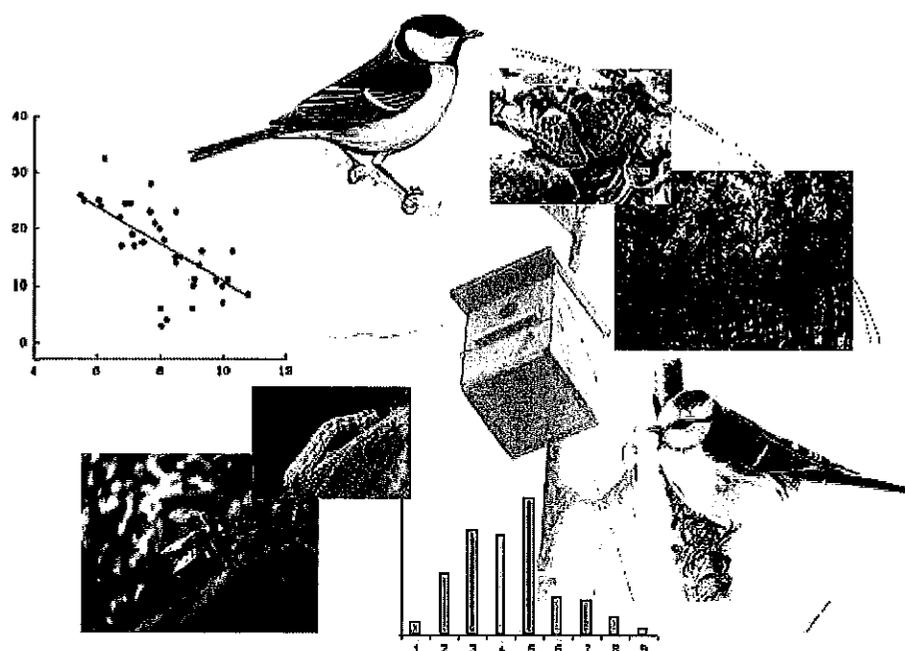


“Efectos del cambio climático sobre la biología reproductiva de aves insectívoras forestales en un ambiente mediterráneo: Los Quintos de Mora (Toledo)”



Vicente García-Navas y Juan V. Ruiz-Peinado

Coordinador:
Juan José Sanz

año 2007

Memoria del Proyecto de Investigación:

**EFFECTOS DEL CAMBIO CLIMÁTICO SOBRE LA
BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DE AVES INSECTÍVORAS
FORESTALES EN UN AMBIENTE MEDITERRÁNEO:
LOS QUINTOS DE MORA (TOLEDO)**

Vicente García-Navas y Juan V. Ruiz-Peinado

Coordinador:
Juan José Sanz Cid
(Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC)

AGRADECIMIENTOS

Nos gustaría expresar nuestro agradecimiento al personal del Centro Quintos de Mora, muy especialmente a su Director en funciones D. Carlos Rodríguez por el interés que mostró por este estudio desde el principio.

A la gente de Los Cortijos de Abajo, por su hospitalidad.

A nuestras familias, pese a que realmente no comprendan “que es eso de estudiar los pájaros”. Por su paciencia.

A todos los herrerillos y carboneros, por permitirnos indagar en sus vidas.

La Dirección General del Medio Natural de la Junta de Castilla-La Mancha proporcionó los permisos necesarios para el anillamiento y manipulación de las aves.

Este estudio fue financiado por el Servicio de Medio Ambiente de la Diputación de Toledo a través de su convocatoria de Becas de Investigación, Área Procesos Naturales.

A la memoria de Alberto Cruz





INTRODUCCIÓN

Un aspecto crucial para los animales de niveles tróficos superiores, como por ejemplo las aves insectívoras, es lograr hacer coincidir el momento en el que tienen que afrontar sus máximos requerimientos de energía y nutrientes con la época en la que hay una mayor disponibilidad de alimento (ver p. e. Perrins 1965, 1970; Drent & Daan 1980). En la región templada esto sólo ocurre en primavera durante un breve período de tiempo que varía entre zonas y también entre años. En el caso de las aves insectívoras de pequeña talla, como por ejemplo herrerillos *Cyanistes caeruleus* y carboneros comunes *Parus major*, ese período de elevada demanda tiene lugar cuando los pollos cuentan con 8-10 días de edad (Keller & van Noordwijk 1994). Así, estas aves necesitan prever el momento en el que habrá la máxima cantidad de alimento disponible para decidir cuándo iniciar la reproducción. Debido al desfase temporal existente entre la fecha de inicio de la reproducción y el momento en el que hay una mayor disponibilidad de alimento, las aves comenzarían la época de cría en respuesta a una serie de indicadores (*cues*) que les proporcionarían información para lograr el mejor ajuste posible. El fotoperíodo podría ser uno de ellos. Este factor controla el comienzo del desarrollo gonadal, que se desencadena ante un incremento en la secreción de gonadotropinas (Silverin et al. 1989). El valor umbral del fotoperíodo a partir del cual se inicia el desarrollo de las gónadas varía con la latitud, lo cual podría explicar la variación geográfica que encontramos en la fenología reproductiva de estas especies (Silverin et al. 1993). Sin embargo, el fotoperíodo no puede ser la razón de las diferencias interanuales en fecha de puesta registradas dentro de la misma población, ni las diferencias entre poblaciones situadas a una misma latitud pero a distinta altitud (Sanz 2003).

Otro factor ecológico, la temperatura, también podría afectar al desarrollo de las gónadas actuando en conjunto con el fotoperíodo y la latitud (Jones 1986, Silverin 1995). Aparte del efecto de la temperatura durante los meses previos al comienzo de la reproducción (factor último), esta variable podría condicionar el inicio de la puesta a corto plazo actuando como un importante agente modificador (factor próximo). Diversos estudios realizados con pequeños passeriformes han mostrado que estas aves comienzan su reproducción tras un ligero incremento de la temperatura (Kluyver 1951, Seel 1968, Perrins & McCleery 1989) o cuando ésta supera un determinado umbral (Dhondt 1970). No obstante este hecho podría tener una explicación no adaptativa, meramente fisiológica. Es decir, las hembras comenzarían la ovoposición en el período inmediatamente posterior a un incremento de temperatura ya que éste les podría permitir reducir los costes de termorregulación y así mejorar su condición a la hora de afrontar esta etapa (Perrins 1970). Otra posibilidad es que el efecto de la temperatura sea indirecto y en realidad el factor próximo sea una tercera variable correlacionada con la anterior: la disponibilidad de alimento. Para discernir la importancia relativa de cada variable Meijer y



colaboradores (1998) desarrollaron un experimento con estorninos *Sturnus vulgaris* en cautividad a los que sometieron a diferentes tratamientos de luz artificial. Estos autores encontraron una relación directa entre la temperatura y la fecha de puesta. Sin embargo, en otros estudios realizados con poblaciones naturales de pequeños paseriformes en los que se manipuló la disponibilidad de alimento también se observó una relación entre este recurso y el inicio de la ovoposición (Clamens & Isenmann 1989, Nilsson & Svensson 1993, Nager et al. 1997). Al igual que en el caso de la temperatura, este efecto podría ir ligado a la elevada demanda energética de la hembra al inicio de la primavera (Perrins 1970). La hipótesis alternativa sugiere que la época de cría de las aves insectívoras podría estar adaptada a la fecha de aparición de los insectos coincidiendo con el momento en el que se encuentran los pollos en el nido (Lack 1954, 1955). En este sentido, la cantidad de alimento disponible también podría desempeñar una función como pista externa para estas especies a la hora de decidir cuándo comenzar la reproducción (Nilsson 1994). Finalmente, una cuarta variable ambiental candidata a ser utilizada como estímulo o fuente de información es el desarrollo de la vegetación; especialmente el crecimiento de las hojas de los árboles deciduos (Slagsvold 1976). De este modo, el comienzo del desarrollo foliar podría indicar a las aves la proximidad del momento idóneo para comenzar la puesta (van Balen 1973, Blondel et al. 1993, Nager & van Noordwijk 1995). Sin embargo investigaciones más recientes han señalado que este efecto es debido en exclusiva a que la emergencia de las hojas conlleva la aparición de las larvas de los lepidópteros (Visser et al. 2002) por lo que podemos concluir que las aves no son capaces de responder antes diferentes estados de desarrollo de los brotes.

Las larvas de lepidóptero (orugas) forman el grueso de la dieta de los páridos durante el periodo reproductor (van Balen 1973, Perrins 1979, Barba et al. 1994). Las orugas aparecen una vez los árboles han abierto sus hojas y desaparecen cuando han alcanzado un completo desarrollo y se entierran en el suelo para pupar. La fenología de estos insectos viene determinada por la temperatura durante el período invernal (en concreto, la incidencia de las heladas), que condiciona junto al fotoperiodo el inicio y el final de la diapausa, y la primavera, que afecta a la fecha de eclosión de los huevos (ver revisión de van Asch & Visser 2007). Si los huevos eclosionan antes de que se produzca la apertura de las yemas la tasa de mortalidad se incrementa notablemente al carecer las orugas de alimento suficiente. Por el contrario, un retraso excesivo en la eclosión también puede tener graves consecuencias al disminuir la cantidad de hojas digestibles como resultado del aumento en la concentración de taninos (Feeny 1970). Así, existe una fuerte presión selectiva para lograr la máxima sincronía entre la eclosión de los huevos y la apertura de las yemas.

La relación entre determinadas variables abióticas (como la temperatura) y los organismos está supeditada al rango de condiciones que estos organismos experimentaron en el pasado (van Noordwijk & Müller 1994) y a los vínculos establecidos entre las diferentes



presiones selectivas y las fuentes de información que los organismos utilizan para anticiparse a ellas. Estas relaciones podrían estar siendo perturbadas como consecuencia del calentamiento global. Durante el último cuarto de siglo la temperatura primaveral se ha incrementado y esto ha provocado que las condiciones durante esta época del año también hayan sufrido algunas modificaciones de mayor o menor magnitud (Houghton et al. 1996). Como respuesta, numerosos estudios han mostrado que la fenología de algunas especies ha experimentado cambios en las últimas décadas; principalmente adelantos en la floración, en la llegada de especies migratorias o en el inicio de la época de cría (Beebee 1995, Crick & Sparks 1999, Peñuelas et al. 2002, Gordo & Sanz 2006a, b). Sin embargo, que la época de reproducción de las especies se esté adelantando no implica que la sincronía se mantenga. Un claro ejemplo es el caso de la geométrida *Operophtera brumata* y el roble albar *Quercus robur*. La apertura de las hojas de este roble se ha adelantado durante los últimos 25 años al igual que la de otras muchas especies. No obstante, la fecha de eclosión de los huevos de esta oruga no ha experimentado un avance suficiente para evitar un desacople en la sincronía herbívoro-planta hospedador. Esto parece ser debido a que, pese a que las temperaturas primaverales han aumentando, la incidencia de las heladas durante el invierno no ha descendido por lo que la diapausa de los insectos no se reduce y esto condiciona la fecha de eclosión (Visser & Holleman 2001).

Algo similar parece estar ocurriendo a un nivel superior, en la relación entre disponibilidad de orugas de lepidópteros y reproducción de aves insectívoras forestales. El grado de asincronía entre el momento de máxima abundancia de orugas y la fecha media en la que los pollos cuentan con 10 días de edad ha aumentado durante las últimas décadas (Visser et al. 2006). A la hora de explicar porqué estas especies no son capaces de ajustar su fecha de puesta a las nuevas condiciones del medio surgen dos hipótesis. La primera es que estas especies posean un mecanismo de control fisiológico no adaptativo para criar. Una segunda alternativa es que estas aves, debido a restricciones energéticas, sean incapaces de iniciar antes la reproducción. Esta última idea ha sido propuesta por autores de algunos países en los que el incremento de temperatura no ha sido uniforme a lo largo del periodo reproductor. Al incrementarse solamente las temperaturas durante la última fase de la primavera las hembras cuando inician la puesta se encuentran con una situación similar a la existente antes de la alteración climática (Visser et al. 1998). Sin embargo, en otras regiones de Europa en las que se están produciendo un aumento de las temperaturas en la fase temprana de la primavera la nueva situación podría no ser tan perjudicial. Cresswell y McCleery (2003) mostraron en un estudio llevado a cabo en Oxford (Reino Unido) cómo el carbonero común ha sido capaz mantener la sincronía entre su ciclo reproductor y la aparición de su presa principal mediante algunos mecanismos. En esta población, el aumento de la temperatura en los meses de marzo y abril ha provocado que la mayor parte de los individuos puedan completar sus puestas antes y puedan



adecuar su patrón de incubación para lograr un óptimo ajuste entre la fecha de eclosión y la abundancia de alimento.

Los dos estudios comentados anteriormente pueden servir para ilustrar la complejidad de las repercusiones que el calentamiento global está teniendo sobre la biología reproductiva de las aves insectívoras. El adelanto secular en la fenología reproductiva no se ha producido en todas las poblaciones por lo que la magnitud del desacople entre la disponibilidad de alimento y las necesidades de las aves presenta una amplia varianza. Para entender la respuesta de las aves al reciente cambio climático resulta necesario una aproximación multitrófica, que aborde los mecanismos de respuesta a distintos niveles. En la región Mediterránea son escasos los estudios realizados sobre el desarrollo del evento reproductor de las aves y su relación con la temperatura o la abundancia de recursos alimenticios. El presente estudio tiene como objetivo abordar el efecto de estos factores ecológicos sobre la biología reproductiva de dos especies de aves insectívoras forestales, el herrerillo común y el carbonero común. Estas dos especies son posiblemente las aves nidícolas más representativas de los bosques de hoja caduca en nuestro país. En los Montes de Toledo este tipo de hábitat lo encontramos en los fondos de valle, a menudo con distinta orientación. Esta peculiaridad nos puede servir para, de forma experimental, comprobar el efecto sobre la fenología de plantas-herbívoros (orugas)-predadores (aves) que puede tener la diferencia de temperatura ambiente existente entre dos bosques cercanos durante la primavera. Así, el fin último de este estudio es contribuir al estudio de los mecanismos próximos que provocan que las aves adelanten la reproducción en un escenario de calentamiento global y las repercusiones que esto puede conllevar en términos de eficacia biológica.

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de estudio

El estudio fue llevado a cabo en la Reserva de Los Quintos de Mora (Los Yébenes, Toledo), dependiente del Organismo Autónomo Parques Nacionales, durante la primavera de 2007. Este enclave abarca 6.862 hectáreas y se ubica en la parte central del Sistema Oretano, en la vertiente meridional de los Montes de Toledo (4° 04'W, 39° 25'N). Su relieve está constituido por una serie de alineaciones montañosas que forman parte de las sierras de Las Guadalerzas y El Pocito, con alturas comprendidas entre los 1.000 y los 1.200 metros y separadas por una vasta raña central. Dentro del bioclima mesomediterráneo, el ombroclima seco-subhúmedo favorece el desarrollo de vegetación fundamentalmente esclerófila, dominada por árboles y arbustos de hoja coriácea y perenne: encinas *Quercus rotundifolia*, madroños *Arbutus unedo* y,



en menor grado, alcornoques *Quercus suber*. En los fondos de valles cerrados y en las vaguadas, donde la humedad edáfica compensa la carencia de la ambiental, es donde buscan refugio las comunidades de caducifolios dominadas por el melojo (*Arbuto unedi-Querceto pyrenaicae*). Quejigos *Quercus faginea* subsp. *broteroi*, arces *Acer monspessulanum* y fresnos *Fraxinus* spp. penetran en las umbrías acompañando a esta especie (Gómez Manzaneque 1988).

Para realizar el presente trabajo de investigación se escogieron dos bosques de roble melojo o rebollo *Quercus pyrenaica* pues en este tipo de hábitat es donde el herrerillo común alcanza densidades más elevadas (Pulido 1997). La primera zona de estudio se ubicó en el paraje conocido como Barranco de Gil García. La otra zona se encuentra próxima a la cabecera del arroyo de Valdeyerno. Ambos bosques presentan un estado arbóreo similar y se hallan enfrentados en la rafia, a una distancia de unos 2 kilómetros. Las cajas-nido que se utilizaron (modelo C, tipo Párido) fueron instaladas a principios de la temporada de cría de 2005 (Sanz *et al.* inédito). Antes de comenzar el estudio los nidales fueron redistribuidos situándolos a una distancia media de 30 metros entre sí y protegidos con malla metálica y un tubo de plástico fijado a la entrada para evitar casos de depredación por parte de mustélidos y picos picapinos *Dendrocopos minor* (Potti & Merino 1994, Sanz 2001). En total fueron cien los nidales que se controlaron en cada una de las zonas. Trabajos de campo previos nos permitieron corroborar la ausencia de diferencias en cuanto a densidad de aves por hectárea entre los dos bosques.

Datos de temperatura

Los datos de temperatura se obtuvieron mediante registradores continuos (Gemini Data-loggers) programados para efectuar una lectura cada 5 minutos. Los registradores se colocaron en el interior de nidales vacíos para recrear la temperatura que experimentan las aves cuando se encuentran en el nido. El orificio de entrada de los nidales fue protegido mediante una malla metálica para evitar la entrada de pájaros o micromamíferos. Se instalaron tres registradores en cada una de las zonas de estudio. A la hora de situarlos se procuró elegir áreas representativas dentro de cada bosque con objeto de recoger la máxima variabilidad de temperatura. Los registros comenzaron el 30 de marzo y finalizaron el 24 de junio.

Desarrollo de las hojas de los robles

Se realizó un seguimiento del desarrollo foliar del roble melojo *Quercus pyrenaica* utilizando la escala de referencia dada por Cramm (1982). La escala consta de seis estadíos, con valores que van desde 1 (yemas cerradas) a 6 (hojas completamente desarrolladas). Los muestreos se realizaron cada cinco días. En cada muestreo se estimó el estado medio de los brotes en un radio de acción de 10 metros para cada una de las diez estaciones fijas que se establecieron por zona.



Datos de abundancia de lepidópteros

La abundancia de orugas fue estimada a partir de la presencia de heces en diferentes puntos de muestreo (*frass production*). Se ubicaron seis puntos de muestro permanentes en cada una de los dos bosques. Cada punto consistió en un embudo de plástico de 30 cm de diámetro con un colector de plástico al final en el cual se recogían las heces que caían de las copas de los robles y que eran producidas por orugas de lepidópteros. Los embudos fueron colocados a ras de suelo y a un metro de distancia del tronco del roble. Las muestras se recogían cada cuatro días y eran almacenadas en sobres de papel. Al concluir el trabajo de campo las muestras fueron secadas durante 12 horas a 60 °C y posteriormente se intentó eliminar todos aquellos materiales (inflorescencias, pequeños insectos, crisálidas) que no fueran heces de oruga. Finalmente, el contenido de los sobres fue pesado con una balanza electrónica (precisión = 0.1 mg). El peso medio en seco de estas muestras nos da una medida de la variación estacional de la densidad de orugas en ambos bosques (van Balen 1973, Zandt 1994, Seki & Takano 1998).

Protocolo de campo

Se realizó un seguimiento exhaustivo de los nidales durante la época de cría. A comienzos de la estación los nidales fueron revisados cada 2-3 días para detectar, a partir de la presencia de material para construir el nido, aquellos que habían sido ocupados. Una vez completado el nido se realizaron visitas diarias para conocer la fecha de puesta del primer huevo. Finalizada la puesta calculamos la fecha de eclosión considerando un período de incubación de 10 días (Cramp & Perrins 1993) y realizamos visitas para comprobar el número de pollos nacidos. Cuando los pollos contaban con 8 días de edad se intentó capturar el mayor número posible de individuos adultos mediante la colocación de una trampa en el orificio de entrada del nidal. Ésta consistía en una trampilla que era activada cuando algún miembro de la pareja accedía al interior del nidal para cebar a los pollos. Cada individuo que se capturó fue anillado (DGCONA-MMA), pesado con una balanza electrónica (precisión 0.5 g), se le tomó una medida de la longitud del metatarso con un calibre digital y se le midió el ala (método de la cuerda máxima, según Svensson 1996). Todos los individuos fueron sexados y se estimó su edad en base a las características de su plumaje (Jenni & Winckler 1994). Los mismos datos relativos a su tamaño y condición corporal les fueron tomados a los pollos cuando tenían 13 días. Por último, se realizó una visita pasados 20 días desde la fecha de eclosión para comprobar el número de pollos volados. Como estimadores del éxito reproductor empleamos: tasa de eclosión (porcentaje de huevos que eclosionaron), tasa de supervivencia (porcentaje de pollos que encontramos en el nido 13 días después de la eclosión respecto al número total de pollos nacidos) y éxito absoluto (porcentaje de pollos volados respecto al tamaño de puesta).



El grado de sincronía se calculó a partir de la fórmula (sincronía = día de eclosión + 9 – momento de máxima abundancia de orugas *peak date*) dada por Visser y colaboradores (2006).

Análisis estadísticos

Las diferencias de temperatura entre los dos bosques fueron analizadas mediante tests de la *t* para datos apareados. Con el fin de inferir posibles diferencias existentes entre las dos zonas al comparar parámetros reproductivos se utilizaron modelos lineales generalizados (GLM). En algunos casos, debido al pequeño tamaño de la muestra, empleamos la prueba no paramétrica U de Mann-Whitney. Los análisis de frecuencias se realizaron con la prueba de la G y aplicando la corrección de Williams. Para las correlaciones se usó siempre el coeficiente de Spearman. Previamente a los cálculos se comprobó que los datos no se desviaban de la distribución normal mediante el test de Kolmogorov-Smirnov. Ciertas variables (éxito de eclosión, éxito de supervivencia y éxito absoluto) fueron transformadas mediante el arcoseno de la raíz cuadrada de la variable cuando su distribución se alejó de la normalidad. Para el caso del carbonero común sólo se incluyen los datos relativos a las primeras nidadas. Todos los análisis se llevaron a cabo con el programa Statística 6.0. Los resultados son expresados como la media \pm desviación típica.

RESULTADOS

Datos de temperatura

Los valores medios de temperatura durante el periodo de estudio ($^{\circ}\text{C}$) fueron 13.77 ± 6.21 y 13.65 ± 6.58 en Gil García y en Valdeyerno, respectivamente. La diferencia de temperatura entre ambos bosques fue significativa (prueba de la *t*; $t_{1,2054} = 9.78$, $P < 0.001$), presentando Gil García una temperatura 0.121°C (± 1.27) superior en promedio a la registrada en Valdeyerno. Sin embargo, esta relación no fue constante a lo largo de la estación (Fig. 1). En la última fase de la primavera la tendencia se invierte, registrándose en Valdeyerno temperaturas más elevadas que en Gil García (Tabla 1).

Período	Diferencia de temperatura ($^{\circ}\text{C}$) entre Gil García y Valdeyerno
30 marzo-30 abril	0.526 ± 1.10
1 mayo- 31 mayo	-0.015 ± 1.14
1 junio-24 junio	-0.209 ± 1.47

Tabla 1. Valores promedio de las diferencias de temperatura existentes entre las zonas de estudio.

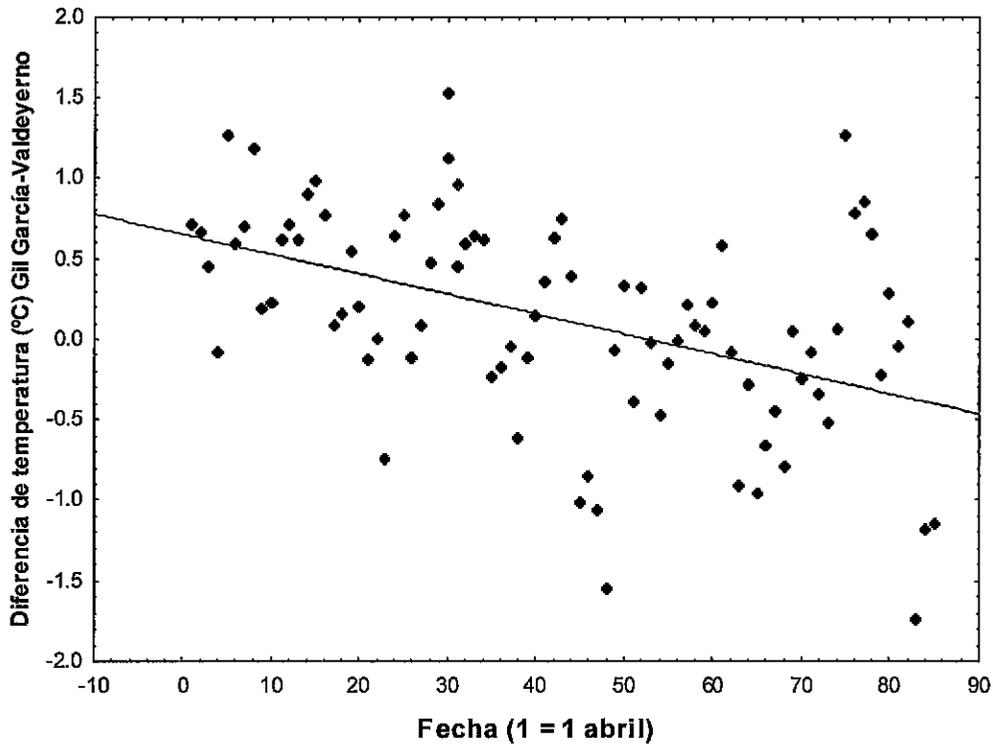


Fig. 1. Variación de la diferencia térmica entre ambos bosques durante el período reproductor.

También encontramos diferencias significativas entre los dos bosques al comparar las temperaturas máximas diarias ($t_{1,85} = 5.59$, $P < 0.001$). En Valdeyerno se registraron valores de temperatura más extremos que en Gil García. Por el contrario, ambas zonas no difirieron al analizar los valores mínimos diarios ($t_{1,85} = 1.82$, $P = 0.07$).

Desarrollo de las hojas de los robles

Las yemas de los robles comenzaron a despuntar alrededor del 10 de abril en ambos bosques. Durante unas semanas observamos en Gil García un estado más avanzado de los robles en comparación con Valdeyerno (Fig. 2). Sin embargo, en ambos bosques las hojas alcanzaron su desarrollo total alrededor del 10 de mayo (Fig. 2)

Abundancia de lepidópteros

Las orugas comenzaron a aparecer a partir de la última semana del mes abril. En Gil García se detectó una mayor cantidad de orugas que en Valdeyerno antes de llegar al momento de máxima abundancia, que tuvo lugar en ambos bosques alrededor del 20 de mayo (Fig. 3). El pico de abundancia fue más acusado en Valdeyerno donde el intervalo de tiempo existente entre la fecha de aparición de las orugas y el momento en el que empiezan a descolgarse de las copas para pupar, fue menor (Fig. 3).



Malacosoma neustria y *Lymantria dispar* fueron las dos especies más abundantes. La primera fue más temprana que la segunda, que apareció más tarde en ambos bosques. Otras especies frecuentes fueron *Tortrix viridiana* y las geométridas *Ennomos quercuaria* y *Erannis defoliaria*. *Euproctis chrysoorrea*, *Alsophila aescularia*, *Operophtera brumata* y *Apocheima hispidaria* también fueron detectadas aunque en una baja proporción.

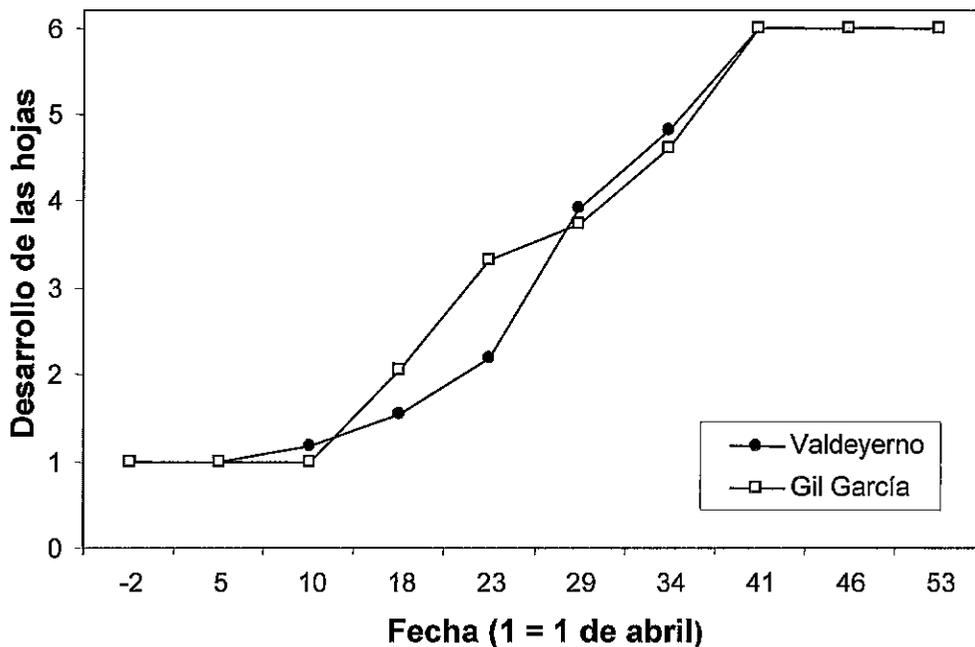


Fig. 2. Fenología en el desarrollo de las hojas de los robles melojos según la escala de referencia dada por Cramm (1982).

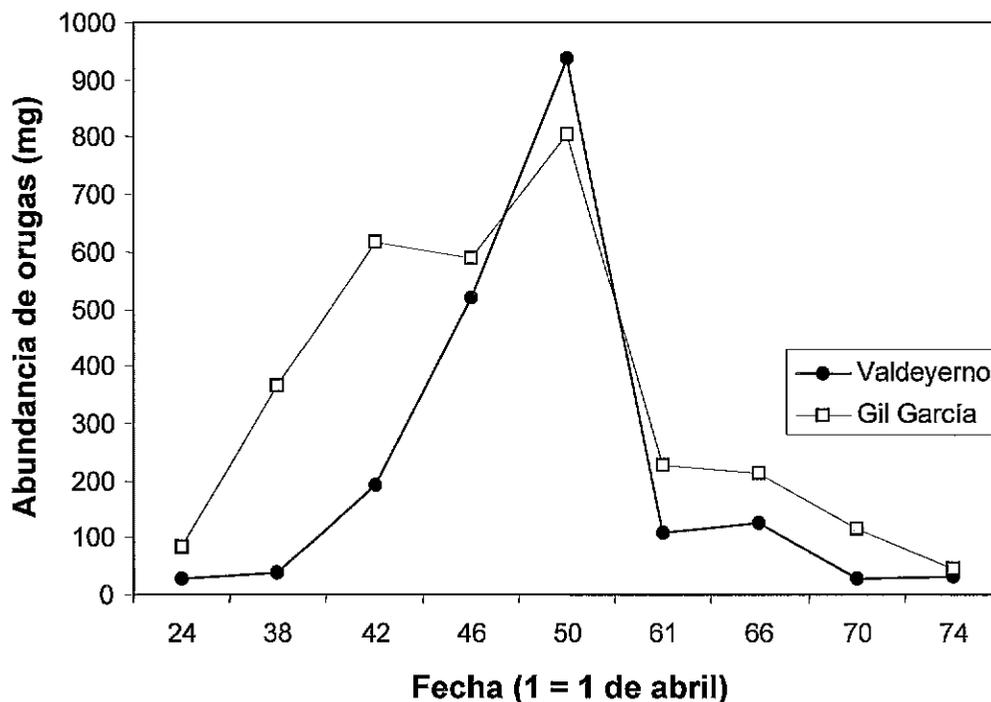


Fig. 3. Estima de la abundancia de orugas de lepidópteros medida como resultado del peso medio de las heces recolectadas bajos los árboles en ambas zonas de estudio durante el período reproductor.



Tasa de ocupación de los nidales

En las dos zonas de estudio se ocuparon más de la mitad de los nidales; el 77% en el Barranco de Gil García y el 67% en el arroyo de Valdeyerno. El herrerillo común fue la especie más abundante en ambos bosques con 50 y 52 nidos en Valdeyerno y Gil García, respectivamente. El carbonero común fue la siguiente especie en cuanto a ocupación. Encontramos 17 nidos en Gil García (de ellos, seis correspondientes a segundas puestas) y 15 (la mitad de ellos identificados como segunda nidada) en Valdeyerno. En Gil García otras dos especies hicieron uso de las cajas-nido aunque en una baja proporción: el trepador azul *Sitta europaea*, que ocupó cuatro nidales, y el chochín *Troglodytes troglodytes*, que presentó la misma tasa de ocupación. La presencia de trepador azul también fue minoritaria en el arroyo de Valdeyerno, donde sólo encontramos dos nidales ocupados por esta especie.

Fecha de puesta

El valor promedio de la fecha de puesta en el caso del herrerillo común difirió de forma significativa entre bosques (ANOVA; $F_{1,94} = 5.97$, $P = 0.016$). En Gil García los herrerillos comenzaron la reproducción aproximadamente una semana antes que en Valdeyerno (Figura 4).

La fecha de puesta de las primeras nidadas de los carboneros no varió entre zonas (U de Mann-Whitney; $U = 30$, $P = 0.44$). El valor medio fue 15.50 ± 12.95 ($n = 11$) y 17.42 ± 8.75 ($n = 7$) para Gil García y Valdeyerno, respectivamente.

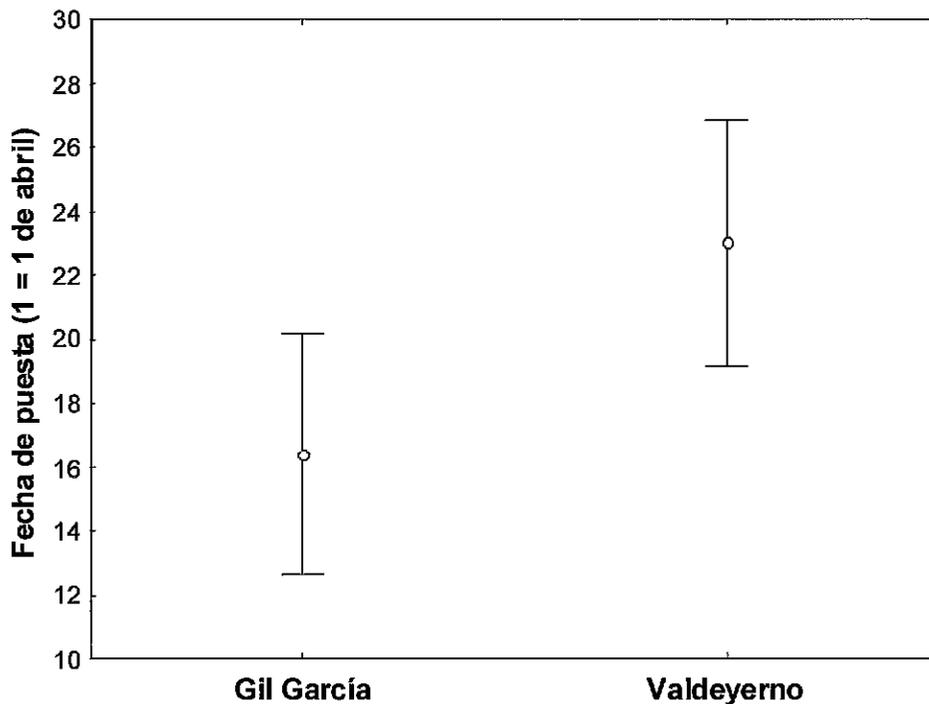


Fig. 4. Valor promedio de la fecha de puesta del herrerillo común en las dos zonas de estudio: Barranco de Gil García ($n = 49$) y arroyo de Valdeyerno ($n = 47$).



Interrupciones durante la puesta ("laying gaps")

Tras controlar por fecha y tamaño de puesta, observamos diferencias significativas entre las dos zonas de estudio en el número de interrupciones durante la ovoposición (Fig. 5; ANCOVA, Zona de estudio: $F_{1,85} = 9.91$, $P < 0.01$; Fecha de puesta: $F_{1,85} = 24.99$, $P < 0.01$; Tamaño de la puesta: $F_{1,85} = 9.72$, $P < 0.01$). El número de interrupciones decreció significativamente con el transcurso de la estación ($\beta = -0.58$, $t = -4.99$, $P < 0.01$) y se relacionó de forma significativa con el tamaño de puesta ($\beta = -0.35$, $t = -3.11$, $P < 0.01$). En Gil García fueron más frecuentes las pausas durante la secuencia de puesta que en Valdeyerno (2.40 ± 2.95 frente a 0.48 ± 0.98 días en promedio).

Para el caso del carbonero común no encontramos diferencias significativas en el número de pausas durante la puesta entre los dos bosques considerando sólo las primeras nidadas (U de Mann-Whitney; $U = 36.5$, $P = 0.85$).

Para ambos casos sólo se incluyeron las puestas en las que se completó la incubación. El número de puestas de herrerillo que fueron desertadas fue similar en ambas zonas de estudio (dos nidos en cada una de las zonas). El número de puestas abandonadas también coincidió para el caso del carbonero común (dos puestas desertadas por bosque).

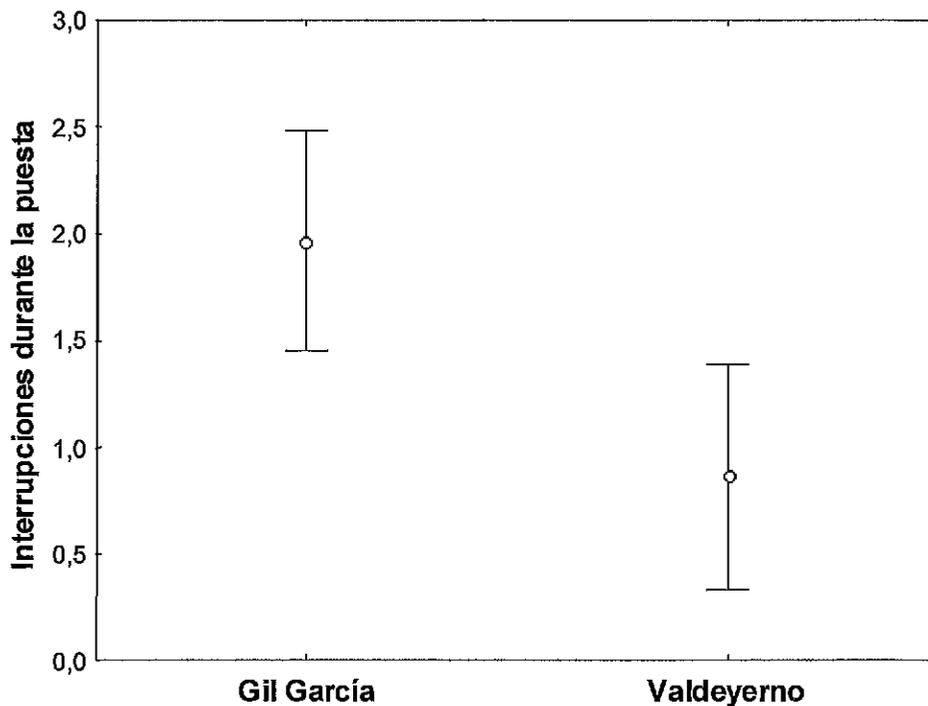


Fig. 5. Valor medio (días) de las pausas registradas durante la fase de puesta en las dos zonas de estudio: Barranco de Gil García ($n = 44$) y arroyo de Valdeyerno ($n = 45$).

Tamaño de puesta

Al comparar el tamaño de puesta de los herrerillos encontramos diferencias estadísticamente significativas entre zonas incluyendo en el análisis la fecha de puesta como



covariable (Fig. 6; ANCOVA, Zona de estudio: $F_{1,91} = 9.16$, $P < 0.01$; Fecha de puesta, $F_{1,91} = 67.41$, $P = 0.01$). El tamaño de puesta se correlacionó de forma negativa con la fecha de puesta ($\beta = -0.67$, $t = -8.21$, $P < 0.01$). Los valores promedio fueron de 8.62 ± 2.43 y 8.95 ± 2.13 huevos para Gil García y Valdeyerno, respectivamente.

El tamaño de puesta para las primeras nidadas de carbonero no difirió de forma estadísticamente significativa entre bosques (U de Mann-Whitney; $U = 28$, $P = 0.34$). El valor medio fue de 8.66 ± 2.16 ($n = 12$) en Gil García y 8.88 ± 1.89 ($n = 8$) en Valdeyerno.

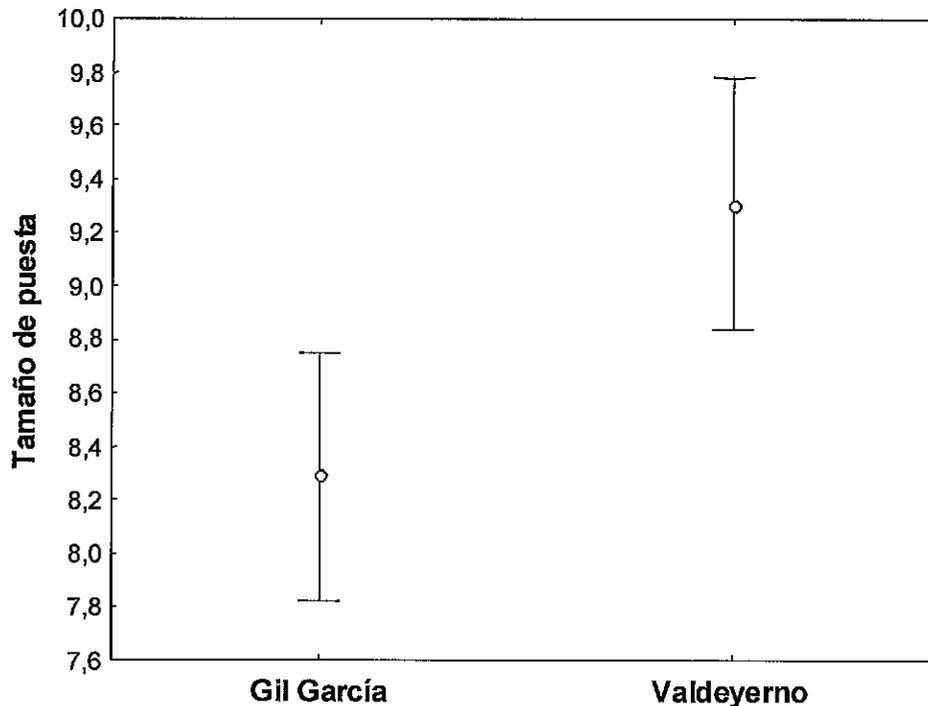


Fig. 6. Diferencias en cuanto a tamaño de puesta entre Gil García ($n = 48$) y Valdeyerno ($n = 46$).

Período de incubación

No encontramos un efecto de la zona de estudio sobre el período de incubación de los herrerillos tras controlar por fecha de puesta y tamaño de puesta (ANCOVA, Zona de estudio: $F_{1,85} = 0.11$, $P = 0.74$; Fecha de puesta: $F_{1,85} = 33.09$, $P < 0.01$; Tamaño de puesta: $F_{1,85} = 4.54$, $P = 0.03$). La longitud del período de incubación decreció significativamente con el transcurso de la estación ($\beta = -0.70$, $t = -5.75$, $P < 0.01$) y se relacionó de forma negativa con el tamaño de puesta ($\beta = -0.25$, $t = -2.13$, $P < 0.01$). Esta fase duró en promedio 10.90 ± 1.92 ($n = 44$) y 10.28 ± 1.32 ($n = 45$) días en Gil García y en Valdeyerno respectivamente.

La longitud media del período de incubación de los carboneros fue de 10.36 ± 1.62 días ($n = 11$) en el Barranco de Gil García y 9.57 ± 0.97 días en el arroyo de Valdeyerno ($n = 7$). Esta diferencia entre los dos robledales no resultó significativa (U de Mann-Whitney; $U = 23.5$, $P = 0.17$).



Tamaño y condición corporal de los padres

El valor medio (mm) de longitud del tarso de las hembras de herrerillo fue 16.47 ± 1.43 ($n = 48$) en Gil García y 16.24 ± 1.23 ($n = 42$) en Valdeyerno. Esta diferencia no resultó significativa (ANOVA, $F_{1,88} = 3.22$, $P = 0.07$). Sí observamos una tendencia para el caso de los machos (ANOVA, $F_{1,73} = 3.92$, $P = 0.051$), encontrando individuos con una mayor longitud del tarso en el Barranco de Gil García (16.90 ± 1.71 , $n = 37$) en comparación con los de Valdeyerno (16.58 ± 1.44 , $n = 38$).

El valor medio (mm) de longitud del ala plegada para las hembras de herrerillo fue 61.34 ± 4.93 ($n = 48$) y 60.51 ± 3.71 ($n = 42$) en Gil García y Valdeyerno, respectivamente. Esta diferencia no fue estadísticamente significativa (ANOVA, $F_{1,88} = 2.74$, $P = 0.10$). Los machos tampoco difirieron de forma significativa entre los dos bosques (ANOVA, $F_{1,72} = 0.41$, $P = 0.52$). Los valores medios que resultaron fueron 63.43 ± 5.70 y 62.98 ± 4.82 en Gil García ($n = 36$) y Valdeyerno ($n = 38$), respectivamente.

El valor en promedio (g) del peso de las hembras fue de 9.85 ± 2.43 ($n = 48$) en Gil García y 9.84 ± 2.66 ($n = 40$) en el arroyo de Valdeyerno. Estos valores no resultaron ser significativamente diferentes tras controlar por la fecha de puesta y la longitud del tarso (ANCOVA, Zona de estudio: $F_{1,84} = 0.13$, $P = 0.71$; Fecha de puesta: $F_{1,84} = 7.10$, $P < 0.01$; Longitud del tarso: $F_{1,84} = 39.91$, $P < 0.01$). Incluyendo estos mismos parámetros como covariables, tampoco encontramos un efecto significativo de la zona sobre el peso de los machos (ANCOVA, Zona de estudio: $F_{1,68} = 0.35$, $P = 0.55$; Fecha de puesta: $F_{1,68} = 14.13$, $P < 0.001$; Longitud del tarso: $F_{1,68} = 40.02$, $P < 0.01$). En el Barranco de Gil García ($n = 35$) el valor medio obtenido fue de 10.14 ± 3.22 , mientras que en Valdeyerno ($n = 38$) fue de 9.98 ± 2.48 .

En cuanto a los carboneros adultos, no se llevaron a cabo los análisis oportunos como consecuencia del bajo tamaño de la muestra.

Edad de los padres

Para el caso de las hembras de herrerillo, la proporción de clases de edad no fue independiente de la zona de estudio ($G = 5.45$, $P = 0.05$). En Valdeyerno encontramos la población sesgada a favor de los individuos jóvenes (individuos que nacieron el año anterior, es decir, reproductores noveles): un 75% del total de la muestra. Por el contrario, en Gil García la mitad (50%) de los individuos capturados fueron reproductores inexpertos.

La asociación entre zonas de estudio y clases de edad no resultó significativa en el caso de los machos ($G = 1.14$, $P > 0.05$). El 57% de los individuos capturados en Valdeyerno fueron individuos con más de un año de edad (reproductores expertos). En Gil García los adultos pertenecientes a esta misma categoría representaron un 68% de total de la muestra.



Tamaño y condición corporal de los pollos

La longitud del tarso de los pollos de herrerillo no difirió de forma significativa entre bosques (ANOVA, $F_{1,87} = 0.15$, $P = 0.70$). En Gil García el valor medio (mm) fue 15.74 ± 1.63 ($n = 45$) y en Valdeyerno 15.70 ± 1.51 ($n = 44$).

La zona de estudio no tuvo un efecto significativo en cuanto a la longitud del ala de los pollos (ANOVA, $F_{1,87} = 0.49$, $P = 0.48$). Los valores en promedio (mm) para cada bosque fueron 40.40 ± 5.15 ($n = 45$) y 40.87 ± 4.87 ($n = 44$) para Gil García y Valdeyerno, respectivamente.

Tampoco se encontraron diferencias significativas relativas al peso de los pollos (ANOVA, Zona de estudio: $F_{1,87} = 0.01$, $P = 0.91$). En Gil García el valor medio obtenido (g) fue de 10.83 ± 3.34 ($n = 45$), ligeramente superior al encontrado en el arroyo de Valdeyerno (10.81 ± 3.07 ; $n = 44$). En ninguno de los casos anteriores la fecha de puesta o el número de pollos en nidos se relacionaron de forma significativa con el tamaño o la condición de las crías.

Para los carboneros no se encontró en efecto de la zona de estudio sobre la longitud del tarso (U de Mann-Whitney; $n_1 = 10$, $n_2 = 7$, $U = 34$, $P = 0.92$). De igual forma, la longitud del ala no difirió entre bosques (U de Mann-Whitney; $n_1 = 10$, $n_2 = 7$, $U = 22$, $P = 0.20$) y tampoco lo hizo el peso de los pollos (U de Mann-Whitney; $n_1 = 10$, $n_2 = 7$, $U = 33$, $P = 0.84$).

Éxito reproductor

Controlando por la fecha y el tamaño de puesta obtuvimos diferencias significativas entre las dos zonas en la tasa de eclosión de los huevos de herrerillo (ANCOVA, Zona de estudio: $F_{1,85} = 9.88$, $P < 0.01$; Fecha de puesta: $F_{1,85} = 6.51$, $P = 0.012$; Tamaño de puesta: $F_{1,85} = 9.77$, $P < 0.01$). En Valdeyerno los huevos presentaron una mayor probabilidad de eclosión que en Gil García (Fig. 7).

El éxito de supervivencia de los pollos de herrerillo no se vio afectado de forma significativa por el tipo de bosque tras incluir el número de pollos en nido como covariable (ANCOVA, Zona de estudio: $F_{1,86} = 0.48$, $P = 0.48$; Pollos 8 días: $F_{1,86} = 11.75$, $P < 0.01$).

Por último, se encontraron diferencias significativas en el éxito reproductor absoluto de las parejas entre las dos zonas (ANCOVA, Zona de estudio: $F_{1,86} = 6.95$, $P < 0.01$; Tamaño de puesta: $F_{1,86} = 7.32$, $P < 0.01$). En Valdeyerno un mayor número de huevos resultaron finalmente en pollos que lograron emanciparse del nido. Por el contrario, en el Barranco de Gil García la relación entre el número de volantones y el tamaño de la puesta fue menor (Fig. 8).

El éxito reproductor de las primeras nidadas de los carboneros no difirió entre zonas para ninguno de los parámetros utilizados al estimar esta variable (U de Mann-Whitney, Tasa de eclosión: $U = 14.5$, $n_1 = 9$ y $n_2 = 6$, $P = 0.14$, Tasa de supervivencia: $U = 24$, $n_1 = 9$ y $n_2 = 6$, $P = 0.72$, Éxito absoluto: $U = 14.5$, $n_1 = 9$ y $n_2 = 6$, $P = 0.14$).

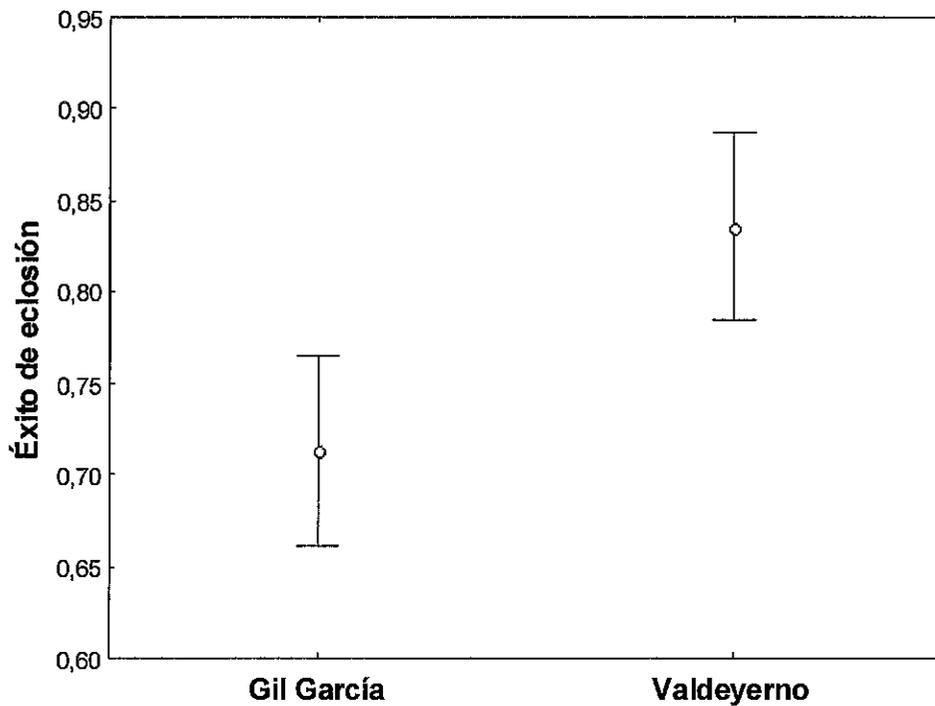


Fig. 7. Tasa de eclosión de los herrerillos en las dos zonas de estudio: Gil García (n = 44) y Valdeyerno (n = 45).

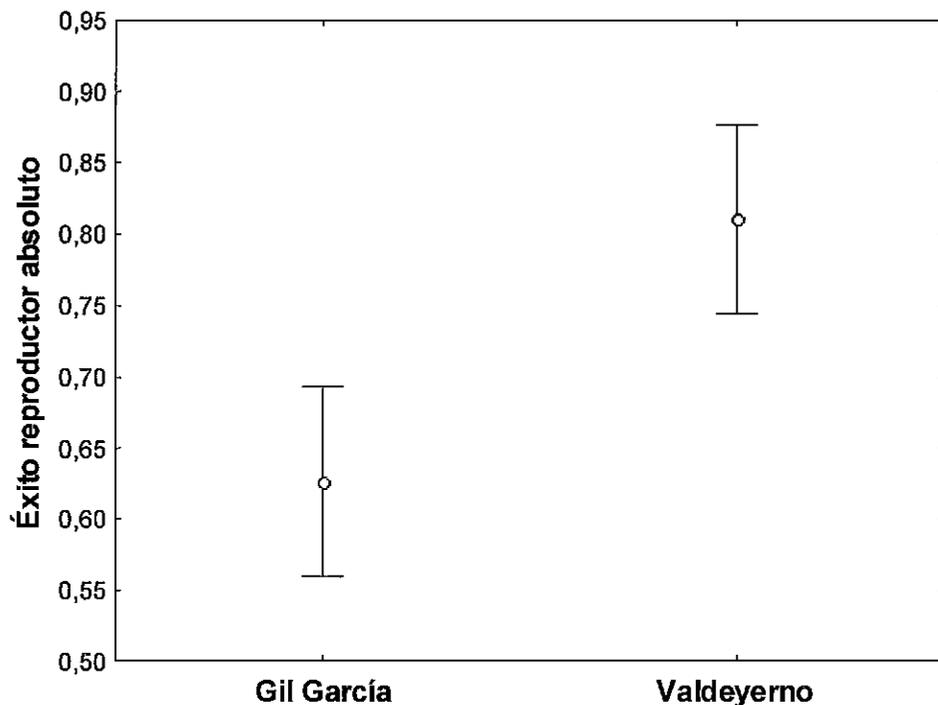


Fig. 8. Éxito reproductor total o absoluto de los herrerillos en cada uno de los bosques muestreados.

Grado de sincronía

El valor medio del grado de sincronía estimado fue -4.57 ± 1.59 (n = 45) en Gil García y 0.02 ± 1.59 (n = 45) en Valdeyerno. Esta diferencia entre zonas resultó estadísticamente significativa (ANOVA, $F_{1,87} = 4.17$, $P = 0.043$).



En Valdeyerno las distribución de las puestas de herrerillo pareció ajustarse más al momento de máxima disponibilidad de presas que en Gil García, donde encontramos que la mayoría de las parejas reproductoras se adelantaron tomando como punto de referencia esa misma fecha (Figuras 9).

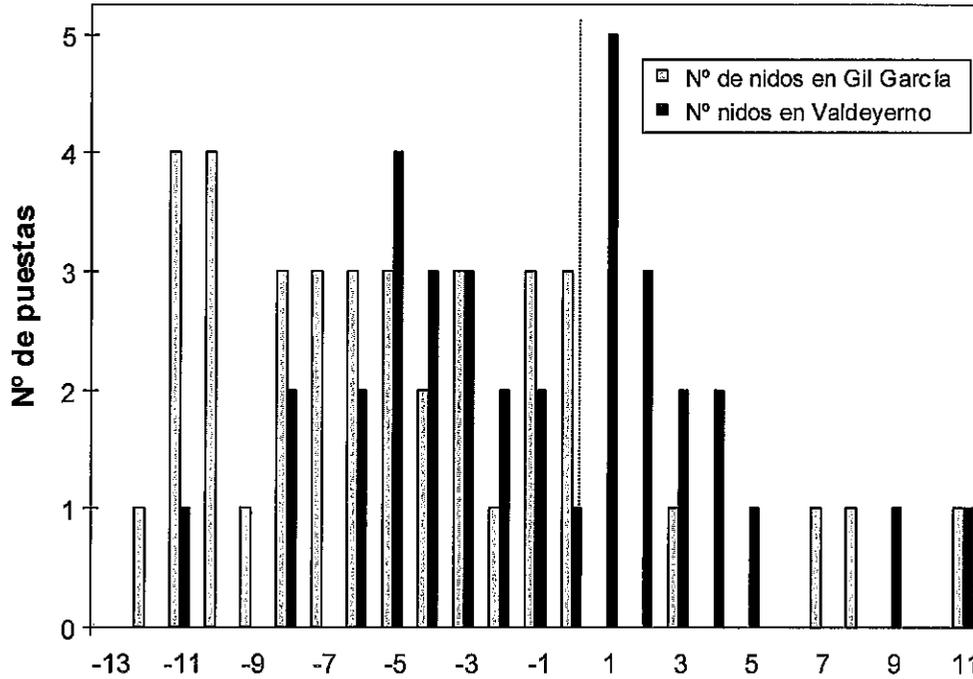


Fig. 9. Distribución de las puestas de herrerillo en relación al pico de orugas en ambos bosques.

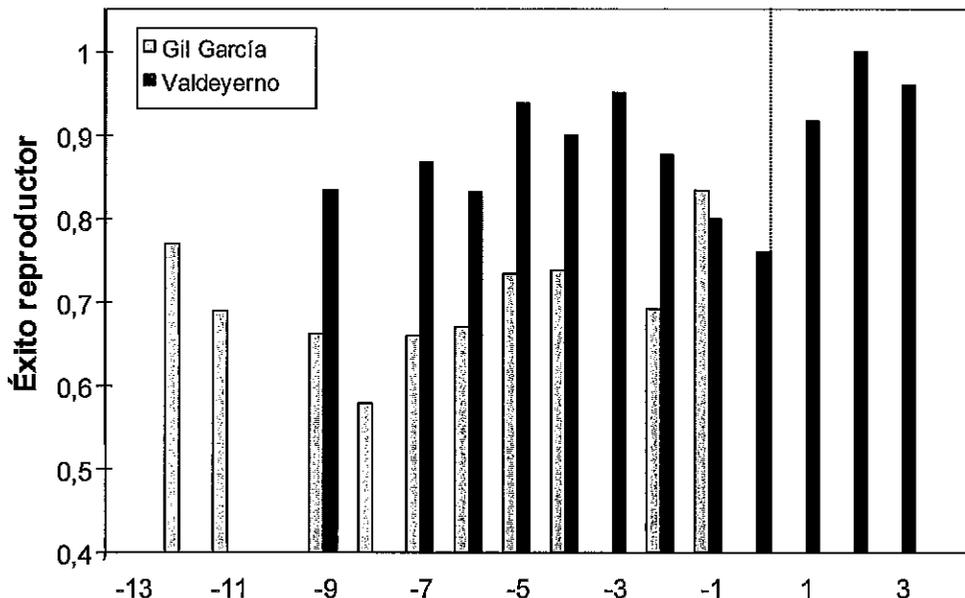


Fig. 10. Variación de los valores promedio diarios de éxito reproductor en relación al momento de máxima disponibilidad de presas. Sólo se incluyen los días en los que hubo más de una puesta.

El adelanto de las puestas de herrerillo común registrado en el Barranco de Gil García no parece tener repercusiones importantes sobre la viabilidad de la descendencia. Al asociar los



valores de éxito reproductor absoluto con la disponibilidad de orugas no observamos un efecto claro de esta variable sobre la eficacia biológica de los herrerillos en ninguno de las dos zonas de estudio (Figura 10).

Relación temperatura-patrón de las puestas

Se observó una correlación negativa entre el porcentaje de puestas que tuvieron pausas durante el período de ovoposición y la temperatura mínima (Figura 11; Spearman, $r = -0.76$, $P < 0.01$). Esta variable condicionó en gran medida la distribución de las nidadas en ambas zonas (Figuras 12 y 13). En Gil García una considerable proporción de las parejas reproductoras (44%) iniciaron sus puestas en el intervalo comprendido entre el 3 y el 12 de abril tras producirse la semana anterior un notable incremento de las temperaturas. La primera semana de abril esos valores bajaron bruscamente durante un período en el que también fueron muy frecuentes las precipitaciones. En Valdeyerno, el pico o momento en que hay una mayor cantidad de hembras iniciando la ovoposición estuvo más concentrado que en Gil García y tuvo lugar en torno al 15 de abril.

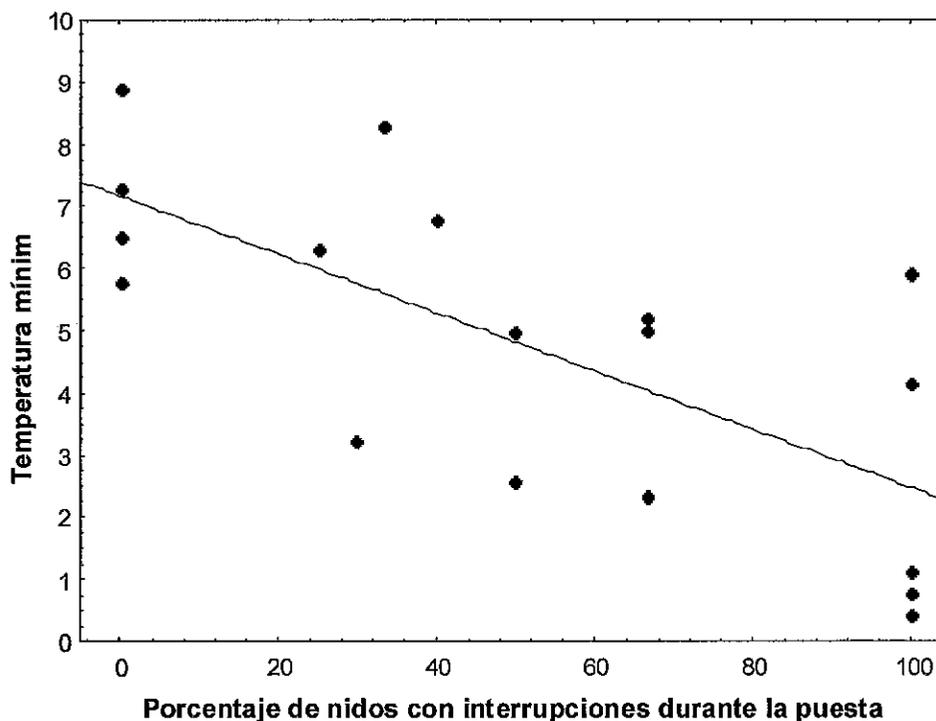


Fig. 11. Relación entre las temperaturas mínimas diarias y el porcentaje de nidos en los que se observaron interrupciones durante la secuencia de puesta calculada a partir de la fecha en la que se depositó el primer huevo. Sólo se incluyen los días en los que hubo más de una puesta.

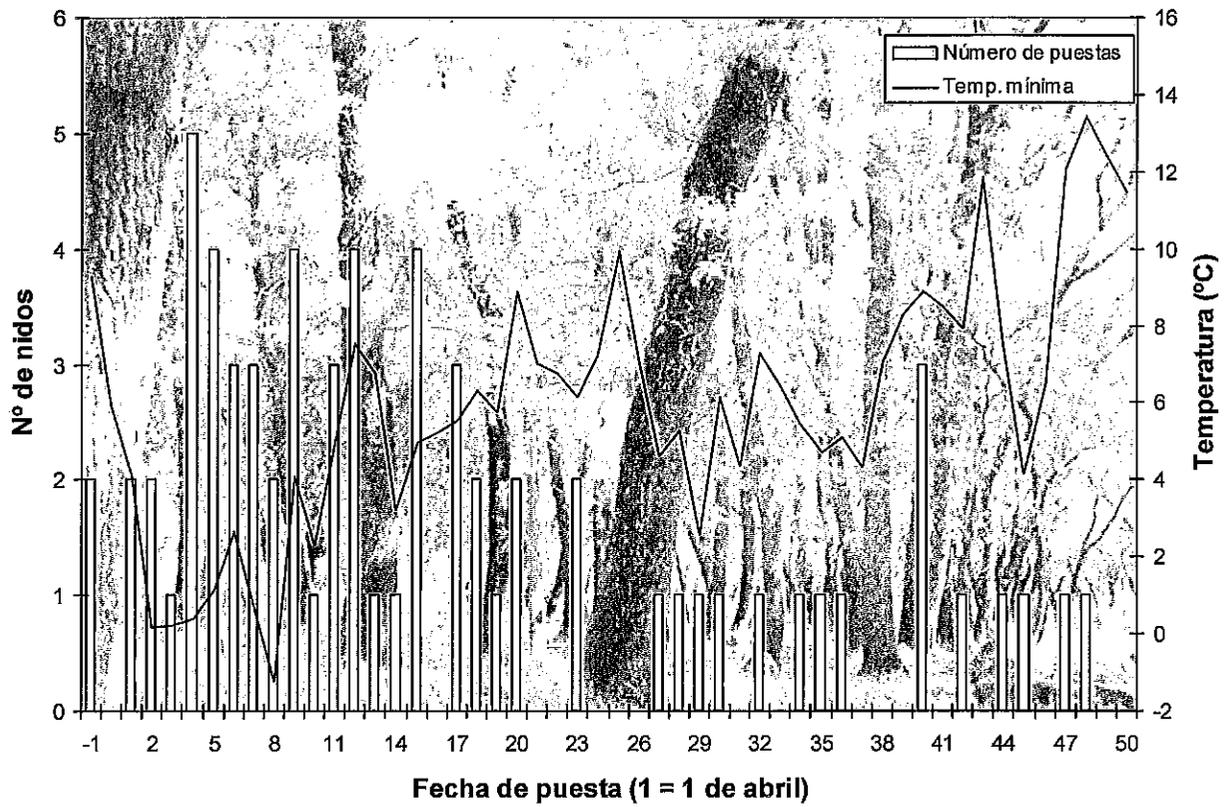


Fig. 12. Efecto de las temperaturas mínimas registradas en el Barranco Gil García sobre el número de nidos diarios en los que se encontró el primer huevo. Sólo se incluyen las puestas previas al momento de máxima abundancia de alimento de todas las especies que hicieron uso de los nidales.

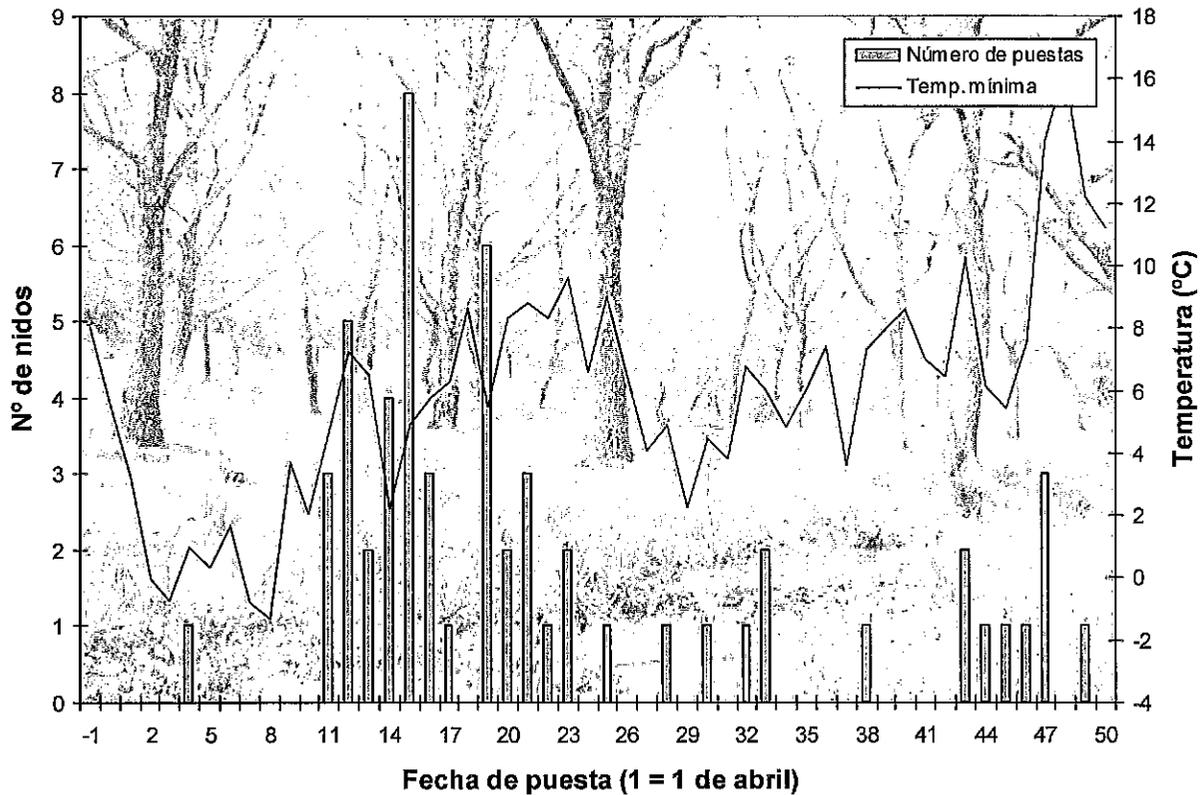


Fig. 13. Efecto de las temperaturas mínimas registradas en el arroyo de Valdeyerno sobre el número de nidos diarios en los que se encontró el primer huevo. Sólo se incluyen las puestas previas al momento de máxima abundancia de alimento de todas las especies que hicieron uso de las nidales.



DISCUSIÓN

A tenor de los resultados obtenidos, podemos aseverar que las diferencias a escala microclimática existentes entre los dos bosques tienen un efecto sobre el desarrollo del evento reproductor de estas pequeñas aves forestales. En Gil García observamos que la fenología de las especies vegetales (melojos y quejigos) y de los insectos se adelantó en comparación con Valdeyerno, aunque en ambas zonas el momento en el que las hojas de los robles completan su desarrollo y el momento de máxima disponibilidad de orugas de lepidóptero sucedieron a la par. El desarrollo más temprano de los brotes (y con ello la aparición de las primeras larvas) observado en Gil García bien podrían servirnos como argumento a la hora de intentar explicar las diferencias en fecha de puesta encontradas entre las dos zonas de estudio. Estas variables están fuertemente correlacionadas con la temperatura de los meses de marzo y abril. Según Lack (1966) el alargamiento del día es el principal factor que pone a las aves en disposición de reproducirse pero, además, debe existir algún factor corrector que actúe a muy corto plazo. En el caso de estas aves de pequeño tamaño y elevada tasa metabólica dicho agente modificador es la temperatura de los meses previos al inicio de la época de cría. Las temperaturas más elevadas registradas en el Barranco de Gil García en comparación con Valdeyerno podrían inducir a las aves a comenzar antes la reproducción pese a que, tal y como nuestros datos apuntan, este adelanto parece no haber resultado muy beneficioso para los individuos en términos de eficacia biológica.

Todo parece indicar que las temperaturas experimentadas en Gil García durante la fase de puesta no fueron lo suficientemente elevadas como para permitir a las parejas reproductoras llevar a cabo dos fases como la ovoposición y la incubación, que conllevan una alta demanda energética, de forma completamente satisfactoria (Perrins 1970, 1996; Stevenson & Bryant 2000). En Gil García el tamaño de puesta fue menor que en Valdeyerno y también fue superior el número de interrupciones o pausas durante la secuencia de puesta. Diversos estudios han puesto de manifiesto la influencia de los valores mínimos de temperatura sobre el proceso de formación del huevo (Yom-Tov & Hilborn 1981, Yom-Tov & Wright 1993). En noches frías, sobre todo en períodos lluviosos, los costes de termorregulación pueden reducir la energía disponible para afrontar la producción de los huevos. Esta circunstancia también podría afectar al correcto desarrollo del embrión, cuya formación comienza una vez que el huevo supera un umbral conocido como temperatura fisiológica cero (PZT), estimado entre los 25 y los 27 °C (Drent 1975, Haftorn 1984). La baja tasa de eclosión reportada en Gil García en comparación con Valdeyerno vendría a apoyar esta idea.

De acuerdo a lo expuesto con anterioridad, la disponibilidad de alimento podría ser un factor limitante más decisivo para la hembra al inicio de la reproducción que para los pollos



cuando se encuentran en pleno crecimiento (Nilsson & Smith 1988, Moreno 1989, Sanz 1996, 2001, Tremblay et al. 2003, Arriero et al. 2006). En este sentido, diversos estudios han mostrado que fases de la reproducción como la incubación (Moreno & Sanz 1994) o el período de tiempo en el que, debido a la ausencia de plumas, la nidada necesita aporte de calor para así evitar casos de hipotermia (Sanz & Tinbergen 1999) son tan costosas en términos energéticos como es la ceba de los pollos poco antes de finalizar su período de estancia en el nido. Así, en estas fases también resulta necesario tener una alta disponibilidad de recursos alimenticios, sobre todo para las hembras que son las encargadas de llevar a cabo estas funciones en la mayoría de las especies de aves trogloditas de pequeña talla. Conocer cuáles son los recursos que usan durante este período de tiempo y si la fenología de estos recursos también se está viendo afectada por el calentamiento global resulta de vital importancia (Visser et al. 2004). Los resultados de nuestro estudio muestran que posiblemente las hembras de herrerillo nidificantes en el Barranco de Gil García no hayan sido capaces de obtener los nutrientes necesarios para afrontar de manera adecuada el inicio de la época de cría pese al adelanto de la fenología de robles y larvas de lepidóptero. Este hecho, unido a las condiciones meteorológicas, posiblemente sea responsable del efecto que el adelanto secular de la fecha de puesta produjo sobre el resto de fases del evento reproductor en esta zona.

Atendiendo a la relación entre el éxito reproductor de las parejas y la abundancia de alimento no encontramos una distribución acorde con el pico o momento de máxima disponibilidad de orugas. Tampoco encontramos diferencias entre ambas zonas de estudio en cuanto a la condición física de los pollos. Una posible explicación es que la disponibilidad de alimento durante este período sea lo suficientemente elevada como para provocar la ausencia de una relación directa entre el éxito de las nidadas y la abundancia de presas. De ser así, sólo por debajo de un determinado umbral mínimo de demanda sería esperable observar un descenso del éxito reproductor conforme nos alejamos del momento de máxima abundancia de alimento. En relación con el ajuste entre el inicio de la reproducción y la cantidad de presas disponibles en el paraje conocido como arroyo de Valdeyerno observamos una mayor sincronía que en la otra zona de estudio, el Barranco de Gil García. En Valdeyerno el período de tiempo en el cual las orugas se encontraban disponibles (desde que aparecen hasta que se empiezan a descolgar de las copas para pupar) fue menor que en el otro bosque aunque el pico o momento de máxima disponibilidad fue más acusado. Probablemente por esta razón la distribución de las nidadas también se haya concentrado más en el tiempo que en Gil García. En esta zona los herrerillos parecen haber respondido a la aparición más temprana de las orugas pero sin ser capaces de determinar el momento en el que la abundancia de alimento es suficiente para cubrir sus requerimientos a corto plazo.

Nager y van Noordwijk (1995) señalaron que en el caso de los carboneros comunes la experiencia del año anterior en cuanto a sincronía entre demanda y disponibilidad de alimento



puede ser utilizada en la primavera siguiente a fin de lograr un mejor ajuste. Los individuos que crían antes del momento óptimo retrasan el inicio de la reproducción la temporada siguiente, mientras que aquellos que lo hacen demasiado tarde adelantan su fecha de puesta respecto al año anterior (Fig. 14). Esta capacidad ha sido demostrada experimentalmente en herrerillos (Grieco et al. 2002). Los individuos que recibieron un aporte extra de alimento tras nacer los pollos retrasaron su fecha de puesta al año siguiente respecto a las parejas control. En el presente estudio, las parejas nidificantes en Gil García adelantaron la fecha de puesta en promedio diez días respecto al año anterior (Sanz & García-Navas, datos inéditos). Esto puede ser debido a que en la temporada pasada el inicio de la reproducción fue demasiado tardío y, por tanto, durante el último período del ciclo reproductor la disponibilidad de presas no fue lo suficientemente cuantiosa como para satisfacer los requerimientos de sus principales depredadores. Otra posibilidad es que los herrerillos hayan respondido de forma equívoca a los factores ambientales que utilizan como indicadores. Uno de los más importantes, el fotoperíodo, podría tener una especial relevancia puesto que dicho factor no se ve afectado por el cambio climático y, por tanto, podría limitar la respuesta de las aves ante un incremento de las temperaturas (Visser et al. 2004). Además, en concreto para el caso de Gil García, las cambiantes condiciones meteorológicas experimentadas durante la fase temprana de la primavera (altas temperaturas durante las últimas semanas de marzo y copiosas lluvias a principios del mes de abril) podrían haber sido determinantes. En Valdeyerno las temperaturas al inicio de la estación fueron más suaves y el desarrollo de robles y la aparición de las orugas fue más súbita que en Gil García. El descenso en la abundancia de alimento también fue más repentino en Valdeyerno respecto al Gil García, sin embargo esta marcada estacionalidad no repercutió a simple vista en el éxito reproductor absoluto de la población.

Bajo un escenario de calentamiento global se espera que en la región Mediterránea las temperaturas aumenten 2 o 3 °C, la primavera se adelante y esta estación sea cada vez más cálida (Cubash et al. 1999, Borén et al. 2000). En nuestro caso, durante esta temporada hemos experimentado una situación intermedia en ambas zonas de estudio: en Gil García, al comienzo de la estación, se experimentaron temperaturas más elevadas (primavera más temprana) que en Valdeyerno aunque con el transcurso de la primavera esta tendencia se invirtió de forma notable. Tal y como ya se ha apuntado, el bajo éxito reportado en Gil García se debe no a una baja tasa de supervivencia de los pollos sino a una alta proporción de huevos que no llegaron a eclosionar. En este sentido, buena parte de los estudios realizados hasta la fecha se centran en la relación entre la disponibilidad de alimento y las necesidades de los pollos durante su fase de crecimiento. La mayoría de estas investigaciones predicen que el período de abundancia de alimento será más corto y esto repercutirá de forma negativa sobre la descendencia (Visser et al. 1998). Quizás más importante que el efecto último en términos de eficacia biológica pueda resultar una aproximación a la repercusión que el calentamiento global puede tener sobre los



adultos. Buse y colaboradores (1999) sugieren que las aves podrían responder reduciendo el tamaño de la puesta con el fin de acortar el tiempo entre la fecha de puesta y la eclosión y así maximizar los recursos, a priori más concentrados en una primavera cada vez más temprana pero también más corta. Otra alternativa es que esta alteración del tamaño de puesta no se produzca de forma intencionada sino como consecuencia de la incapacidad de estas pequeñas aves para iniciar la reproducción tan pronto debido a restricciones energéticas o a la carencia de recursos esenciales como pueda ser el calcio (Perrins 1996, Graveland 1999). Así, abordar las limitaciones en términos fisiológicos y ecológicos que puedan presentar tanto estas pequeñas aves como los propios insectos al adelantar su fenología de reproducción puede resultar clave para comprender la pendiente de las nuevas relaciones en la interacción planta-hervíboro-depredador. Acotando el margen de respuesta de cada uno de los niveles tróficos implicados podríamos obtener un conocimiento más preciso acerca de la plasticidad fenotípica de los diferentes organismos y la magnitud del desacople.

Sabemos que los mecanismos de respuesta fisiológica otorgan a los individuos flexibilidad para ajustar el inicio de la reproducción a las circunstancias del momento. Eso explica que un mismo individuo sea capaz de comenzar la época de cría en el momento óptimo en años muy diferentes en cuanto a condiciones meteorológicas. La cuestión a abordar por la comunidad científica es si el calentamiento global podría dar lugar a una alteración de las variables abióticas que se escapan del rango de condiciones ambientales ante las cuales los individuos son capaces de responder de forma satisfactoria. Un segundo aspecto, decisivo para la conservación de las distintas poblaciones, es el conocer si los avances en la fenología de las aves mostrados en algunos estudios son consecuencia de la plasticidad fenotípica o por el contrario son debidos a cambios en la frecuencia genética (Przybylo et al. 2000, Both & Visser 2001). Evidencias a favor de la segunda opción han sido reportadas en algunas investigaciones como las llevada a cabo en Córcega por Lambrechts y colaboradores (1997; Blondel 1999) con dos poblaciones de herrerillo común. Estas poblaciones distan entre sí apenas 25 kilómetros y sin embargo su fecha de puesta es muy diferente como consecuencia de la diferente base genética que presentan los individuos de ambos bosques. Coppack y Both (2001) sugieren que la inmigración de individuos con un mecanismo de respuesta mejor adaptado a las nuevas condiciones respecto a los individuos residentes podría permitir a las poblaciones paliar las consecuencias negativas del calentamiento global. Siguiendo esta línea, en especies que se encuentran presentes en un amplio número de hábitats, sometidas a muy diferentes condiciones climáticas, los mecanismos de respuesta intraespecíficos *a priori* deberían de ser más flexibles respecto a los de aquellas especies restringidas geográficamente y, por lo tanto, más pobres genéticamente.

En definitiva, una aproximación que aborde la escala del cambio a nivel poblacional contando con los conocimientos aportados en colaboración por ecólogos, fisiólogos y genetistas



permitiría un paso muy importante en materia conservacionista en la difícil tarea de abordar las consecuencias que el cambio climático puede tener sobre nuestra biodiversidad.

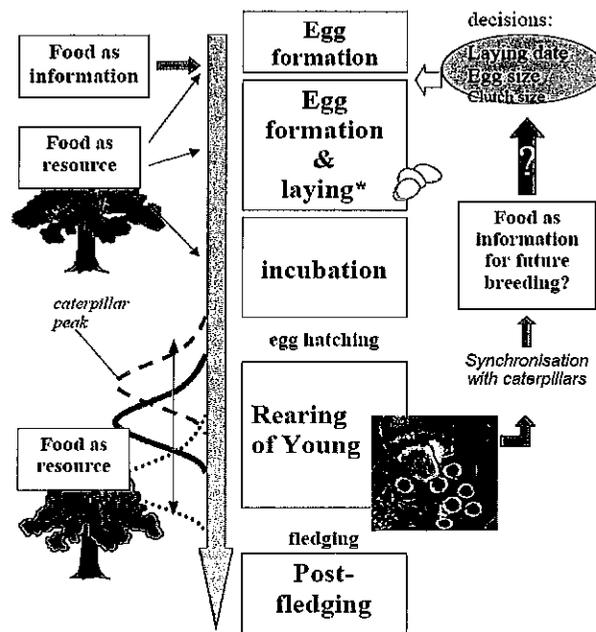


Fig. 14. Esquema que refleja la función del alimento, como recurso y como fuente de información, en la toma de decisiones y posterior desarrollo del evento reproductor para aves insectívoras forestales de pequeña talla como el herrerillo o el carbonero común. Tomado de Grieco (2001).

CONCLUSIONES

- Las diferencias a escala microclimática encontradas entre dos bosques separados por una distancia de apenas dos kilómetros y sus efectos sobre el desarrollo de los robles, la aparición de las larvas de lepidóptero y el inicio de la reproducción de las aves en buena medida permiten ilustrar la sensibilidad del ecosistema (en términos de sincronía entre los diferentes niveles tróficos) y de los mecanismos de respuesta (es decir, la plasticidad fenotípica del individuo) ante una alteración de las condiciones climáticas.
- Las consecuencias de un adelanto de la reproducción podrían ser para las hembras muy perjudiciales, debido a restricciones energéticas o a escasez de recursos, y más determinantes en el devenir del evento reproductor que el grado de sincronía entre la disponibilidad de alimento y el momento en el que los pollos se encuentran en el nido.
- En ambientes Mediterráneos, más próximos a los límites de distribución de estas especies que otros países de norte y centro Europa, los efectos del calentamiento global podrían ser más acusados al estar los mecanismos de respuesta maximizados. Así, en estas regiones el estudio fisiológico y genético de las poblaciones y su relación con los factores ambientales merece especial atención.



BIBLIOGRAFÍA

- van Asch, M. & Visser, M. E. 2007. Phenology of forest caterpillars and their host trees: the importance of synchrony. *Annu. Rev. Entomol.* 52: 37-55.
- van Balen, J. H. 1973. A comparative study of the breeding ecology of the Great Tit *Parus major* in different habitats. *Ardea* 61: 1-93.
- Barba, E., García, D. M., Gil-Delgado, J. A., & López, G. M. 1994. Moth abundance and breeding success in a Great Tit population where moths are the main nestling food. *Ardea* 82: 329-334.
- Beebee, T. J. C. 1995. Amphibian breeding and climate. *Nature* 347: 219-220.
- Blondel, J., Dias, P. C., Maistre, M. & Perret, P. 1993. Habitat heterogeneity and life history variation of mediterranean Blue Tits (*Parus caeruleus*). *Auk* 110: 511-520.
- Blondel J., Dias P.C., Perret P., Maistre M. & Lambrechts M.M. 1999. Selection-based biodiversity at a small spatial scale in a low-dispersing insular bird. *Science* 285: 1399-1402.
- Borén, R., Ribalaygua, J., Benito, L. & Balairón, L. 2000. Escenarios climáticos 3: Escenarios de alta resolución para España a partir de un experimento HadCM2. En: Balairón, L. (ed.). *El cambio climático*. El Campo de las Ciencias y de las Artes 137. Serv. Estudios BBVA. Madrid.
- Both, C. & Visser, M. E. 2001. Adjustment to climate change is constrained by arrival date in a long-distance migrant bird. *Nature* 411: 296-298.
- Buse, A., Dury, S. J., Woodburn, R. J. W., Perrins, C. M. & Good, J. E. G. 1999. Effects of elevated temperature on multi-species interactions: the case of Pedunculate Oak, Winter Moth and Tits. *Functional Ecology* 13: 74-82.
- Clamens, A. & Isenmann, P. 1989. Effect of supplemental food on the breeding of Blue and Great Tits in Mediterranean habitats. *Ornis Scand.* 20: 36-42.
- Coppack T. & C. Both 2002. Predicting life-cycle adaption of migratory birds to global climate change. *Ardea* 90: 369-378.
- Cramm, P. 1982. La reproduction des Mésanges dans une chênaie verte du Languedoc. *Oiseau* 52: 347-360.
- Cramp, S. & Perrins, C. M. 1993. *The Birds of the Western Palearctic*. Volume 7. Oxford University Press. Oxford.
- Cresswell, W. & McCleery, R. 2003. How great tits maintain synchronization of their hatch date with food supply in response to long-term variability in temperature. *J. Anim. Ecol.* 72: 356-366.
- Cubash, U., Storch, H., von Waskewitz, J. & Zorita, E. 1996. Estimates of climate change in Southern Europe derived from dynamical climate model output. *Climate Research* 7: 129-149.
- Crick, H. Q. P. & Sparks, T. H. 1999. Climate change related to egg laying trends. *Nature* 399: 423-424.
- Dhont, A. A. 1970. De regulatie der aantallen in Gentse koolmeespopulaties (*Parus m. major* L). PhD Thesis, University of Gent, Gent. Belgium.



- Drent, R. H. 1975. Incubation. En: Farner, D. S. & King, J. R. (eds.). *Avian Biology* vol. 5: 333-420. Academic Press. New York.
- Drent, R. H. & Daan, S. 1980. The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. *Ardea* 68: 225-252.
- Feeny, P. 1970. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. *Ecology* 51: 565-568.
- Gómez Manzaneque, F. 1988. La cubierta vegetal de los Montes de Mora (Los Yébenes, Toledo). *Ecología* 2: 111-130.
- Gordo, O. & Sanz, J. J. 2006a. Temporal trends in phenology of the honey bee (*Apis mellifera*, L.) and the small white (*Pieris rapae*, L.) in the Iberian Peninsula (1954-2002). *Ecological Entomology* 31: 261-268.
- Gordo O. & Sanz, J. J. 2006b. Climate change and bird phenology: a long-term study in the Iberian Peninsula. *Global Change Biology* 12: 1993-2004.
- Graveland, J., van der Wal, R., van Balen, J. H., van Noordwijk, A. J. 1994. Poor reproduction in forest passerines from decline of snail abundance on acidified soils. *Nature* 368: 446-448.
- Grieco, F. 2001. Foraging and its consequences on the breeding season of blue tits (*Parus caeruleus*). PhD Thesis. University of Utrecht. Groningen, Netherlands.
- Grieco, F., van Noordwijk, A. J. & Visser, M. E. 2002. Evidence for the effect of learning on timing of reproduction in Blue Tits. *Science* 296: 136-138.
- Hafton, S. 1984. The behavior of an incubating female coal tit *Parus ater* in relation to experimental regulation of nest temperature. *Fauna Norv Ser C* 4: 9-26.
- Houghton, J. T., Meira Filho, L. G., Callander, B. A., Harris, N., Kattenberg, A. & Maskell, K. (ed.) 1996. *Climate change 1995-the science of climate change*. Cambridge University Press.
- Jenni, L. & Winckler, R. 1994. *Moult and ageing of European passerines*. Academic Press. London.
- Jones, L. R. 1986. The effect of photoperiod and temperature on testicular growth in captive Blackbilled Magpies. *Condor* 88: 91-93.
- Keller, L. F. & van Noordwijk, A. J. 1994. Effects of local environmental conditions on nestling growth in the great tit (*Parus major* L.). *Ardea* 82: 349-362.
- Kluijver, H. N. 1951. The population ecology of the Great Tit, *Parus m. major* L. *Ardea* 39: 1-135.
- Lack, D. 1954. *The natural regulation of animal numbers*. Clarendon, Oxford.
- Lack, D. 1955. British tits (*Parus* spp.) in nesting boxes. *Ardea* 46: 50-84.
- Lack, D. 1966. *Population studies of birds*. Oxford.
- Lambrechts, M. M., Blondel, J., Hurtrez-Boussès, S., Maistre, M. & Perret, P. 1997. Adaptive inter-population differences in blue tit life-history traits on Corsica. *Evolutionary Ecology* 11: 599-612.
- Meijer, T., Nienaber, U., Langer, U. & Trillmich, F. 1998. Temperature and timing of egg-laying of European Starlings. *Condor* 101: 124-132.
- Nager, R. G. & van Noordwijk, A. J. 1995. Proximate and ultimate aspects of phenotypic plasticity in timing of Great Tit breeding in heterogeneous environment. *American Naturalist* 146: 454-474.



- Nager, R. G. & van Noordwijk, A. J. 1997. Nutrient or energy limitation on egg formation: a feeding experiment in Great Tits. *J. Anim. Ecol.* 66: 493-507.
- Nilsson, J. Å. 1994. Energetic bottle-necks during breeding and the reproductive cost of being too early. *J. Anim. Ecol.* 63: 200-208.
- Nilsson, J. Å. & Svensson, E. 1993. Energy constraints and ultimate decisions during egg-laying in the blue tit. *Ecology* 74: 244-251.
- Przybylo, R., Sheldon, B. C. & Merilä, J. 2000. Climatic effects on breeding and morphology: evidence for phenotypic plasticity. *J. Anim. Ecol.* 69: 395-403.
- van Noordwijk, A. J. & Müller, C. B. 1994. On adaptive plasticity in reproductive traits, illustrated with laydate in the great tit and colony inception in a bumble bee. *Physiol. Ecol.* 29: 180-194.
- Perrins, C. M. 1965. Population fluctuations and clutch-size in the Great Tit, *Parus major* L. *J. Anim. Ecol.* 34: 601-647.
- Perrins, C. M. 1970. The timing of birds' breeding seasons. *Ibis* 112: 242-255.
- Perrins, C. M. & McCleery, R. H. 1989. Laying dates and clutch-size in the Great Tit. *Wilson Bull.* 101: 236-253.
- Perrins, C. M. 1996. Eggs, egg formation and the timing of breeding. *Ibis* 138: 2-15.
- Potti, J. & Merino, S. 1994. Depredación sobre aves insectívoras en cajas-nido. Algunas implicaciones para el manejo y conservación de sus poblaciones y el diseño de los nidales. *Ecología* 8: 445-452
- Pulido, F. J. 1997. Herrerillo común *Parus caeruleus*. En: Purroy, F. J. (coord.) 1997. *Atlas de las Aves de España (1975-1995)*: 450-451. SEO/BirdLife. Lynx Edicions.
- Sanz, J. J. 2001. Problemas detectados en las cajas-nido para aves insectívoras forestales. *Quercus* 181: 10-13.
- Sanz, J. J. 2003. Variación geográfica y ecológica en los parámetros reproductivos de las aves insectívoras forestales del Paleártico Occidental. *Graellsia* 59: 209-218.
- Sanz, J. J., García-Navas, V., Ruiz-Peinado, J. V., Valcárcel, N. & Vázquez, I. Effects of habitat type and vegetation structure on breeding parameters of blue tits and great tits in a Mediterranean landscape. Manuscrito enviado.
- Seel, D. C. 1966. Breeding seasons of the House Sparrow and the Tree Sparrow *Passer* spp. at Oxford. *Ibis* 110: 129-144.
- Seki, S. I. & Takano, H. 1998. Caterpillar abundance in the territory affects the breeding performance of great tit *Parus major* minor. *Oecologia* 114: 514-521.
- Silverin, B. 1995. Reproductive adaptations to breeding in the north. *American Zoologist* 35: 191-202.
- Silverin, B., Viebke, P. A., & Westin, J. 1989. An artificial simulation of the vernal increase in daylength and its effects on the reproductive system of three species of tits (*Parus* spp.), and modifying effects of environmental factors –a field experiment. *Condor* 91: 598-608.
- Silverin, B., Massa, R. & Stokkan, K. A. 1993. Photoperiodic adaptation to breeding at different latitudes in Great Tits. *General and Comparative Endocrinology* 90: 14-22.
- Slagsvold, T. 1976. Annual and geographical variation in the time of breeding of the Great Tit (*Parus major*) and Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) in relation to environmental phenology and spring temperature. *Ornis Scand.* 7: 127-145.

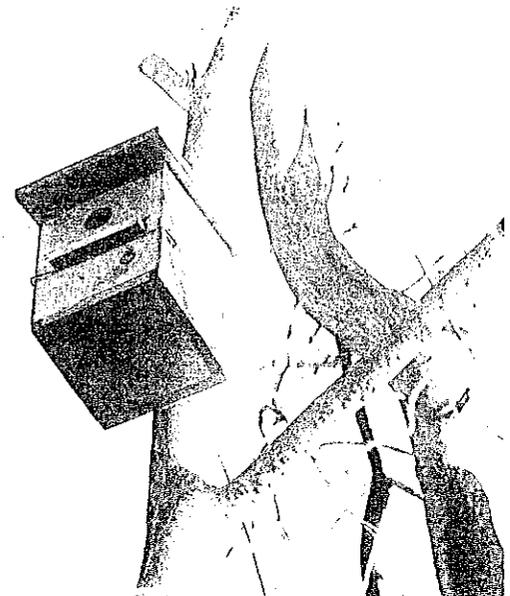


- Stevenson, I. R. & Bryant, D. M. 2000. Avian phenology –Climate change and constraints on breeding. *Nature* 406: 366–367.
- Svensson, L. 1996. *Guía para la identificación de los passeriformes europeos*. Sociedad Española de Ornitología, SEO/BirdLife. Madrid.
- Visser, M. E., van Noordwijk, A. J., Tinbergen, J. M. & Lessells, C. M. 1998. Warmer springs lead to mis-timed reproduction in great tits (*Parus major*). *Proc. R. Soc. Lond. B* 265: 1867-1870.
- Visser, M.E., Silverin, B., Lambrechts, M. M. & Tinbergen, J. M. 2002. No evidence for tree phenology as a cue for the timing of reproduction in tits *Parus* spp. *Avian Science* 2: 77-86
- Visser, M. E., Both, C. and Lambrechts, M. M. 2004. Global climate change leads to mistimed avian reproduction. *Advances in Ecological Research* 35: 89-108.
- Visser, M. E., Both, C. & Gienapp, P. 2006. Mistimed reproduction due to global climate change. *Acta Zoologica Sinica* 52: 158-161.
- Visser, M. E. & Gienapp, P. 2006. Possible fitness consequences of experimentally advanced laying dates in Great Tits: differences between populations in different habitats. *Functional Ecology* 20: 180-185.
- Yom-Tov, Y. & Hilborn, R. 1981. Energetic constraints on clutch size and time of breeding in temperature zone birds. *Oecologia* 48: 234-243.
- Yom-Tov, Y. & Wright, J. 1993. Effect of heating nest-boxes on egg-laying in the Blue Tit (*Parus caeruleus*). *Auk* 110: 95-99.
- Zandt, H. S. 1994. A comparison of three sampling techniques to estimate the population size of caterpillars in trees. *Oecologia* 97: 399-406.



Anexo Fotografías

(Autores: V. García-Navas y J. V. Ruiz-Peinado)

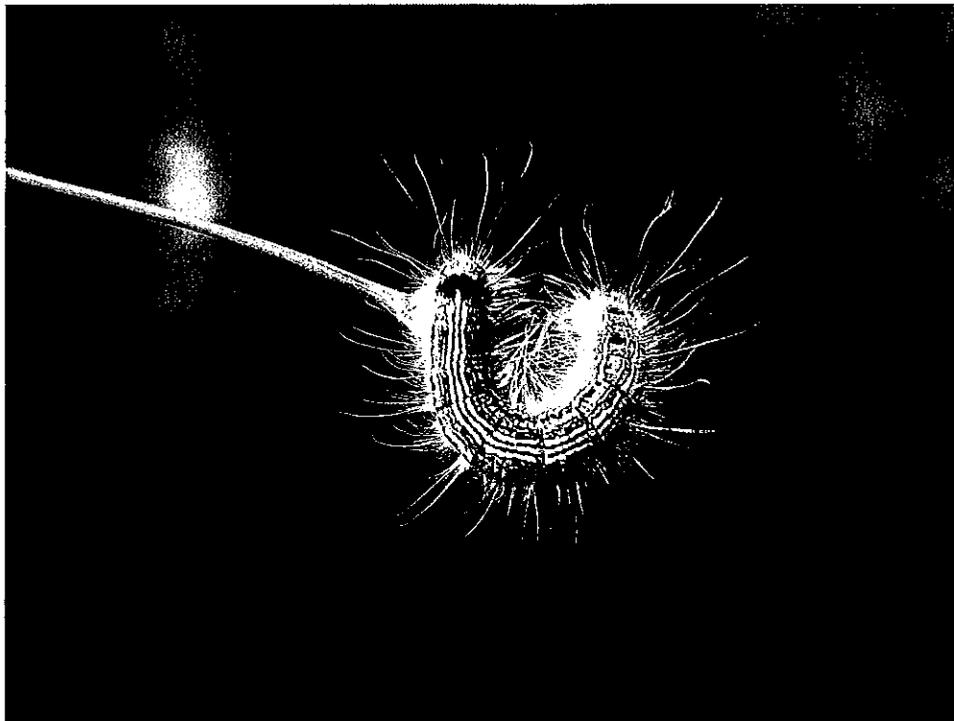




Fotografía 1. Vista del Barranco de Gil García al comienzo de la primavera.



Fotografía 2. Fresno de gran porte en una zona próxima a la cabecera del arroyo Valdeyerno.



Fotografía 3. Larva de *Malacosoma neustria* en su quinto estadio de desarrollo.



Fotografía 4. Huevos de herrerillo común. Se aprecia el patrón de pigmentación característico de esta y otros especies de páridos consistente en un fondo blanco salpicado con motas de color rojizo.



Fotografía 5. Medida de la longitud del tarso de un herrerillo adulto.



Fotografía 6. Imagen en la que se aprecia con detalle el tipo de anilla metálica empleado para marcar los individuos. Cada anilla contiene un código único que facilita la identificación de las aves.



Fotografía 7. Pollo de carbonero común con 13 días de edad.



Fotografía 8. Nido de carbonero común compuesto fundamentalmente de musgo y pajitas.