mirlo común se extiende básicamente entre marzo y junio (Gil-Delgado y Lacort 1996, Capítulo 3). El periodo de muda, según la información proporcionada por Aparicio (2011), en el caso de los adultos abarca desde finales de junio a mediados de septiembre y en el caso de los juveniles de julio a principios de octubre.

Teniendo en cuenta esta información desde el comienzo del año 2000 hasta mediados del año 2009 se realizaron 4 sesiones de anillamiento durante el año que trataron de cubrir el ciclo anual distribuyéndolo en los siguientes periodos.

- i. Sesión de anillamiento postnupcial: las sesiones de anillamiento fueron realizadas durante los meses de junio y julio coincidiendo con el fin de la reproducción
- ii. Sesión de anillamiento otoñal: las sesiones de anillamiento fueron realizadas durante los meses de septiembre y octubre coincidiendo con la finalización del periodo de muda.

- iii. Sesión de anillamiento invernal: las sesiones de anillamiento fueron realizadas durante los meses de noviembre y diciembre.
- iv. Sesión de anillamiento prenupcial: las sesiones de anillamiento fueron realizadas durante el mes de enero y febrero, es decir, en los prolegómenos de la estación reproductora.

Estas sesiones consistieron en la captura de mirlos comunes mediante una o dos baterías de redes japonesas de extensión variable que en total sumaban 180 metros y ubicadas en los mismos lugares en todas las sesiones, si era posible, de forma que se abarcara toda el área de estudio al final de cada sesión. En cada sesión el número de jornadas matinales o vespertinas de trampeo osciló entre 8 y 12, permaneciendo las redes ubicadas en una determinada zona durante varias horas hasta que dejaran de capturarse individuos que no hubiesen sido ya atrapados en esa jornada. En las sesiones postnupciales de 2002 y 2003 no se pudo completar el número de jornadas y el número de individuos capturados en cada sesión fue inferior a 15 individuos por lo que han sido descartadas de los análisis del Capítulo 6. Con el objeto de dirigir a las redes a todas las aves presentes en las inmediaciones, los miembros del equipo caminaban hacia la trampa desde una distancia aproximada de un centenar de metros para espantarlas, repitiendo esta operación cada media hora. De este modo, se pretendió disminuir la capacidad de los mirlos comunes residentes de evitar las redes con mayor facilidad (Aparicio 1998) y la mayor propensión a caer en las redes que puede presentar uno de los dos sexos por diferencias en el comportamiento (Amrhein *et al.* 2012). El número de individuos capturados por sesión osciló entre los 5 y los 132.

De cada individuo capturado se registró la edad y el sexo siguiendo los criterios establecidos por Svensson (1992). Siguiendo el criterio de Aparicio (1998), los mirlos comunes fueron clasificados como jóvenes desde el periodo en que abandonan el nido hasta la finalización de la sesión postnupcial posterior a su

nacimiento, pues en la primavera ya han alcanzado la madurez sexual (Cramp 1988).

La totalidad de las pruebas estadísticas generales empleadas en el presente estudio se encuentran ampliamente descritas en Sokal y Rohlf (2012), mientras que las particulares para algunos capítulos se encuentran descritas en ellos. Los análisis se llevaron a cabo utilizando los paquetes lme4 (Bates *et al.* 2014) y mgcv (Woods 2011) del software estadístico R (R Core Team 2015). Ha sido considerado en los análisis un nivel de significación $\alpha = 0,05$.

CAPÍTULO 3-VARIACIÓN ESTACIONAL DEL TAMAÑO DE LA PUESTA Y DEL NÚMERO DE VOLANTONES

INTRODUCCIÓN

El tamaño de la puesta en los paseriformes varía a lo largo de la temporada reproductora y esta variación se ajusta a dos tipos de patrón diferenciados. El primero de ellos se caracteriza por la reducción del tamaño medio de la puesta según avanza la estación reproductora. En el segundo patrón, el tamaño medio de la puesta aumenta hasta alcanzar un valor máximo a partir del cual decrece (Lack 1954, Klomp 1970, Perrins 1970). Ambas estrategias ocurren generalmente en especies con características reproductoras diferentes, pues aquellas que reducen el tamaño medio de la puesta según avanza la estación reproductora tienden a poner una única puesta por temporada reproductora, mientras que las especies que se ajustan al otro tipo de patrón se caracterizan por generar más de una puesta (Crick *et al.* 1993). El número de descendientes en las especies con una sola puesta depende solo del número de huevos que ponen en su única puesta, mientras que en aquellas especies con puestas múltiples la descendencia depende tanto del número de huevos como del número de puestas (Crick *et al.* 1993). En ambos casos, el objetivo último de estas especies es realizar puestas cuyo tamaño maximice la supervivencia de la descendencia (Lack 1947).

Crick *et al.* (1993) sugirieron que las especies de puesta múltiple realizan la primera puesta antes de alcanzar el tamaño de puesta máximo, lo que implica

un patrón del tamaño de la puesta que presenta un pico hacia el periodo central de la estación de nidificación y señalaron que debía existir una tendencia a adelantar el inicio del periodo de nidificación, en la medida que el adelanto permite un mayor número de puestas por periodo reproductor. Además, una misma especie podría presentar diferentes patrones reproductivos en su área de distribución en función de diferentes factores. Sirva de ejemplo el azulejo, *Sialia sialis* L., 1758, que en la zona meridional de su área de distribución el tamaño de la puesta al inicio de la estación de nidificación presenta un aumento hasta llegar a un tamaño de puesta máximo a mitad de la estación, a partir de la cual decrece. Sin embargo, en el norte de su área de distribución, donde la población es migratoria, el máximo tamaño de puesta se produce al comienzo de la temporada (Dhont *et al.* 2002). En un mismo ámbito geográfico otras especies de puesta múltiple como el jilguero, *Carduelis carduelis* L., 1758, cuando se retrasa el comienzo de la estación reproductora presentan el tamaño de puesta máximo al principio de la estación (Gil-Delgado *et al.* 2005).

En numerosas especies se ha determinado que los inicios de las temporadas reproductoras y el tamaño de puesta óptimo varían interanualmente (Crick *et al.* 1993, Gil-Delgado *et al.* 2005) y vienen determinados, principalmente, por factores meteorológicos y por la disponibilidad de alimento (Perrins 1965, Perrins y Birkhead 1983). En los años en que la estación de nidificación comienza tarde, las especies de nidada múltiple deberían presentar un tamaño de puesta inicial similar al tamaño de la puesta máximo. Un comienzo tardío de la estación de nidificación debería conducir a una reducción en el número de puestas, semejándose el patrón reproductor al de aquellas especies de puesta única (Dhont *et al.* 2002, Gil-Delgado *et al.* 2005).

Crick *et al.* (1993) emplearon ecuaciones cuadráticas para describir la variación del tamaño de puesta a lo largo de la estación reproductora en especies de puesta múltiple y obtuvieron cuatro índices: i) incremento del tamaño de la

puesta, ii) pendiente inicial, iii) tiempo para alcanzar el tamaño de puesta máximo y iv) tiempo modal. Según las predicciones de Crick *et al.* (1993), cuantas más puestas realice una especie más tardío será el pico estacional en el tamaño de puesta. Por tanto, el incremento del tamaño de la puesta, la pendiente inicial y el tiempo para alcanzar el tamaño de puesta máximo, incrementarán su valor, mientras que el tiempo modal decrecerá. La pendiente inicial será cero o negativa si la especie realiza una sola puesta, mientras que será positiva si realiza más de una puesta.

Por otro lado, el tamaño de la puesta y el éxito reproductor deberían compensarse de tal forma que, cuando las posibilidades de sacar adelante la prole disminuyan, el tamaño de la puesta se reduzca (Lack 1947, Perrins 1970). Sin embargo, algunos estudios han mostrado la falta de paralelismo entre la variación estacional del tamaño de la puesta y el éxito reproductor (Murphy 1978, Ludvig *et al.* 1995). En un estudio de varios años sobre el mirlo común *Turdus merula* la escasez del alimento impidió que el éxito reproductor aumentase en el periodo en el que el tamaño medio de la puesta alcanzaba el máximo (Ludvig *et al.* 1995)

El mirlo común es una especie de nidada múltiple (Snow 1958). Los estudios previos realizados en los naranjales del este de España indican que las puestas más tempranas aparecen en el mes de marzo y las más tardías en junio, realizando las hembras un promedio de 3 puestas durante la estación de nidificación (Gil-Delgado y Escarré 1977, Gil-Delgado y Lacort 1996). El objetivo de este estudio es describir la estación de nidificación del mirlo común en los naranjales del este de la Península Ibérica para determinar si ha habido modificaciones en la fenología de la puesta de esta especie a lo largo de los últimos años y determinar si se cumple la variación estacional del tamaño de la puesta predicha para especies de puesta múltiple (Crick *et al.* 1993). Por otro lado, se comprobará si la variación en el número de volantones por nido se ajusta al patrón del tamaño de la puesta.

MÉTODOS

Entre marzo de 1995 y junio de 2007 se obtuvo la información sobre la fecha de puesta, el número de volantones y la causa del fracaso de 2188 nidos. En 1973 de estos 2188 nidos se conoció el tamaño de la puesta. Se dividió la estación de nidificación en quincenas y se asignó cada puesta a un periodo para comparar la distribución obtenida a la de estudios previos (Gil-Delgado y Lacort 1996).

A partir de las fechas de puesta de los primeros 20 nidos de cada uno de los 13 años estudiados se determinó el inicio medio de la temporada reproductora. Para éste y el resto de cálculos relativos a la fenología de la estación se le asignó al día 1 de enero el de día 1. Por tanto, al día 28 de febrero se le consideró como día 59 y al día 20 de abril como día 120 o 121 dependiendo si el año es o no bisiesto. La fecha media de las 20 primeras puestas es indicadora del inicio de la temporada, pues estudios anteriores (Gil-Delgado y Lacort 1996) muestran que una veintena de nidos representa al menos el 20% de las parejas que nidifican en el área de estudio. Además, a partir de las fechas de las 20 primeras puestas, cada año fue clasificado como “temprano”, “medio” o “tardío”. Estos datos mostraron diferencias significativas en las varianzas (test para la homogeneidad de las varianzas: $F_{1,11} = 3,02$; $P < 0,001$). Para establecer los grupos se realizó un test ANOVA de un factor, asumiendo varianzas no homogéneas con un test T3 de Dunnett a posteriori que permitió obtener subconjuntos estadísticamente homogéneos en base a la fecha media de inicio de las temporadas reproductoras.

La duración de la temporada reproductora de cada año se estimó a partir de la diferencia entre la fecha de puesta del primer y del último nido de cada temporada.

Mediante una regresión lineal se evaluó la relación entre el inicio (variable independiente) y la duración (variable dependiente) de la temporada de reproducción. Para aumentar el tamaño de muestra se añadieron a los datos del estudio los correspondientes a 1985 y al periodo 1987-1993 pertenecientes al

estudio de Gil-Delgado y Lacort (1996). En el estudio de 1985 a 1993 se indica la fecha media de las primeras puestas, pero se desconoce la fecha media de las veinte primeras puestas calculada en los años del periodo 1995-2007. Por tanto, para analizar con una regresión lineal el posible adelanto del inicio medio de la estación se han seleccionado los años del estudio del Gil-Delgado y Lacort (1996) en los que la fecha media de las primeras puestas se había calculado con un número de nidos inferior a 26 puestas (1985, 1987 y 1989).

Las ecuaciones cuadráticas pueden describir el aumento curvilíneo y caída del tamaño de puesta a lo largo de la estación reproductora, así como declives monotónicos o curvilíneos (Crick *et al.* 1993, Ter Braak y Looman 1995). Por ello, se realizó el análisis de la variación estacional del tamaño de la puesta en función de la fecha de puesta mediante regresiones cuadráticas para cada uno de los años objeto del estudio y para el conjunto de los 1973 nidos. A partir de las ecuaciones de los ajustes cuadráticos se calcularon cuatro índices utilizados en estudios similares (Crick *et al.* 1993, Gil-Delgado *et al.* 2005). Estos cuatro índices son:

- i. Incremento del tamaño de la puesta. Tamaño de puesta máximo teórico dividido por el tamaño de puesta en la fecha de inicio de la estación reproductora. Ambos tamaños de puesta fueron calculados directamente de las ecuaciones cuadráticas: en el caso en el que se encontrara una cuadrática decreciente, el valor del incremento del tamaño de puesta sería igual a 1, mientras que si aparece un pico en el tamaño de puesta tras el inicio de la estación de reproducción, este índice será siempre mayor que 1.
- ii. Pendiente inicial. Pendiente de la cuadrática en el inicio de la temporada reproductora.
- iii. Tiempo para alcanzar el tamaño de puesta máximo. Fracción entre el tiempo que se tarda en alcanzar el tamaño de puesta máximo teórico y la duración total de la estación. Cuanto más se aproxime al inicio de la

estación de nidificación, el tiempo para alcanzar el tamaño de puesta máximo será más próximo a 0.

- iv. Tiempo modal. Moda de las fechas de puesta dividida por la fecha en la cual se alcanza el tamaño de puesta máximo teórico. Si la moda es anterior a esta fecha este índice será inferior a 1.

Considerando la hipótesis de que cuantas más puestas realiza una especie mayor es el pico estacional y se produce más tarde, Crick *et al.* (1993) predijeron que conforme aumenta el número de puestas, el incremento del tamaño de la puesta, la pendiente inicial y el tiempo para alcanzar el tamaño de puesta máximo aumentarán, mientras que el tiempo modal decrecerá. Además, la pendiente inicial será cero o negativa si la especie realiza una única puesta y positiva si realiza más de una.

Se calcularon los 4 índices para cada temporada reproductora, para el conjunto de las 13 temporadas estudiadas y, por último, para los subconjuntos de temporadas correspondientes a los años “tempranos” y “tardíos”.

Estudios anteriores (Ribaut 1964, Gil-Delgado y Lacort 1996) han mostrado que las hembras de mirlo común necesitan entre 30 y 40 días para realizar con éxito dos puestas consecutivas. A partir de esta premisa, se calculó el número de puestas máximo teórico dividiendo por 35 la duración de la estación de nidificación y se analizó la correlación de Spearman entre esta variable teórica y los cuatro índices calculados anteriormente con el fin de comprobar si sus variaciones se ajustaban a las predicciones propuestas por Crick *et al.* (1993).

El análisis de la variación estacional del éxito reproductor se realizó ajustando las variables número de volantones y fecha de puesta a regresiones lineales y cuadráticas con el fin de detectar patrones estacionales y correspondencias con la variación estacional del tamaño de la puesta. Este análisis fue llevado a cabo incluyendo los nidos depredados y excluyéndolos. De esta

forma es posible explorar si la depredación tiene algún efecto sobre el patrón de la variable número de volantones a lo largo de la temporada reproductora.

RESULTADOS

Caracterización de la temporada reproductora

De los 2188 nidos encontrados en los 13 años de estudio desde 1995 a 2007, anualmente, el número de registros varió entre 108 (año 2001) y 241 nidos (año 2004). Las primeras puestas en este periodo tuvieron lugar entre el 19 de febrero (día 50) en el año 1998, que fue excepcionalmente temprano, y el 21 de marzo (día 80, año 2004). Mayoritariamente, la primera puesta de cada año tiene lugar durante el mes de marzo (media = 68,38; d. t. = 8,96; N = 13). Por otra parte, las últimas puestas corresponden al mes de junio (media = 165; d. t. = 13,34; N = 13). Hay excepciones, ya que en 2002 la última puesta comenzó el día 27 de mayo (día 148), lo que implica un final de temporada excepcionalmente temprano, mientras que en 2005 los últimos huevos fueron encontrados el 11 de julio (día 192), fecha anormalmente tardía (Tabla 3.1). La duración de la estación de nidificación varió entre 70 (2002) y 122 días (2005) (media = 96,62; d. t. = 15,58; N = 13; Tabla 3.1).

El inicio medio de las 20 primeras puestas de cada temporada reproductora ocurre mayoritariamente entre el 16 y el 26 de marzo (días 75-85; media = 78,93; d. t. = 6,74). En el año 1998 la temporada fue anormalmente temprana: la fecha media del comienzo de la temporada reproductora fue el 5 de marzo (día 64; d. t. = 5,3). Por otro lado, 2001 fue el año donde la fecha media del comienzo de las veinte primeras puestas fue más tardía, ya que tuvo lugar el día 26 de marzo (día 85; d. t. = 5,67).

Tabla 3.1. Caracterización de las temporadas reproductoras del periodo comprendido entre 1995 y 2007. Número de nidos (N); Inicio Temporada Reproductora (ITR); Final Temporada Reproductora (FTR); Inicio medio de la Temporada Reproductora (ITRM); Duración de la Temporada Reproductora (DTR); Moda para la Fecha de Puesta (MP).

Año	N	ITR	FTR	ITRM (d. t.)	DTR	MP
1995	114	74	157	84,05 (4,25)	83	87
1996	152	62	156	76,15 (6,11)	94	108
1997	129	60	156	76,95 (7,22)	96	128
1998	183	50	158	63,75 (5,30)	108	98
1999	169	79	185	83,75 (1,92)	106	130
2000	141	70	160	79,95 (3,69)	90	131
2001	108	72	155	85,05 (5,67)	83	100
2002	154	78	148	82,50 (2,84)	70	134
2003	236	72	158	77,95 (4,26)	86	119
2004	241	80	167	83,05 (1,76)	87	138
2005	192	70	192	81,25 (3,73)	122	98
2006	199	62	177	80,65 (4,66)	115	83
2007	170	60	176	71,1 (6,59)	116	95
Media		68,38	165	78,93	96,62	
(d.t.)		(8,96)	(13,34)	(6,74)	(15,58)	
N	2188	13	13	260	13	13

La primera puesta de cada año presenta una correlación significativa con la media de las 19 puestas siguientes de cada año ($r = 0,851$; $P < 0,001$; $N = 12$). En base a que la primera y las 19 puestas siguientes están correlacionadas positiva y significativamente, consideramos la primera de las puestas para explorar si hay alguna dependencia entre el comienzo de la primera puesta y la duración de la estación de nidificación. La premisa de que un inicio más temprano en el período de cría alarga la temporada reproductora ha sido determinada en estudios previos (Gil-Delgado *et al.* 2005). Tras incrementar el número de muestras añadiendo los

datos procedentes del período 1985, 1987-1993 (768 nidos), la correlación entre la primera puesta de cada año y la duración de la estación de nidificación resultó significativa ($r = -0,485$; $P = 0,026$; $N = 21$; Figura 3.1). Es decir, las estaciones de nidificación que empiezan antes son más largas.

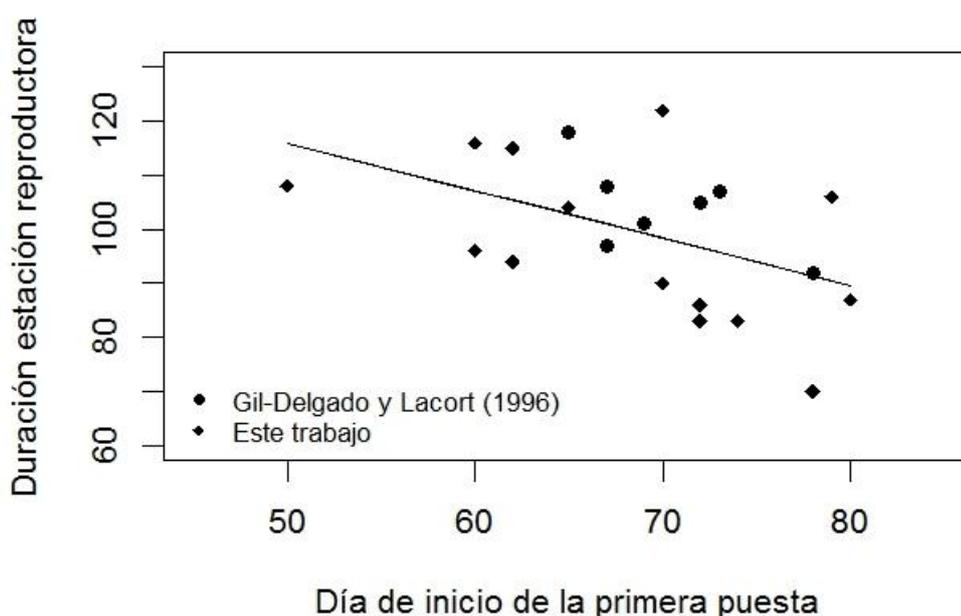


Figura 3. 1. Duración de la estación de reproducción en función de la fecha de inicio de la misma. Ecuación recta de regresión: Duración de la Temporada Reproductora = $-0,8725 \times (\text{Día de la primera puesta}) + 159,464$ ($R^2 = 0,235$; $F_{1,19} = 5,839$; $P = 0,026$).

La distribución de las puestas en periodos quincenales está representada en la Figura 3.2. El comienzo de las puestas tiene lugar mayoritariamente a lo largo del mes de abril y la primera quincena de mayo. La distribución de las puestas en periodos quincenales permite realizar la comparación con la obtenida por Gil-Delgado y Lacort (1996) entre 1985 y 1993.

Las fechas medias de las primeras veinte puestas iniciadas cada año se muestran en la Tabla 3.1. A estos datos se ha incorporado las fechas medias de las primeras puestas de los años 1985, 1987 y 1989 del estudio de Gil-Delgado y Lacort (1996). Desde 1985 el inicio de la temporada de reproducción no se adelanta de forma significativa. (Inicio Estación Nidificación = $-0,225 \times \text{Año} + 529,780$; $R^2 = 0,070$; $F_{1,14} = 1,053$; $P = 0,322$; Figura 3.3)

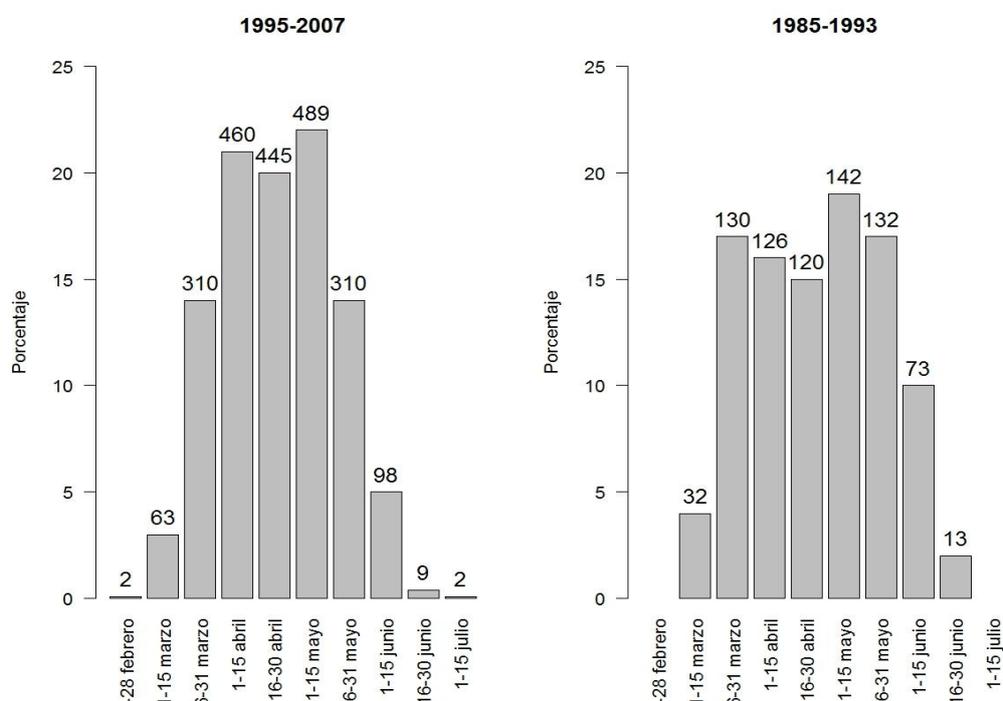


Figura 3.2. Distribución quincenal de las puestas correspondientes a los periodos 1985-1993 y 1995-2007. El número sobre las barras indica el número de puestas correspondientes a cada quincena.

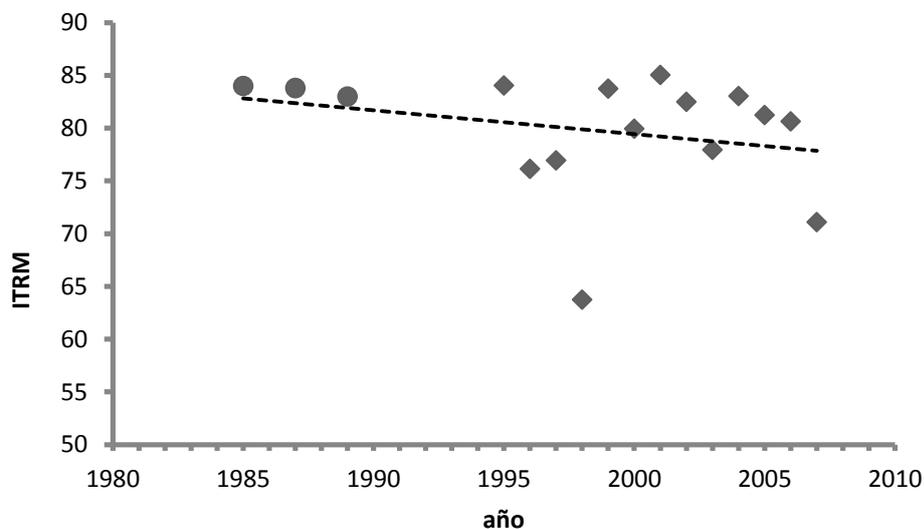


Figura 3. 3. Inicio medio de la estación de nidificación (ITRM). Los rombos corresponden al periodo 1995-2007. Los círculos a los años del estudio de Gil-Delgado y Lacort (1996)

A partir de los subconjuntos estadísticamente homogéneos generados por el test T3 de Dunnett para la fecha media de inicio de la puesta (Tabla 3.2), se agruparon las temporadas reproductoras con inicio medio más temprano y más tardío. El inicio medio de la temporada para el conjunto de los 13 años es 78,93. En base a este valor, las 8 temporadas del subconjunto 4 (1996, 1997, 2000, 2002, 2003, 2004, 2005, 2006), las consideramos temporadas con inicios “Medios”. Las temporadas con inicios anteriores al primero de este grupo se agruparon como temporadas con inicios “Tempranos” (1998 y 2007), y por último, los tres años restantes (1995, 1999 y 2001) fueron definidos como “Tardíos”. La separación de estos grupos supone la ausencia de solapamiento entre ellos (Tabla 3.2).

Tamaño de puesta y número de volantones

Tabla 3.2. Agrupación de temporadas con inicios “Tempranos”, “Medios” y “Tardíos”.

	Año	N	Subconjunto para $\alpha=0,05$					
			2	3	4	5	6	1
Tempranos	1998	20	63,75					
	2007	20		71,10				
	1996	20		76,15	76,15			
	1997	20		76,95	76,95	76,95		
	2003	20		77,95	77,95	77,95	77,95	
Medios	2000	20			79,95	79,95	79,95	79,95
	2006	20			80,65	80,65	80,65	80,65
	2005	20			81,25	81,25	81,25	81,25
	2002	20			82,50	82,50	82,50	82,50
	2004	20			83,05	83,05	83,05	83,05
	1999	20				83,75	83,75	83,75
Tardíos	1995	20					84,05	84,05
	2001	20						85,05
	Sig.		1,000	0,058	0,053	0,063	0,173	0,480

Variación estacional del tamaño de la puesta

En Sagunto, entre 1995 y 2007 el tamaño de las puestas varió entre 1 y 5 huevos, con una media de 3,28 (d. t. = 0,64; N = 1973). La Figura 3.4 muestra el porcentaje de cada tipo de puesta en los nidos en que ésta llegó a determinarse, pudiéndose apreciar que las puestas de 3 y 4 huevos superan el 90% del total.

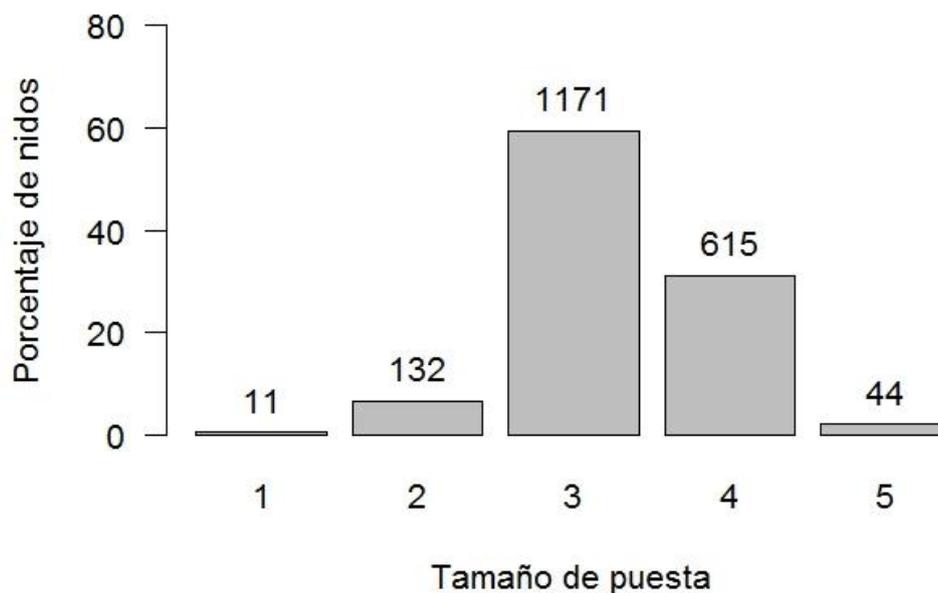


Figura 3.4. Distribución del tipo de puestas según el número de huevos a partir del conjunto de todos los datos del periodo entre 1995 y 2007.

Los ajustes cuadráticos aplicados a cada año, así como al total de los 13 años fueron significativos en todos los casos excepto en el año 2001 (Tabla 3.3). Este año coincide con el que presenta una fecha media de inicio de la temporada de nidificación más tardía (Tabla 3.1). Esto implica que en Sagunto la variación del tamaño de puesta del mirlo común sigue el patrón típico de las especies con puesta múltiple: el tamaño de la puesta va aumentando desde el inicio de la estación de reproducción hasta alcanzar un máximo, momento a partir del cual disminuye progresivamente (Figura 3.5). En el año 2001 la estación comenzó más tarde que en el resto (media = 85,05; d. t. = 5,67), por lo que teóricamente las hembras realizaron un menor número de puestas al tener una menor cantidad de tiempo para reproducirse (Tabla 3.3).

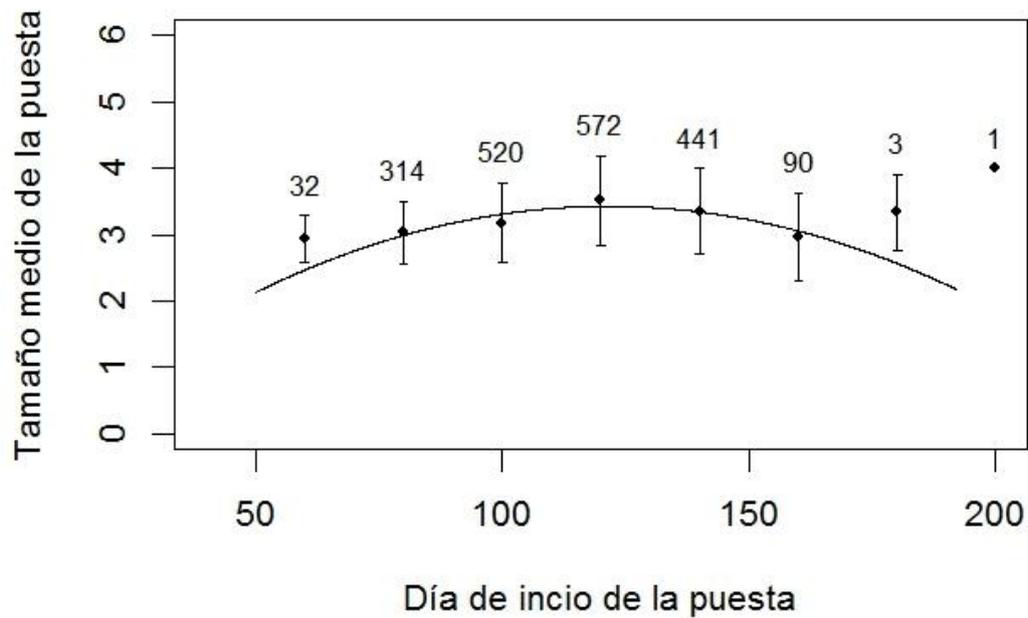


Figura 3.5. Variación estacional del tamaño de puesta del mirlo común (1995-2007). Ecuación de regresión de la cuadrática: Día de la Puesta = $-0,0003 \times (\text{Tamaño de puesta})^2 + 0,0616 \times (\text{Tamaño de puesta}) - 0,3205$ ($R^2 = 0,075$; $F_{2,1970} = 79,211$; $P < 0,001$). Se indica la media (\pm d.t.) para intervalos de 20 días y el tamaño de la muestra.

Tabla 3.3. Valores de los 4 índices: Incremento Tamaño de Puesta (ITP), Pendiente Inicial (PI), Tiempo para alcanzar el Tamaño de Puesta Máximo (TTPM) y Tiempo Modal (TM); p valor del ajuste de la cuadrática (* indica $P < 0,05$); Inicio Medio de la Temporada Reproductora (ITRM); y Número máximo de Puestas teóricas (NPmax), para cada año así como para el global de los 13 años.

AÑO	ITP	PI	TTPM	TM	p	ITRM (d. t.)	NPmax
1995	1,24	0,026	0,611	0,70	0,039*	84,05 (4,25)	2,37
1996	1,36	0,032	0,585	0,92	0,001*	76,15 (6,11)	2,69
1997	1,45	0,039	0,570	1,12	0,000*	76,95 (7,22)	2,74
1998	1,37	0,025	0,673	0,80	0,000*	63,75 (5,30)	3,09
1999	1,14	0,016	0,499	0,99	0,026*	83,75 (1,92)	3,03
2000	1,29	0,029	0,608	1,05	0,002*	79,95 (3,69)	2,57
2001	1,17	0,024	0,494	0,89	0,175	85,05 (5,67)	2,37
2002	1,18	0,025	0,584	1,13	0,027*	82,50 (2,84)	2,00
2003	1,30	0,030	0,610	0,96	0,000*	77,95 (4,26)	2,46
2004	1,23	0,028	0,522	1,10	0,005*	83,05 (1,76)	2,49
2005	1,37	0,035	0,455	0,78	0,000*	81,25 (3,73)	3,49
2006	1,86	0,058	0,497	0,70	0,000*	80,65 (4,66)	3,29
2007	1,30	0,027	0,518	0,79	0,009*	71,1 (6,59)	3,31
Global	1,61	0,036	0,504	0,81	0,000*	78,93 (6,74)	3,86

Repitiendo el procedimiento por separado en los años con inicios más tempranos (1998 + 2007: Tamaño de la puesta = $-0,0002 \times (\text{Día de Puesta})^2 + 0,049 \times (\text{Día de puesta}) + 0,4784$; $R^2 = 0,106$; $F_{2,323} = 19,184$; $P < 0,001$) y los años con inicios más tardíos (1995 + 1999 + 2001: Tamaño de la puesta = $-0,0002 \times (\text{Día de Puesta})^2 + 0,0483 \times (\text{Día de Puesta}) + 0,3457$; $R^2 = 0,038$; $F_{2,366} = 7,321$; $P = 0,001$), el ajuste de la cuadrática fue significativo en ambos casos (Figura 3.6), lo que indica que aunque varíe la duración de la temporada de

reproducción (años tempranos implican temporadas más largas), el patrón en cuanto a la variación estacional del tamaño de las puestas se mantiene.

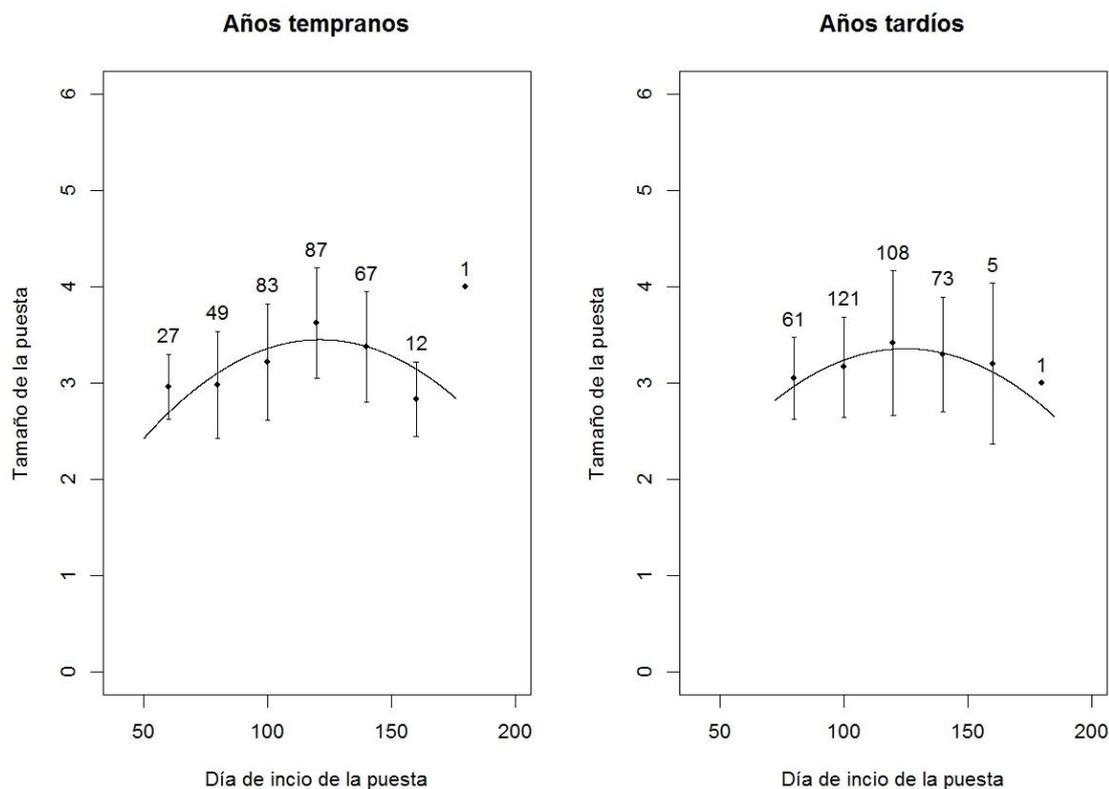


Figura 3.6. Variaciones estacionales del tamaño de puesta para los años con inicios más tempranos y más tardíos. Se indica la media (\pm d.t.) para intervalos de 20 días y el tamaño de la muestra.

Los valores de los cuatro índices descritos por Crick *et al.* (1993), presentan diferencias interanuales (Tabla 3.3). El incremento del tamaño de puesta varía entre 1,14 y 1,86; la pendiente inicial es siempre positiva tomando valores entre 0,016 y 0,058; el tiempo necesario para alcanzar el tamaño máximo de puesta va desde 0,455 a 0,673; el tiempo modal toma valores superiores o inferiores a 1 (0.70 – 1.13; en 4 de las 13 temporadas fueron superiores a 1).

En el subconjunto de años con inicios tempranos, el incremento en el tamaño de la puesta, la pendiente inicial y el tiempo para alcanzar el tamaño máximo de puesta son mayores, lo que refleja mayor número de puestas que en las temporadas más tardías. El tiempo modal es también mayor en las temporadas tempranas. En ambos casos el tiempo modal es menor que 1, indicando que la moda del día de puesta se adelanta con respecto a la fecha en que se alcanza el máximo teórico del tamaño de la puesta (Tabla 3.4).

Las correlaciones entre el número de puestas máximo teórico de cada año (calculado a partir de la duración de cada temporada, Tabla 3.3) y los cuatro índices muestran que únicamente aumenta de forma significativa el incremento del tamaño de la puesta. (Tabla 3.5).

Ajuste del número de volantones al tamaño de la puesta.

Incluyendo los nidos depredados, el número de pollos que vuelan por nido según avanza la temporada reproductora se redujo, siendo el mejor ajuste lineal (Número de volantones = - 0,0064 x (Día de la puesta) + 1,9432; $R^2 = 0,011$; $F_{1,2184} = 24,525$; $P < 0,001$), lo que indica una reducción del número de pollos que vuelan por nido según avanza la temporada reproductora (Figura 3.7). En ausencia de los nidos depredados, el mejor ajuste del número de volantones a lo largo de la estación reproductora se obtiene mediante una regresión cuadrática (Número de volantones = - 0,0001 x (Día de la puesta)² + 0,0203 x (Día de la puesta) + 1,6026; $R^2 = 0,0142$; $F_{2,1068} = 7,667$; $P < 0,0001$; Figura 3.8).

Tabla 3.4. Valores del Incremento del tamaño de la puesta (ITP), Pendiente inicial (PI), Tiempo para tamaño máximo de puesta (TTPM) y Tiempo Modal (TM) para las temporadas más tempranas y más tardías. En “Global” se incluye el total de las muestras (13 años).

	ITP	PI	TTPM	TM
Tempranas	1,42	0,028	0,502	0,81
Tardías	1,19	0,020	0,439	0,68
Global	1,61	0,036	0,504	0,81

Tabla 3.5 Correlación entre el número máximo de puestas teóricas y los cuatro índices de Crick *et al.* (1993).

Índice	Correlación Spearman	P
ITP	0,618	0,0244*
PI	0,391	0,1863
TTPM	-0,38	0,2007
TM	-0,434	0,1385

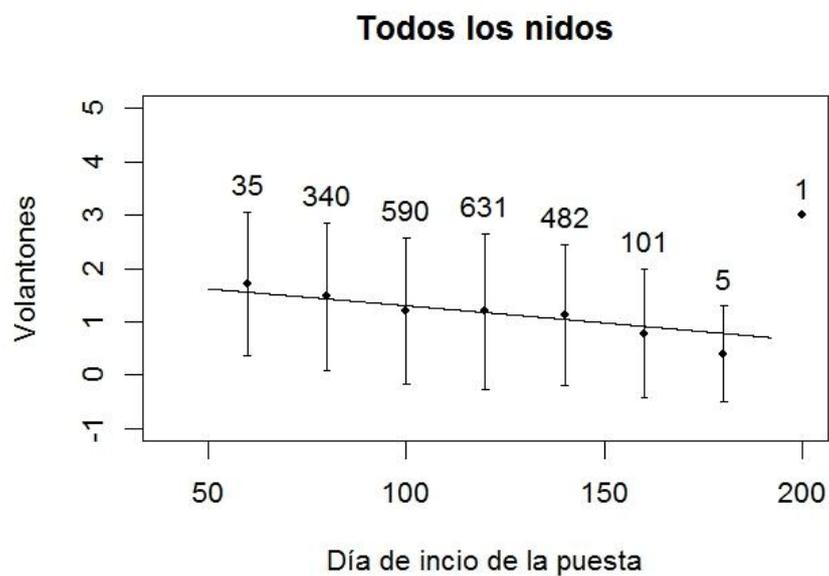


Figura 3.7. Volantones (número de pollos que vuelan por nido) en función del día de la puesta. Se indica la media (\pm d.t.) para intervalos de 20 días y el tamaño de la muestra.

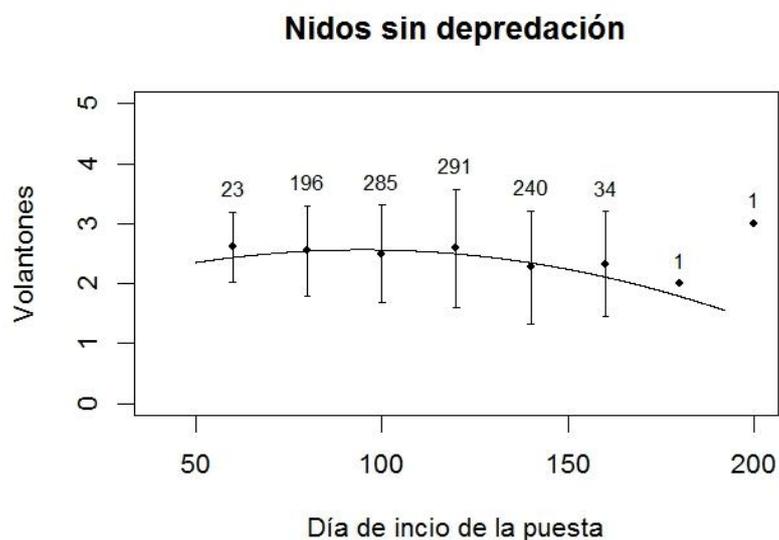


Figura 3.8. Volantones (número de pollos que vuelan por nido) en función del día de la puesta, excluyendo los nidos que han sufrido depredación. Se indica la media (\pm d.t.) para intervalos de 20 días y el tamaño de la muestra.

Por último, se compararon las dos cuadráticas explorando los valores teóricos tanto de la pendiente en el primer día del periodo de nidificación, como valorando el día en que se produce el punto de inflexión de ambas cuadráticas (Figura 3.9). La pendiente inicial es mayor en la cuadrática que representa la variación estacional del tamaño de la puesta (Pendiente Inicial = 0,036) que en la del número de volantones (Pendiente Inicial = 0,010), lo cual significa que el tamaño de la puesta se incrementa más que el número de volantones hasta que se alcanza el pico máximo. Ambas cuadráticas alcanzan su punto de inflexión con una diferencia de casi un mes: en la variación del tamaño de la puesta ocurre entre el 1 y el 2 de mayo (día 121,6) y en la variación del número de volantones tiene lugar entre el 4 y el 5 de abril (día 94,7).

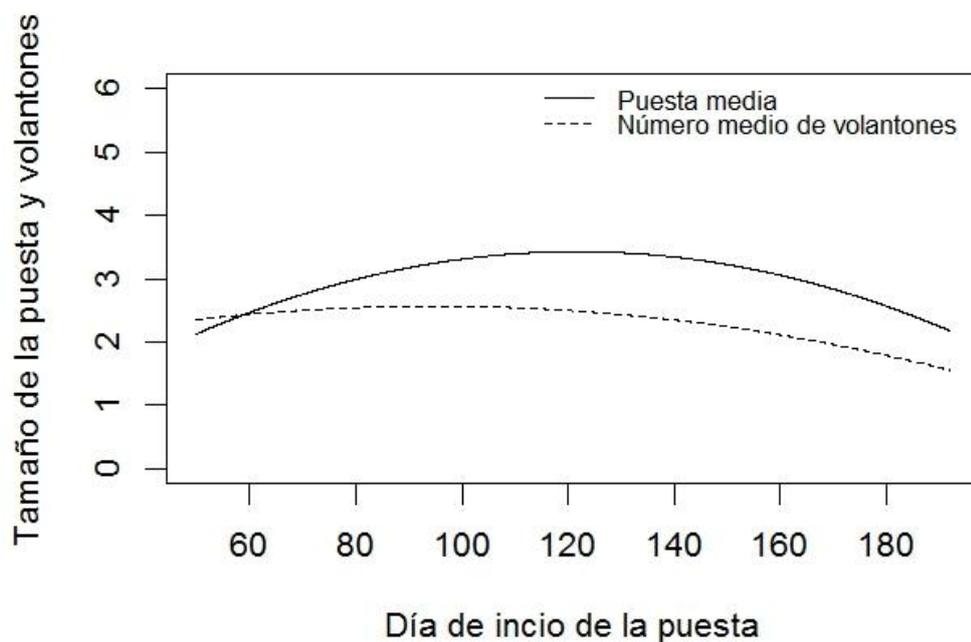


Figura 3.9. Variación estacional del tamaño de puesta (línea continua) y variación estacional del número de volantones sin contar los nidos depredados (línea discontinua).

DISCUSIÓN

Inicio y duración de la estación de nidificación

La estación de nidificación del mirlo común en Sagunto se extiende, mayoritariamente, desde marzo hasta junio. Por consiguiente, los resultados de este estudio no difieren sustancialmente de los obtenidos previamente en la misma parcela en cuanto al inicio y la duración de la temporada reproductora (Gil-Delgado y Escarré 1977, Gil-Delgado y Lacort 1996). En el estudio de Gil-Delgado y Lacort (1996) aparecen dos picos en la estación de nidificación, uno en la segunda quincena de marzo y otro en la primera quincena de mayo. La moda de las puestas, si agrupamos las quincenas en meses, se produce en mayo. Sin embargo, en la distribución de las puestas del periodo 1995-2007 los valores están más concentrados alrededor de la moda de este periodo, que tiene lugar en abril, y es menos evidente la separación entre los máximo correspondientes a las primeras y a las segundas puestas. El aumento del fracaso de las puestas a partir del año 2003 (Capítulo 4) debe haber propiciado el aumento de las puestas de reposición y que el inicio de la mayor proporción de puestas se adelante al mes abril.

Las condiciones locales parecen tener mayor influencia que las que se derivan de su posición geográfica, pues existen similitudes en cuanto al comienzo de la temporada reproductora con respecto a otras poblaciones inglesas y francesas emplazadas en ambientes antrópicos (Snow 1955, 1958, Ribaut 1964, Isenmann 2002), pero cierto retraso con otras poblaciones situadas en una latitud similar. Por ejemplo, las primeras puestas encontradas en un estudio realizado en áreas agrícolas de Oxford tuvieron lugar tan solo una semana después que en Sagunto (Chamberlain 1994). Sin embargo, el inicio de la temporada reproductora en las poblaciones de mirlos de varios parques de Madrid se produjo un mes antes (Alcobendas 2000), confirmándose la preponderancia de las condiciones locales y el incumplimiento que, al menos en la Región Mediterránea (Baker 1938, Gil-Delgado *et al.* 1992, Belda *et al.* 1995, Moreno 2004), parece

producirse respecto al adelanto en la reproducción de las poblaciones más meridionales en Europa (Lack 1954, Perrins y Birkhead 1983).

La variación en el comienzo de la temporada reproductora puede venir determinada por algún tipo de tendencia que en numerosas ocasiones se atribuye al incremento general de las temperaturas (Kruk *et al.* 1996, Crick *et al.* 1997, McCleery y Perrins 1998, Visser *et al.* 1998, Brown *et al.* 1999, Crick y Sparks 1999, Dunn y Winkler 1999, Both y Visser 2001, Sanz 2002, Sparks *et al.* 2002, Hussel 2003, Sanz 2003, Crick 2004, Carey 2009). En Reino Unido, un estudio sobre 20 especies determinó que en 25 años las primeras puestas se adelantaron una media de 8,8 días (Crick *et al.* 1997). En Sagunto, no se apreció un adelanto significativo en el inicio medio de las temporada reproductora.

La duración de la estación de nidificación depende de la fecha de inicio de la primera puesta, de forma que las temporadas con inicios más tempranos tienen mayor duración y un mayor número de puestas, aumentando el éxito reproductivo (Perrins 1970). En el periodo de estudio, las hembras tuvieron tiempo para efectuar entre 2,0 y 3,5 puestas con éxito (media = 2,8), un resultado similar a las 2,9 puestas anuales registradas en años anteriores en el mismo área de estudio (Gil-Delgado y Lacort 1996). Además, conforme se adelantó el inicio de la temporada de nidificación ésta tuvo mayor duración y el número teórico de puestas se asemejó entonces al de aquellas poblaciones ibéricas cuya estación de nidificación es más temprana. Por ejemplo, a las 3,2-3,8 puestas por temporada de Madrid según Alcobendas (2000).

Variación estacional del tamaño de la puesta.

El tamaño de la puesta, al igual que en otros estudios (Desrochers y Magrath 1993), en Sagunto varió entre 1 y 5 huevos. Más de la mitad de los nidos presentaron 3 huevos, no encontrándose diferencias notables respecto al tamaño medio de la puesta (3,3) con los estudios preliminares realizados en el área de estudio (3,2 según Gil-Delgado y Escarré 1977). Sí parece cumplirse el aumento

del tamaño medio de la puesta conforme aumenta la latitud (Lack 1954, Klomp 1970, Perrins y Birkhead 1983, Evans *et al.* 2005), pues en Gran Bretaña el tamaño medio de la puesta es de 3,8 huevos (Crick *et al.* 1993), en la antigua Checoslovaquia es de 4,2 huevos (Cramp 1988), en los territorios de Alemania y Polonia es de 4,5 huevos (Isenmann 2002) y en Rusia, en algunos años, se registran tamaños medios de la puesta de 5,0 huevos (Roux *et al.* 2009).

Los resultados muestran que la variación del tamaño de la puesta se ajusta al patrón de especies de puesta múltiple (Lack 1954, Klomp 1970, Perrins 1970, Crick *et al.* 1993, Soler *et al.* 1995, Dhont *et al.* 2002, Evans *et al.* 2005, Gil-Delgado *et al.* 2005, Suárez *et al.* 2005), en el cual el tamaño de puesta aumenta desde el inicio de la temporada reproductora hasta alcanzar un máximo, momento a partir del cual va disminuyendo hasta que finaliza la estación de nidificación. Es la regla general, pues del total de años analizados tan solo en 2001 el ajuste carece de significatividad. Este resultado se produce en el año en que el comienzo de la temporada reproductora fue más tardío. El patrón obtenido en Sagunto concuerda con los resultados obtenidos en Cambridge en un estudio de seis años (Desrochers y Magrath 1993).

Comienzos tardíos implican un menor número de puestas y, por consiguiente, se ven reducidas las posibilidades de aumentar o reducir el número de huevos en las puestas sucesivas. Según las predicciones de los índices empleados por Crick *et al.* (1993) en los años con comienzos tardíos la pendiente inicial, el tiempo para alcanzar el tamaño máximo de puesta y el incremento del tamaño de la puesta deben decrecer, mientras que el tiempo modal debe aumentar. Los años 1998 y 2007 tuvieron inicios muy tempranos mientras que en 1995, 1999 y 2001 comenzaron de forma mucho más tardía (unos 20 días después), así que se esperan diferencias en los índices y en el patrón del tamaño de la puesta. No obstante, no existen diferencias importantes entre los dos grupos: el patrón típico de especies de puesta múltiple se mantiene, aunque aparece algo desplazado temporalmente cuando los inicios son más tardíos. Comparando los subconjuntos, las predicciones se cumplen en tres de los cuatro índices. En las temporadas más

tardías (1995, 1999 y 2001) el incremento del tamaño de la puesta, la pendiente inicial y el tiempo para alcanzar el tamaño de puesta máximo son menores que en las temporadas más tempranas. Sin embargo, a diferencia de lo que cabría esperar según las predicciones de Crick *et al.* (1993), el tiempo modal es inferior a 1 en los dos grupos e incluso inferior en las temporadas tempranas. Esto significa que la moda para las puestas se adelanta con respecto al momento del tamaño de puesta máximo.

Los valores de los índices sugieren que cuando las especies de puesta múltiple tienen un comienzo tardío, se ven forzadas a invertir gran parte de su potencial reproductor en las primeras puestas porque el tiempo que tienen para criar disminuye (Gil-Delgado *et al.* 2005). Sin embargo, en el caso del mirlo común estas variaciones no son notorias pues mantiene prácticamente el mismo patrón. De hecho, los valores de los índices no se comportan según las predicciones de Crick *et al.* (1993), pues solo el incremento del tamaño de puesta presenta un incremento significativo con el aumento del número de puestas.

Los resultados del mirlo común concuerdan con los obtenidos para el verderón común, *Carduelis chloris*, en el mismo área de estudio (Gil-Delgado *et al.* 2005). Cuando el inicio de la estación reproductora de estas dos especies se retrasa, algunos de sus índices se asemejan algo más a los de las especies de puesta única, aunque sin llegar al extremo del jilguero cuyo tamaño de puesta disminuye en los años muy tardíos ya desde el inicio de la temporada, adoptando el patrón típico de las especies de puesta única.

Variación estacional del número de volantones

La variación del número de volantones por nido a lo largo de la temporada reproductora se ajusta a un modelo lineal decreciente. Nada tiene que ver, por tanto, con el modelo de variación del tamaño de la puesta de esta especie en Sagunto, que es curvilíneo y con pendiente inicial positiva. Otros estudios han mostrado también la falta de relación entre el éxito reproductor y el periodo de

máxima actividad, atribuyendo la ausencia de concordancia a la falta de alimento (Perrins 1965, Hedgren y Linnman 1979, Daan *et al.* 1990, Verhulst y Tinbergen 1991), a los cambios estacionales en el riesgo de depredación (Hatchwell 1991), a la calidad de los individuos (Norris 1993) o a una combinación de uno o más de estos factores (Hunt y Hunt 1976, Brinkhof *et al.* 1993). En un estudio realizado en Hungría (Ludvig *et al.* 1995), la escasez del alimento provocada por la ausencia de precipitaciones fue la causa de la falta de concordancia entre la variación del tamaño de la puesta y del éxito reproductor en el mirlo común.

La hipótesis de Lack (1954) asocia la variación del tamaño de la puesta con la predecibilidad de los recursos alimentarios necesarios para criar a sus pollos, por lo que las curvas de variación en el tamaño de la puesta y éxito reproductor deberían transcurrir paralelas. Sin embargo, el patrón estacional del número de volantones, aunque sigue ajustándose a una curva tras eliminar el efecto de la depredación, presenta diferencias respecto a la variación del tamaño de la puesta. Tras eliminar los nidos depredados, la curva que representa la variación estacional del número de volantones presenta una pendiente menor y el punto de inflexión un mes antes que la de la variación del tamaño de la puesta (4 de abril y 1 de mayo, respectivamente). Esto indica que el periodo en que las hembras ponen, en promedio, mayor número de huevos coincide con el periodo en que vuelan los pollos de aquellos nidos que producen, en promedio, mayor número de volantones.

En Sagunto la depredación es la principal causa de fracaso de los nidos y el porcentaje de nidos depredados se ha incrementado notablemente con la aparición de nuevos depredadores (Gil-Delgado *et al.* 2010a, Capítulo 4). La tasa de depredación de las puestas de marzo es menor que la de abril, variando de forma irregular durante el resto de la estación de nidificación (Capítulo 4). Por tanto, los resultados apuntan a que la elevada tasa de depredación sobre los nidos impide que sea eficaz la estrategia de reproducción que emplea la población de mirlos comunes de Sagunto. Otras poblaciones de esta especie sí parecen haber modificado el patrón de variación del tamaño de la puesta, maximizando la puesta

en el momento en que el riesgo de depredación es menor. Es el caso de la peculiar población neozelandesa de mirlo común, en la que la variación estacional del tamaño de la puesta se ajusta a un patrón lineal ascendente. Este patrón singular ha sido interpretado como una respuesta a las elevadas tasa de depredación que sufren las puestas de mirlo común al inicio de la estación reproductora (Evans *et al.* 2005).

CAPÍTULO 4-EL EFECTO DEL LIRÓN CARETO *Eliomys* *quercinus* SOBRE EL ÉXITO REPRODUCTOR

INTRODUCCIÓN

En el naranjal de Sagunto el éxito reproductor varía a lo largo de la estación reproductora ajustándose a distintos patrones dependiendo de las diferentes especies de aves. Por ejemplo, el éxito reproductor del verdicillo, *Serinus serinus*, disminuye de forma lineal según avanza la estación reproductora (Gil-Delgado y Gómez 1988, Belda *et al.* 1995). Sin embargo, en el escribano soteño, *Emberiza cirrus* L. (1766), el éxito reproductor aumenta progresivamente hasta las prostrimerías de la estación de cría en la que decrece bruscamente (Ponz *et al.* 1996). La información previa sobre el éxito reproductor del mirlo común *Turdus merula* en el naranjal de Sagunto muestra que éste se ajusta a un patrón según el cual existe un incremento del éxito reproductor según avanza la estación de nidificación, decreciendo la supervivencia al final de ésta (Gil-Delgado y Escarré 1977), patrón concordante con lo que había establecido previamente en Inglaterra (Snow 1958).

Estas variaciones que se producen en el éxito reproductor a lo largo de la estación de cría, están ligadas en gran medida a las variaciones en el fracaso de los nidos a causa de la acción de los depredadores, ya que la depredación es el factor más importante a la hora de explicar el fracaso de los nidos (Ricklefs 1969,

Nilsson 1984, Martin 1995). En Sagunto, son también los depredadores los responsables principales del fracaso reproductor de las aves (Gil-Delgado 1977, Gil-Delgado y Gómez 1988, Gil-Delgado y Catalá 1991, Belda *et al.* 1995, Ponz *et al.* 1996).

Si la proporción de nidos que fracasa por la acción de los depredadores puede variar a lo largo de la estación de cría, también cabe esperar variaciones interanuales como consecuencia de la irrupción de nuevos depredadores o de cambios en la abundancia de los que ya estaban presentes (véase por ejemplo Wilcove 1985 y Sieving 1992). En el naranjal de Sagunto, la mayor parte de los nidos eran depredados por las serpientes hasta la década de los noventa (Gil-Delgado 1977, Monrós 1997). En el año 1997 fue detectada la presencia de un nuevo depredador de nidos en el área de estudio: el lirón careto, *Eliomys quercinus*, (Gil-Delgado *et al.* 2006, Gil-Delgado *et al.* 2009). La población de este roedor experimentó un rápido crecimiento (Figura 4.1, Gil-Delgado *et al.* 2006) y los estudios preliminares sobre el efecto que ha producido la colonización de esta especie sobre el mirlo común indican que la proporción de nidos depredados ha aumentado de forma notable (Gil-Delgado *et al.* 2010a). Además, existen otros factores que también influyen sobre el éxito reproductor de las aves del naranjal, aparte de la depredación, como la inanición o la poda de los naranjos. Éstas afectan en mayor o menor grado a lo largo de los meses en que se extiende la estación de cría (Gil-Delgado 1977, Belda *et al.* 1995).

En este capítulo se estudia el impacto que ha tenido sobre el éxito reproductor del mirlo común la colonización del naranjal por parte del lirón careto. Con este objetivo cuantificaremos el incremento del número de nidos depredados antes y después de la irrupción de esta especie y si la actividad depredadora de este roedor se ajusta a algún tipo de patrón estacional que modifique el patrón previo al que se ajustaba el éxito reproductor a lo largo de la estación de cría.

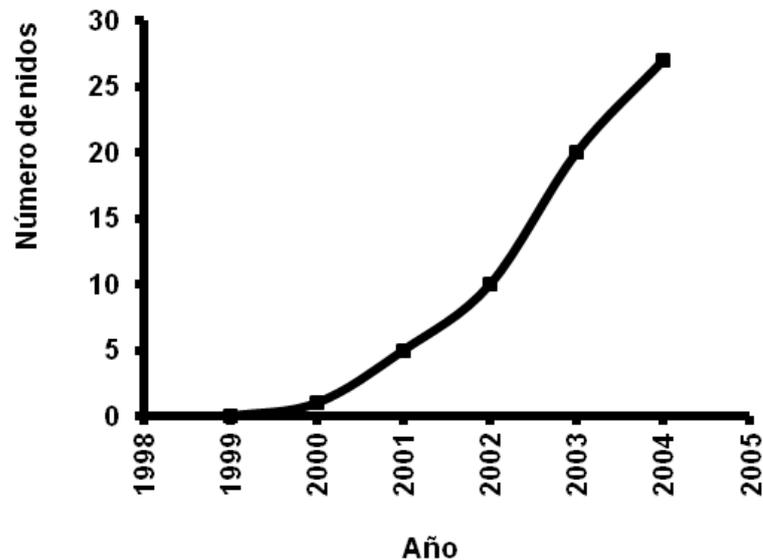


Figura 4.1. Incremento del número de nidos de lirón careto en el área de estudio (Tomado de Gil-Delgado *et al.* 2010a).

MÉTODOS

Para este estudio se han seleccionado los nidos pertenecientes a las temporadas reproductoras de los años 1992, 1993, 1997, 1998, 2002, 2003, 2007, 2008, 2011 y 2012. Se han escogido 5 parejas de años consecutivos con el objetivo de comprobar si la variación estacional del éxito reproductor se ajusta a un patrón similar. Entre las parejas de años se ha interpuesto un lapso de 3 años para asegurar la independencia de los años, pues los progenitores deben ser, en su mayor parte, diferentes entre los bienios seleccionados. Además, el estudio incluye años en los que el lirón careto estaba ausente (1992-1993) y los años (1997-1998) en que se detecta su presencia en el área de estudio (Gil-Delgado *et al.* 2006). En los años siguientes la abundancia de este roedor fue cada vez mayor

a juzgar por el número de nidos que ocupó (Gil-Delgado *et al.* 2006, Gil-Delgado *et al.* 2010a).

Cada uno de los nidos en los que la hembra depositó al menos un huevo fue clasificado en función de si tuvo éxito (voló al menos un pollo) o fracasó, asignándolo a un mes de la estación de cría (marzo, abril, mayo, junio) en función de la fecha de puesta del primer huevo. La única puesta de febrero correspondiente al año 1998 no fue considerada. El seguimiento de centenares de nidos cada año nos ha permitido identificar gran parte de las causas que provocan el fracaso de los nidos en el naranjal (Belda *et al.* 1995, Monrós 1997, Gil-Delgado *et al.* 2009). Los nidos fallidos fueron clasificados en tres categorías en función de la causa que provocó su fracaso: depredados por lirón careto, depredados por otros depredadores y una última categoría que aglutina el resto de causas.

El éxito reproductor se define como el porcentaje de nidos que tuvieron éxito en relación al total. Se ha desestimado el uso del Método de Mayfield (Mayfield 1975) porque se conoce la historia completa de la totalidad de los nidos (en este caso el mes del inicio de la puesta y si tuvo éxito o no). El método de Mayfield aplicado en los casos en que se conoce el historial de la totalidad de los nidos sobreestima el éxito reproductor en lugar de corregirlo a la baja (Taberner 2014). La información sobre el número de parejas (transformada en número de parejas / 10 ha) está disponible en la Figura 8.1.

Se analizó la variación estacional del éxito reproductor mediante un modelo lineal generalizado mixto (GLMM), considerando que el éxito de los nidos sigue una distribución binomial. Se utilizaron como variables explicativas el año en que tiene lugar el muestreo y el mes. Para el análisis se descartaron los meses en los que no se encontraron nidos.

Se relacionó la respuesta media con la combinación lineal de variables predictoras mediante una transformación logit. El modelo a ajustar fue:

$$\begin{aligned} \text{Éxito}_{ij} &\sim \mathbf{B}(n_{ij}, \pi_{ij}) \\ \text{logit}(\pi_{ij}) &= \mu + \text{Mes}_i + \text{Año}_j, \quad \text{Año}_j \sim N(0, \sigma_A^2) \end{aligned}$$

Es decir, para calcular el logit de la proporción de éxitos, $\log\left(\frac{\pi_{\text{éxitos}}}{\pi_{\text{fracasos}}}\right)$ el periodo i del año j se partió de un valor medio α al que se le añadió el efecto del periodo. Se consideró que el valor medio puede cambiar de un año a otro, incluyendo esto en el modelo mediante un efecto aleatorio Año_j que se supone distribuido de forma normal con media 0 y varianza σ_A^2 .

El mismo procedimiento se empleó para estudiar la variación estacional de la proporción de nidos depredados, la variación estacional de la proporción de nidos depredados por lirón careto y la variación estacional de la proporción de nidos afectados por otras causas. Los años se agruparon en función su similitud en cuanto a las proporciones mensuales de éxito y de porcentajes de nidos depredados. Los dendrogramas que aparecen en las figuras se realizaron empleando el método de la distancia media entre grupos (UPGMA).

Para estudiar la relación entre el éxito reproductor y el número de puestas por pareja se calculó el coeficiente de correlación de Spearman. Las figuras que representan la relación entre estas dos variables incluyen una curva suavizada mediante splines cúbicos.

RESULTADOS

Éxito reproductor

La proporción de nidos de marzo con éxito es mayor que la de junio; el comportamiento en abril y mayo es variable dependiendo del año. En los años 2008, 2012 y 2013 el éxito reproductor es muy bajo o nulo (Tabla 4.1, Figura 4.2).

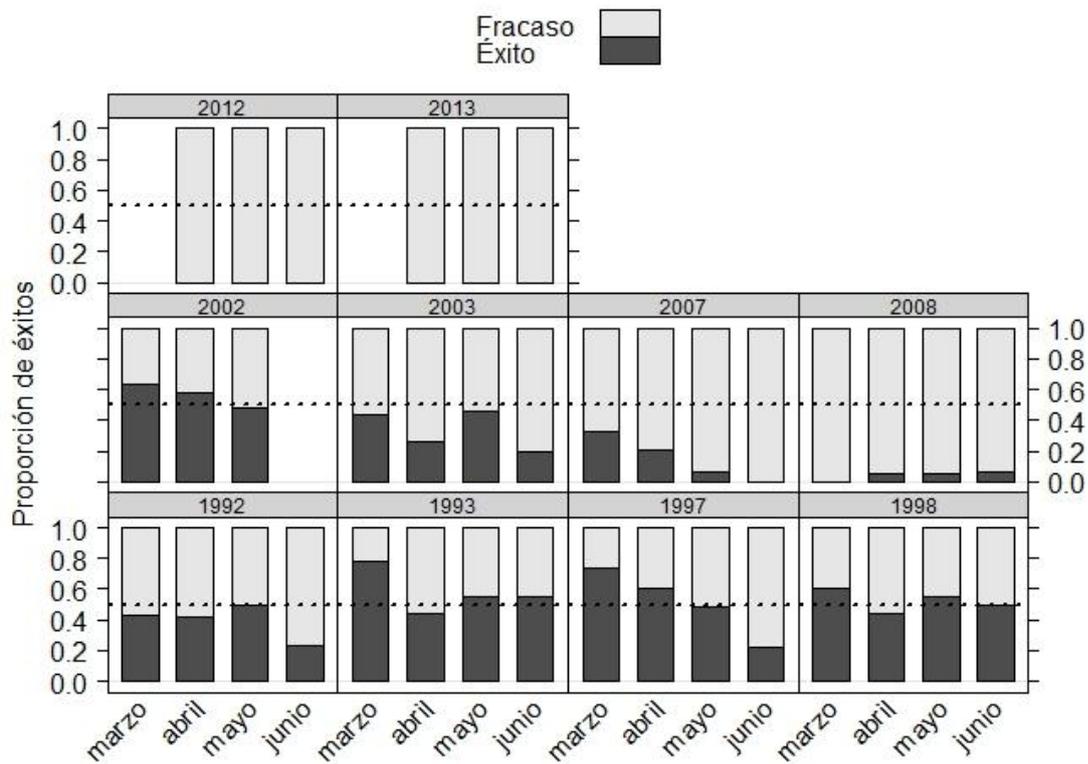


Figura 4.2. Variación mensual de la frecuencia de nidos con éxito (voló al menos 1 pollo). La asignación de cada nido a un mes concreto se realiza en función de la fecha de puesta del primer huevo. La información sobre el número de nidos encontrados cada mes puede extraerse de la Tabla 4.1.

Tabla 4.1. Variación mensual del porcentaje de nidos con éxito (voló al menos un pollo). La asignación de cada nido a un mes concreto se realiza en función de la fecha de puesta del primer huevo. Entre paréntesis se indica el número de nidos que fueron encontrados cada mes.

	1992	1993	1997	1998	2002	2003	2007	2008	2012	2013
Marzo	42,9 (n = 14)	78,6 (n = 28)	73,5 (n = 34)	60,0 (n = 80)	63,8 (n = 47)	43,5 (n = 23)	32,3 (n = 31)	0,0 (n = 21)	(n = 0)	(n = 0)
Abril	42,2 (n = 45)	43,6 (n = 62)	60,9 (n = 87)	35,6 (n = 89)	57,8 (64)	26,7 (n = 120)	20,2 (n = 104)	4,9 (n = 61)	0,0 (n = 4)	0,0 (n = 3)
Mayo	50,0 (n = 64)	47,3 (n = 64)	48,1 (n = 52)	55,0 (n = 80)	48,2 (n = 87)	45,7 (n = 94)	6,5 (n = 93)	5,7 (n = 70)	0,0 (n = 6)	0,0 (n = 5)
Junio	23,1 (n = 13)	55,0 (n = 20)	22,2 (n = 9)	50,0 (n = 8)	(n = 0)	20,0 (n = 5)	0,0 (n = 21)	6,0 (n = 50)	0,0 (n = 5)	0,0 (n = 4)

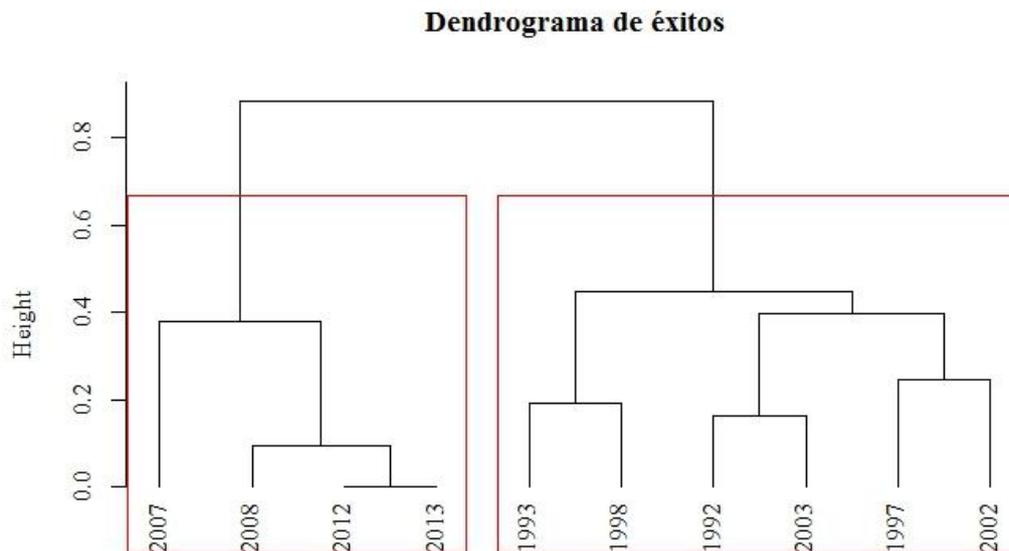


Figura 4.3. Agrupación de años en función del porcentaje mensual de nidos con éxito.

La proporción media de nidos con éxito no fue significativamente distinta de 0.5 para el mes de marzo (test de Wald; $z = -1.042$, $p = 0.2975$). Aparecen diferencias significativas entre la proporción de éxito del mes de marzo y la de abril (test de Wald; $z = -3.911$, $p < 0.0001$), mayo (test de Wald; $z = -3.281$, $p = 0.0010$) y junio (test de Wald; $z = -3.821$, $p = 0.0001$). Al hacer comparaciones múltiples (Tukey; corrección de Bonferroni) se encuentran de nuevo diferencias entre marzo y el resto de meses. Estas diferencias no aparecen si se comparan el resto de meses entre sí. Por tanto, el éxito reproductor de los nidos del mes de marzo es, en promedio, mayor que el éxito de los nidos de abril, mayo y junio.

El dendrograma que agrupa los años en función de la proporción mensual de nidos con éxito (Figura 4.3) diferencia dos grandes grupos: los primeros años del estudio (1992, 1993, 1997, 1998, 2002 y 2003) y los últimos (2007, 2008, 2012 y 2013) en los que la mayor parte de los nidos fracasan. En el primer grupo los años se asocian en parejas de años no correlativos, lo que descarta que durante esta parte del estudio los años consecutivos presentasen mayores similitudes en cuanto a los porcentajes mensuales de nidos con éxito.

Depredación

La depredación fue la causa principal del fracaso de los nidos de mirlo común en el naranjal. Entre los depredadores presentes en el área de estudio los años previos al auge del lirón careto (1992, 1993, 1997 y 1998) destaca la culebra bastarda, pero también fueron detectados la rata negra *Rattus rattus* L. (1758), la comadreja *Mustela nivalis* L. (1766), el zorro *Vulpes vulpes* L. (1758), el perro *Canis familiaris* L. (1758), el gato *Felis catus* L. (1758) y las hormigas Formicidae. A partir del año 2003, el porcentaje de nidos depredados aumentó debido a la actividad depredadora del lirón careto que, en la parte final del estudio (años 2012 y 2013), provocó el fracaso de la totalidad de los nidos.

En la Figura 4.4 se observa que la proporción de nidos depredados no parece seguir un patrón común durante todo el periodo de estudio. En los años previos al auge del lirón careto, la depredación sobre los nidos del mes de marzo nunca fue más alta que en el resto de meses, si bien pudo ser superior a la de algún otro mes del mismo año.

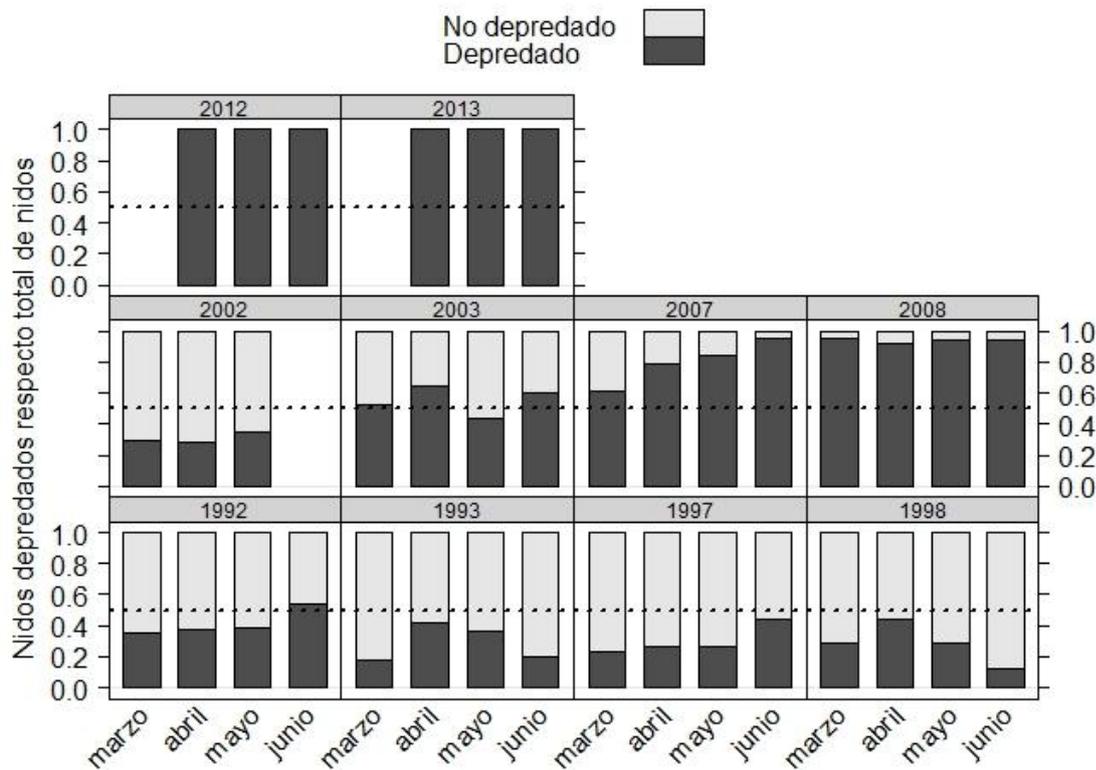


Figura 4.4. Variación mensual de la frecuencia de nidos depredados en función de la fecha de puesta del primer huevo. La asignación de cada nido a un mes concreto se realiza en función de la fecha de puesta del primer huevo. La información sobre el número de nidos encontrados cada mes puede extraerse de la Tabla 4.1.

La proporción media de nidos depredados no fue significativamente distinta de 0.5 para el mes de marzo (test de Wald; $z = 0.569$, $p = 0.5693$). Existen diferencias significativas entre la proporción de éxito del mes de marzo y la de abril (test de Wald; $z = 2.917$, $p = 0.0035$). Al hacer comparaciones múltiples (Tukey; corrección de Bonferroni) aparecen de nuevo diferencias entre marzo y abril. Aunque en el resto de diferencias existan valores incluso superiores al de estos dos meses, la amplitud de los intervalos de confianza hace que las diferencias no sean significativas. En promedio, la depredación sobre los nidos con fecha de puesta en el mes de abril fue mayor que en los nidos iniciados en el mes de marzo. En el resto de meses la variabilidad impide definir un patrón.

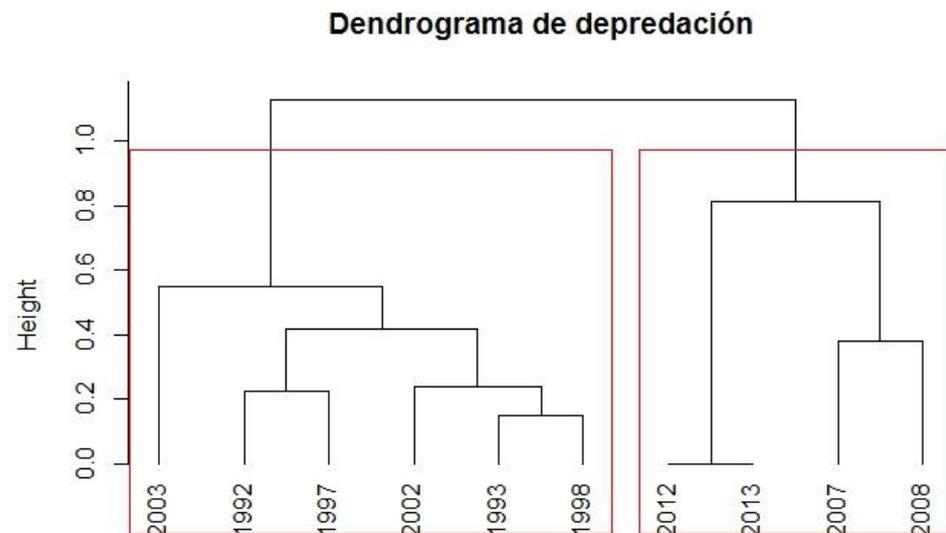


Figura 4.5. Agrupación de años en función del porcentaje mensual de nidos depredados.

El dendrograma de depredación (Figura 4.5), al igual que el del éxito reproductor (Figura 4.3), permite establecer dos grandes grupos. En el grupo del que forman parte los primeros años del estudio, los años correlativos no se asocian entre sí. En los últimos años, el porcentaje de nidos depredados aumenta considerablemente y existe mayor similitud entre años consecutivos.

Depredación por lirón careto

La Figura 4.6 muestra que los primeros nidos de mirlo común depredados por lirón careto aparecen en 1998. En el año 2003 el porcentaje de nidos depredados comienza a adquirir relevancia. Progresivamente los porcentajes van aumentando hasta que a partir de 2012 todo el fracaso de los nidos lo causa la depredación por lirón careto.

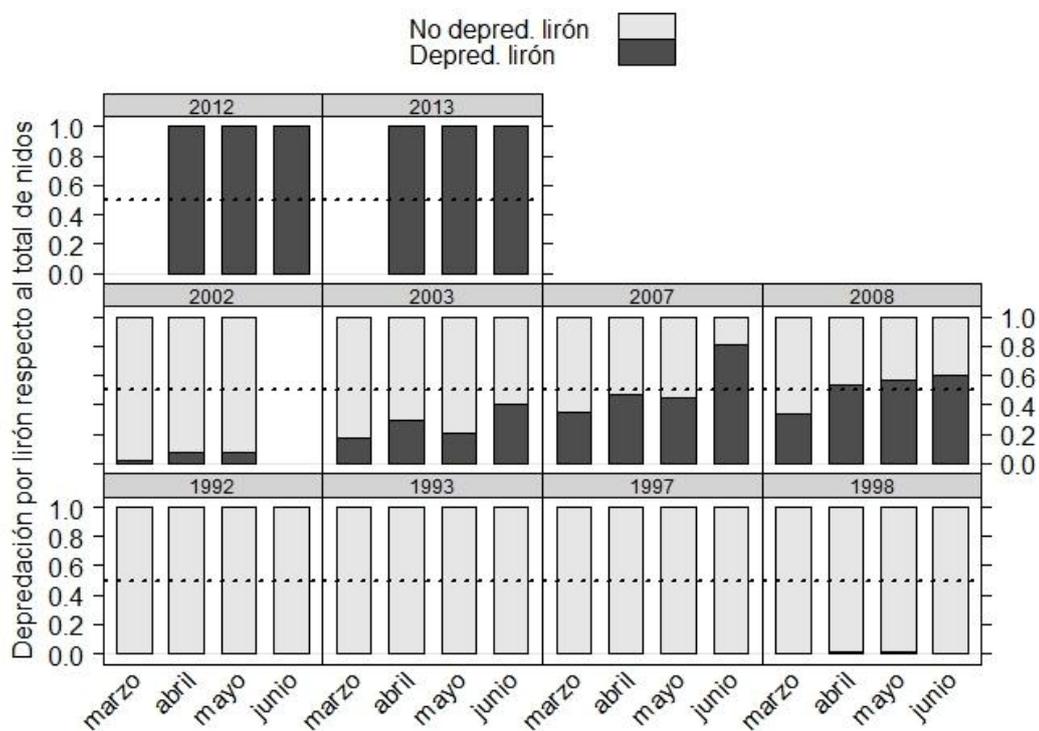


Figura 4.6. Variación mensual de la frecuencia de nidos depredados por lirón careto. La asignación de cada nido a un mes concreto se realiza en función de la fecha de puesta del primer huevo. La información sobre el número de nidos encontrados cada mes puede extraerse de la Tabla 4.1.

La proporción media de nidos depredados por lirón careto (0,0910) fue, significativamente distinta de 0.5 para el mes de marzo (test de Wald; $z =$

– 2,815, $p = 0,0049$). Existen diferencias significativas entre la proporción de nidos depredados por lirón careto del mes de marzo y la de abril (test de Wald; $z = 2,800$, $p = 0,0307$), marzo y mayo (test de Wald; $z = 2,294$, $p = 0,0218$) y entre marzo y junio (test de Wald; $z = 3,773$, $p < 0,001$). Al hacer comparaciones múltiples (Tukey; corrección de Bonferroni) solo se encuentran diferencias entre marzo y abril, así como entre marzo y junio. Por tanto, en promedio, la depredación tuvo menos incidencia sobre los nidos iniciados en el mes de marzo que en los de abril y junio.

Otras causas

Entre el resto de factores implicados en el fracaso de los nidos (Figura 4.7) fueron identificados la poda, la sustitución del arbolado y los fenómenos meteorológicos. La proporción media de nidos afectados por otras causas (0,052) fue significativamente distinta de 0.5 para el mes de marzo (test de Wald; $z = -7,961$, $p < 0,0001$). Encontramos diferencias significativas entre la proporción de nidos afectados por otras causas del mes de marzo y la de mayo (test de Wald; $z = 2,468$, $p = 0,0136$) y entre el mes de marzo y el mes de junio (test de Wald; $z = 2,864$, $p = 0,0042$). Al hacer comparaciones múltiples (Tukey; corrección de Bonferroni) encontramos que solo hay diferencias entre marzo y junio ($p = 0,0251$).

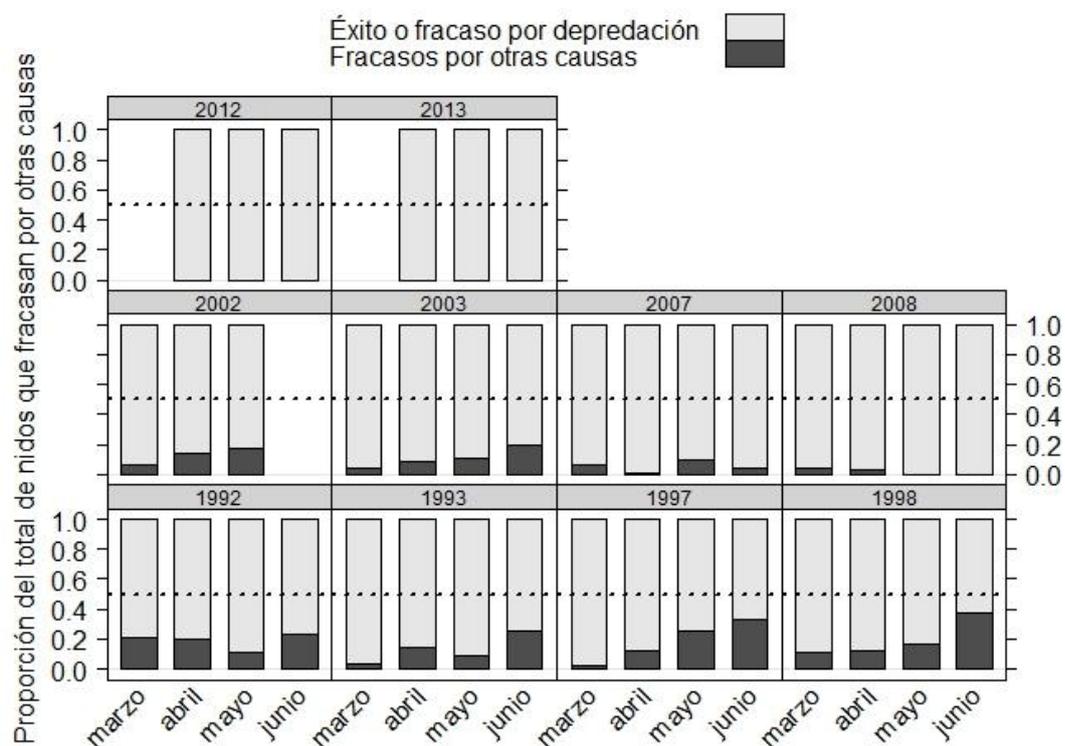


Figura 4.7. Variación mensual de la frecuencia de nidos fallidos por causas distintas a la depredación. La asignación de cada nido a un mes concreto se realiza en función de la fecha de puesta del primer huevo. La información sobre el número de nidos encontrados cada mes puede extraerse de la Tabla 4.1.

Variación interanual del éxito reproductor

El éxito reproductor durante la década de los noventa presentó valores cercanos al 50%. A partir del 2003 y hasta el 2006 el porcentaje de nidos con éxito disminuye y se sitúa en torno al 30%. Después de 2006, el éxito reproductor del mirlo común en el área de estudio cae de nuevo bruscamente coincidiendo con el aumento de la depredación causada por los lirones caretos (Figura 4.8).

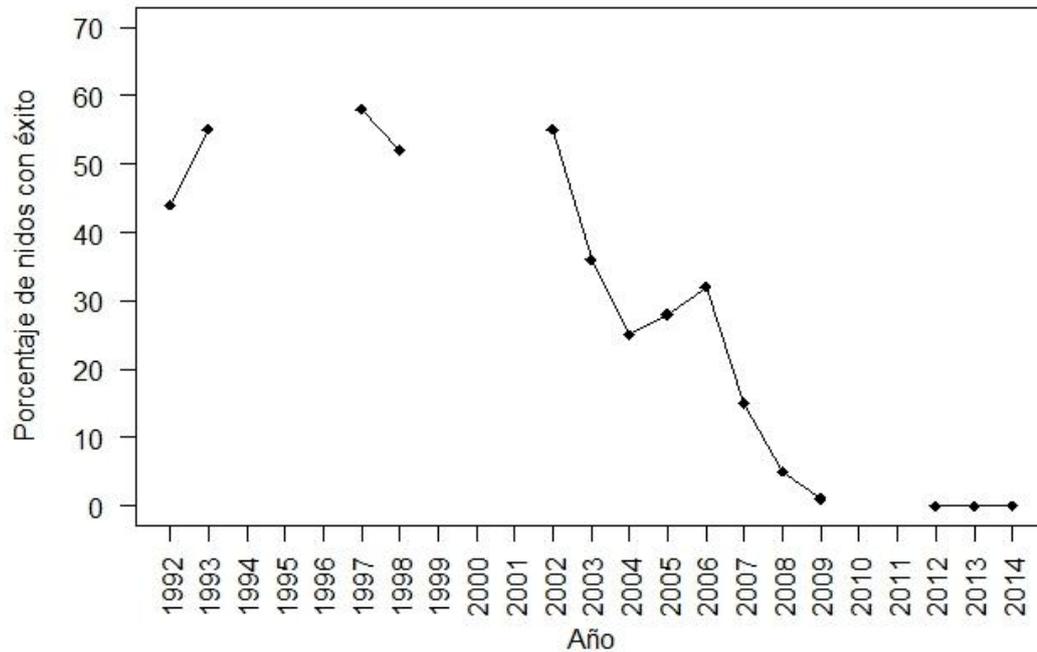


Figura 4.8. Evolución del éxito reproductor. En la gráfica aparece el porcentaje de nidos con éxito (al menos voló 1 pollo) respecto al total de nidos (al menos pusieron 1 huevo). Los datos de los años 2004, 2005 y 2006 proceden de Gil-Delgado *et al.* (2010a). Desde el año 2012 no se encuentran nidos con éxito.

El número medio de puestas por pareja osciló entre 1,1 (año 2012) y 4,4 (año 2008). Tanto los valores máximos como los mínimos correspondieron a los años donde el porcentaje de nidos con éxito fue menor (Figura 4.9). Eliminando del análisis los años 2012 y 2013, en los que el número de parejas es muy bajo y todos los nidos fracasaron, el número de intentos reproductores aumentó conforme el éxito reproductor fue más bajo ($r_s = -0,857$; $p = 0,0107$; $N = 8$, Figura 4.9.).

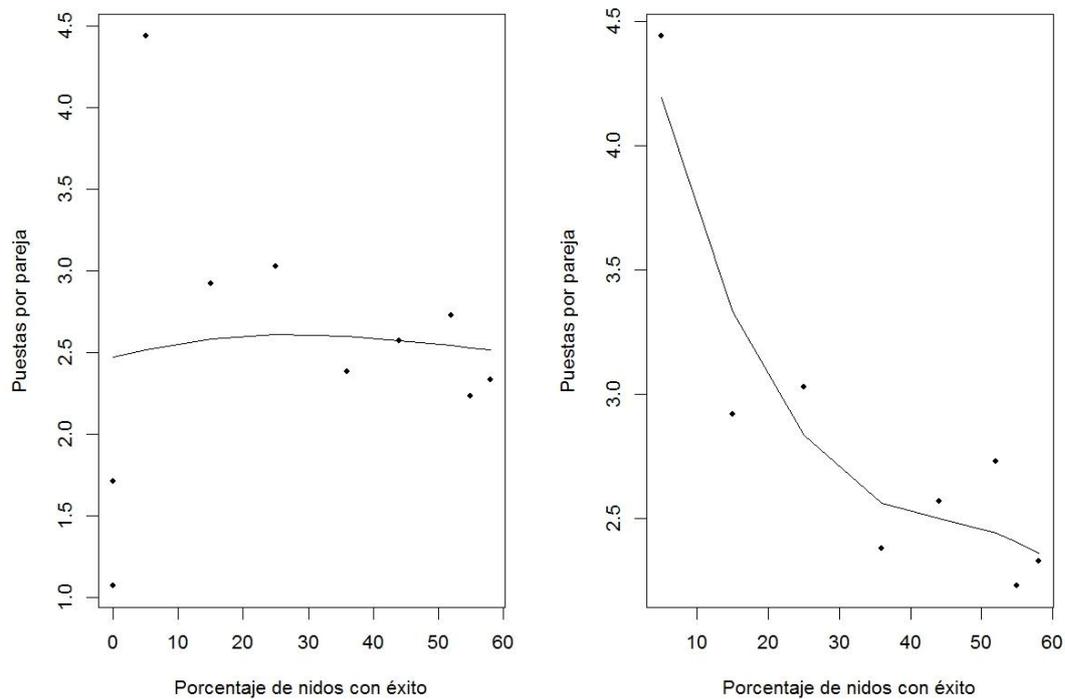


Figura 4.9. Variación del número de puestas por pareja en función del éxito reproductor durante todos los años del estudio (izquierda) y eliminando los años 2012 y 2013 en los que todos los nidos son depredados por lirón careto (derecha).

DISCUSIÓN

La variación estacional del éxito reproductor del mirlo común no se ajusta a un patrón único a lo largo de los años. Los nidos iniciados en marzo presentan mayor éxito reproductor. En el resto de meses el éxito varía en función de los años. De hecho, existen notables diferencias interanuales y ni siquiera presentan mayor similitud en la variación mensual los años sucesivos. A diferencia de otras especies que nidifican en el naranjal, el éxito reproductor no disminuye de forma lineal (véase Belda *et al.* 1995), al menos en la mayoría de los años. A partir de

2008, como consecuencia del desplome del éxito reproductor, desaparecen las diferencias estacionales.

La depredación es la primera causa de fracaso de los nidos del naranjal de Sagunto (Gil-Delgado y Escarre 1977, Belda *et al.* 1995) y, por tanto, debe ser la principal responsable de la variación estacional que pudiera presentar presenta el éxito reproductor. En la primera parte del estudio (años 1992, 1993, 1997 y 1998), periodo en el que la culebra bastarda era el principal depredador del naranjal (Monrós 1997), el patrón esperado es un menor porcentaje de nidos depredados a causa de la inactividad de las serpientes durante el mes de marzo (Belda *et al.* 1995). La depredación de los nidos del mes de marzo fue, en promedio, menor que la de los nidos del mes abril. En los nidos del resto de meses la variabilidad impide definir un patrón. Al igual que sucede con el éxito reproductor, los porcentajes mensuales de nidos depredados no presentan mayor similitud en los años consecutivos, si exceptuamos los últimos años en que la mayor parte de los nidos son depredados por lirón careto y desaparece la variación.

Los nidos iniciados durante el mes de marzo se ven menos afectados por la depredación del lirón careto. Al final de la temporada reproductora la incidencia de las causas distintas de la depredación es mayor. Conforme se incrementan los porcentajes de nidos depredados por el lirón careto, van perdiendo relevancia los otros agentes implicados en el fracaso de los nidos, ya que los lirones caretos no dan opciones a que estos actúen con la misma intensidad al ocupar gran parte de los nidos incluso antes de que se depositen los huevos. A consecuencia de la temprana ocupación de los nidos, los mirlos comunes se ven obligados a construir el triple de nidos de los que construían en la década de los noventa (Tamarit *et al.* 2012). Es esta presión que ejercen los lirones caretos, la causa de que en los últimos años el número de nidos que llegan a tener huevos se reduzca, por lo que ya no se incrementa el número de puestas por pareja conforme aumenta el fracaso de los nidos.

Los estudios pioneros sobre el mirlo común en Inglaterra (Snow 1958) determinaron que el éxito reproductor presenta un incremento al inicio de la estación de nidificación y disminuye al final ésta. Este patrón concuerda con la variación estacional del tamaño de la puesta determinado para esta especie por éste (Capítulo 3) y otros estudios realizados en Europa (Crick *et al.* 1993). La variación estacional del éxito reproductor en Sagunto varía año tras año, pero sí que existe un mayor número de años en los que el éxito reproductor en marzo es más alto. A partir de este mes la incertidumbre aumenta, porque no existe un patrón que se repita de año en año.

El porcentaje de nidos con éxito durante la década de los noventa presentó valores cercanos al 50%. Esta cifra es similar a los que presentan las poblaciones de parques y áreas residenciales de Europa (Alcobendas 2000, Kurucz *et al.* 2012) donde la incidencia de la depredación es relativamente baja. Durante ese periodo la depredación afectó al 33% de los nidos, un porcentaje similar al obtenido por Monrós (1997) durante el periodo 1992-1996 en el naranjal. En su estudio, las serpientes fueron las responsables del fracaso de la mitad de los nidos de mirlo común depredados. Conforme aumenta el efecto de los lirones, el éxito reproductor del mirlo común se semeja más al de otros estudios realizados en áreas agrícolas y forestales de Europa en los que la depredación llega a producir el fracaso de más del 60% de los nidos (Chamberlain 1994, Wesolowski y Tomiałojć 2005).

Desde el año 2012, la superficie estudiada no aporta individuos jóvenes a la población de mirlos comunes del naranjal de Sagunto. El número de nidos con éxito ha ido disminuyendo a partir de la irrupción del lirón careto. Al final del periodo estudiado todos los nidos fueron depredados por los lirones, quedando comprometido el futuro de la población. El número total de volantones que las parejas producen a lo largo de la temporada debe ser suficiente para reponer las pérdidas anuales de individuos adultos para que la población no disminuya

(Martin 1996). Por tanto, de no recibir aportes procedentes del exterior, la población de mirlo común de los naranjales de Sagunto parece estar abocada a la extinción.

CAPÍTULO 5-SUPERVIVENCIA DEL POLLO MÁS JOVEN EN NIDOS CON ECLOSIÓN ASINCRÓNICA PARCIALMENTE DEPREDADOS

INTRODUCCIÓN

Lack (1947), refiriéndose a las aves altriciales, sugirió que la mejor estrategia para afrontar la impredecibilidad del alimento es poner un número generoso de huevos y comenzar la incubación antes de completar la puesta. Esto provoca que los huevos eclosionen de forma asincrónica, permitiendo que el número de pollos se reduzca hasta el valor óptimo mediante la rápida eliminación del pollo más joven en el caso de que el alimento sea escaso. De hecho, los estudios de Magrath (1989, 1992) sobre el mirlo común, *Turdus merula*, demostraron que mediante la incubación las hembras ejercen un exhaustivo control sobre el grado de asincronía de la eclosión. Además, pese a ser baja la productividad de aquellos nidos cuyos huevos eclosionan de forma asincrónica cuando escasea el alimento, es mayor que la productividad de aquellas puestas con eclosión sincrónica.

Desde que Lack formuló la Hipótesis de la Reducción de la Pollada se ha investigado y especulado mucho sobre el significado adaptativo de la eclosión asincrónica en las aves (p. e. Hussell 1972, Hahn 1981, Clark y Wilson 1981, Arnold *et al.* 1987, Magrath 1988, Slagsvold y Lifjed 1989, Slagsvold 1990). Stoleson y Beissinger (1995) llegaron a recopilar 19 hipótesis distintas, aunque ninguna de ellas explica el fenómeno de la eclosión asincrónica de manera universal. De hecho, algunos estudios señalan que la asincronía puede desempeñar

varias funciones de manera simultánea (Drachmann *et al.* 2000, Forbes *et al.* 2002).

En ocasiones, la observación fortuita de determinados hechos permite reconsiderar ciertas cuestiones discutidas con anterioridad, como es el caso de la eclosión asincrónica de los huevos en las puestas de mirlo común. En junio de 2001 fue localizado un nido vacío de mirlo común en el que la hembra depositó 3 huevos en 3 días consecutivos. Tras el periodo de incubación se observó que el nido contenía 2 pollos y 1 huevo. Pocas horas después, al comprobar si el tercer huevo había eclosionado se observó una culebra bastarda, *Malpolon monspessulanus*, abandonando el nido. La serpiente había depredado solamente los 2 pollos, dejando el huevo intacto. Tres días después, cuando se procedió a retirar el nido del árbol al suponer que éste había sido abandonado por la hembra, se observó que contenía un pollo de 2 días que estaba siendo atendido y que voló del nido 13 días después.

Algunos depredadores de nidos no devoran la puesta completa y muestran preferencias por los pollos (Martini y Melo 1998). Otros depredadores prefieren devorar exclusivamente los huevos (Robinson y Robinson 2001). En los naranjales de Sagunto la depredación afectaba aproximadamente a una tercera parte de los nidos de mirlo común hasta la década de los noventa (Gil-Delgado y Escarré 1977, Monrós 1997). Sin embargo, este porcentaje ha ido creciendo con la irrupción de nuevos depredadores. De hecho, el lirón careto, *Eliomys quercinus*, ha arrebatado a la culebra bastarda el papel de principal depredador de nidos en el naranjal saguntino (Gil-Delgado *et al.* 2009, Gil-Delgado *et al.* 2010a). Este roedor, en ocasiones, también se alimenta exclusivamente de los pollos y deja los huevos intactos (Gil-Delgado observación personal).

Tras varias observaciones similares a la descrita anteriormente, se consideró la posibilidad de que aquellas hembras de mirlo común cuyos huevos

eclosionan asincrónicamente se beneficiaran de que, en el intervalo que dura la eclosión de todos los huevos, no todos los componentes del nido se encontrasen en el mismo estado (huevos o pollos). Esto podría evitar el fracaso de algunas puestas tras la acción de los depredadores, pero también de otros fenómenos catastróficos que pudieran afectar de forma diferente a los huevos y a los pollos.

En este capítulo se determina el porcentaje que representan sobre el total de nidos los casos como el anteriormente descrito, en los que gracias a la eclosión asincrónica, a pesar de que los pollos son depredados quedan los huevos intactos. También, se analiza si la mortalidad dentro del nido es mayor entre los pollos procedentes de los últimos huevos en eclosionar, pues buena parte de las hipótesis que tratan la eclosión asincrónica (p. e. Lack 1954, Hussell 1972, Stinson 1979, Hahn 1982) coinciden en la teórica desventaja de los pollos más jóvenes del nido.

MÉTODOS

En el año 2004 se organizaron visitas diarias a los nidos de mirlo común a primera hora de la mañana durante los periodos de la puesta y de la eclosión. Los huevos y los pollos fueron marcados en 2004 con rotulador permanente para su identificación individual, de modo que de cada individuo se registró el orden que ocupó en la puesta y en la secuencia de eclosión. La asiduidad de las visitas permitía reponer las marcas en caso de que éstas estuvieran a punto de desaparecer. En el año 2007 únicamente se realizaron visitas diarias durante el periodo de eclosión de los huevos, por lo que de cada individuo solo se conoce el orden de eclosión. Al alcanzar los 7-8 días de edad, los pollos fueron anillados para su identificación permanente.

En este estudio solo se han tenido en cuenta los nidos en los que al menos un huevo eclosionó. El tamaño de la puesta varió entre 2 y 5 huevos. Siguiendo el

criterio de Bancroft (1985) y Forbes *et al.* (2002), se consideraron puestas sincrónicas aquellas en las que todos los huevos eclosionaron entre dos visitas consecutivas (20-24 horas). Si la eclosión de todos los huevos requirió más tiempo, se registró el intervalo de eclosión y las puestas se consideraron asincrónicas.

La secuencia de eclosión de los huevos no siempre se correspondió con la secuencia de la puesta. Los huevos que ocuparon la posición central en la secuencia de puesta generalmente eclosionaron junto a los primeros, aunque a veces lo hicieron a la vez que los últimos huevos de la secuencia de puesta. En ocasiones, eclosionaron en último lugar y en solitario (véase Resultados). Como dio la coincidencia de que en estos últimos casos los nidos fracasaron a causa de la depredación, no formaron parte de los análisis que comparan el éxito reproductor de los individuos en función del orden que ocupan en la secuencia de puesta. De cualquier forma, para facilitar estos análisis únicamente se ha comparado la supervivencia de los pollos procedentes de los primeros y de los últimos huevos eclosionados a la hora de evaluar las ventajas que proporciona el lugar que se ocupa en la secuencia de eclosión de las puestas asincrónicas. De ocupar una de estas posiciones varios pollos, el valor de la supervivencia asignada a una determinada posición en la secuencia de eclosión se calculó como la media aritmética de las supervivencias individuales de los pollos que ocuparon esa posición.

El seguimiento de centenares de nidos de mirlo común durante cada estación de nidificación desde 1975 ha permitido identificar muchas de las causas de fracaso de los nidos. Respecto a los principales depredadores del área de estudio, Monrós (1997) describió las evidencias que presentaban los nidos cuando son depredados por serpientes. Además, la presencia de excrementos y el aspecto característico que presentan los restos de los huevos y de los pollos permite identificar a la mayor parte de mamíferos que actúan sobre los nidos (Gil-Delgado *et al.* 2009). Otras causas de mortalidad de los componentes del nido también

pueden ser identificadas. Por ejemplo, coincidiendo con altas temperaturas algunos pollos aparecen muertos a causa del calor (Belda *et al.* 1995).

RESULTADOS

El 57,4% (N = 148) de las puestas de mirlo común en las que eclosionaron todos los huevos lo hicieron de forma asincrónica y el intervalo entre la eclosión del primer y del último huevo aumentó conforme el tamaño de la puesta fue mayor en las dos temporadas reproductoras (año 2004: $r = 0.425$, N = 85, $P < 0.001$, año 2007: $r = 0.358$, N = 63, $P < 0.01$; Tabla 5.1). De hecho, los datos del año 2004 muestran que el porcentaje de puestas con eclosión asincrónica es mayor en los nidos de 4 huevos que en los de 3 huevos. (Tabla 5.2). Estos nidos de 3 y 4 huevos representaron el 83% de los 115 nidos estudiados ese año.

Tabla 5.1. Promedio de días entre la eclosión del primer y del último huevo de los nidos sin fallos en la eclosión del conjunto de puestas con eclosión sincrónica y asincrónica.

Tamaño de la puesta	2004		2007	
	Intervalo eclosión \pm d.t.	N	Intervalo eclosión \pm d.t.	N
2	0.2 \pm 0.5	8	0.0 \pm 0.0	2
3	0.5 \pm 0.6	37	0.4 \pm 0.6	29
4	0.9 \pm 0.6	33	0.8 \pm 0.8	28
5	1.3 \pm 0.8	7	1.0 \pm 0.8	4

Tabla 5.2. Porcentaje de puestas con eclosión asincrónica en función del tamaño de puesta de la población de Sagunto (año 2004) y de Cambridge (Magrath 1992). Entre paréntesis se indica el número de nidos encontrados de cada uno de los tamaños de puesta.

Localidad	Tamaño de puesta	
	3 huevos	4 huevos
Sagunto	48,7 % (37)	81,3 % (32)
Cambridge	56,9 % (44)	87,3 % (63)

En el año 2004 se conoce la correspondencia entre la secuencia de puesta y de eclosión de los nidos asincrónicos. Independientemente del tamaño de la puesta, la eclosión del primer huevo en la secuencia de puesta siempre se produjo en primer lugar (N = 52). Los huevos centrales, en cambio, muestran un patrón diferente en función del número de huevos del nido. En las puestas asincrónicas de 3 huevos es más frecuente que la eclosión del huevo central se produzca junto al primer huevo (83,3%, N = 18). En las puestas asincrónicas de 4 huevos, el segundo huevo de la puesta suele eclosionar junto al primer huevo (73,1%, N = 26) o junto al tercer huevo y antes que el cuarto (3,9%, N = 26). Considerando todos los nidos asincrónicos, el último huevo de la secuencia de puesta suele eclosionar en solitario en la última posición (67,3%, N = 52). Sin embargo, en contra de lo esperado, en 4 nidos de 4 huevos (15,4%, N = 26), el huevo puesto en cuarto lugar eclosionó junto al primero y antes de que eclosionara el segundo o el tercer huevo. En estos nidos solo eclosionó un huevo con retraso respecto al resto, por lo que podría tratarse de nidos en los que la hembra inició la incubación después de finalizar la puesta, pero algún retraso en el desarrollo causara la eclosión asincrónica.

Considerando únicamente los nidos con éxito de más de 2 huevos de ambas temporadas reproductoras, aquellos nidos donde eclosionaron todos los huevos presentaron una mayor mortandad de pollos que aquellos nidos donde hubo fallos en la eclosión. (Tabla 5.3, test-t varianzas no homogéneas $t = 2,94$; g.l. = 75,268; $P = 0.004$).

Tabla 5.3. Resumen de los parámetros reproductores. N: Número de nidos estudiados. N. EX.: Número de nidos en los que consiguió volar al menos un pollo. T. P.: Tamaño medio de la puesta. % Asinc: Porcentaje de nidos con eclosión asincrónica respecto al total de nidos sin fallos en la eclosión. PPFE: Promedio de pollos muertos en los nidos con éxito de más de dos huevos que presentaron fallos en la eclosión. PPSFE: Promedio de pollos muertos en los nidos con éxito de más de dos huevos sin fallos en la eclosión.

Año	N	N EX	T P	% Asinc	PPFE	PPSFE
2004	115	59	3,4±0,8	61,2 % (85)	0,4 ± 0,5 (16)	0,9 ± 1,1 (36)
2007	82	34	3,5±0,8	47,6 % (63)	0,0 ± 0,0 (6)	0,6 ± 0,8 (25)

Los fallos en la eclosión pueden amortiguar el efecto que la escasez del alimento produce sobre la supervivencia de los pollos, por lo que las puestas en las que no eclosionaron todos los huevos no se han tenido en cuenta en los análisis que comparan la supervivencia dentro del nido en relación con el orden de eclosión. En la estación de nidificación de 2004, las puestas de 3 y 4 huevos representaron el 88,7% del total de puestas asincrónicas sin fallos en la eclosión. Los dos tipos de puestas presentaron pérdidas de pollos procedentes de los primeros y de los últimos huevos en eclosionar (Tabla 5.4). En la mitad de los nidos donde murieron los hermanos más jóvenes (4/8), la muerte se produjo antes de los 5 días de edad, es decir, antes de los 8 días de edad que seleccionó Magrath

(1989) como criterio para ser asignados a la categoría de nidos que se ajustan a la Hipótesis de la Reducción de la Pollada (Lack 1947). Sin embargo, hay que tener en cuenta que la muerte de estos pollos, aunque se produjera a los pocos días de haber eclosionado, no tiene por qué estar ocasionada por la falta de alimento.

Tabla 5.4. Relación entre mortalidad y orden de eclosión. N = Número de nidos con éxito y sin fallos en la eclosión en los que muere al menos un pollo. Primeros: Número de nidos en los que la mortalidad afectó a los pollos de más edad. Últimos: Número de nidos en los que la mortalidad afectó a los pollos más jóvenes. La falta de correspondencia entre la suma de las categorías Primeros y Últimos con el tamaño de la muestra se debe a la existencia de nidos en los que murieron pollos procedentes de los Primeros y Últimos huevos eclosionados. Entre paréntesis se indica el número de nidos en los que la muerte de los pollos podría ajustarse a la Hipótesis de la Reducción de la Pollada. Los datos proceden de la estación reproductora de 2004.

Tamaño de puesta		
Orden eclosión	3 huevos	4 huevos
Primeros	4	2
Últimos	2 (1)	6 (3)
N	5	7

Entre las causas que provocaron la muerte de los pollos de mayor edad de las puestas asincrónicas (6 nidos, Tabla 5.4) se registró 1 caso de depredación parcial sobre los dos hermanos mayores ocurrido tras la eclosión de todos los huevos en un nido de 4 huevos, 1 caso en los que se desconoce la causa de la muerte, así como otros 4 casos en los que se produjo la muerte de los hermanos mayores antes de que eclosionaran los últimos huevos y que serán descritos al final de este apartado.

Tabla 5.5. Número de pollos que abandonan el nido en función del orden de eclosión en las puestas asincrónicas sin fallos en la eclosión. Aparecen únicamente el número de pollos procedentes de los primeros y últimos huevos en eclosionar. De existir varios pollos ocupando la misma posición dentro de un mismo nido, el valor que aparece en la tabla es el promedio del número de pollos que vuelan.

Tamaño de puesta	Orden	2004	2007
2 huevos	Primeros		1
	Últimos		1
	N	0	1
3 huevos	Primeros	7	10
	Últimos	8	11
	N	10	13
4 huevos	Primeros	10,82	7
	Últimos	9	8
	N	14	11
5 huevos	Primeros	0,33	1
	Últimos	1	1
	N	2	1

Los pollos más jóvenes del nido, al estar en desventaja a la hora de acceder al alimento, pueden presentar mayor mortalidad respecto a sus hermanos. Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas entre el número de volantones procedentes de los primeros y de los últimos huevos eclosionados una

vez agrupados los nidos de 2004 y 2007 (Nidos de 3 huevos: Test t muestras relacionadas $t = -1,030$; g.l. = 21; $p = 0,315$. Nidos de 4 huevos: Test t muestras relacionadas $t = -0,216$; g.l. = 24; $p = 0,831$. Tabla 5.5).

Considerando todas las puestas asincrónicas, incluidas las que presentaron huevos sin eclosionar, en el año 2004 se encontraron 5 nidos que tuvieron éxito debido a que los últimos huevos todavía no habían eclosionado cuando ocurrió el suceso que causó la muerte del resto de los hermanos. Dos de estos nidos contenían 4 huevos, de los que sobrevivieron 2 pollos en cada nido porque todavía no se había producido la eclosión de los 2 últimos huevos cuando sus hermanos fueron depredados. Sin embargo, en uno de estos dos nidos uno de los hermanos supervivientes falleció por causas desconocidas. Los 3 casos restantes correspondieron a puestas de 3 huevos en los que solo sobrevivió el pollo del último huevo. La depredación selectiva de los pollos fue la principal causa, pero no la única, pues en uno de estos casos los pollos mayores aparecieron muertos en el nido sin signos de haber sido depredados.

En el año 2007, en 4 casos se produjo la muerte de los pollos presentes en el nido antes de que se produjeran las últimas eclosiones (2 nidos de 3 huevos y 2 nidos de 4 huevos). En tres casos, los nidos presentaron indicios que permitieron asignar la causa de la muerte. El exceso de calor en un nido y la depredación en otros dos parecen ser los responsables de la muerte de los pollos.

Además, la depredación selectiva de los pollos antes de la eclosión del último huevo ocurrió en otros 3 casos en el año 2004 y en 2 casos en el año 2007. Sin embargo, todos estos nidos fracasaron de forma definitiva cuando los pollos procedentes de aquellos huevos que quedaron intactos tras la depredación de los hermanos fueron depredados días más tarde.

La ausencia de diferencias significativas entre la supervivencia de los hermanos mayores y más jóvenes de las puestas asincrónicas puede deberse a que estos casos que hemos descrito compensen la mayor mortalidad que los pollos más jóvenes podrían presentar a causa de su desventaja a la hora de acceder al

alimento. Sin embargo, si eliminamos estos casos del análisis simulando que todos los integrantes de estos nidos hubiesen muerto bajo los efectos del agente que causó la muerte de los hermanos mayores, tampoco aparecen diferencias significativas. (Nidos de 3 huevos: Test t muestras relacionadas $t = 0,940$; g.l. = 18; $p = 0,360$. Nidos de 4 huevos: Test t muestras relacionadas $t = 1,131$; g.l. = 20; $p = 0,272$).

DISCUSIÓN

Iniciando la incubación antes de completar la puesta, las hembras de mirlo común provocan la eclosión asincrónica de los huevos y el establecimiento de una jerarquía de tamaño entre los pollos del nido (Magrath 1989, 1992).

Los resultados de Sagunto coinciden con otros estudios previos (Magrath 1992) que señalan que las hembras de mirlo común comienzan a incubar antes, respecto al momento de la puesta del último huevo, conforme aumenta el tamaño de la puesta, lo que aumenta el grado de asincronía.

En Inglaterra (Magrath 1992) el porcentaje de puestas de 3 y 4 huevos que eclosionan de forma asincrónica (73%) es superior al de Sagunto (64%). Esta diferencia se debe fundamentalmente a que las puestas de 3 huevos en Sagunto, además de ser relativamente más abundantes, eclosionan con mayor frecuencia al unísono. También podría influir la mayor precisión con que se midió si la eclosión era o no asincrónica en el estudio de Inglaterra, pues se realizaron visitas cada 12 horas a los nidos en los que estaban eclosionando los huevos (Magrath 1992).

La depredación sobre los nidos de mirlo común en Sagunto ha aumentado notablemente en las últimas décadas debido a la aparición de nuevos depredadores, entre los que destaca el lirón careto (Gil-Delgado *et al.* 1996, Gil-Delgado *et al.* 2010a, Capítulo 4) La irrupción de esta especie provocó que, en los

años en los que se realizó el estudio, el porcentaje de nidos de mirlo común depredados (año 2007: 75%, véase Capítulo 4) aumentase en más del doble respecto al valor de años anteriores en los que la culebra bastarda era el principal depredador de nidos (Gil-Delgado y Escarré 1977, Gil-Delgado *et al.* 2010a). En este contexto, las hembras de mirlo común se beneficiaron adelantando la incubación y provocando la eclosión asincrónica de los huevos, pues un 7% de los nidos que tuvieron éxito en el estudio lo hicieron gracias a que los depredadores mostraron preferencia por los pollos y dejaron los huevos intactos. Este porcentaje aumentó hasta el 10% cuando incluimos el resto de causas. Entre estas últimas se ha identificado la hipertermia, que afecta también a los pollos de otras especies del área de estudio (Belda *et al.* 1995). Algunas observaciones registradas en especies diferentes indican que otros fenómenos meteorológicos pueden afectar de manera diferente a pollos y huevos. En el área de estudio se ha observado que en un mismo nido los pollos de carduelinos a menudo mueren después de que se produzcan lluvias intensas, no viéndose afectados los huevos a punto de eclosionar.

La mayoría de las hipótesis que abordan la eclosión asincrónica coinciden en la desventaja competitiva de los pollos más jóvenes (p. e. Lack 1954, Hussell 1972, Stinson 1979, Hahn 1982). En las puestas sin fallos en la eclosión la mortandad de pollos fue más elevada, lo que sugiere que, en promedio, el número de pollos del nido fue mayor del que las hembras pudieron alimentar. De hecho, una tercera parte de estos nidos en los que mueren pollos cumplen los requisitos de la Hipótesis de la Reducción de la Pollada. Sin embargo, en los resultados obtenidos en este estudio volaron del nido un número similar de pollos procedentes de los últimos huevos eclosionados que de los que eclosionaron en primer lugar. De hecho, el número de nidos en los que los volantones procedieron de los últimos huevos eclosionados tras haberse producido la muerte de sus hermanos fue similar al número de nidos en los que se produjo la rápida eliminación de los pollos más jóvenes y que, por tanto, podrían ajustarse al patrón de la Hipótesis de la Reducción de la Pollada descrito por Lack (1954).

Por último, este estudio solo ha considerado la transición de huevo a pollo, pero la opción alternativa también puede ser considerada. Los pollos más jóvenes de los nidos asincrónicos abandonan el nido más tarde que sus hermanos (Hussell 1972) y por tanto, los pollos quedan distribuidos en dos lugares diferentes, el nido y sus alrededores. Esto podría ser igualmente ventajoso a la hora de sacar adelante al menos una parte de la descendencia. Sin embargo, es necesario evaluar si la transición de pollo a volantón puede jugar también su papel en la eclosión asincrónica (véase Murray 2006)

CAPÍTULO 6-FILOPATRIA Y PROPORCIÓN DE SEXOS

INTRODUCCIÓN

Una pequeña fracción de los individuos que abandonan el nido alcanza la madurez sexual (Perrins 1986, Timergen y Boerlijst 1990, Verboven y Visser 1998) debido a que la mortalidad juvenil es elevada, especialmente antes de que los volantones se independicen de los padres (Perrins 1965, Weathers y Sullivan 1989). El reclutamiento juvenil, por tanto, dependerá de la supervivencia de los jóvenes residentes y del asentamiento de otros individuos jóvenes procedentes del exterior a través de la dispersión.

La dispersión juvenil o natal es el movimiento permanente que realiza un individuo desde el lugar de nacimiento al lugar donde se reproduce por primera vez o se hubiese reproducido de haber sobrevivido y encontrado una pareja (Greenwood y Harvey 1982). La dispersión es uno de los procesos clave que regula el intercambio de individuos entre poblaciones y, por ende, el mantenimiento de la conectividad, el intercambio genético y la colonización de nuevas áreas (Engler *et al.* 2014). En las aves la dispersión juvenil difiere entre los sexos, siendo más habitual que las hembras se establezcan a una mayor distancia respecto al lugar de nacimiento que los machos (Greenwood 1980, Greenwood y Harvey 1982, Gowaty 1993), disminuyendo así la endogamia y la competencia por los recursos entre individuos emparentados (Greenwood 1980, Wheelwright y Mauck 1998).

El mirlo común, *Turdus merula*, es una de las especies más abundantes del Paleártico Occidental (Cramp 1988) y que mayor capacidad de adaptación muestra a juzgar por la gran cantidad de ambientes que ocupa (Kentish *et al.* 1995, Sol *et al.* 2002). En esta especie, los machos y las hembras jóvenes se dispersan de forma diferente en función de las características del medio que habitan, pues si la regla general parece ser que las hembras jóvenes se alejen más del lugar de nacimiento (Greenwood y Harvey 1982; Clarke *et al.* 1997), en las poblaciones insulares (Engler *et al.* 2014) y en las poblaciones urbanas (Samaš *et al.* 2013) no aparecen diferencias entre sexos. De cualquier forma, todos los estudios respecto a la dispersión natal del mirlo común coinciden en que la mayor parte de los individuos de esta especie se alejan relativamente poco del nido del que volaron a la hora de buscar un lugar donde establecerse (Paradis *et al.* 1998, Samaš *et al.* 2013, Engler *et al.* 2014), pues es el patrón habitual que presentan las especies abundantes y con una extensa área de distribución (Paradis *et al.* 1998). Sirva de ejemplo el análisis de la base de datos de anillamientos de Gran Bretaña, que revela que menos de un 10% de los mirlos comunes se alejaron durante su primer año de vida más de 10 km de distancia del lugar de nacimiento (Paradis *et al.* 1998).

En las aves, la proporción de sexos suele estar sesgada a favor de los machos (Breitwisch 1989). De hecho, en un estudio realizado entre 26 especies de aves canoras la razón de sexos (machos/hembras) presentó valores comprendidos entre 1,1 y 4,8 (media = 1,8). Los datos de anillamiento de Gran Bretaña muestran la existencia de un 57% de capturas de machos de mirlo común, lo que ha servido para argumentar que en esta población son más abundantes los machos que las hembras (Post y Götmark 2006). Sin embargo, Amrhein *et al.* (2012) señalaron que el hecho de que el 57% de las capturas de mirlos comunes realizadas en una estación de anillamiento de esfuerzo constante de Francia correspondieran a machos era el resultado de las diferencias de capturabilidad entre los sexos, fruto de las diferencias de comportamiento que muestran machos y hembras.

La proporción de sexos puede cambiar estacionalmente en función de los movimientos migratorios. El mirlo común es una especie sedentaria o migradora según la latitud. Las poblaciones septentrionales se comportan como migradoras o migradoras parciales, abandonando las zonas de cría en otoño o invierno (Aparicio 2011). Esto provoca que algunas poblaciones de mirlo común de la Península reciban invernantes que pueden alterar la proporción de edades y sexos (Aparicio 1998).

En este capítulo se estudia, mediante la información que proporcionan las recapturas obtenidas después del anillamiento de 2000 pollos anillados en nido durante una década, las diferencias que presentan los dos sexos respecto a la fidelidad al lugar de nacimiento. También se evalúa qué proporción de jóvenes del exterior del área de estudio se incorpora a la población. Además, se analiza si existe una desviación respecto al 1:1 en la razón de sexos de la población juvenil y adulta de mirlos comunes de la parcela en algún periodo del año. Todo ello mediante el análisis de los datos procedentes de las más de 2500 capturas de mirlos comunes que, tras un programa de captura y seguimiento que se llevó a cabo durante 10 años en una parcela de naranjos.

MÉTODOS

La información que se proporciona en este capítulo procede de los resultados de las 38 sesiones de anillamiento realizadas entre enero del año 2000 y julio de 2009. De estas 38 sesiones se han eliminado las sesiones postnupciales de 2002 y 2003 por no haber obtenido un número superior a 15 capturas. Las sesiones postnupciales incluyen las capturas realizadas durante un periodo de dos meses (junio y julio). Los datos empleados en este capítulo solo incluyen los datos procedentes de las capturas de julio. La finalidad ha sido interponer el máximo tiempo posible entre la parte final de la temporada reproductora y la captura de los individuos. Sin embargo, la fecha de puesta de los últimos huevos de cada

temporada varía entre años (véase Tabla 3.1) y, de hecho, existe un rango de unos 45 días entre la temporada con un final más tardío y más temprano. Por tanto, en buena parte de las temporadas reproductoras las jornadas de anillamiento deben solaparse con el final de la estación de nidificación. Sin embargo, hay que tener en cuenta que las puestas de junio y julio representan un 5% del total de las puestas de la temporada reproductora (Figura 3.2) y que, por ejemplo, en el conjunto de los años 2003, 2007 y 2008 solo tuvieron éxito el 5% de las puestas de junio (Tabla 4.2). Aún así, debe existir variaciones anuales respecto a la probabilidad de capturar individuos adultos o juveniles en las sesiones postnupciales, ya que podría haber una proporción diferente cada año de hembras atendiendo los nidos, de volantones todavía incapaces de volar o, por el contrario, una fracción diferente de volantones que haya muerto o abandonado el área de estudio.

Los mirlos comunes son sexualmente maduros en la temporada reproductora siguiente al abandono del nido (Cramp 1988). En Sagunto las primeras puestas tienen lugar al principio del mes marzo, aunque excepcionalmente se encuentran nidos con huevos en el mes de febrero. Por otro lado, previamente a que las hembras depositen los huevos, los machos deben iniciar el cortejo y construir los nidos. Teniendo en cuenta que en el mes de enero ya existen evidencias de que los mirlos comunes han iniciado el celo (Noval 1975), se ha seleccionado a los individuos capturados en las sesiones prenupciales como la muestra de la población potencialmente reproductora. Alternativamente, pudo haberse seleccionado a los individuos procedentes de las sesiones postnupciales, pues aunque las capturas se realizan en las postrimerías de la estación reproductora, ésta todavía no ha finalizado. Sin embargo, esta última alternativa planteaba algunas desventajas, pues además de carecer de información suficiente en los años 2002 y 2003, a la hora de realizar algunos análisis sobre las características de la población sexualmente madura, el número de datos, una vez eliminados los individuos nacidos en los meses previos, es muy inferior al de las sesiones prenupciales. En cualquier caso, es en el intervalo que transcurre entre la sesión postnupcial y la sesión prenupcial el periodo en el que la proporción de

mirlos comunes transeúntes es menor (Capítulo 7). Esto puede ser indicativo de que la población presente entre estos dos periodos está formada en su mayor parte por los individuos potencialmente reproductores.

A la hora de analizar la evolución estacional de algunas materias analizadas en este capítulo, se ha seleccionado la sesión postnupcial como punto de partida finalizando con la sesión postnupcial. Por tanto, al no coincidir ambas sesiones dentro del mismo año natural, se ha optado en la mayor parte de los análisis por incluir a la sesión prenupcial (enero y febrero) en el año natural de la sesión postnupcial anterior, advirtiendo de esta circunstancia con un asterisco en las distintas tablas y figuras. Así, por ejemplo, formarían parte del año 2001 los individuos capturados en las jornadas de anillamiento realizadas en enero y febrero de 2002.

Magrath (1991) empleó la variable “número de jóvenes procedentes de los nidos del área de estudio que se sabe que están vivos” para evaluar la influencia sobre la mortalidad de los volantones del paso de los días tras el abandono del nido. Un individuo que fue anillado en el nido se sabe que está vivo porque es recapturado en la sesión de anillamiento que se trata o en una posterior. Esta variable es una estima de la supervivencia juvenil, pero presenta la limitación de no distinguir entre mortalidad y dispersión.

Además de esta variable, para valorar la proporción de jóvenes que se incorpora cada año a la población reproductora del área de estudio (reclutamiento juvenil) procedentes del interior de la parcela (respecto a los jóvenes procedentes del exterior del área de estudio), se ha seleccionado el número de jóvenes que fue capturado durante el intervalo que va desde la sesión postnupcial posterior al abandono del nido hasta su primera sesión prenupcial (ambas inclusive). Estos individuos solo serán contabilizados como reclutas si son recapturados durante (en el caso de individuos capturados previamente) o después de la sesión prenupcial.

El criterio de considerar únicamente a los individuos capturados al menos en dos ocasiones como miembros del reclutamiento tiene como finalidad descartar a los individuos de paso o transeúntes como miembros de la población que se incorpora a la población reproductora.

Tanto el número de juveniles procedentes de los nidos del área de estudio que se sabe que están vivos, como el número de reclutas son dos variables que presentan dos limitaciones. La primera es que no se tienen en cuenta las probabilidades de ser capturado o recapturado y el estudio sobre la supervivencia de los adultos (Capítulo 7) indica que la probabilidad de recaptura de la población sexualmente madura varía a lo largo de cada sesión de anillamiento. La segunda es que la probabilidad de que un individuo sea recapturado es menor en los individuos que son anillados en los últimos años de estudio porque, una vez realizado el marcaje, se realizaron menos sesiones de anillamiento para recapturarlo. Sin embargo, el seguimiento de los juveniles procedentes de los nidos de la parcela durante dos años garantiza obtener el 96% del total de individuos recapturados desde la primera sesión prenupcial en adelante. Por tanto, parece razonable considerar que los datos relativos al número de volantones de la parcela que se sabe que están vivos hasta el año 2007 no quedan muy sesgados por la finalización del estudio en la sesión postnupcial de 2009. Respecto a la variable relativa al reclutamiento juvenil, el porcentaje de individuos que se captura prolongando la sesión prenupcial de que se trata hasta la sesión postnupcial siguiente es del 90%. Por tanto, el cálculo del número de reclutas jóvenes se ha realizado hasta el año 2008, asumiendo que el valor de ese año puede estar subestimado en un 10% respecto a otros años con mayor número de años de seguimiento. De cualquier forma, estas variables se utilizan para detectar diferencias en cuanto a la proporción de sexos entre los individuos jóvenes procedentes de los nidos de la parcela y del exterior, pero no permiten realizar consideraciones significativas respecto a la variabilidad entre años de los valores obtenidos.

Para analizar el efecto de distintas variables sobre las proporciones obtenidas se utilizaron modelos lineales generalizados (GLM) o bien modelos lineales generalizados mixtos (GLMM). Para cada variable considerada se contrastó la hipótesis nula de que el efecto sobre la proporción media es 0 mediante un test de cociente de verosimilitudes y se comparó la variación en el criterio de información de Akaike. En el caso de ser rechazada la hipótesis nula, se realizaron comparaciones múltiples. Cuando la variable considerada fue un factor, al rechazar la hipótesis nula se realizaron comparaciones múltiples entre los niveles del factor. Se empleó el método de Tukey, corrigiendo los p-valores utilizando la corrección de Bonferroni (véase Zuur *et al.* 2009 y Sokal y Rohlf 2012).

Para comprobar si la proporción de sexos se ajustó a una proporción 1:1 a los largo de varias repeticiones (sesiones de anillamiento de cada año) se utilizó un test G de heterogeneidad (véase Sokal y Rohlf 2012).

RESULTADOS

Las Tablas 6.1 y 6.2 muestran el número de parejas reproductoras, el número total de pollos que abandonaron los nidos de la parcela y la productividad reproductiva (número total de de pollos / número de parejas) durante el periodo 1999-2009, así como el número de individuos capturados en cada una de las sesiones de anillamiento agrupados por edad y, en el caso del sexo, únicamente en las sesiones en que todos los juveniles se pudieron sexar.

Tabla 6.1. Parejas reproductoras, número total de pollos que abandonaron los nidos de la parcela, productividad reproductiva (volantones / parejas) y capturas por edad y sexo. Sesión postnupcial (POST) y otoñal (OT).

Año	Parejas	Volantones	Productividad	POST				OT	
				Juveniles	Adultos		Juveniles	Adultos	
					♂	♀		♂	♀
1999	93	261	2,81						
2000	87	304	3,49	49	4	5	23	18	25
2001	84	286	3,40	50	22	33	49	20	22
2002	83	277	3,34				27	15	15
2003	80	211	2,64				41	30	31
2004	72	142	1,97	15	5	7	33	11	16
2005	65	189	2,91	33	7	9	54	19	26
2006	63	171	2,71	65	15	14	52	22	22
2007	82	90	1,10	44	19	13	28	19	32
2008	46	24	0,52	8	19	9	4	27	22
2009	33	3	0,09	15	8	5			
Total				342	119	103	311	181	211

Tabla 6.2. Parejas reproductoras, número total de pollos que abandonaron los nidos de la parcela, productividad reproductiva (volantones / parejas) y capturas por edad y sexo. Sesión invernal (INV) y prenupcial (PRE*). La sesión prenupcial corresponde a los meses de enero y febrero siguientes al año indicado).

Año	Parejas	Volantones	Productividad	INV				PRE*			
				Juveniles		Adultos		Juveniles		Adultos	
				♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
1999	93	261	2,81					18	14	39	34
2000	87	304	3,49	26	20	25	22	23	15	26	20
2001	84	286	3,40	13	22	28	21	21	18	28	20
2002	83	277	3,34	8	10	9	11	23	26	28	22
2003	80	211	2,64	21	20	41	39	19	21	29	27
2004	72	142	1,97	14	23	15	10	20	28	11	9
2005	65	189	2,91	24	19	24	21	14	10	19	17
2006	63	171	2,71	25	33	26	23	23	21	18	14
2007	82	90	1,10	11	11	23	24	15	12	22	24
2008	46	24	0,52	0	2	24	11	3	1	18	12
2009	33	3	0,09								
Total				142	160	215	182	179	166	238	199

Los volantones de la parcela

El porcentaje de juveniles procedentes de los nidos del área de estudio de cada año en relación al total de jóvenes capturados en las sesiones de anillamiento postnupcial, otoñal, invernal y prenupcial siguientes al abandono del nido varió sin mostrar un patrón común durante los diferentes años (Tabla 6.4). Sin embargo, estos porcentajes anuales agrupados por sesiones no muestran diferencias significativas con el avance de las sesiones de anillamiento (Cociente de verosimilitudes: $\chi^2_3 = 0,6942$; $p = 0,8746$).

Tabla 6.4. Número de jóvenes procedentes de los nidos del área de estudio capturados en cada una de las sesiones de anillamiento posteriores al abandono del nido. Entre paréntesis se muestra el porcentaje que representa este valor respecto al número de juveniles capturados en cada sesión. (00-07) media y desviación típica (d.t.) de los porcentajes del periodo 2000-2007. (*) La sesión prenupcial corresponde a los meses de enero y febrero siguientes al año indicado).

Año	Postnupcial	Otoño	Invierno	Prenupcial*
1999				6 (18,8)
2000	4 (8,2)	3 (13,0)	8 (17,4)	4 (10,5)
2001	7 (14,0)	7 (14,3)	1 (2,9)	2 (5,1)
2002		5 (18,5)	0 (0)	4 (8,2)
2003		1 (2,4)	4 (9,7)	4 (10,0)
2004	0 (0)	5 (15,2)	3 (8,1)	4 (8,3)
2005	3 (9,1)	1 (1,9)	4 (9,3)	1 (4,2)
2006	7 (10,8)	4 (7,7)	9 (15,5)	6 (13,6)
2007	1 (2,3)	1 (3,6)	2 (9,1)	2 (7,4)
2008	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
(00-07)	(7,4)	(9,6)	(9,0)	(9,6)
d.t.	5,3	6,5	5,8	4,5
N	6	8	8	9

Tabla 6.5. Número de jóvenes procedentes de los nidos del área de estudio que se sabe que están vivos en cada una de las sesiones de anillamiento realizadas. En la columna postnupcial entre paréntesis se indica el porcentaje respecto al número total de volantones de cada año. En las columnas siguientes se indica entre paréntesis el porcentaje de estos jóvenes respecto a la sesión de anillamiento anterior. (00-07): Porcentajes medios del periodo 2000-2007 y desviación típica (d.t.). (*) La sesión prenupcial corresponde a los meses de enero y febrero siguientes al año indicado.

Año	Nº Volantones	Postnupcial	Otoño	Invierno	Prenupcial*
2000	304	26 (9%)	22 (85%)	22 (100%)	16 (73%)
2001	286	25 (9%)	13 (52%)	6 (46%)	5 (83%)
2002	277		14	10 (71%)	10 (100%)
2003	211		8	7 (88%)	5 (71%)
2004	142	11 (8%)	11 (100%)	6 (55%)	5 (83%)
2005	189	5 (3%)	3 (60%)	2 (67%)	2 (100%)
2006	171	20 (12%)	15 (75%)	13 (87%)	9 (69%)
2007	90	7 (8%)	6 (86%)	6 (100%)	4 (67%)
2008	24	0	0	0	0
(00-07)		(7,8%)	(76,2%)	(76,6%)	(80,8%)
d.t.		2,9	17,8	20,2	13,3
N		6	6	8	8

La evolución a lo largo de las primeras sesiones de anillamiento posteriores al abandono del nido de los porcentajes de volantones del área de estudio que se sabe que están vivos respecto al número total de volantones (Tabla 6.5; Figura 6.1) muestra que, ya en la sesión postnupcial, la mayor parte de los pollos que volaron de los nidos de la parcela (92%) ya no vuelve a ser capturado. A partir de la sesión postnupcial hay una menor disminución en los porcentajes. La disminución es progresiva y el patrón se repite todos los años (Cociente de verosimilitudes: $\chi^2_3 = 25,414$; $p < 0,001$).

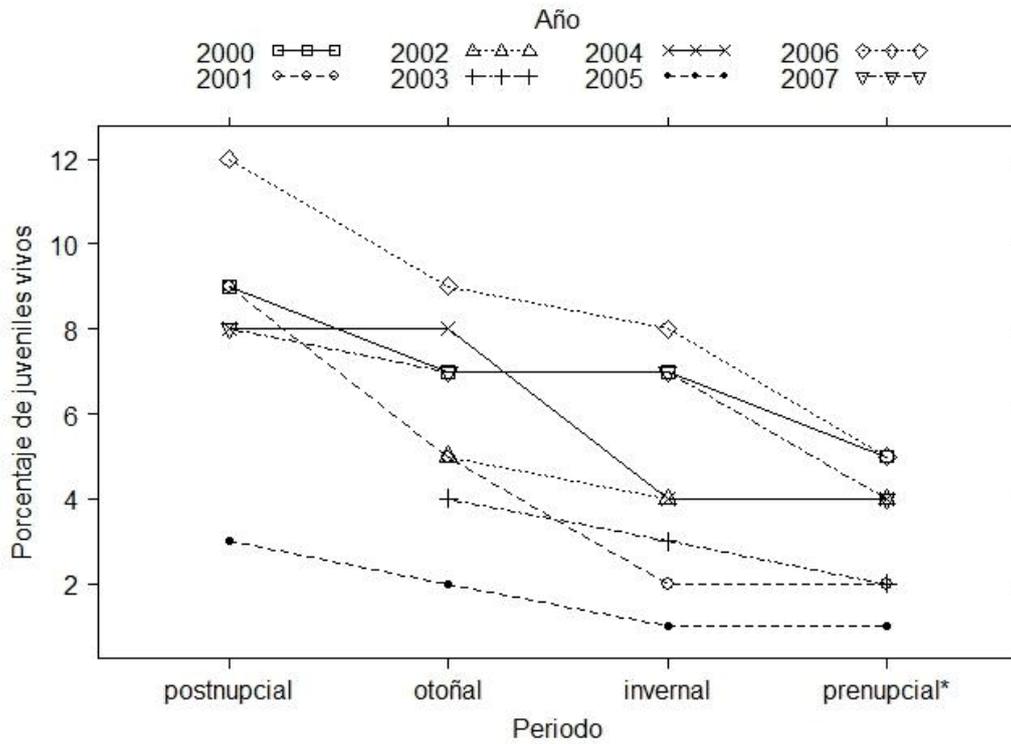


Figura 6.1. Evolución del porcentaje de jóvenes procedentes de los nidos de la parcela que se sabe que están vivos respecto al número de volantones de cada año. (*) La sesión prenupcial corresponde a los meses de enero y febrero siguientes al año indicado.

A partir de la sesión de anillamiento otoñal, momento en el que el sexo de buena parte de los jóvenes pudo determinarse, el número de recapturas de machos jóvenes nacidos en el área de estudio fue superior al número de hembras. En las sesiones invernales y prenupciales las diferencias a favor de los machos son significativas (prueba binomial; sesión invernal: $p = 0,024$; sesión prenupcial $p = 0.0003$; Tabla 6.6).

Tabla 6.6. Variación estacional de la proporción de sexos en los jóvenes procedentes de los nidos del área de estudio recapturados. Se ha distribuido por sexos la suma total de recapturas de cada sesión de anillamiento del periodo 2000-2008. (*) La sesión prenupcial corresponde a los meses de enero y febrero siguientes al año indicado).

	Postnupcial	Otoño	Invierno	Prenupcial*
♂♂	7	13	21	23
♀♀	2	7	8	4
Sexo desconocido	13	7	0	0

La Tabla 6.7 muestra el número de jóvenes procedentes de los nidos del área de estudio, clasificados por el sexo y el año en que volaron del nido, que han sido recapturados desde el primer periodo prenupcial posterior al abandono del nido hasta la finalización del estudio. Las diferencias en el número de recapturas se mantienen a favor de los machos. (Diferencias entre ♂ y ♀: test G de bondad de ajuste para varias repeticiones; $G_H = 5,95$, g.l.=8, $p = 0.6523$; $G_P = 24.197$, g.l.=1, $p < 0.0001$; $G_T = 30.152$, g.l.= 9, $p = 0.0004$).

Tabla 6.7. Diferencias entre sexos en las recapturas de jóvenes procedentes de los nidos del área de estudio desde su primer periodo prenupcial. Número de jóvenes machos y hembras procedentes de los nidos del área de estudio que fueron recapturados desde el primer periodo prenupcial posterior al abandono del nido hasta el final del estudio.

Año	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	Total
♂♂	9	14	3	9	4	4	2	6	2	53
♀♀	2	2	2	1	1	1	0	3	2	14

Reclutamiento juvenil

La Tabla 6.8 muestra el número de reclutamientos (jóvenes originarios de la parcela o del exterior) que se incorporan a la población cada año. El mayor número de hembras procedentes del exterior (machos / hembras = 102 / 119) compensó el menor número de hembras originarias de la parcela, por lo que no se encontraron diferencias significativas en la proporción de sexos. (Diferencias entre ♂ y ♀: test G de bondad de ajuste para varias repeticiones; $G_H = 7,852$, g.l.=7, $p = 0.3458$; $G_P = 0,000$, g.l.=1, $p = 1,0000$; $G_T = 7,852$, g.l.= 8, $p = 0.4480$)

Tabla 6.8. Número de jóvenes reclutados cada año distribuidos por sexos.

Año	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	Total
♂♂	21	16	16	7	11	17	23	13	124
♀♀	18	16	16	10	18	7	29	10	124

El porcentaje de jóvenes procedentes de los nidos de la parcela reclutados respecto al total de jóvenes reclutados osciló entre 3,13 % y 17,95 % (media = 10,53; d. t. = 4,62; N = 8, Figura 6.2). A la hora de contrastar la independencia entre el número de reclutas de dentro y de fuera de la parcela y el año se utilizó un modelo loglineal. No hay evidencia suficiente para afirmar que la proporción entre el número de reclutas del exterior y del interior de la parcela dependa del año (Cociente de verosimilitudes: $\chi_1^2 = 0,062$; $p = 0,8028$).

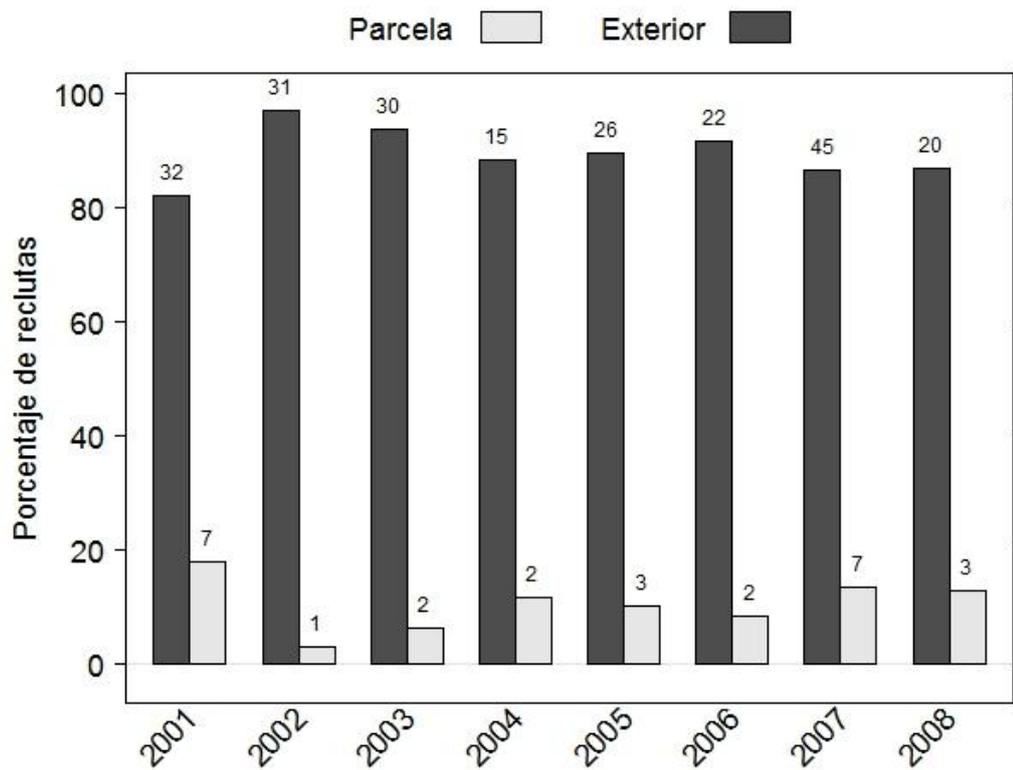


Figura 6.2. Proporción de individuos reclutados que proviene de los nidos de la parcela (gris) o de los nidos del exterior (negro). Sobre cada barra se indica el número de individuos.

Proporci3n de sexos

Cada a1o se estim3 la proporci3n de sexos de la poblaci3n en cuatro sesiones: postnupcial, oto1o, invierno y prenupcial (Figura 6.3).

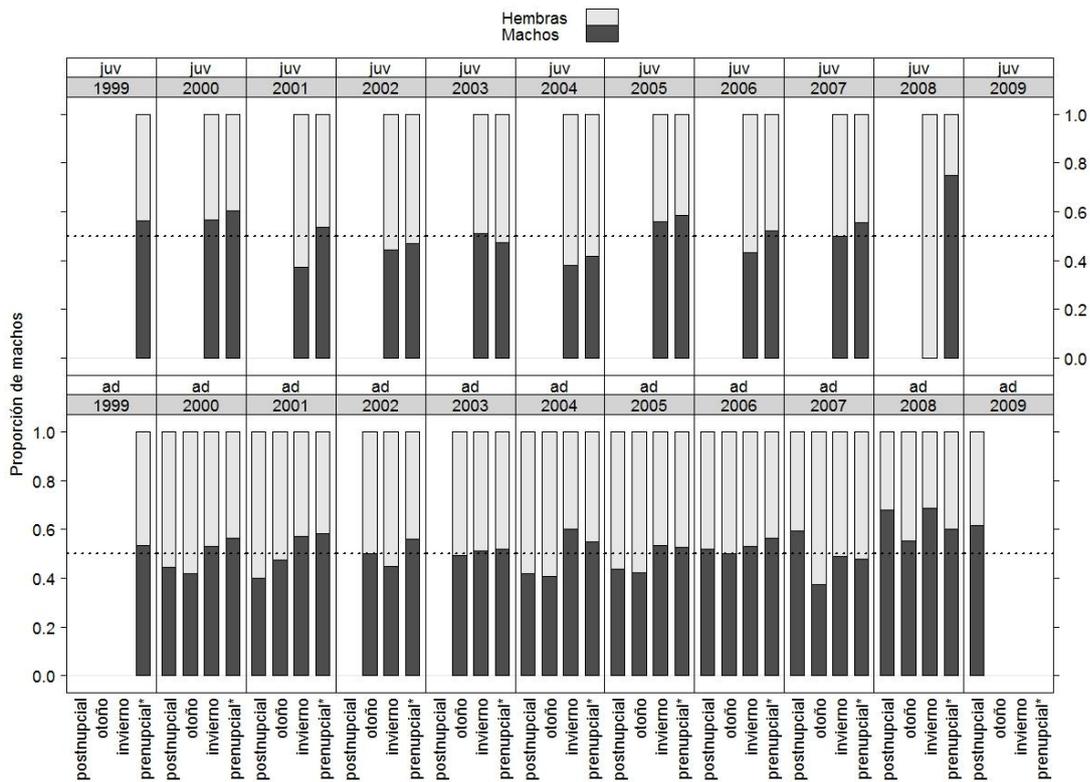


Figura 6.3. Proporci3n de machos (negro) y hembras (gris) a lo largo del periodo de estudio. En los j3venes solo se consideran las sesiones en que todos los individuos se pudieron sexar (Sesi3n invernal y prenupcial). (*) La sesi3n prenupcial corresponde a los meses de enero y febrero siguientes al a1o indicado. Los tama1os muestrales de cada sesi3n de anillamiento pueden ser calculados a partir de la Tablas 6.1 y 6.2.

Sólo se conoce el sexo de los juveniles capturados en las sesiones de invierno y prenupciales. Además, se desconocen las diferencias de capturabilidad entre sexos de los jóvenes, aunque cuando los jóvenes capturados en la sesión postnupcial se integran a los adultos no se detectan diferencias de capturabilidad (Capítulo 7). Por ello, se ha optado por separar los dos grupos de edad a la hora de estudiar la proporción de sexos. La Figura 6.3 muestra la distribución de capturas por edad y sexo a lo largo del periodo de estudio. Excluyendo las recapturas, entre enero del año 2000 y julio de 2009 se capturaron un total de 254 machos adultos y 237 hembras adultas (Razón de sexos: machos / hembras = 1,07) y un total de 476 machos jóvenes y 452 hembras jóvenes (Razón de sexos: machos / hembras = 1,05). Respecto a la proporción de sexos de los adultos, una vez sumados el número de machos y hembras capturados cada año, la razón de sexos fue favorable a los machos en las sesiones prenupciales (1,16), invernales (1,18) y postnupciales (1,20). En otoño, la proporción de hembras entre los adultos fue mayor (machos / hembras = 0,86). Tras contrastar el efecto del periodo del año sobre la proporción de sexos con un cociente de verosimilitudes, el efecto del periodo es marginalmente significativo ($\chi^2_3 = 7,122$; $p = 0,0681$). El resultado obtenido con el $\Delta AICs$ (-1,1217) es similar. Las comparaciones múltiples no evidencian la existencia de diferencias significativas entre la proporción de sexos en los distintos periodos.

En el caso de los jóvenes, en el conjunto de de la sesiones invernales se capturaron mayor número de hembras que de machos (machos / hembras = 0,89). Lo contrario sucedió en las capturas prenupciales (1,08). Al contrastar el efecto del periodo del año sobre la proporción de sexos con un cociente de verosimilitudes, el efecto del periodo no es significativo ($\chi^2_1 = 1,570$; $p = 0,2105$).

DISCUSIÓN

Los volantones de la parcela y el reclutamiento juvenil

Consecuencia de la alta mortalidad que sufren las aves en las primeras semanas de vida, el porcentaje de volantones que llegan al primer intento reproductor oscila entre el 5% y el 30% (Perrins 1986, Timmergen y Boerlijst 1990, Verboven y Visser 1998). Debido a la mortalidad o a la dispersión natal, el número de pollos que abandonaron el nido en el área de estudio y que formaron parte de la población de la parcela más allá de los prolegómenos de la estación reproductora siguiente al abandono del nido fue bajo. En este caso, el porcentaje de individuos que se supo que estuvieron vivos durante el periodo 2000-2007 no superó el 5% del total de volantones de cada año (media = 3,7%). El valor medio es inferior al registrado en el estudio sobre el mirlo común en el Jardín Botánico de Cambridge con una metodología similar y donde un 5% de los volantones fue recuperado en el área de estudio al inicio de su primera estación de nidificación (Magrath 1991). En las sesiones postnupciales el 92% de los volantones ya no se vuelve a capturar. Sin embargo, no es posible distinguir entre la fracción de individuos que abandona el área de estudio y los que mueren. De hecho, la mayor parte de los jóvenes (93%) que fueron capturados en el área de estudio en las sesiones de anillamiento postnupciales del periodo 2000-2008 proceden de nidos del exterior de la parcela, por lo que el intercambio de juveniles entre los huertos de los alrededores se produce a las pocas semanas de que los volantones abandonen el nido. De cualquier forma, la mortalidad durante los días siguientes al abandono del nido es muy elevada. Sirva de ejemplo que el 32% de los volantones murieron antes de independizarse de sus padres en un estudio realizado sobre el mirlo común en Suecia (Ebenman y Karlsson 1984). Por tanto, buena parte de esos individuos que no se vuelven a capturar debe haber muerto. A partir de la sesión prenupcial y hasta la sesión postnupcial, una cuarta parte de los volantones vivos de la parcela desaparecen sucesivamente en cada sesión de anillamiento y ya no se recapturan. El número de hembras procedentes de los nidos de la parcela

capturadas en la sesión invernal se redujo a la mitad en la sesión prenupcial, lo que sugiere, si no sufren mayor mortalidad las hembras jóvenes, que una buena parte del casi 20% de individuos que de media desaparece entre ambas sesiones es a causa del abandono del área de estudio.

Existen grandes diferencias en cuanto al origen de los jóvenes que se incorporan a la población local respecto a otros estudios que abordan la filopatría natal del mirlo común. Por ejemplo, aunque con grandes variaciones interanuales, el estudio de dos poblaciones urbanas de mirlos en Polonia, las cuales presentaban densidades poblacionales muy inferiores a las de Sagunto, mostró que el 60% de los mirlos jóvenes presentes en la estación reproductora eran individuos que procedían de los nidos de los parques (de extensión similar a la parcela de Sagunto) en los que realizó el estudio (Wysocki 2004). Este valor es muy superior al 11% registrado de media en el naranjal de Sagunto. La predisposición que presentan los mirlos comunes urbanos a asentarse en las proximidades del lugar de nacimiento puede ser la causa de las diferencias entre Sagunto y los parques de las ciudades polacas. El menor grado de filopatría que muestran los mirlos del naranjal puede ser la causa del bajo porcentaje de volantones que se supo que estaban vivos al inicio de la siguiente estación de nidificación.

La información sobre el grado de dispersión de los mirlos comunes procede en su mayor parte de ambientes urbanos del centro de Europa (Wysocki 2004, Samaš *et al.* 2013). También de una población localizada en la isla de Heligoland (Engler *et al.* 2014). En las poblaciones de mirlo común que habitan estos ambientes la distancia media entre el lugar de procedencia y el lugar en que se reproducen los individuos por primera vez es de aproximadamente 300 metros (Samaš *et al.* 2013, Engler *et al.* 2013). Por tanto, el estudio del naranjal confirma el menor grado de filopatría que parecen presentar los escasos estudios sobre dispersión natal realizados con esta especie en áreas rurales (Samaš *et al.* 2013). Por otro lado, la fragmentación del hábitat y la ausencia de espacios adecuados

para la reproducción en las áreas urbanas debe restringir en gran medida las posibilidades de encontrar lugares aptos para establecerse fuera de los parques y jardines donde se concentran la mayor parte de las poblaciones urbanas de mirlos comunes (Fernandez-Juricic y Telleria 1999), aunque también se han descrito poblaciones de mirlos comunes urbanos bien adaptados a la vida de las ciudades, los cuales aprovechan las edificaciones y estructuras humanas para construir sus nidos en ausencia de arbolado (Wang *et al.* 2015). Todo lo contrario sucede en el naranjal, donde las diferencias respecto a la variación de las características del hábitat son mínimas y en el que su extensión, de centenares de kilómetros sin grandes discontinuidades, debe suponer una menor limitación en relación a la dispersión.

Entre los individuos que abandonaron con éxito los nidos del área de estudio, una mayor cantidad de machos fueron recuperados en las sucesivas sesiones de anillamiento. Una mayor mortalidad o una predisposición a alejarse del lugar de nacimiento por parte de las hembras podrían explicar este hecho. En numerosas especies de aves las hembras se dispersan más que los machos (Greenwood *et al.* 1979, Greenwood 1980). En el caso del mirlo común, las diferencias entre sexos aparecen en función de las características del hábitat, pues no se cumple el patrón habitual en las poblaciones urbanas e insulares (Greenwood *et al.* 1979, Wisocki 2004, Samaš *et al.* 2013, Engler *et al.* 2014). El número de hembras jóvenes procedentes del exterior que se instaló en la parcela fue mayor que el de machos en el cómputo global del periodo 2001-2007. Por tanto, la proporción de sexos entre los jóvenes se compensa y descarta que el sesgo (próximo al 4:1 en este estudio) a favor de los machos entre los jóvenes procedentes de los nidos del área de estudio, sea debido a una mayor mortalidad de las hembras en lugar de a una mayor predisposición a dispersarse.

Proporción de sexos

En las aves la proporción de sexos suele estar sesgada a favor de los machos (Breitwisch 1989). La información previa sobre la proporción de sexos en el mirlo común obtenida en Francia (Amrhein *et al.* 2012) y Gran Bretaña (Post and Götmark 2006) a partir de anillamientos, mostró una proporción de machos idéntica (57%). Este valor es superior al obtenido para la población de machos adultos en Sagunto (52%). La población de jóvenes presenta incluso menos diferencias entre el número de capturas de hembras y de machos (Proporción de machos: 51%). Resulta llamativa la ausencia de diferencias entre el número de capturas de machos y hembras adultos (390 machos y 389 hembras) cuando se incluyen los datos del mes de junio de las sesiones postnupciales y los jóvenes capturados en la sesión postnupcial se consideran adultos al haber alcanzado la madurez sexual (Capítulo 7).

En los resultados de las diferentes sesiones de anillamiento no se incluyen los individuos recapturados en las diferentes jornadas. La proporción de machos adultos de las distintas sesiones de anillamiento muestra variaciones en función de la época del año, siendo ligeramente mayor en casi todos los periodos excepto en el otoño. Sin embargo, estas desviaciones no resultaron significativas y, por tanto, no existen evidencias que permitan descartar que la proporción de sexos sea la misma entre las distintas sesiones. De cualquier forma, de existir diferencias, éstas serían mucho menores que las recogidas por otros estudios. Además, no todos han tenido en cuenta las diferencias en cuanto a capturabilidad que pueden existir como consecuencia del diferente comportamiento que muestran machos y hembras en las distintas épocas del año (Post y Götmark 2006). De hecho, Amrhein *et al.* (2012) sí que detectaron mayor capturabilidad en los machos en su estudio sobre la proporción de sexos del mirlo común que se realizó a partir de los datos obtenidos en una estación de anillamiento de esfuerzo constante francesa. Estos autores atribuyeron la desviación en la proporción de sexos a la mayor probabilidad de caer en las redes de los machos debido a las diferencias en el

comportamiento durante el periodo reproductor. Para el cálculo de la proporción de sexos en la población de mirlo común de Gran Bretaña, en la que la proporción de machos era también mayor que la de hembras, no se tuvo en cuenta esta variable (Post y Götmark 2006). En Sagunto, la capturabilidad en los adultos fue igual para machos y hembras (Capítulo 7). El método para capturar los mirlos comunes empleado en este estudio es diferente, pues en este caso se dirigen las aves hacia las redes (véase Capítulo 2). Por tanto, esta metodología podría ser en parte responsable de que no se hubiesen detectado diferencias en las probabilidades de captura y que, a diferencia de otros estudios, no existiesen diferencias significativas entre la proporción de machos y hembras.

CAPÍTULO 7-LA SUPERVIVENCIA DE LOS ADULTOS

INTRODUCCIÓN

El conocimiento de las tasas de supervivencia de las aves adultas puede resultar clave a la hora de explicar la dinámica de una población (Dobson 1990, Baillie y Peach 1992, Newton 1998, Siriwardena *et al.* 1998), pues la supervivencia es una de las variables que junto con el reclutamiento juvenil, la emigración y la inmigración, regulan el incremento o decrecimiento de la poblaciones (Sherry y Holmes 1995). De hecho, pequeñas variaciones en las tasas de supervivencia anuales de las aves son suficientes para provocar cambios en las tendencias poblacionales si se prolongan en el tiempo (Thompson *et al.* 1997, Siriwardena *et al.* 1998, Peach *et al.* 1999).

La supervivencia de las aves adultas puede variar en función del sexo, de la época del año y de los años. Respecto a las diferencias de supervivencia entre sexos, las hembras soportan mayor parte de los costes derivados del cuidado de la prole y, a menudo, presentan menor dominancia que los machos a la hora de acceder a los recursos, por lo que sufren mayor mortalidad en muchas especies (véase Promislow *et al.* 1992). La información previa sobre el mirlo común pone de manifiesto que en algunas poblaciones ubicadas en entornos forestales las hembras presentan mayores tasas de mortalidad que los machos a causa de la depredación (Post y Götmark 2006). Sin embargo, en el estudio del que fue objeto durante una década una población urbana de mirlo común las estimas de supervivencia de machos y hembras fueron similares (Robinson *et al.* 2010).

Entre las aves son escasas las especies para las que se dispone de buenas estimas de supervivencia entre los diferentes periodos del año (Nilsson 1982, Sillit y Holmes 2002, Robinson *et al.* 2010), básicamente porque la obtención de

datos apropiados supone la realización de un costoso programa de captura y seguimiento intensivo prolongado a lo largo del ciclo anual (Sillet y Holmes 2002, Robinson *et al.* 2010). Además, para no subestimar la supervivencia es necesario separar la emigración de la mortalidad y para ello detectar y, si es el caso, aislar la presencia de individuos transeúntes en la población (Pradel *et al.* 1997).

Más infrecuentes todavía son los estudios que permiten comparar diversas poblaciones en ámbitos geográficos diferentes (Dhont 2001, Frederiksen *et al.* 2005, López-Iborra *et al.* 2006). Afortunadamente, existen estimas de la supervivencia del mirlo común *Turdus merula* procedentes de varios estudios británicos (Batten 1978, Siriwardena *et al.* 1998, Robinson *et al.* 2010) y del programa de estaciones de anillamiento de esfuerzo constante francés (Julliard 2004). En los estudios realizados en Gran Bretaña no hallaron diferencias en la supervivencia de machos y hembras (Robinson *et al.* 2010), pero sí que detectaron variaciones a lo largo del año, registrándose la mortalidad más elevada durante la época de cría y la más baja durante el otoño (Batten 1978, Robinson *et al.* 2010).

En este estudio presentamos la variación de la supervivencia anual de los mirlos comunes adultos que habitan una parcela dedicada al cultivo del naranjo durante el periodo 2001-2007. El objetivo es comprobar si se aprecian diferencias entre sexos y a lo largo de los diferentes periodos del año como respuesta a los costes (dureza del invierno, muda, reproducción, etc) a los que se enfrentan las aves en cada uno de ellos. La comparación de los resultados con los obtenidos en un estudio de características similares realizado en Inglaterra (Robinson *et al.* 2010) puede contribuir a la identificación de nuevas peculiaridades relativas a las historias de vida que presentan las aves ligadas a las superficies agrícolas pertenecientes al ámbito del Mediterráneo.

MÉTODOS

Con la información procedente de las sesiones de anillamiento realizadas entre enero de 2000 y julio de 2009 se elaboró una base de datos de la que se seleccionó la población sexualmente madura (véase Cramp 1998), es decir, los individuos anillados como adultos (códigos EURING 4 y 6), pero también los juveniles (código EURING 5) anillados en la sesión prenupcial (enero-febrero), asumiendo que a partir de esta edad la supervivencia de los individuos nacidos el año anterior se equipara a la de los adultos. Todos los procedimientos descritos a continuación fueron realizados también excluyendo estos individuos anillados con código de edad EURING 5 en las sesiones prenupciales y se obtuvieron resultados muy similares que no se muestran en este trabajo. De ahí que se optara por incluir a los individuos de esta clase de edad en los análisis, ya que el aumento de la muestra permite aumentar la precisión de las estimas.

Empleamos el modelo Cormack–Jolly–Seber para estimar la supervivencia (véase p. e. Lebreton *et al.* 1992). En este modelo no es posible distinguir si un individuo emigra permanentemente del área o ha muerto, por lo que la supervivencia que se estima se denomina supervivencia aparente (Φ). Ya que la presencia de individuos de paso (“transients” o transeúntes), que difícilmente se vuelven a recapturar, contribuye a sesgar esta estima hacia valores inferiores a la supervivencia real es importante tratar de excluirlos de los ficheros de datos y comprobar si existe evidencia de su presencia mediante los tests adecuados. Si estos tests detectan la presencia de transeúntes es necesario aplicar modelos que corrijan su efecto sobre la supervivencia (Pradel *et al.* 1997). Esto se consigue haciendo que la supervivencia en el primer periodo tras el marcaje de una cohorte sea diferente de los demás. Ese primer periodo es el que se vería afectado por los transeúntes que nunca se vuelven a recuperar, sesgando la supervivencia. Para el cálculo de la supervivencia de periodos posteriores solo se consideran individuos recuperados al menos una vez, por lo que ya no se ven afectados por los transeúntes.

Se utilizó el programa U-CARE (Choquet *et al.* 2005) para comprobar el cumplimiento de las suposiciones del modelo de Cormack-Jolly-Seber (CJS). El test 3SR, uno de los componentes del test de bondad de ajuste, se emplea para detectar si los individuos presentaron tasas de supervivencia heterogéneas dependiendo de si habían sido capturados previamente o no. Este test es significativo, por ejemplo, cuando existe un efecto de la edad sobre la supervivencia o por la presencia de transeúntes. El test 2Ct analiza si existe diferencia en la probabilidad de recaptura en un determinado tiempo $i + 1$ entre aquellos individuos capturados y no capturados en la ocasión i . El test 2Ct es significativo si existe un efecto de la trampa inmediato sobre la probabilidad de recaptura o si existe emigración temporal no aleatoria.

La selección de los mejores modelos se ha realizado mediante el criterio de información de Akaike (AICc). Se aplicó el criterio de considerar similarmente válidos los modelos cuya diferencia en $AICc < 2$ (Burnham y Anderson 1998). La presentación de los modelos se hizo acorde a las indicaciones de Lebreton *et al.* (1992), Pradel (1993) y Pradel *et al.* (1997). En primer lugar se desarrollaron modelos referentes a la probabilidad de recaptura (p), en los que para estimar la supervivencia aparente se mantenía el modelo más general, $\Phi_{tr}(s*t) \Phi(s*t)$, según el cual tanto la supervivencia que contiene el efecto de los transeúntes (Φ_{tr} , supervivencia en el primer periodo tras el anillamiento) como la que los excluye (Φ) varían entre sexos (s), y a lo largo del tiempo (t). Una vez identificado el mejor modelo para p se procedió a probar con modelos cada vez más simples para la supervivencia.

El porcentaje de individuos residentes puede ser calculado como la supervivencia de los individuos no anillados previamente dividida por la supervivencia de los individuos previamente anillados (Cooch y White 2011).

Para ajustar a los datos los modelos de supervivencia se ha utilizado el programa MARK (White y Burnham 1999). La supervivencia aparente y la probabilidad de recaptura se modelizaron para intervalos mensuales entre los 4 periodos anuales: prenupcial (enero-febrero), postnupcial (junio-julio), otoñal

(septiembre-octubre) e invernal (noviembre-diciembre). A la hora de modelar la supervivencia se ha considerado que las capturas de los mirlos comunes tuvieron lugar de forma instantánea los días centrales de cada periodo: 31 de enero, 1 de julio, 1 de octubre y 1 de diciembre. El tiempo transcurrido entre los periodos de anillamiento es variable, por lo que se ha estimado la supervivencia mensual dentro de cada uno de esos intervalos.

Los valores de supervivencia del mirlo común en Francia no aparecen en el texto del artículo de Julliard (2004) y han sido extraídos de su Figura 1 por lo que puede haber alguna pequeña diferencia entre los valores presentados en este capítulo y los obtenidos en el estudio francés. El mismo procedimiento se utilizó para obtener los rangos de supervivencia mensual de los intervalos de febrero a julio y de agosto a enero a partir de la Figura 1 del artículo de Robinson *et al.* (2010) sobre la supervivencia de los mirlos comunes ingleses.

RESULTADOS

Entre la sesión prenupcial del año 2000 y la sesión prenupcial del año 2009 se capturaron un total de 779 mirlos comunes (machos: 390; hembras: 389) de los que se recapturaron al menos una vez, excluyendo las recapturas de la misma sesión de anillamiento, un total de 262 individuos (machos = 131; hembras = 131).

La bondad del ajuste global para el conjunto de datos de la supervivencia mensual de machos y hembras por separado no fue significativa (machos: $\chi^2_{34} = 34,23$, $p = 0,457$; hembras: $\chi^2_{34} = 32,48$, $p = 0,542$). Sin embargo, el Test 3SR resultó significativo (machos: $\chi^2_{32} = 46,34$, $p = 0,049$) o marginalmente significativo (hembras: $\chi^2_{34} = 45,54$, $p = 0,089$). El test específico para la detección de transeúntes fue significativo en ambos sexos (machos: 4,199, $p_{2-colas} < 0,0001$; hembras: 3,573, $p_{2-colas} < 0,0001$), lo que sugiere la existencia de

transeúntes. La probabilidad de que un individuo fuera capturado no fue significativamente distinta en aquellos individuos que habían sido capturados previamente. Test 2Ct (machos: $\chi^2_{29} = 16,22$, $p = 0,972$; hembras: $\chi^2_{32} = 342,64$, $p = 0,343$) y test de respuesta a la trampa (machos: $Z = -1,122$, $p_{2-colas} = 0,261$; hembras: $Z = 1,518$, $p_{2-colas} = 0,129$).

El siguiente paso llevado a cabo fue la modelización de las probabilidades de recaptura (Tabla 7.1) a partir del modelo general. En el mejor modelo las probabilidades de recaptura (p) son iguales para machos y hembras pero varían en el tiempo (t) (Figura 7.1). Posteriormente se modelizó la supervivencia. El mejor modelo es aquel en que la supervivencia de los adultos incluye el efecto de los transeúntes (Φ_{tr}) de forma que éste no varía entre sexos, varía estacionalmente, pero esta variación estacional permanece constante a lo largo de los años. La supervivencia no difiere entre sexos y permanece constante dentro de cada año, es decir, no se detecta variación estacional, pero muestra valores diferentes cada año (Modelo 1, Tabla 7.2). Este modelo fue sensiblemente mejor que aquellos en los que la supervivencia permanecía constante a lo largo de los años (diferencia de $AICc = 16,20$), a los que incluían una supervivencia diferente para machos y hembras a lo largo de los años (diferencia de $AICc = 16,79$) o que el primer modelo en el que la supervivencia mostraba valores estacionales diferentes (diferencia de $AICc = 19,10$).

Tabla 7.1. Modelización de la probabilidad de recaptura. (p). Φ_{tr} : supervivencia aparente durante el primer periodo tras el anillamiento de los individuos (incluye el efecto de la presencia de transeúntes). Φ : supervivencia aparente en periodos posteriores al primero tras el anillamiento. s: efecto del sexo. t: efecto del tiempo. Estación: efecto de la sesión de anillamiento, se estima una probabilidad para cada uno de los 4 periodos de anillamiento del año. Estación_2: efecto de la sesión postnupcial de anillamiento, en este caso se consideran dos probabilidades de recaptura, una para la sesión postnupcial y otra para el resto de sesiones. En el modelo p(.) la probabilidad de recaptura permanece constante. AICc: Criterio de información de Akaike. Np: Número de parámetros.

Modelo	AICc	Δ AICc	Np	Desviianza
1. $\Phi_{tr}(s*t) \Phi (s*t) p(t)$	3809,34	0	111	1899,94
2. $\Phi_{tr}(s*t) \Phi (s*t) p(estacion)$	3821,23	11,89	173	1769,53
3. $\Phi_{tr}(s*t) \Phi (s*t) p(estación_2)$	3822,12	12,78	141	1864,27
4. $\Phi_{tr}(s*t) \Phi (s*t) p(s*t)$	3861,00	51,66	139	1870,18
5. $\Phi_{tr}(s*t) \Phi (s*t) p(.)$	3862,08	52,74	206	1730,71
6. $\Phi_{tr}(s*t) \Phi (s*t) p(s)$	3863,73	54,39	138	1912,64

Tabla 7.2. Modelización de la supervivencia. Φ_{tr} : supervivencia aparente durante el primer periodo tras el anillamiento de los individuos (incluye el efecto de la presencia de transeúntes). Φ : Supervivencia aparente en periodos posteriores al primero tras el anillamiento. s: efecto del sexo. t: efecto del tiempo. Estación: efecto de la sesión de anillamiento, se estima una probabilidad para cada uno de los 4 periodos de anillamiento del año. AICc: Criterio de información de Akaike. Np: Número de parámetros. El símbolo (.) indica que el parámetro es constante.

Modelo	AICc	Delta AICc	AICc Weight	Np	Desviación
1. $\Phi_{tr}(\text{estación}) \Phi(\text{año}) p(t)$	3658,5603	0	0,99911	51	1911,845
2. $\Phi_{tr}(\text{estación}) \Phi(.) p(t)$	3674,7628	16,2025	0,00030	42	1947,4206
3. $\Phi_{tr}(\text{estación}) \Phi(\text{año}*s) p(t)$	3675,3491	16,7888	0,00023	61	1906,7785
4. $\Phi_{tr}(\text{estación}) \Phi(s) p(t)$	3675,359	16,7987	0,00022	43	1945,8779
5. $\Phi_{tr}(\text{estación}) \Phi(\text{estación}) p(t)$	3677,6575	19,0972	0,00007	45	1943,8885
6. $\Phi_{tr}(\text{estación}) \Phi(\text{estación}*s) p(t)$	3677,9246	19,3643	0,00006	49	1935,5386
7. $\Phi_{tr}(\text{estación}*s) \Phi(\text{estación}*s) p(t)$	3682,1781	23,6178	0,00001	53	1931,1197
8. $\Phi_{tr}(\text{estación}) \Phi(s*t) p(t)$	3767,5346	108,9743	0,00000	113	1879,3905
9. $\Phi_{tr}(t) \Phi(s*t) p(t)$	3770,5987	112,0384	0,00000	144	1806,0611
10. $\Phi_{tr}(\text{estación}*s) \Phi(s*t) p(t)$	3775,7575	117,1972	0,00000	117	1877,9808
11. $\Phi_{tr}(.) \Phi(s*t) p(t)$	3781,1119	122,5516	0,00000	110	1900,1499
12. $\Phi_{tr}(s) \Phi(s*t) p(t)$	3783,289	124,7287	0,00000	111	1899,9369
13. $\Phi_{tr}(s*t) \Phi(s*t), p(t)$	3809,3359	150,7756	0,00000	173	1769,5354

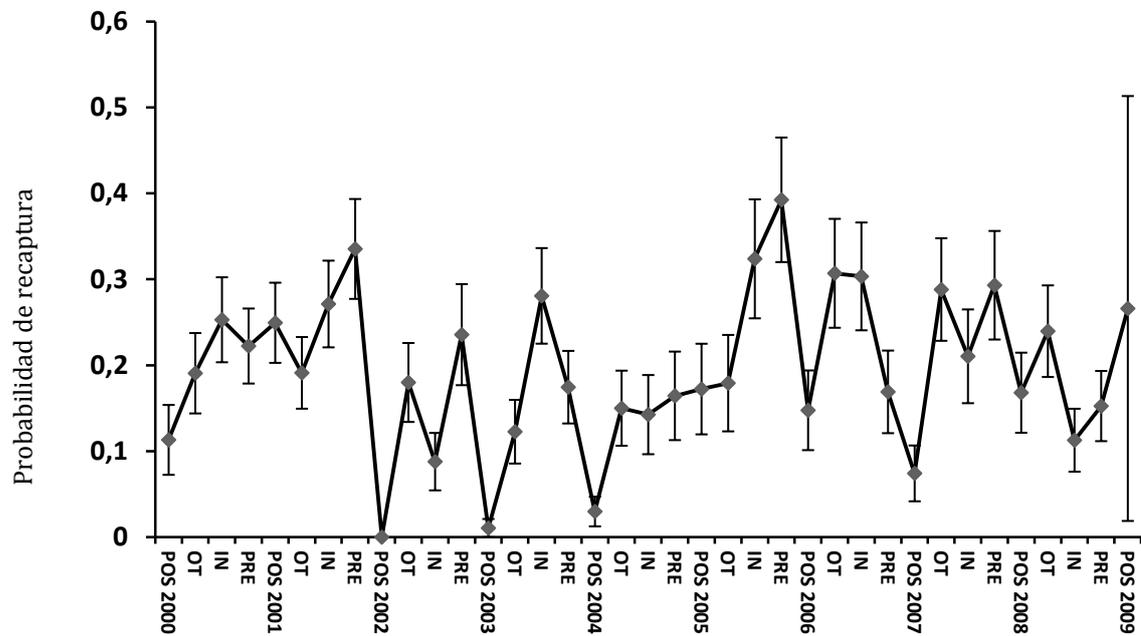


Figura 7.1. Variación temporal de la probabilidad de recaptura. Las barras indican el intervalo de confianza al 95%. Se realizaron 4 sesiones de captura: prenupcial (enero-febrero), postnupcial (junio-julio), otoñal (septiembre-octubre) e invernal (noviembre-diciembre).

Tabla 7.3. Supervivencia mensual Φ de la población adulta de mirlos comunes en cada año de estudio en Sagunto. La columna Φ anual indica la estima de supervivencia durante un año (Φ anual = Φ mensual¹²)

	Intervalo de confianza				
	Φ mensual	SE	Límite inferior	Límite superior	Φ anual
2000	1	1,57E-08	0,9787847	1	1
2001	0,9409049	0,0130337	0,9145228	0,9657359	0,48144731
2002	0,9533891	0,0167885	0,9206642	0,9870267	0,56395206
2003	0,9771367	0,0205405	0,9356676	1	0,75764176
2004	0,9091035	0,0201533	0,8695588	0,9489641	0,31868378
2005	0,9250815	0,0184676	0,8869777	0,959189	0,39278957
2006	0,9757948	0,0148364	0,9446654	1	0,74525001
2007	0,9397004	0,0151034	0,908577	0,9678568	0,47410326
2008	1	3,82E-08	0,9730516	1	1
2009	0,8119159	0,1607554	0,5997209	1	0,0820602

Las estimas de supervivencia mensual aparecen en la Tabla 7.3. Elevando a la doceava potencia las estimas de supervivencia mensual obtenida para cada año se obtuvieron las estimas de supervivencia anual (Figura 7.2). Se han excluido los años en que no existen datos no afectados por transeúntes en todo el periodo anual. En el año 2000, al ser el primer año de estudio, el intervalo entre las sesiones prenupcial y postnupcial contiene una mezcla de individuos transeúntes y residentes. Ocurre lo mismo en 2009 debido a la finalización del estudio antes de completar el año. El año 2008, a pesar de incluir las 4 sesiones de anillamiento, presenta una estimación en el límite de los valores que puede tomar la supervivencia. Este hecho puede tener relación con el bajo número de capturas en

los años finales del estudio y el bajo número de recapturas posteriores debido a la proximidad del final del estudio. Los valores obtenidos entre 2001 y 2007 oscilaron entre el $0,758 \pm 0,450$ del año 2003 y el $0,318 \pm 0,189$ del año 2004. Si consideramos un modelo sin efecto del año para obtener un valor medio para el periodo de estudio se obtiene una supervivencia mensual de 0,951 (SE = 0,0034) que equivale a una supervivencia anual de 0,551 (IC 95% 0,504 – 0,595).

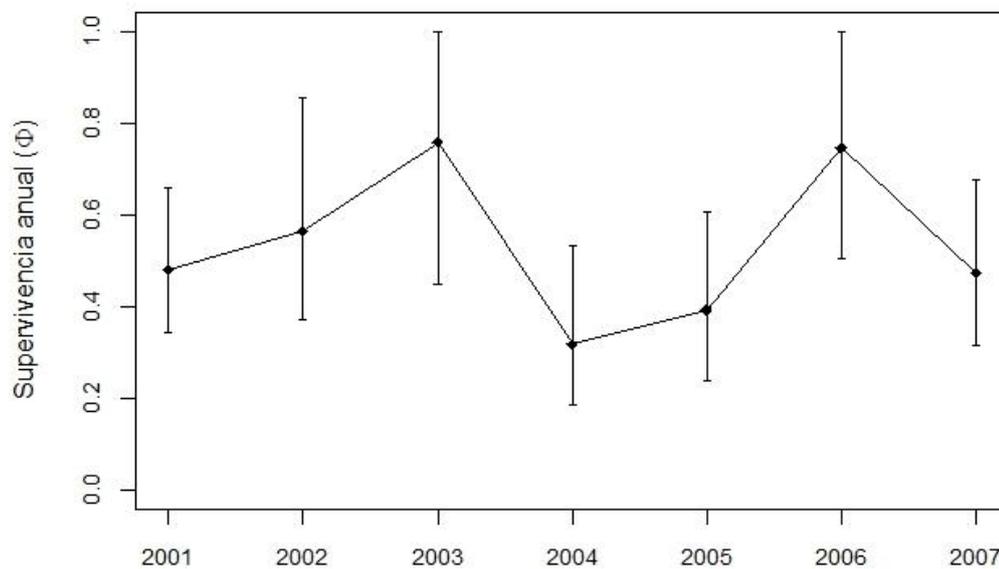


Figura 7.2. - Variación anual de la supervivencia anual de los mirlos comunes adultos. Las barras indican el intervalo de confianza al 95%.

El porcentaje de residentes se calculó dividiendo la supervivencia que contiene el efecto de los transeúntes por la supervivencia sin ellos para el mismo periodo. Los años en que los datos de supervivencia han cubierto todo el ciclo anual (es decir, excluyendo el primer y los dos últimos años de estudio) aparecen en la Figura 7.3. Las líneas son prácticamente paralelas, indicando que el patrón estacional de la presencia de transeúntes se repite año tras año. Esto es consecuencia de que el modelo seleccionado no incluye diferencias entre años en la supervivencia de los periodos que incluyen transeúntes. El menor porcentaje de transeúntes tiene lugar en la estación reproductora, entre las sesiones de anillamiento prenupcial y postnupcial (PREPOS = 6,6 %; rango = 2,9 – 9,5). Finalizada la reproducción, el porcentaje se incrementa hasta alcanzar los valores más elevados en otoño (OTIN = 26,8 %, rango = 23,9 - 29,2).

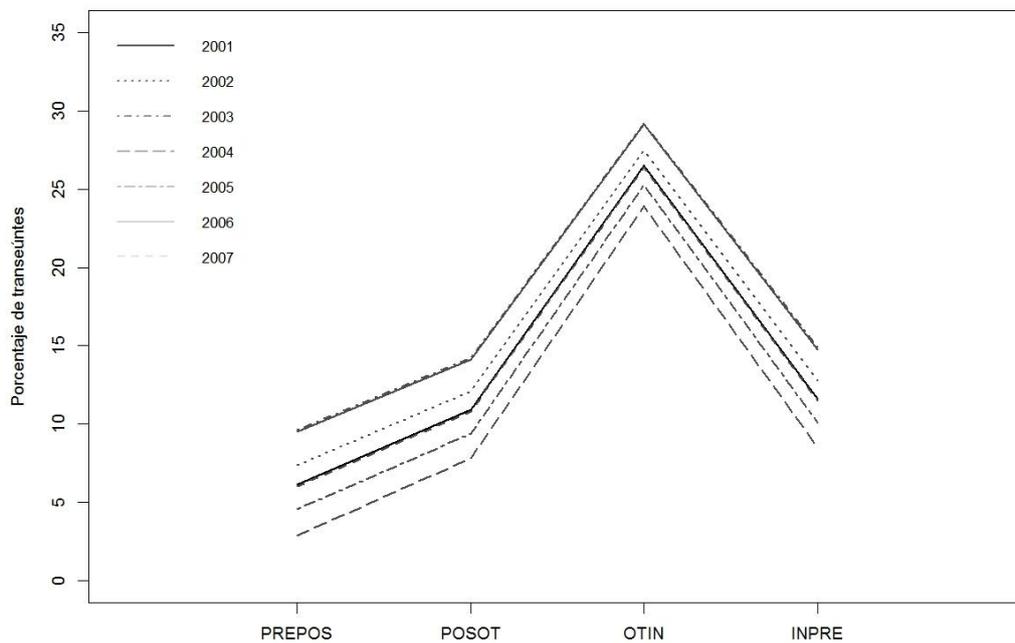


Figura 7.3. Variación estacional del porcentaje de transeúntes en la población. PREPOS: prenupcial-postnupcial, POSTOT: postnupcial-otoñal, OTIN: Otoñal-invernal, INPRE: invernal-prenupcial.

DISCUSIÓN

El mirlo común es una especie que ha sido objeto de numerosos estudios (p.e. Snow 1955, 1958, 1988, Magrath 1988, 1989, Dix *et al.* 1998, Chamberlain *et al.* 1999, Gregoire *et al.* 2003, Wysocki 2006, Evans *et al.* 2005, Van Vliet *et al.* 2009). Sin embargo, pese a su amplia distribución (Cramp 1988, Aparicio 2011), la información sobre la supervivencia de los adultos, con una sola excepción (Julliard 2004), se concentra en un único ámbito geográfico (Batten 1978, Siriwardena *et al.* 1998, Robinson *et al.* 2010). La obtención de estimas de supervivencia a lo largo de su extensa área de distribución podría contribuir a un mejor conocimiento de esta especie, así como identificar patrones demográficos característicos de otras poblaciones menos estudiadas, entre las que se incluyen las poblaciones agrícolas que habitan la zona de influencia del Mediterráneo.

La supervivencia del mirlo común en Sagunto presentó un patrón fluctuante con valores anuales comprendidos entre 0,318 y 0,758 (media = 0,551 \pm 0,045). En el mejor modelo obtenido no se detectaron diferencias entre la supervivencia de machos y hembras. Tampoco se encontraron variaciones entre los diferentes periodos del año.

Aunque con un rango más amplio en Sagunto (Francia, rango = 0,36 – 0,61), existen pocas diferencias respecto al patrón fluctuante y la media (0,50 \pm 0,08) de los valores anuales de supervivencia del mirlo común obtenidos en Francia a partir de los datos procedentes del programa de estaciones de anillamiento de esfuerzo constante francés (Julliard 2004), en el que los puntos de muestreo están distribuidos de norte a sur del país y se hayan representados gran variedad de hábitats (Julliard y Jiguet 2002).

Por el contrario, la media (0,687 \pm 0,026) de la supervivencia anual de los mirlos comunes adultos obtenida en el estudio que durante una década fue llevado a cabo en un jardín de un área suburbana de Inglaterra (Robinson *et al.* 2010)

resultó claramente mayor que la media estimada en Sagunto y se acerca a los valores máximos registrados en los naranjales. La mayor supervivencia que en promedio presenta esta población suburbana podría atribuirse a las mejores condiciones de vida que presentan los mirlos comunes que habitan los parques y jardines (Snow 1958). Esta estima coincide con la obtenida en otros estudios realizados con datos procedentes de toda Gran Bretaña (Baten 1978, Siriwardena *et al* 1998), aunque la metodología empleada en estos últimos, basada en la estimación de la supervivencia a partir de las recapturas de individuos muertos, no impide que exista un sesgo por la posibilidad de que un mayor porcentaje de recuperaciones proceda de zonas habitadas.

Ambos estudios coinciden respecto a las escasas diferencias halladas entre la supervivencia de los machos y de las hembras. Robinson *et al.* (2010) sugieren que esto podría ser debido a la ausencia de factores capaces de limitar el crecimiento de la población, ya que las diferencias entre la supervivencia de machos y hembras se manifiestan en los periodos en los que la población de mirlos comunes permanece estable o mengua (Siriwardena *et al.* 1998). No obstante, durante el periodo 2000-2009 la población de mirlos comunes de Sagunto redujo sus efectivos a la mitad, por lo que no parece ser ésta la causa que explique la ausencia de diferencias entre los dos sexos.

Los estudios británicos obtuvieron diferentes valores de supervivencia según la época del año (Baten 1978, Siriwardena *et al* 1998, Robinson *et al* 2010), correspondiendo los valores más bajos al periodo reproductor. Por el contrario, en Sagunto el modelo en el que la supervivencia es constante a lo largo del año es sensiblemente mejor que el que presenta una supervivencia diferente según la estación del año (Incremento de AICc = 19,1).

El porcentaje de adultos transeúntes registra los valores más altos al final del otoño, en el que casi un tercio de la población adulta presenta el carácter nómada. En el grupo de los transeúntes se incluyen individuos adultos que son capturados en un momento determinado, pero de los que no se vuelve a tener constancia de su presencia en el área de estudio. Este incremento coincide con la

llegada a la Península Ibérica de invernantes de Europa a partir de septiembre (Aparicio 2011). La información sobre la migración del mirlo común en la Península indica que en el norte de España la presencia del grueso de invernantes se produce entre diciembre y enero (Tellería y Santos 1982). En ese periodo la proporción de transeúntes en Sagunto ya es relativamente baja, por lo que de confirmarse que los individuos invernantes son los responsables del aumento de transeúntes que se produce entre el otoño y el invierno, en la zona de Levante el abandono del cuartel de invierno se produciría con anterioridad. Este adelanto podría estar ligado a un inicio del comportamiento territorial más temprano respecto al norte de España, donde el comienzo de la estación de nidificación presenta un mes de retraso respecto a Sagunto (Aparicio 2011). A este porcentaje de transeúntes adultos del área de estudio se le une una importante proporción de transeúntes jóvenes, ya que poco después de la estación reproductora empieza el proceso de la dispersión natal en el que las hembras jóvenes presentan un mayor comportamiento dispersivo (Capítulo 6). Llegada la época de reproducción, la población parece asentarse, reduciéndose la cifra de adultos transeúntes a una cuarta parte de los valores máximos registrados.

Las probabilidades de recaptura de los mirlos comunes de Sagunto fueron bajas, especialmente en las sesiones postnupciales, a causa de las pocas jornadas realizadas en las sesiones de 2002 y 2003. Esto podría dificultar la detección de los efectos que la reproducción pudiera haber causado sobre la supervivencia de los mirlos comunes. Sin embargo, los costes reproductivos en Sagunto deben haberse incrementado notablemente durante la década pasada. Desde la implantación progresiva del riego por goteo iniciada a mitad de los noventa, la superficie donde obtener lombrices, el principal componente de la dieta de adultos (Aparicio 2011) y pollos (Iglesias *et al.* 1993) debe haber disminuido, pues en ausencia de lluvias la superficie en la que el suelo permanece húmedo queda restringida al pie de los naranjos (Gil-Delgado *et al.* 2002). Por otro lado, el crecimiento de la población de lirones caretos, *Eliomys quercinus*, ha supuesto un aumento considerable del número de nidos que se construyen, así como del número de puestas de reposición (Tamarit *et al.* 2012, Capítulo 4). Las aves

adultas, incluido el mirlo común, forman también parte de la dieta del lirón careto y se han encontrado nidos en los que quedaban restos de la hembra junto a los huevos o los pollos (Gil-Delgado *et al.* 2010b, Atienzar *et al.* 2012). A pesar del posible incremento de los costes de la reproducción en Sagunto en la pasada década, los modelos en que se aprecia el efecto de la estación presentan un peor ajuste que aquellos en los que la supervivencia permanece constante durante todo el año. Esto indica que los costes reproductivos no han sido capaces de afectar a la supervivencia de forma que diera lugar a diferencias estacionales lo suficientemente importantes como para ser detectadas. Exceptuando las consecuencias directas que la depredación podría ocasionar sobre las tasas de mortalidad de la población adulta en Sagunto y de las que no existen estimas, debe tenerse en cuenta que los costes que acarrea la reproducción no tienen por qué afectar a los individuos de forma inmediata, sino que sus efectos sobre la supervivencia pueden dejarse sentir a lo largo de todo el ciclo anual.

Pese a que en la población de los mirlos comunes de las áreas suburbanas inglesas no se hallaron diferencias en la supervivencia de machos y hembras, Robinson *et al.* (2010) sugieren que la variación estacional es consecuencia de los elevados costes parentales que durante la estación de cría afronta la población reproductora, apuntando a las elevadas tasas de depredación que sufren las hembras, como la causa del aumento de la mortalidad durante el periodo reproductor. Según este autor, la abundancia de alimento durante el otoño y la ausencia de inviernos severos durante el periodo de estudio habrían contribuido a la obtención de tasas de supervivencia superiores durante el resto del año. Por tanto, no se aprecian grandes diferencias entre los registros obtenidos durante el periodo reproductor en la población suburbana de Inglaterra y los valores medios obtenidos en Francia y Sagunto para todo el año. Robinson *et al.* (2010) obtuvieron valores de supervivencia mensual entre febrero y julio (0,940 - 0,954), que se incluyen en el rango de las estimas mensuales de Sagunto para todo el ciclo anual (0,925 - 0,977) y unas estimas de supervivencia muy elevadas entre agosto

y enero (0,995 – 0,990). De hecho, las diferencias importantes entre los diferentes ámbitos geográficos únicamente se encuentran cuando se comparan las tasas de supervivencia de España y Francia con los valores extraordinariamente altos registrados en Inglaterra durante el otoño y el invierno. Una combinación entre la bondad del invierno durante los años de seguimiento y la alimentación que se proporcionaba a la población del estudio inglés podría haber contribuido a generar unas tasas de supervivencia invernal excepcionalmente altas y, al mismo tiempo, la variación estacional y alta supervivencia anual halladas por Robinson *et al.* (2010). La coincidencia de los valores de supervivencia en Francia y en este estudio, en los que no se utiliza alimentación suplementaria, sugiere que estos podrían ser valores más generales para poblaciones silvestres europeas.

CAPÍTULO 8-LA DINÁMICA POBLACIONAL

INTRODUCCIÓN

El crecimiento de la población de muchos vertebrados depende fundamentalmente de la tasa de crecimiento de la población adulta, aunque las variaciones anuales en el éxito reproductor también contribuyen a la hora de explicar la variación del número de efectivos con que cuenta la población (Sæther y Bakke 2000, Stahl y Oli 2006). En las aves, el número total de volantones que las parejas producen a lo largo de la temporada debe ser suficiente para reponer las pérdidas anuales de individuos adultos para que la población no disminuya. En este sentido, los estudios realizados por Sherry y Holmes (1995) con la reinita azulada, *Dendroica caerulescens* Gmelin, 1789, estimaron que asumiendo una probabilidad de supervivencia anual similar al valor medio obtenido en los mirlos comunes de Sagunto (Capítulo 7), se necesitaba una producción de 4 juveniles por pareja y año para asegurar el mantenimiento de la población.

Las tasas de depredación conocidas entre las especies de aves canoras varían entre el 0 y el 90% (Martin 1993). Algunos estudios han comprobado que las poblaciones de aves que presentan un éxito reproductor inferior al 30% comienzan a ver comprometida su viabilidad y son con mayor frecuencia observadas en fragmentos que representan sumideros poblacionales (Donovan *et al.* 1995), es decir, subpoblaciones que no son demográficamente viables porque la producción de juveniles no compensa la mortalidad adulta. Los sumideros

acaban finalmente extinguiéndose, a menos que no reciban inmigrantes de otras subpoblaciones (Pulliam 1988).

El éxito reproductor de mirlos comunes de los naranjales de Sagunto ha disminuido en los últimos años debido a la irrupción de un nuevo depredador en el área de estudio: el lirón careto, *Eliomys quercinus*, (Gil-delgado 2010a). El objetivo de este capítulo es describir la dinámica de esta población y analizar el impacto que ha supuesto la disminución del éxito reproductor en una población que en la última década del siglo XX presentaba las densidades más elevadas registradas en España (Aparicio 2011).

MÉTODOS

La información presentada en este capítulo procede de la recopilación de datos que sobre el mirlo común se ha realizado desde 1975. El número de parejas nidificantes se obtuvo mediante la aplicación del método de la parcela y de la búsqueda de nidos desde 1975 (véase Capítulo 2). El número total de volantones de la parcela se obtuvo a partir del seguimiento de los nidos, utilizándose en este capítulo los datos recopilados desde 1995. A partir del número total de volantones y del número de parejas de cada temporada reproductora se calculó la productividad, siendo ésta el número de pollos que cada pareja, en promedio, consigue criar anualmente.

En la Figura 8.2 se ha representado la dinámica poblacional mediante una curva suavizada mediante splines cúbicos. La relación entre el crecimiento de la población, la productividad y la supervivencia aparente se ha estudiado mediante un modelo aditivo generalizado (GAM) para tener en cuenta posibles relaciones no lineales entre estas variables. Puesto que se espera que el crecimiento de la población cambie a lo largo del tiempo, incluimos éste en el modelo. Se asume

una distribución gamma para el crecimiento de la población y se relacionan las variables con la respuesta media mediante una transformación logarítmica (Zuur *et al.* 2009)

RESULTADOS

El número de parejas reproductoras desde 1975 hasta el final de la década de los ochenta fluctuó en torno a las 20 parejas / 10 ha (media = 20,4; d.t. = 6,0; N = 15; Figuras 8.1 y 8.2). Durante la década del noventa la población experimentó un notable crecimiento que culminó en el año 1999 con un máximo de 55 parejas / 10 ha. A partir de ese año la población entró en declive, registrándose el valor mínimo de la serie en 2015 (3,0 parejas / 10 ha).

El número total de volantones que produjo la superficie estudiada desde el año 1995 varió entre los 304 del año 2000 y los 0 volantones registrados en los 4 últimos años de la serie (Figura 8.1). En el periodo 1996-2011 la disminución del número de parejas está asociada a la caída en la producción de volantones del año anterior ($r_p = 0,947$; $p < 0,001$; N = 16).

Desde 1995 y exceptuando el año 1999 (2,81 volantones / pareja), la productividad se mantuvo por encima de los 3 volantones / pareja hasta el año 2003 (valor máximo = 3,49 año 2000, Figura 8.3). A partir de ese año, la productividad comienza a disminuir y desde 2008 las parejas producen menos de un volantón al año. Después del año 2011 no se tiene constancia de la existencia de un solo nido con éxito en la parcela (Figura 8.3).

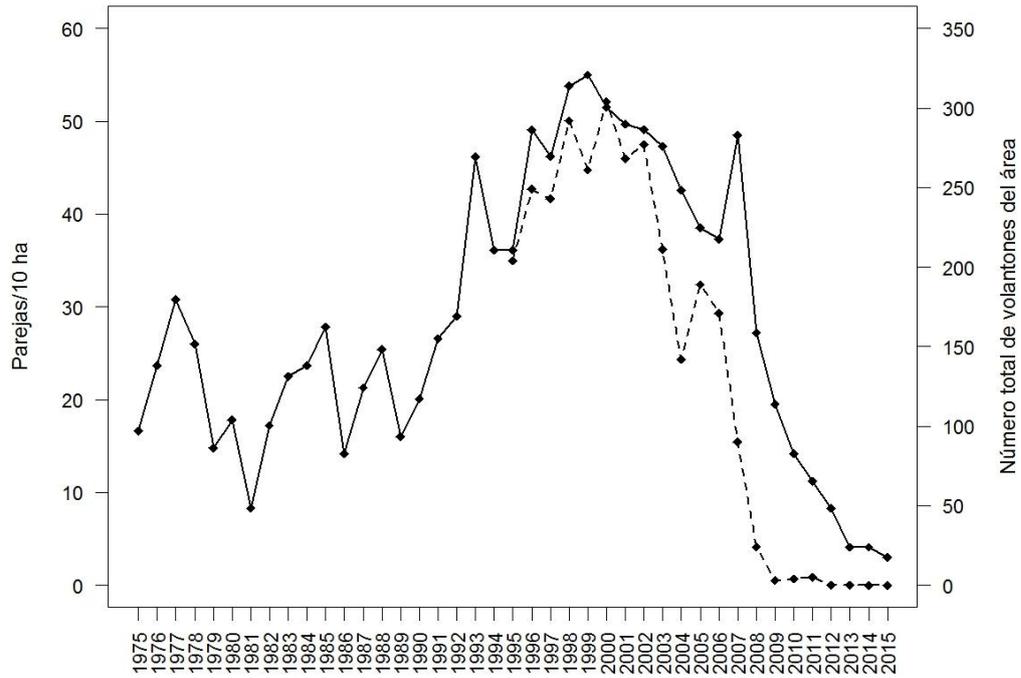


Figura 8.1. Variación anual de la población de mirlo común en el área de estudio (línea continua). Variación anual del número total de volantes del área de estudio (línea discontinua).

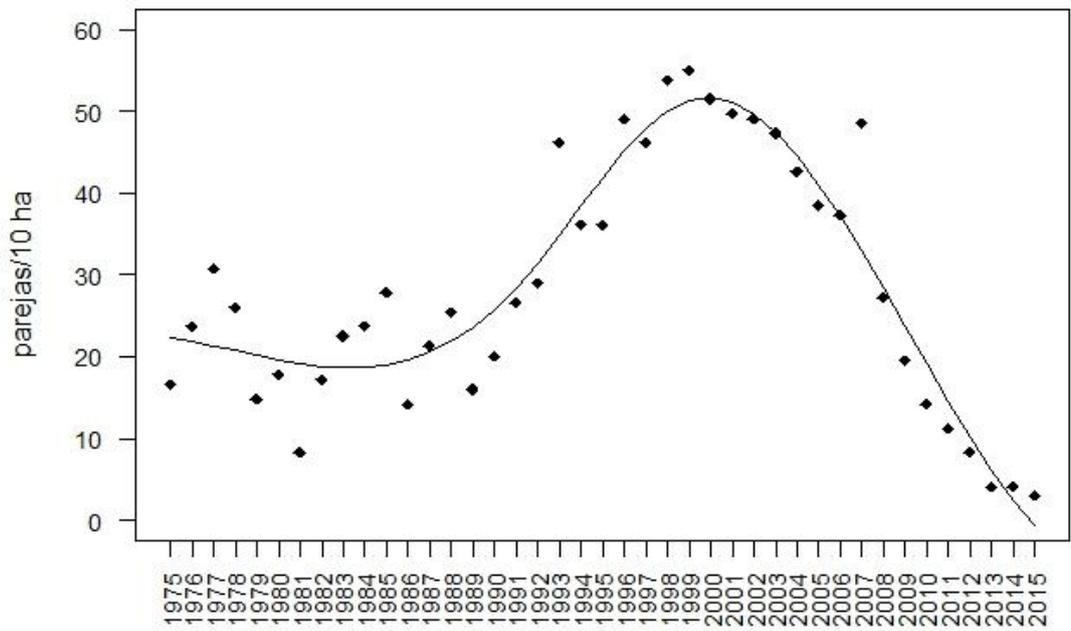


Figura 8.2. Variación anual suavizada de la población de mirlo común en el área de estudio.

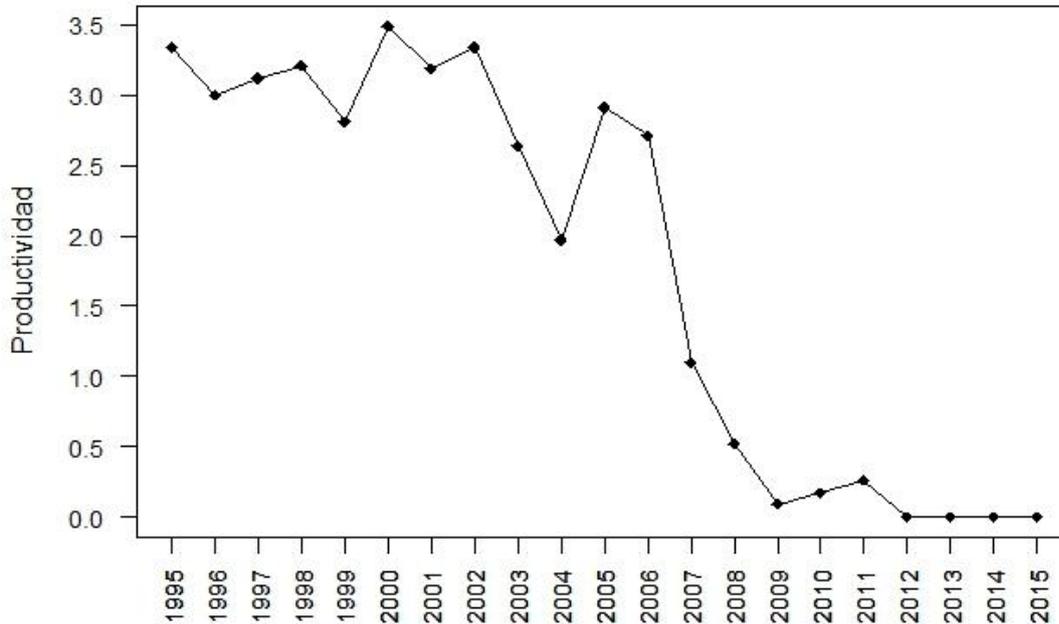


Figura 8.3. Productividad (N° total de volantones de la parcela / N° de parejas) del periodo 1995-2015.

La Figura 8.4 muestra como varió el crecimiento de la población en función de la productividad hasta el año 2009. A partir de ese año la población se situó en niveles mínimos, por lo que el establecimiento de una o dos parejas aumentó notablemente el crecimiento a pesar de que la productividad fuese baja. De ahí que se haya optado por eliminar el periodo 2010-2015 a la hora de explorar la variación del crecimiento.

La población de mirlos comunes creció con valores de productividad que oscilaron entre los 2,71 y los 3,34 volantones / pareja. Sin embargo, los valores

situados en este rango no garantizaron el crecimiento, pues incluso con valores superiores, la población de mirlos comunes perdió efectivos.

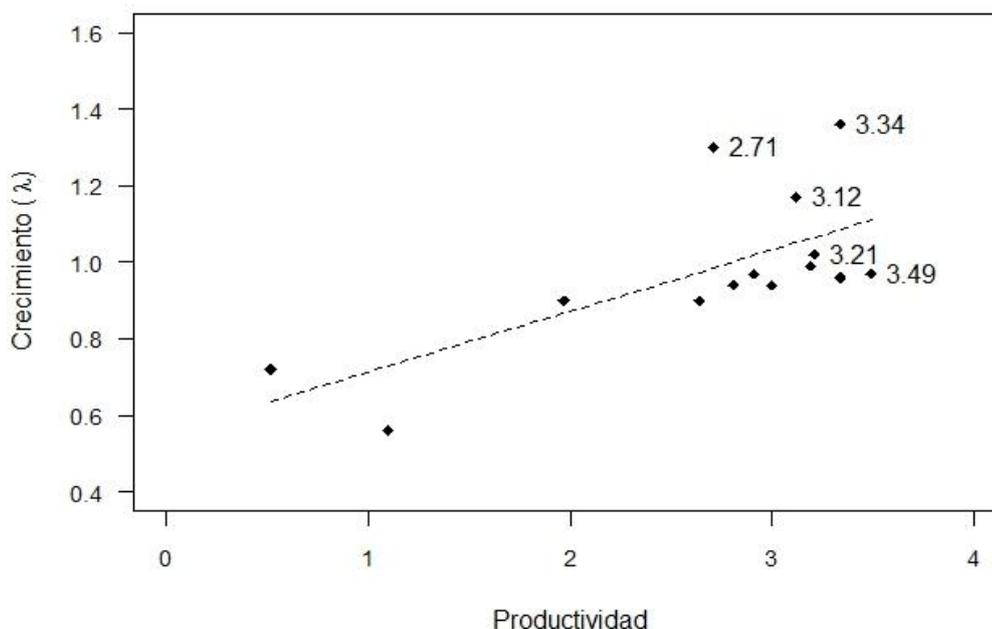


Figura 8.4. Variación del crecimiento ($\lambda = N_t / N_{t-1}$) del número de parejas en función de la productividad del año anterior del periodo 1996-2009. $\lambda = 0,160 \times \text{PRODUCTIVIDAD} + 0,160$ ($F_{1, 12} = 10,765$; $R^2 = 0,473$; $p = 0,007$). Se indican algunos valores de productividad sobre los puntos de la figura para mostrar que valores relativamente altos de productividad no son suficientes para garantizar el crecimiento de la población.

A la hora de explorar las causas de la disparidad de los valores de crecimiento con valores similares de productividad se ha seleccionado el periodo comprendido entre el año 2002 y el año 2008, ya que durante este intervalo se dispone de información sobre del número de pollos que abandonaron los nidos de la parcela y las estimas de la supervivencia de la población adulta del año anterior.

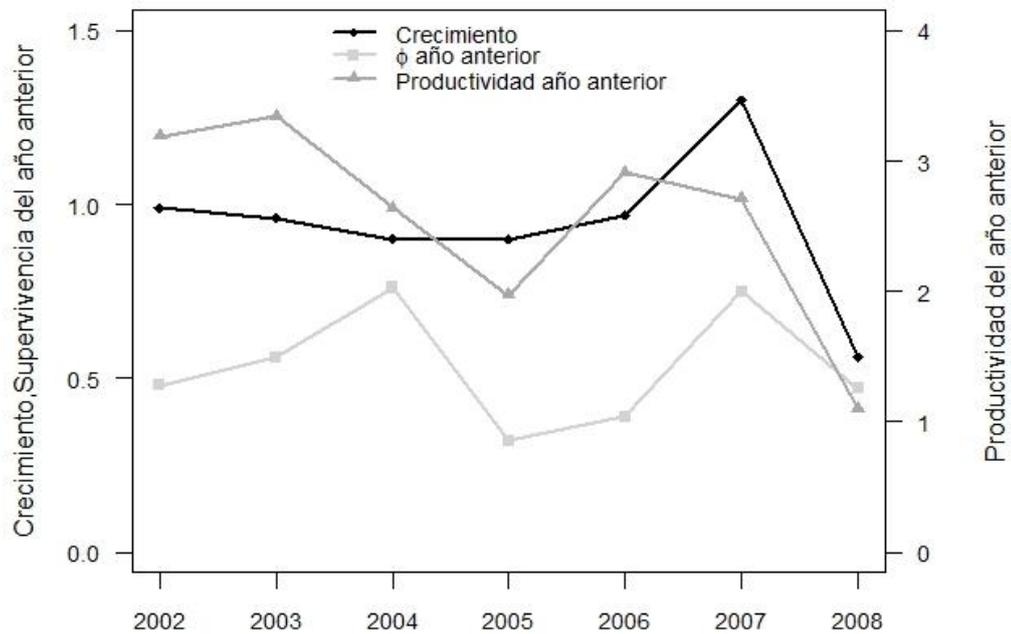


Figura 8.5. Variación anual del crecimiento de la población, de la productividad del año anterior (número de volantones / número de parejas) y de la supervivencia aparente de los adultos (ϕ) del año anterior

La Figura 8.5 muestra el crecimiento, la supervivencia de los adultos del año anterior y la productividad del año anterior. Por ejemplo, en los años 2003 y 2006 la productividad y la supervivencia de los adultos fue similar. Sin embargo, las tasas de crecimiento al año siguiente fueron completamente divergentes. En el año 2004 se produjo una de las menores tasas de crecimiento (0,9) y en el año 2007 se produjo la tasa más alta de crecimiento (1,3) de la serie.

La Figura 8.6 muestra las relaciones entre las tres variables consideradas. Se ha aplicado un suavizado a los gráficos de la parte superior. En cada uno de esos gráficos, el eje x representa la variable cuyo nombre aparece en el panel de

nombres situado debajo. El eje y representa la variable cuyo nombre aparece en el panel de nombres de su izquierda (en la mitad inferior, se representa la relación inversa, es decir, la variable que estaba en el eje y pasa a estar en el eje x y viceversa).

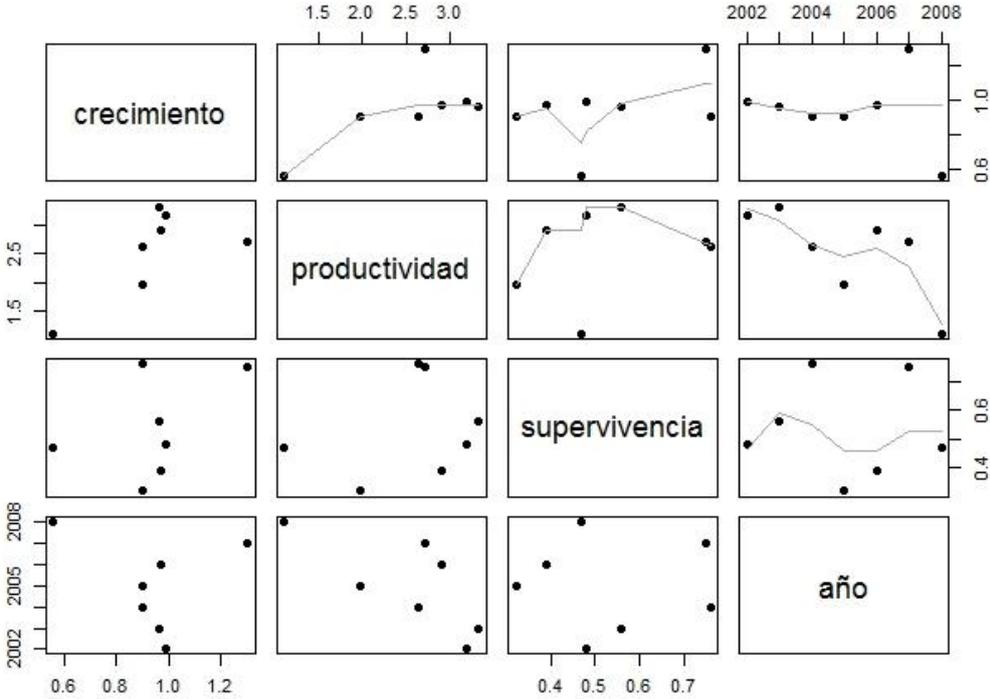


Figura 8.6. Relaciones entre el crecimiento poblacional, la productividad del año anterior y la supervivencia del año anterior.

En la Figura 8.6 se observa que la supervivencia creció durante tres años y después decreció bruscamente. Esto se repitió durante los tres años siguientes. El gráfico de la supervivencia del año anterior respecto al tiempo (año) parece

reflejar estos cambios, pero la serie temporal es demasiado corta para hacer afirmaciones concluyentes acerca de la variación cíclica de la supervivencia a largo plazo.

El gráfico de la productividad frente al tiempo parece indicar un descenso de la misma. En cambio, el gráfico del crecimiento frente al tiempo no parece mostrar una tendencia. Por otra parte, la productividad parece relacionarse de forma no lineal con la supervivencia, y lo mismo ocurre con el crecimiento y la productividad, si bien el patrón sería diferente.

Tras ajustar el modelo aditivo no se encuentra relación entre el crecimiento de la población y la supervivencia del año anterior (test de Wald; $F_1 = 4,075, p = 0,137$) ni la productividad del año anterior (test de Wald; $F_1 = 0,080, p = 0,796$); tampoco existen evidencias significativas de variación del crecimiento de la población con el tiempo (test de Wald; $F_1 = 0,804, p = 0,4367$). Una selección del mejor modelo, así como el ajuste de modelos más sencillos, arroja los mismos resultados.

Si bien el tiempo parece influir de la misma forma en la supervivencia y la productividad, al suavizar las líneas (como en la Figura 8.6) se repiten la situación anterior: el tiempo no tiene un efecto sobre estas variables ni sobre el crecimiento en el intervalo considerado (test de Wald; crecimiento: $F_{4,89} = 3,96, p = 0,263$; supervivencia: $F_{4,97} = 2,872, p = 0,355$; productividad: $F_{4,86} = 17,24, p = 0,095$).

DISCUSIÓN

El mirlo común es una especie en origen ligada a las áreas forestales. Hasta la mitad del siglo XIX no se tiene constancia de que ocupara ambientes asociados a la presencia humana en Europa (Luniak 2004). Sin embargo, a mediados del siglo pasado ya presentaba poblaciones boyantes en las ciudades europeas (Luniak 2004, Evans *et al.* 2009), incluidas las de la Península Ibérica (Noval 1975, Santos 1982), ocupando las áreas suburbanas, los parques y los jardines. Es en estos entornos donde se registran las mayores densidades de esta especie, con valores que superan en 5 – 10 veces las densidades que presenta en su ambiente originario (Ludvig *et al.* 1994).

En los parques europeos se llegan a registrar densidades que en algunos años sobrepasan las 60 parejas / 10 ha (Snow 1958, Stein 1974, Magrath 1991). Estos valores son similares a los que se registraron a finales de la década de los noventa en los naranjales de Sagunto, el periodo en que la población de mirlos comunes era la más boyante de todo el territorio español (Aparicio 2011).

La población nidificante del mirlo común en el naranjal de Sagunto ha experimentado grandes cambios en los últimos 40 años. Hasta la década de los ochenta la población se mantuvo con fluctuaciones en torno a las 20 parejas / 10 ha. Durante los noventa experimentó un notable crecimiento registrándose 55 parejas / 10 ha en 1999, la cifra más elevada de la serie. A partir de ese año la población disminuye progresivamente hasta el punto que, en los últimos tres años, la población no ha superado las 5 parejas / 10 ha.

Cuando se considera un intervalo de años amplio, la variación en el número de parejas está ligada a la producción de volantones de la superficie del año anterior. Durante la década de los setenta, el éxito reproductor de las

temporadas reproductoras de la que se dispone de información (Gil-Delgado y Escarré 1977) fue similar al obtenido en la década de los noventa (Capítulo 4). En ese periodo el número de parejas fluctuaba sin presentar una tendencia al alza o a la baja. Sin embargo, con un éxito reproductor similar la población registró unos años después un elevado crecimiento, sin que se haya podido determinar las causas del comportamiento tan dispar de la dinámica de esta población en estos dos periodos.

En el año 1997 se encontraron los primeros nidos del área de estudio depredados por lirón careto (Gil-Delgado *et al.* 2006). La población de este roedor experimentó un fuerte crecimiento y a los pocos años de su detección en el área de estudio ya comenzaron a notarse los efectos sobre el éxito reproductor (Capítulo 4). A causa de la depredación fracasa progresivamente un mayor porcentaje de nidos. Tras una década de declive, la población se ha quedado sin prácticamente efectivos y la producción de volantones es insignificante o nula por el colapso del éxito reproductor.

Los resultados de la variación de la supervivencia de los mirlos comunes adultos de Gran Bretaña indican que con tasas de supervivencia del 0,67 la población permanece estable. Sin embargo, pequeños incrementos o disminuciones de esta tasa provocan que la población crezca o mengüe según el caso (Siriwardena *et al.* 1998). De cualquier forma, durante el periodo 2001-2007 la tasa media anual de supervivencia de los mirlos comunes en Sagunto es inferior a la tasa que proporciona el estudio de Siriwardena *et al.* (1998) y en los años en que la supervivencia en Sagunto es más baja, prácticamente se sitúa en la mitad de esa cifra. Tampoco la productividad alcanza un valor suficiente para compensar la mortalidad adulta a juzgar por los estudios que indican que, con una supervivencia de los adultos similar a la media estimada en Sagunto, es necesaria una productividad de 4 volantones por pareja para el mantenimiento de la población (Martin 1996). Por tanto, los valores registrados en Sagunto en cuanto a

supervivencia de los adultos y productividad indican que los parámetros demográficos estimados en Sagunto no son suficientes para evitar el decrecimiento de la población.

Sin embargo, no existe una correspondencia clara entre el crecimiento y estas variables durante todos los años del periodo que se ha estudiado con más detalle. El caso más llamativo es el de los años 2004 y 2007. Ambos presentan valores similares de supervivencia y productividad el año anterior. Sin embargo, el crecimiento en 2004 es negativo y en 2007 la población experimenta el mayor crecimiento de ese periodo. Esta falta de correspondencia podría deberse a que la productividad, con frecuencia, no es suficiente para explicar junto a la supervivencia aparente las variación poblacional. Volviendo a la comparación entre los años 2004 y 2007, la falta de concordancia podría explicarse teniendo en cuenta el reclutamiento juvenil, ya que el número de jóvenes reclutados durante el año 2004 fue el más bajo del periodo 2001-2008. En 2007, sin embargo, ocurre todo lo contrario, pues es el año en el que el reclutamiento juvenil presentó los valores más altos a pesar de que el número total de volantones de la parcela muy inferior (Capítulo 5). Sin embargo, este estudio carece de una estima robusta del reclutamiento juvenil que permita la comparación entre años y obtención de resultados concluyentes. Al reclutamiento de los jóvenes habría que sumarle el de los adultos. Con la incorporación de estas variables es previsible una mejor comprensión del cambio poblacional.

La población de mirlo común de los naranjales de Sagunto está en vías de desaparecer. La presión que ejerce el lirón careto en el área de estudio se puede hacer extensiva a los huertos de los alrededores (véase Atiénzar 2012). El colapso del éxito reproductor impide que se incorporen jóvenes a la población y, a juzgar por el escaso número de jóvenes que se capturaron en las últimas sesiones de anillamiento, la población mostraba ya signos de estar cada vez más envejecida al final de la pasada década (Capítulo 6). Mientras la población del naranjal de Sagunto presenta un severo declive desde hace más de una década, en la

Comunidad Valenciana la población de mirlo común experimenta un crecimiento moderado (SEO/BirdLife 2010). Sin embargo, a juzgar por el reducido número de parejas que cría en el área de estudio, la población del naranjal recibe escasos aportes del exterior. Se desconoce la procedencia de los individuos que crían en estos últimos años en la parcela, pero el mirlo común es una especie poco dispersiva (Paradis *et al.* 1998), lo que compromete aún más si cabe la viabilidad de esta población. La población de mirlo común, por tanto, está en vías de extinguirse. El caso de Sagunto es otro claro ejemplo de cómo la depredación de los nidos puede afectar a la viabilidad de las poblaciones de aves, llegando en los casos más extremos incluso a extinguirlos (p. e. Loiselle y Hoppes 1983, Sieving 1992, Donovan *et al.* 1995).

CONCLUSIONES

1. La duración de la estación de nidificación depende de la fecha de inicio de la primera puesta, de forma que temporadas con inicios más tempranos tienen mayor duración. La variación del tamaño de la puesta se ajusta al patrón de especies de puesta múltiple: el tamaño de puesta aumenta desde el inicio de la temporada reproductora hasta alcanzar un máximo a partir del cual disminuye. En las temporadas con inicios más tardíos se mantiene el patrón de las especies de puesta múltiple.
2. Cuando se eliminan del análisis los nidos depredados, la variación estacional del número de volantones a lo largo de la temporada reproductora, al igual que el de la variación estacional del tamaño de la puesta, se ajusta a una curva creciente que presenta el máximo con un mes de adelanto respecto al momento en que se produce el tamaño de la puesta máximo. Por tanto, el periodo en que se inician las puestas de los nidos con un tamaño medio de la puesta mayor coincide con el periodo en que vuelan los pollos de los nidos que producen, de media, mayor número de volantones. Cuando se consideran los nidos depredados se manifiesta la falta total de ajuste entre la variación estacional del tamaño medio de la puesta y del número de volantones, por lo que la estrategia del mirlo común en Sagunto de maximizar el esfuerzo reproductor a mitad de la estación de nidificación se muestra ineficaz.
3. El éxito reproductor del mirlo común, medido como la proporción de nidos de los que vuela algún pollo, varía estacionalmente. Las puestas iniciadas en marzo presentan en promedio mayor éxito que las del resto de

meses. El principal responsable del fracaso de los nidos y en gran medida de la variación estacional del éxito reproductor es la depredación, pues ésta afecta en promedio en menor grado a los puestas que comienzan en el mes de marzo que en abril, mostrando variabilidad en el resto de meses.

4. A partir del año 2003 el éxito reproductor disminuye notablemente por el aumento de los nidos depredados por el lirón careto de forma que, a partir de 2012, todos los nidos de mirlo común fracasan por la acción de este depredador.
5. Durante el estudio el número de puestas por pareja aumentó conforme lo hizo el porcentaje de nidos depredados, pero en los dos últimos años del estudio el número de puestas disminuyó porque una parte de los nidos son ocupados por el lirón careto incluso antes de iniciar la puesta.
6. Más de la mitad de las puestas de mirlo común eclosionan de forma asincrónica y el intervalo de eclosión entre el primer y el último huevo aumenta conforme lo hace el tamaño de puesta. En las puestas con eclosión asincrónica, el orden en la secuencia de eclosión no supone mayor ventaja, pues abandonaron los nidos con éxito un número similar de pollos procedentes de los primeros y últimos huevos en la secuencia de eclosión.
7. El 7% de los nidos de los que consiguió volar algún pollo tuvieron éxito porque los depredadores seleccionaron los pollos procedentes de los primeros huevos de la secuencia de eclosión y dejaron intactos los huevos. Este porcentaje se amplía a un 10% si consideramos el resto de causas que provocaron la muerte de los hermanos mayores cuando los más jóvenes se encontraban dentro del huevo

8. El promedio de la proporción de volantones que se sabe que están vivos al final de la estación reproductora, respecto del total de pollos que vuelan en el área de estudio es de un 8%. La mitad de esos volantones muere o abandona el área de estudio en los prolegómenos de su primera estación reproductora.
9. Entre los volantones procedentes de los nidos del área de estudio que permanecen fieles al lugar de procedencia la proporción de machos es mayor (4:1), pero la llegada de hembras jóvenes del exterior de la parcela compensa este desequilibrio, lo que demuestra que las hembras jóvenes se dispersan más que los machos.
10. El reclutamiento juvenil está constituido mayoritariamente por individuos del exterior de la parcela. Es la consecuencia del menor grado de filopatía natal que presentan los mirlos comunes del naranjal de Sagunto respecto a las poblaciones urbanas. Por tanto, este hecho podría ser el responsable del menor número de volantones procedentes de los nidos de la parcela que se recaptura respecto a otros estudios .
11. La desviación respecto al 1:1 a favor de los machos en la proporción de sexos, a diferencia de otros estudios sobre esta especie, es mínima. La variación estacional de la proporción de sexos no resultó significativa. El método empleado para capturar los mirlos podría haber contribuido a disminuir las diferencias que presentan machos y hembras en cuanto a capturabilidad y, por tanto, la fiabilidad de los valores presentados sería mayor que la de otros estudios.
12. No se apreciaron diferencias estacionales en las estimas de supervivencia de la población adulta, ni diferencias en las tasas de supervivencia de

machos y hembras. Sí que aparecen diferencias en los valores de supervivencia estimados de cada año.

13. La mayor proporción de individuos transeúntes presentes en el área de estudio se produce durante el otoño y los valores mínimos en la estación reproductora. El mayor porcentaje de transeúntes coinciden con la época en que se produce la llegada de invernantes.
14. Las comparaciones con los valores de supervivencia obtenidos en los estudios de otras poblaciones europeas muestran similitudes con las tasas de supervivencia de la población francesa, pero son menores que la población de mirlos comunes que habita las áreas suburbanas de Inglaterra.
15. La población de mirlos comunes en los naranjales tuvo un fuerte crecimiento en la década de los 90. En el año 1999 la densidad en los naranjales de Sagunto era de 55 parejas / 10 ha. Este registro, propio de las poblaciones más abundantes que habitan los jardines de las ciudades europeas, es el valor más alto registrado en España. A partir de ese año la población reproductora disminuyó de tal forma que en el año 2015 la densidad fue de 3 parejas / 10 ha.
16. La supervivencia aparente y la productividad reproductiva no han sido suficientes para explicar la variación poblacional en un periodo de 7 años, por lo que otras variables deben estar también implicadas en el modelado de la dinámica. En un intervalo de años más amplio, la disminución de efectivos de la población está ligada a la caída de la productividad.

17. El declive del mirlo en el naranjal de Sagunto es la consecuencia de la drástica disminución del éxito reproductor causada por un depredador: el lirón careto.

BIBLIOGRAFÍA

- Alcobendas, G. 2001. Datos sobre la reproducción del Mirlo común (*Turdus merula*) en dos áreas urbanas de Madrid. Pp. 38-43. En: Bermejo, A., De La Puente, J., Seoane, J. (Eds.). *Anuario Ornitológico de Madrid 2000*. SEO-Monticola, Madrid.
- Allen, D. E. 1994. *The naturalist in Britain: a social history*. Princeton University Press. Princeton. New Jersey.
- Amrhein, V., Scaar, B., Baumann, M., Minery, N., Binnert, J. P., y Korner-Nievergelt, F. 2012. Estimating adult sex ratios from bird mist netting data. *Methods in Ecology and Evolution* 3(4), 713-720.
- Aparicio, R. J. 1998. Variación estacional en la proporción de sexos y edades en los mirlos (*Turdus merula*) del centro de España. *Butlletí del Grup Català d'Anellament*, 15: 25-31.
- Aparicio, R. J. 2003. Mirlo común, *Turdus merula*. En: Martí, R., Del Moral, J.C. *Atlas de las aves reproductoras de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza, Sociedad Española de Ornitología. Madrid.
- Aparicio, R. J. 2011. Mirlo común – *Turdus merula*. En: *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles*. Salvador, A., Morales, M. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales Madrid. www.vertebradosibericos.org.
- Arnold, T. W., Rohwer, F. C. y Armstrong T. 1987. Egg viability, nest predation, and the adaptive significance of clutch size in prairie ducks. *The American Naturalist* 130: 643-653.
- Atiénzar, F., Álvarez, E. y Barba, E. 2012. Carbonero común *Parus major*. En: *Enciclopedia virtual de los vertebrados españoles*. Salvador, A.,

- Morales, M. B. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
<http://www.vertebradosibericos.org>
- Baillie, S. R. y Peach, W. J.. 1992. Population limitation in Palaeartic-African migrant passerines. *Ibis* 134: 120-132
- Baker, J. R. 1938. The evolution of breeding seasons. En: de Beer G. R. (Eds.). *Evolution: Essays on Aspects of Evolutionary Biology*. pp. 161–177. Clarendon Press. Oxford.
- Bancroft, G. T. 1985. The influence of total nest failures and partial losses on the evolution of asynchronous hatching. *The American Naturalist* 126: 495-504.
- Barba, E., Gil-Delgado, J. A. y Monrós, J. S. 1995. The cost of being late: consequences of delaying great tit *Parus major* first clutches. *Journal of Animal Ecology* 64: 642-651.
- Bates D., Maechler M., Bolker B. y Walker S. 2014. lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4_. R package version 1.1-7, <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>.
- Batten, J. 1973. Population dynamics of suburban blackbird. *Bird study* 20: 251-258.
- Batten, L. A. 1978. The seasonal distribution of recoveries and causes of blackbird mortality. *Bird Study* 25(1): 23-32.
- Belda, E., Ferrandis, P. y Gil-Delgado, J. A. 1995. Clutch size variation and nest failure of the Serin *Serinus serinus* in orange groves. *Ardeola*, 42: 1-10.
- Blondel, J. 1969. Méthodes de dénombrement des populations d'oiseaux. En Lamotte, M. et Bourlière, F. (ed.). *Problèmes d'écologie:*

l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres.
Masson. Paris.

- Blondel, J. 1985. Breeding strategies of the Blue Tit and the Coal Tit (*Parus*) in mainland and island Mediterranean habitats: a comparison. *Journal of Animal Ecology* 54: 531-556.
- Both, C. y Visser, M. E. 2001. Adjustment to climate change is constrained by arrival date in a long-distance migrant bird. *Nature* 411: 296-298.
- Brown, J. L., Li, S. H. y Bhagabati, N. 1999. Long-term trend toward earlier breeding in an American bird: a response to global warming? *Proceedings of the Natural Academy of Science of the United States of America*, 96: 5565–5569.
- Brinkhof, M. W. G. 1997. Seasonal decline in body size of coot chicks. *Journal of Avian Biology* 28: 117–131.
- Breitwisch, R. 1989. Mortality patterns, sex ratios, and parental investment in monogamous birds. *Current ornithology* 61: 1-50.
- Burnham, K. P. y Anderson, D. R. 1998. Model selection and multimodel inference. Springer. Nueva York.
- Carey, C. 2009. The impacts of climate change on the annual cycles of birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 364: 3321-3330.
- Cash, K. J. y Evans R. M. 1986. Brood reduction in the American white pelicans (*Pelicanus erythrorhynchos*). *Behaviour Ecology and Sociobiology* 18: 413-418.
- Castany, J. 2003. *El carricerín real (Acrocephalus melanopogon) en el P. N. del Prat de Cabanes-Torreblanca*. Tesis doctoral. Universidad de Valencia. Valencia.

- Chamberlain, D. E., 1994. *The factors affecting reproductive success and breeding density in a rural population of blackbirds, Turdus merula*. L.Tesis doctoral. University of Oxford.
- Chamberlain, D. E., Hatchwell, B. J. y Perrins, C.M. 1999. Importance of feeding ecology to the reproductive success of Blackbirds *Turdus merula* nesting in rural habitats. *Ibis*, 141: 415-427.
- Choquet, R., Reboulet, A. M., Lebreton, J. D., Gimenez, O., y Pradel, R. 2005. *U-CARE 2.2 user's manual*. CEFE, Montpellier, France..
- Clark A. B. y Wilson D. S. 1981. Avian breeding adaptations: hatching asynchrony, brood reduction and nest failure. *Quarterly Review of Biology* 56: 257-277.
- Clarke, A. L., Sæther, B. E., y Røskaft, E. 1997. Sex biases in avian dispersal: a reappraisal. *Oikos* 100: 429-438.
- Clement, P. y Hathway, R. 2000. *Thrushes*. Christopher Helm, London.
- Clobert, J., Lebreton, J. D., Clobert-Gillet, M. y Coquillart, H. 1985. The estimation of survival in bird populations by recaptures or sightings of marked individuals. En *Statistics in ornithology* pp. 197-213. Springer New York.
- Collar, N. J. 2005. Family Turdidae (Thrushes). Pp. 514-807. En: Del Hoyo, J., Elliott, A., Christie, D.A. (Eds.). *Handbook of the birds of the World*. Volumen 10. Lynx Edicions. Barcelona.
- Cooch E. y White G. 2011. *Program Mark. Analysis of data from marked populations. A gentle introduction*. www.phidot.org.
- Cramp, S. 1988. *The birds of western palearctic. Volume V*. Oxford University Press, Oxford.

- Crick, H. Q. P. 2004. The impact of climate change on birds. *Ibis*, 146: 48-56.
- Crick, H. Q. P. y Sparks, T. H. 1999. Climate change related to egg-laying trends. *Nature* 399: 423–424.
- Crick, H. Q. P., Gibbons, D. W. y Magrath, R. D. 1993. Seasonal changes in clutch size in British birds. *Journal of Animal Ecology* 62: 263-273.
- Crick, H. Q. P., Dudley, C., Glue, D. E. y Thomson, D. L. 1997. UK birds are laying eggs earlier. *Nature* 388: 526.
- Daan, S., Dijkstra, C., Tinbergen, J. M. 1990. Family planning in the kestrel (*Falco tinnunculus*): the ultimate control of variation in laying date and clutch size. *Behaviour* 114:83–116.
- Desrochers, A. y Magrath, R. D. 1993. Age-specific fecundity in European blackbirds (*Turdus merula*): Individual and population trends. *The Auk*, 110: 255-263.
- Dhondt, A. A. 2001. Trade-offs between reproduction and survival in tits. *Ardea* 89(1): 155-166.
- Dhont, 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.
- Dhont, A. A., Kast, T. L. y Allen, P. E. 2002. Geographical differences in seasonal clutch size variation in multi-brooded bird species. *Ibis* 144: 646-651.
- Dix, M. J., Musters, K. J. M. y Ter Keurs, W. J. 1998. Is the blackbird *Turdus merula* declining in the Netherlands because of lower breeding success? *Bird Study* 45: 247-250.

- Dobson A. 1990. Survival rates and their relationship to life-history traits in some common british birds. *Current Ornithology* 7: 115-146.
- Donovan, T. M., Lamberson, R. H., Kimber, A., Thompson, F. R., y Faaborg, J. 1995. Modeling the effects of habitat fragmentation on source and sink demography of Neotropical migrant birds. *Conservation Biology* 9: 1396-1407.
- Drachmann J., Als T. A. y Boomsma J. J. 2000. Hatching asynchrony in Linnets: the effects of nest predation and food demand of nestlings. *Ornis Fennica* 77: 155-167.
- Dunn, P. O. y Winkler, D. W. 1999. Climate change has affected the breeding date of Tree Swallows throughout North America. *Proceedings of the Royal Society of London* 266: 2487–2490.
- Ebenman, B., y Karlsson, J. 1984. Urban blackbirds (*Turdus merula*): from egg to independence. *Annales Zoologici Fennici* 21: 249-251.
- Ellis, W. N., Donner, J. H. y Klchlein, J. H. 1997. Recent shifts in phenology of Microlepidoptera, related to climatic change. *Entomologishe Berichten* 57: 66-72.
- Engler, J. O., Sacher, T., Elle, O., Coppack, T., y Bairlein, F. 2014. No evidence of sex-biased dispersal in an island population of Common Blackbirds *Turdus merula*. *Ibis* 156: 885-891.
- Evans, R. M. 1996. Hatching asynchrony and survival of insurance offspring in an obligate brood reducing species, the American White Pelican. *Behavior Ecology and Sociobiology* 39: 203-209.
- Evans, K. L., Duncan, R. P., Blackburn, T. M y Crick, H. Q. P. 2005. Investigating geographic variation in clutch size using a natural experiment. *Functional Ecology* 19: 616–624.

- Evans, K. L., Newson, S. E. y Gaston, K. J. 2009. Habitat influences on urban avian assemblages. *Ibis* 151: 19–39.
- Farber, P. L. 1982. *The Emergence of Ornithology as a Scientific Discipline 1760-1850*. D. Reidel Publishing Company, Boston.
- Faus, F. V., y Vericad, J. R. 1981. Sobre nidos aéreos de rata negra, *Rattus rattus* (Linnaeus, 1758), en el naranjal saguntino (Valencia). *Mediterranea* 5: 67-96.
- Fitter, A. H., Fitter, R. S. R., Harris, I. T. B. y Williamson, M. H. 1995. Relationships between first flowering date and temperature in the flora of a locality in central England. *Functional Ecology*, 9: 55-60.
- Fernández-Juricic, E., y Tellería, J. L. 2000. Effects of human disturbance on spatial and temporal feeding patterns of Blackbird *Turdus merula* in urban parks in Madrid, Spain. *Bird Study* 47(1): 13-21.
- Forbes S. y Mock D. W. 2000. A tale of two strategies: life-history aspects of family strife. *Condor* 102: 23-34.
- Forbes S., Grosshans R. y Glassey B. 2002. Multiple incentives for parental optimism and brood reduction in Blackbirds. *Ecology* 83: 2529-2541.
- Frederiksen, M., Harris, M. P., y Wanless, S. 2005. Inter-population variation in demographic parameters: a neglected subject?. *Oikos* 111(2): 209-214.
- Frías, O., Escudero, E. y Serradilla, A. I. 2006. Informe de las actividades de la central de anillamiento de aves ICONA. Año 2005. *Ecología*, 20: 259-342.
- Gil-Delgado, J. A. 1977. *La avifauna del naranjal valenciano*. Tesis doctoral. Universitat de València.

- Gil-Delgado, J. A. 1981. Breeding bird community in orange groves. En Purroy, F.J. (Ed.): *Bird census and Mediterranean landscape*, pp. 100-106. Universidad de León. León.
- Gil-Delgado J. A. y Escarré A. 1977. Avifauna del naranjal valenciano I. Datos preliminares sobre el mirlo (*Turdus merula* L.). *Mediterránea Serie Biológica* 2: 89-109.
- Gil-Delgado, J. A. y Gómez, J. A. 1988. Serin (*Serinus serinus*): Trends in egg size and survival, during the nesting season. *Doñana, Acta Vertebrata* 15: 21-30.
- 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 estudio a largo plazo. *Mediterránea Serie Biológica*, 11: 121-132.
- Gil-Delgado, J. A. y Lacort, P. 1996. La estación de nidificación del Mirlo *Turdus merula* en los naranjales: tiempo de nidificación y número de nidadas. *Ardeola* 43: 41-48.
- Gil-Delgado, J. A., Catalá, M. C. y Barba, E. 1991. Breeding success of the Goldfinch *Carduelis carduelis* in orange plantations: the effect of predation and starvation. *Mediterránea Serie Biológica*. 13: 5-14.
- Gil-Delgado, J. A., López, G. y Barba, E. 1992. Breeding ecology of the Blue Tit *Parus caeruleus* in eastern Spain: a comparison with other localities with special reference to Corsica. *Ornis Scandinavica* 23: 444-450.
- Gil-Delgado, J. A., Tapiero, A. y Vives-Ferrándiz, C. 2002. Tendencia decreciente de una población de Gorrión Común *Passer domesticus* en los naranjales del Este de España. *Ardeola* 49: 195-209.

- Gil-Delgado, J. A., Marco, E., Paredes, M. y Vives-Ferrándiz, C. 2005. Seasonal clutch size variation of multi-brooded bird species: comparisons between breeding season and latitudes. *Ibis*, 147 (1): 206-212.
- Gil-Delgado, J. A., Cabaret, P., Declercq S., Gómez, J., y Sánchez, I. 2006. Winter reproduction of *Eliomys quercinus* (Rodentia) in the orange groves of Sagunto (Valencia, Spain). *Mammalia* 70: 76-79.
- Gil-Delgado, J. A., Tamarit, R., Viñals, A., Gómez, J. y Vives-Ferrándiz, C. 2009. Depredación sobre nidos, aves adultas y mamíferos por el lirón careto *Eliomys quercinus*. *Galemys* 21: 3-11.
- Gil-Delgado, J. A., Gómez, J. y Viñals, A. 2010a. Extinción por depredación: ¿Es el lirón careto *Eliomys quercinus* responsable de la extinción del mirlo común *Turdus merula* en los naranjales?. Libro de resúmenes XX Congreso Español de Ornitología 4-8 diciembre 2010. Tremp.
- Gil-Delgado, J. A., Mira, O., Viñals, A., Gómez, J., Banyuls, N., y Vives-Ferrándiz, C. 2010b. Diet of the garden dormouse (*Eliomys quercinus* Linnaeus 1766) in orange groves: seasonal variation and use of available resources. *Mammalia* 74: 147-151.
- Gowaty, P. A. 1993. Differential dispersal, local resource competition, and sex ratio variation in birds. *American Naturalist* 141: 263-280.
- Greenwood, P. J. 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal behaviour* 28: 1140-1162.
- Greenwood, P. J., y Harvey, P. H. 1982. The natal and breeding dispersal of birds. *Annual review of ecology and systematics* 13: 1-21.
- Greenwood, P. J., Harvey, P. H., y Perrins, C. M. 1979. The role of dispersal in the great tit (*Parus major*): the causes, consequences and heritability of natal dispersal. *The Journal of Animal Ecology* 48: 123-142.

- Gregoire, A., Garnier, S., Dreano, N. y Faivre, B. 2003. Nest predation in Blackbirds (*Turdus merula*) and the influence of nest characteristics. *Ornis fennica* 80: 1-10.
- Haffer, J. 2008. The origin of modern ornithology in Europe. *Archives of natural history* 35: 76–87.
- Hahn D. C. 1981. Asynchronous hatching in the laughing gull: cutting losses and reducing rivalry. *Animal Behaviour* 29: 421-427.
- Hatchwell, B. J. 1991. An experimental study of the effects of timing of breeding on the reproductive success of common guillemots (*Uria aalge*). *The Journal of Animal Ecology* 60: 721-736.
- Havlin, J. 1963. Breeding density in the blackbird, *Turdus merula* L. *Zoological Listy* 12: 1-18.
- Hedgren, S., y Linnman, A. 1979. Growth of guillemot *Uria aalge* chicks in relation to time of hatching. *Ornis Scandinavica* 10: 29-36.
- 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. *Ecological monographs* 42: 317-364.
- Hussell, D. J. T. 2003. Climate change, spring temperatures, and timing of breeding of Tree swallows (*Tachycineta bicolor*) in southern Ontario. *The Auk* 120: 607–618.
- Ibáñez-Álamo, J. D. I. 2010. *Estrategias antidepredatorias de adultos y pollos en el mirlo común: implicaciones evolutivas y ecológicas*. Editorial de la Universidad de Granada. Granada.

- Iglesias, D. J., Gil-Delgado, J. A. y Barba, E. 1993. Diet of Blackbirds in oranges groves: seasonal and age-related variation. *Ardeola* 40: 113-119.
- Isenmann, P. 2002. *Le merle noir*. Éveil Nature. Saint-Yrieix-sur-Charente.
- Johnson A. R., Green R. E. y Hirons G. J. M. 1991. Survival rates of Greater Flamingos in the west Mediterranean region. En Perrins, C. M. J.-D. Lebreton, J.-D. y Hirons G. J. M. (eds) pp.249–271. *Bird population studies*. Oxford University Press. Oxford.
- Julliard, R. y Jiguet, J., 2002. Un suivi intégré des populations d'oiseaux communs en France *Alauda*, 70: 137–147.
- Kentish, B. J., Dann, P., y Lowe, K. W. 1995. Breeding biology of the common blackbird *Turdus merula* in Australia. *Emu* 95(4): 233-244.
- Klomp, H. 1970. The determination of clutch size in birds. *Ardea* 58: 1-124.
- Kluijver, H. N. 1951. The population ecology of the Great tit, *Parus m. major* L. *Ardea* 39: 1- 135
- Kruk, M., Noordervliet, M. A. W. y Ter Keus, W. J. 1996. Hatching dates of waders and mowing dates in intensively exploited grassland areas in different years. *Biological Conservation* 77: 213-218.
- Kurucz, K., Bertalan, L. y Purger, J. 2012. Survival of blackbird (*Turdus merula*) clutches in an urban environment: experiment with real and artificial nests. *North-western Journal of Zoology* 8: 362-364.
- Lack, D. 1947. The significance of clutch size. *Ibis*, 89: 302-352.
- Lack, D. 1954. *The natural regulation of animal numbers*. Oxford University Press. London.
- Lack, D. 1955. British tits (*Parus* spp.) in nesting boxes. *Ardea* 43: 50-84.

- Lack, D. 1958. A quantitative breeding study of British tits. *Ardea* 46: 91-124.
- Lebreton, J. D. 2001. The use of bird rings in the study of survival. *Ardea* 89: 85-100.
- Lebreton J. D., Burnham K. P., Clobert J. y Anderson D. R. 1992. Modeling survival and testing biological hypothesis using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs* 62: 67-118.
- Loiselle, B. A. y Hoppes, W.G. 1983. Nest predation in insular and mainland lowland rainforest in Panama. *Condor* 85: 133-141.
- Ludvig, E., Vanicsek, L., Torok, J., y Csorgo, T. 1995. Seasonal variation of clutch size in the European blackbird *Turdus merula*: a new ultimate explanation. *Journal of animal ecology* 64(1): 85-94.
- López-Iborra, G. M. González, F., y Castany, J.. 2006. Estimaciones de supervivencia anual de carriceros comunes (*Acrocephalus scirpaceus*) adultos en dos humedales mediterráneos. *Revista de anillamiento* 16: 18-24.
- López Iborra, G. M., Bañuls Patiño, A., Zaragoza Llenes, A., Sala Bernabeu, J., Izquierdo Rosique, A., Martínez Pérez, J. E., Ramos Sánchez, J., Bañuls Patiño, D., Arroyo Morcillo, S., Sánchez Zapata, J. A., Campos Roig, B. y Reig Ferrer, A. 2015. *Atlas de las aves nidificantes en la provincia de Alicante*. Publicacions de la Universitat d'Alacant SEO/Alicante. Alicante.
- Lu, X. 2005. Reproductive ecology of blackbirds (*Turdus merula maximus*) in a high-altitude location, Tibet. *Journal of ornithology* 146: 72-78.
- Ludvig, É., Török, J., Vanicsek, L., y Csörgö, T. 1994. Territoriality and population regulation in urban Blackbirds *Turdus merula* L. *Ornis Hungarica* 4: 1-2.

- Luniak, M. 2004. Synurbization–adaptation of animal wildlife to urban development. *Proc. 4th Int. Symposium Urban Wildl. Conserv. Tucson*: 50-55.
- Magrath, R. D. 1988. Hatching asynchrony in altricial birds: nest failure and adult survival. *The American Naturalist* 131: 893-900.
- Magrath, R. D. 1989. Hatching asynchrony and reproductive success in the Blackbird. *Nature (London)* 339: 536-538.
- Magrath, R. D. 1991. Nestling weight and juvenile survival in the blackbird, *Turdus merula*. *The Journal of Animal Ecology*: 335-351.
- Magrath, R. D. 1992. Roles of egg mass and incubation pattern in establishment of hatching hierarquies in the Blackbird (*Turdus merula*). *The Auk* 109:474-487.
- Martín, A. y Lorenzo, J. A. 2001. *Aves del archipiélago canario*. Francisco Lemus, La Laguna, Tenerife.
- Martin, T. E. 1991. Food limitation in terrestrial breeding birds: Is that all there is?. *Acta Congr. Inter. Orn.* 20: 1595-1602.
- Martin, T. E. 1993. Nest predation and nest sites: new perspectives on old patterns. *BioScience* 43: 523–532.
- Martin, T. E. 1995. Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation and food. *Ecological Monographs* 65: 101-127.
- Martin, T. E. 1996. *Environmental Perturbations and Rates of Nest Predation in Birds*. Trans. 61 st North American Wild and Nature. Resource. Conference.
- Martini, M. A. y Melo C. 1998. Predators of quail eggs and the evidence of the remains implication for nest predation studies. *Condor* 100: 395-399.

- Mayfield, H. E. 1975. Suggestions for calculating nest success. *Wilson Bulletin* 87: 456 - 466.
- McCleery, R. H. y Perrins, C. M. 1998. Temperature and egg-laying trends. *Nature* 391: 30–31.
- McCleery, R. H., Clobert, J., Julliard, R., y Perrins, C. M. 1996. Nest predation and delayed cost of reproduction in the great tit. *Journal of Animal Ecology*, 96-104.
- Ministerio de Medio Ambiente y Medio Marino. 2008 Encuesta sobre plantaciones frutales. MAGRAMA. Madrid.
- Mock D. W. y Parker G.A. 1986. Advantages and disadvantages of egret and heron brood reduction. *Evolution* 40: 459-470.
- Monrós J. S. 1997. El dominio vital y algunos aspectos de la ecología de la culebra bastarda *Malpolon monspessulanus* en los naranjales. Tesis doctoral. Universidad de Valencia.
- Moreno, J. 2004. Avian reproductions in a Mediterranean context: contributions of ornithological research in Spain. *Ardeola* 51(1): 51-70.
- Murphy, E. C. 1978. Seasonal variation in reproductive output of House Sparrows: the determination of clutch size. *Ecology* 59: 1189-1199.
- Murray , B. G. Jr. 2006. A new equation for calculating reproductive success of clutches as a function of the day on which incubation starts: some implications. *Auk* 123: 708-721.
- Newton, I. 1972. *Finches*. Collins editions. London.
- Newton, I. 1998 *Population limitation in birds*. Academic press. London.
- Nice, M. M. 1957. Nesting success in altricial birds. *The Auk*: 305-321.

- Nilsson, S. G. 1982. Seasonal variation in the survival rate of adult nuthatches *Sitta europaea* in Sweden. *Ibis* 124(1) 96-100.
- Nilsson, S. G. 1984. The evolution of nest-site selection among hole-nesting birds: the importance of nest predation and competition. *Ornis Scandinavica* 15: 167-175.
- Norris, K. 1993. Seasonal variation in the reproductive success of blue tits: an experimental study. *Journal of Animal Ecology* 62: 287-294.
- Noval, A. 1975. *El libro de la fauna ibérica*. Naranco. Oviedo.
- Paradis, E., Baillie, S. R., Sutherland, W. J., y Gregory, R. D. 1998. Patterns of natal and breeding dispersal in birds. *Journal of Animal Ecology* 67: 518-536.
- Peach, W. J., Siriwardena, G. M., y Gregory, R. D. 1999. Long-term changes in over-winter survival rates explain the decline of reed buntings *Emberiza schoeniclus* in Britain. *Journal of Applied Ecology* 36(5): 798-811.
- Peñuelas, J., Filella, I. y Comas, P. 2002. Changed plant and animal life cycles from 1952 to 2000 in the Mediterranean region. *Global Change Biology*, 8: 531-544.
- Perrins, C. M. 1965. Population fluctuations and clutch-size in the Great Tit *Parus major* L. *Journal of Animal Ecology*. 34: 601-647.
- Perrins, C. M. 1970. The timing of birds breeding seasons. *Ibis*, 112: 242-255.
- Perrins, C. M. 1979. *British Tits*. Collins editions. London.
- Perrins, M. C. 1986. Survival of young great tits: relationships with weight. Acta XIX Congressus Internationalis Ornithologici. Ottawa, Ontario.
- Perrins, C. M. 1991. Tits and their caterpillar food supply. *Ibis*, 133: 49-54.

- Perrins, C. M. y Birkhead, T.R. 1983. *Avian Ecology*. Blackie editions. Glasgow.
- Ponz, A., Gil-Delgado, J. A. y Barba, E. 1996. Population changes and breeding ecology of the Cirl Bunting *Emberiza cirlus* in eastern Spain. *Bird Study* 43: 38-46.
- Post, P. y Götmark, F. 2006. Foraging behavior and predation risk in male and female Eurasian Blackbirds (*Turdus merula*) during the breeding season. *The Auk* 123, 162-170.
- Pradel, R. 1993. Flexibility in survival analysis from recapture data: handling trap-dependence. En Lebreton, J. D. y North, P. M., Ed. Pp 29–37. *Marked individuals in the study of bird populations*. Birkhäuser Verlag, Basilea.
- Pradel, R., Hines, J. E., Lebreton, J. D., y Nichols, J. D. 1997. Capture-recapture survival models taking account of transients. *Biometrics* 53: 60-72.
- Promislow, D. E., Montgomerie, R., y Martin, T. E. 1992. Mortality costs of sexual dimorphism in birds. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 250 (1328), 143-150.
- Pulliam, H. R. 1988. Sources, sinks, and population regulation. *American naturalist* 132: 652-661.
- R Core Team. 2015. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. Austria.
- Ribaut, J. P. 1964. Dynamique d'une population de merles noirs *Turdus merula* L. *Revue Suisse de Zoologie* 71: 816-902.
- Ricklefs, R. 1997. Comparative demography of New World populations of thrushes (*Turdus* spp.). *Ecological Monographs* 67: 23–43.

- Ricklefs, R. E. 1969. An analysis of nestling mortality in birds. *Smithsonian Contributions to Zoology* 9: 1-48.
- Rivas-Martínez, S., Arnaiz, C., Barreno, E. y Crespo, A. 1977. Apuntes sobre las provincias corológicas de la Península Ibérica e islas Canarias. *Revista opuscula botánica pharmaciae complutensis* 1: 1-48.
- Robinson, R. A., Kew, J. J. y Kew, A. J. 2010. Survival of suburban blackbirds *Turdus merula* varies seasonally but not by sex. *Journal of Avian Biology* 41: 83-87.
- Robinson, S. K., Thompson, F. R. III, Donovan, T. M., Whitehead, D. R. y Faaborg, J. 1995. Regional forest fragmentation and the nesting success of migratory birds. *Science* 267: 1987–1990.
- Robinson W. D. y Robinson T. R. 2001. Observations of predation events at bird nests in Central Panama. *Journal of Field Ornithology* 72: 43-48.
- Roux, D., Lormée, H., Boutin, J.M., Golovan, V. y Iljinsky, I.V. 2009. *Faune sauvage* 285: 22-29.
- Sæther, B. E. y Bakke, Ø. 2000. Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. *Ecology* 81: 642–653.
- Samaš, P., Heryán, J. y Grim, T. 2013. How does urbanization affect dispersal in Eurasian Blackbirds (*Turdus merula*)? *Sylvia* 49:38-22.
- Santos, T. 1982. *Migración e invernada de los zorzales y mirlos (género Turdus) en la Península Ibérica*. Tesis doctoral. Universidad Complutense de Madrid.
- Sanz, J. J. 2002. Climate change and breeding parameters of great and blue tits throughout the western Palearctic. *Global Change Biolog*, 8: 409–422.

- Sanz, J. J. 2003. Large-scale effect of climate change on breeding parameters of pied flycatchers in Western Europe. *Ecography* 26: 45-50.
- SEO/BirdLife. 2010. *Obtención de indicadores del estado de la biodiversidad en la Comunidad Valenciana a través del Programa de Seguimiento de Aves Comunes Reproductoras (Sacre-Valencia)*. SEO/BirdLife. Madrid.
- Sherry, T. W., y Holmes, R. T. 1992. Population fluctuations in a long-distance Neotropical migrant: Demographic evidence for the importance of breeding season events in the American Redstart. En Hagan, M, J. III y Johnston, W. eds., *Ecology and conservation of neotropical migrant landbirds*. Smithsonian Institution Press. Washington, D. C.
- Sherry, T. W., y Holmes, R. T. 1995. Summer versus winter limitation of populations: what are the issues and what is the evidence. En Martin, T. E. y Finch, D. M. Eds: *Ecology and Management of Neotropical Migratory Birds* 85-120. Oxford University Press, New York.
- Sieving, K. E. 1992. Nest predation and differential insular extinction among selected forest birds of central Panama. *Ecology* 73: 2310-2328.
- Sillett, T. S., y Holmes, R. T. 2002. Variation in survivorship of a migratory songbird throughout its annual cycle. *Journal of Animal Ecology* 71(2): 296-308.
- Sillett, T. S., Holmes, R. T. y Sherry, T. W. 2000. Impacts of a global climate cycle on the population dynamics of a migratory songbird. *Science* 288:2040-2042.
- Simms, E. 1978. *British thrushes*. Collins editions. London.
- Siriwardena, G. M., Baillie, S. R. y Wilson, J. D. 1998. Variation in the survival of rates of some British passerines with respect to their populations trends on farmland. *Bird Study* 45: 267- 292.

- Slagsvold T. 1990. Fisher's sex ratio theory may explain hatching patterns in birds. *Evolution* 44: 1009-1017.
- Slagsvold T. y Lifjeld J. T. 1989. Hatching asynchrony in birds: the hypothesis of sexual conflict over parental investment. *The American Naturalist* 134: 239-253.
- Slagsvold, T. 1982. Clutch size variation in passerine birds: the nest predation hypothesis. *Oecologia* 54: 159-169.
- Smith, H. G., Källander, H. y Nilsson, J. A. 1989. The trade-off between offspring number and quality in the great tit *Parus major*. *Journal of Animal Ecology* 58: 383-401.
- Snow, D.W. 1955. The breeding of the blackbird, song thrush, and mistle thrush in Great Britain. II. Clutch-size. *Bird study* 2: 72-84.
- Snow, D.W. 1958. The breeding of the Blackbird *Turdus merula* at Oxford. *Ibis* 100: 1-30.
- Snow, D.W. 1988. *A Study of Blackbirds*. British Museum (Natural History). Cromwell Road London (Second edition). London
- Sokal, R.R. y Rohlf F.J. 2012. *Biometry: The principles and Practice of Statistics in Biological Research*. W.H. Freeman and Co. New York.
- Sol, D., Timmermans, S. y Lefebvre, L. 2002. Behavioural flexibility and invasion success in birds. *Animal Behaviour* 63, 495–502.
- Soler, M., Moreno, J., Moller, A. P., Lindén, M. y Soler, J. J. 1995. Determinants of reproductive success in a Mediterranean multi-brooded passerine: the Black Wheatear *Oenanthe leucura*. *Journal für Ornithologie* 136: 17-27.

- Sparks, T. H., y Carey, P. D. 1995. The responses of species to climate over two centuries: an analysis of the Marshman phenological record 1736-1947. *Journal of Ecology* 83: 321-329.
- Sparks, T. H., Crick, H. Q. P., Elkins, N., Moss, R., Moss, S. y Mylne, K. 2002. Birds, weather and climate. *Weather* 57: 399-410.
- Stein H. 1974 . Ein Beitrag zur Brutbiologie von Singdrossel, *Turdus philomelos*, Amstel, *Turdus merula*, und Mönchsgrasmücke, *Sylvia atricapilla*, mit besonderer Berücksichtigung der Brutverluste . *Beitrage. Vogelkde* 20: 467-477.
- Stinson C. H. 1979. On the selective advantage of fratricide in raptors. *Evolution* 33: 1219-1225.
- Stoleson S. H., Beissinger S. R.1995. Hatching asynchrony and the onset of incubation in birds, revisited: when is the critical period? *Current Ornithology* 12: 191-270.
- Suárez, F., Herranz, J., Yanes, M., Sánchez, A. M., García, J. T. y Manrique, J. 2005. Seasonal and interannual variability in laying date, clutch size, egg volume and hatching asynchrony of four lark species in Mediterranean Spain. *Ardeola* 52: 103-117.
- Summers-Smith, J. D. 1963. *The House Sparrow*. New Naturalist. London: Collins.
- Svensson, L. 1996. *Guía de identificación de los passeriformes europeos*. Sociedad Española de Ornitología. Madrid.
- Taberner, A. 2014. *El efecto borde: depredadores y cualidades específicas*. Trabajo de Fin de Master. Universidad de Valencia.

- Tamarit, R., Viñals, A., Gómez, J. y Gil-Delgado, J. A. 2012. Use of blackbird nests as a resource by garden dormice (*Eliomys quercinus*). *Peckiana* 8: 125-130.
- Tellería, J. L. y Santos, T. 1982. Las áreas de invernada de zorzales y mirlos (género *Turdus*) en el País Vasco. *Munibe* 34: 361-365.
- Tellería, J. L., Asensio, B. y Díaz, M. 1999. *Aves ibéricas. Volumen II. Passeriformes*. José Manuel Reyero, Madrid.
- Ter Braak, C. J. F., y Looman, C. W. N. 1995. Regression. En: R. H. G. Jongman, C. J. F. ter Braak y O. F. R. van Tongeren (Eds.): *Data Analysis in community and landscape ecology*, pp. 29-77. Cambridge University Press. Cambridge.
- Thompson, F. R. III. 2007. Factors affecting nest predation on forest songbirds in North America. *Ibis* 149:98–109.
- Thomson, D. L., Baillie, S. R., y Peach, W. J. 1997. The demography and age-specific annual survival of song thrushes during periods of population stability and decline. *Journal of Animal Ecology* 414-424.
- Timbergen, J. M. y Boerlijst, M. C. 1990. Nestling weight and survival in individual Great Tits (*Parus major*). *Journal of Animal Ecology* 59: 1113-1127.
- Van Balen, J.J.H. 1973. A comparative study of the breeding ecology of the Great Tit *Parus major* in different habitats. *Ardea* 61: 1-93.
- Val Nolan, Jr. 1963. Reproductive success of birds in a deciduous scrub habitat. *Ecology* 44: 305-313.
- Van Vliet, J., Musters, C. J. M. y Keurs, W. J. 2009. Changes in migration behaviour of Blackbirds *Turdus merula* from the Netherlands. *Bird study* 56: 276-281.

- Venables, L. S. y Venables, U. M. 1952. The blackbird in Shetland. *Ibis* 94: 636-653.
- Verboven, N. y Visser, M. E. 1998. Seasonal variation in local recruitment of great tits: the importance of being early. *Oikos* 81: 511-524.
- 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*. *The Journal of Animal Ecology* 60: 269-282.
- Visser, M. E., Van Noordwijk, A. J., Tinbergen, J. M. y Lessells, C. M. 1998. Warmer springs lead to mistimed reproduction in Great Tits (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society of London* 265: 1867-1870.
- Wang, Y., Huang, Q., Lan, S., Zhang, Q. y Chen, S. 2015. Common blackbirds *Turdus merula* use anthropogenic structures as nesting sites in an urbanized landscape. *Zoology* 61(3): 435-443.
- Wesołowski, T. y Tomiałojć L. 2005. Nest sites, nest depredation, and productivity of avian broods in a primeval temperate forest: do the generalisations hold? *Journal of Avian Biology* 36: 361-367.
- Wheelwright, N.T., y R.A. Mauck. 1998. Philopatry, natal dispersal and inbreeding avoidance in an island bird population. *Ecology* 79: 755-767.
- White, G. C. y Burnham, K. P. 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46: 120-139.
- Wilcove, D. S. 1985. Nest predation in forest tracts and the decline in migratory songbirds. *Ecology* 66: 1211-1214.
- Wood, S.N. 2011. Fast stable restricted maximum likelihood and marginal likelihood estimation of semiparametric generalized linear models. *Journal of the Royal Statistical Society (B)* 73: 3-36

- Wysocki, D. 2004. Age structure of urban population of Blackbird (*Turdus merula*) in Szczecin (NW Poland). *Zoologica Poloniae* 49: 219-227.
- Wysocki, D. 2006. Factors affecting the between-season divorce rate in the urban populations of European Blackbird *Turdus merula* in north-western Poland. *Acta Ornithologica* 41: 71-78.
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N.J., Saveliev A.A. y Smith, G.M. 2009. *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. Springer. New York.