

VARIACIÓN GEOGRÁFICA Y ECOLÓGICA EN LOS PARÁMETROS REPRODUCTIVOS DE LAS AVES INSECTÍVORAS FORESTALES DEL PALEÁRTICO OCCIDENTAL

J. J. Sanz*

RESUMEN

En este trabajo se pretende mostrar como ciertos parámetros reproductores (fecha de puesta, tamaño de puesta) varían geográficamente (latitud, longitud, altitud, tipo de hábitat) en las especies de aves nidícolas e insectívoras. Para ello, se utiliza como especie modelo al Carbonero Común (*Parus major*). La fecha de puesta poblacional no difiere entre hábitats, no muestra relación con la longitud y se incrementa con la altitud. La fecha de puesta poblacional muestra una relación cuadrática con la latitud, con los valores más tempranos en latitudes medias. Por otro lado, el tamaño de puesta poblacional difiere entre los hábitats estudiados, siendo mayor en los bosques caducifolios, muestra una relación positiva con la longitud y una relación negativa con la altitud. Además, el tamaño de puesta poblacional muestra una relación cuadrática con la latitud, con los valores más altos en las latitudes intermedias. En el presente trabajo describimos que hipótesis han sido propuestas para intentar explicar por qué existen estos patrones en especies de aves nidícolas del Paleártico occidental.

Palabras clave: Carbonero Común, fecha de puesta, *Parus major*, tamaño de puesta, variación geográfica.

ABSTRACT

Geographic and ecological variation in breeding parameters of insectivorous birds throughout the western Palaearctic

The present study shows variation in some breeding parameters (laying date, clutch size) in relation to geographical coordinates (latitude, longitude), habitat, elevation and habitat type in insectivorous and hole-nesting passerine of European woodlands. The Great Tit (*Parus major*) was used as a model species. Laying date, at the population level, was not affected by habitat type, and did not show any relationship with longitude and elevation. Laying date showed a significant quadratic relationship with latitude, with the earliest values in central Europe. On the other hand, clutch size at the population level significantly differed among habitat type (large clutches being laid in deciduous forests), showed a positive and negative relationships with longitude and elevation, respectively. Mean clutch size showed a quadratic relationship with latitude, with the highest values at about 55 to 60°N. In the present study, the main hypotheses proposed to explain these patterns found on the breeding parameters of passerines in the Western Palaearctic are discussed.

Key words: Great Tit, laying date, *Parus major*, clutch size, geographical variation.

* Departamento de Ecología Evolutiva, Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC), José Gutiérrez Abascal 2, 28006-Madrid. Correo electrónico: sanz@mncn.csic.es

Introducción

Las variaciones geográficas en parámetros reproductivos en aves nidícolas, principalmente fecha y tamaño de puesta, han sido estudiadas desde hace décadas (por ej., Lack, 1947; Klomp, 1970). Al hablar de variaciones geográficas nos referiremos tanto a las variaciones en latitud, longitud, altitud o con respecto al tipo de hábitat (caducifolio, mixto y perenne). Hoy en día, existe información disponible en los distintos artículos científicos sobre la biología de la reproducción de un determinado número de especies de aves, lo cual permite que se pueda describir y estudiar las variaciones geográficas y ecológicas en algunas especies de aves nidícolas. Recientemente, estas variaciones geográficas y ecológicas han sido también comprobadas a nivel interespecífico controlando los análisis por la filogenia (Cardillo, 2002). En este trabajo se pretende revisar cómo varían geográficamente fecha y tamaño de puesta en las aves nidícolas, parámetros reproductivos básicos que determinan el éxito reproductor de los individuos, así como exponer que factores ecológicos o ambientales pueden explicar dicha variación en el ámbito del Paleártico occidental. Como especie modelo se mostrará la variación geográfica en fecha y tamaño de puesta en el Carbonero Común (*Parus major*), un paseriforme insectívoro forestal sedentario ampliamente estudiado en Europa durante los últimos 50 años (Cramp & Perrins, 1993).

Ya desde hace tiempo se ha mostrado que existe una gran diferencia en los rasgos de las estrategias vitales de las aves que se reproducen en los trópicos de aquellas que lo hacen en latitudes templadas del hemisferio norte (Lack, 1954). Las aves tropicales tienen una estación reproductiva más larga, que puede durar todo el año, presentan un mayor número de intentos reproductivos por año y además un menor tamaño de puesta por evento reproductor (Klomp, 1970). Este hecho probablemente se debe a que las condiciones ecológicas son más estables temporalmente en los trópicos que en latitudes más septentrionales, aunque también ha sido explicado por un incremento en la depredación de nidos en los trópicos (Martin, 1995). Esto ha llevado a la clásica visión de que el tamaño de puesta de las aves nidícolas disminuye al irse alejando desde los trópicos a las zonas templadas (Lack, 1954). En contadas ocasiones se ha intentado demostrar estadísticamente esta predicción y los resultados no han sido del todo acordes con las predicciones. Así para el hemisferio norte, parece ser cierto que el tamaño de puesta aumenta con la latitud (Young, 1994; Fargallo, 1997; Sanz 1997; Sanz, 1998). Sin embargo, para el hemis-

ferio sur los resultados han sido menos claros, sugiriéndose un ligero efecto, e incluso la no existencia de un efecto de la latitud sobre el tamaño de puesta en este hemisferio (Moreau, 1944; Yom-Tov, 1994; Young, 1994). Recientemente, al analizarse a nivel interespecífico y controlando por la filogenia, se ha demostrado que esta tendencia de incremento del tamaño de puesta con la latitud existe en ambos hemisferios (Cardillo, 2002).

Carbonero común: variaciones geográficas en fecha y tamaño de puesta

El Carbonero Común (*Parus major*) es un paseriforme insectívoro forestal sedentario que se distribuye principalmente por el Paleártico occidental (Cramp & Perrins, 1993). En un ave territorial que nidifica en cavidades naturales no excavadas por ellos. Esta especie acepta la utilización de cajas-nido para nidificar y esto ha facilitado que sea una de las especies mejor estudiadas en Europa durante las últimas décadas (Sanz, 1998). La utilización de cajas-nido por este tipo de especies se debe principalmente a la escasez de cavidades naturales en los bosques que se encuentran bajo manejo humano (Sanz, 2000). Es una especie que facultativamente puede presentar dos puestas por temporada reproductora. La puesta es incubada por la hembra y ambos sexos ceban a los pollos que suelen emanciparse a los 20 días de su nacimiento.

Para el presente meta-análisis, se han obtenido de la literatura la fecha de puesta y tamaño de puesta medios de 144 poblaciones de Carbonero Común del Paleártico occidental (Sanz, 1998). Los datos de estas poblaciones se han registrado durante los últimos 80 años, y todos se han obtenido gracias a la utilización de cajas-nido. En el presente trabajo se incluyen solamente datos de las primeras puestas de la población. Como los datos son obtenidos a lo largo de distintos años y en un número variable de años, se utilizó la media de estos periodos para cada población estudiada. Para todas las poblaciones se incluyen las coordenadas geográficas (latitud, longitud y altitud). En algunos casos, las coordenadas geográficas fueron obtenidas a partir de mapas topográficos. Además, en estas poblaciones se registró el tipo de hábitat. Los datos obtenidos en poblaciones urbanas no han sido incluidos en los análisis. Los datos obtenidos cubren un amplio rango de latitudes (34° a 70° N), longitudes (9° W a 33° E) y elevaciones (5 a 1600 m sobre el nivel del mar). El tipo de hábitat se ha definido en tres categorías: bosques caducifolios, bosques perennes (principalmente de coníferas) y bosques mixtos de

Tabla 1.— Fecha y tamaño de puesta medio poblacional del Carbonero Común (*Parus major*) en el Paleártico occidental (media \pm desviación típica), en relación al tipo de hábitat (perenne, mixto y caducifolio). Para la fecha de puesta, $n = 1$ de abril. El tamaño de muestra se da entre paréntesis.

Table 1.— Laying date ($n = 1$ April) and clutch size of first broods of Great Tits (*Parus major*) in the western Palaearctic in relation to habitat type (coniferous, mixed and deciduous forests). Values are mean \pm SD with sample size in parentheses.

	Bosques perennes	Bosques mixtos	Bosques caducifolios
Fecha de puesta	30,68 \pm 10,69 (36)	29,32 \pm 8,94 (29)	30,14 \pm 9,49 (38)
Tamaño de puesta	8,49 \pm 0,99 (46)	8,79 \pm 0,95 (36)	9,08 \pm 0,83 (57)

árboles caducifolios y perennes. Para más información consultar los apéndices en los siguientes artículos: Sanz (1998) y Sanz (2002).

Antes de realizar los análisis, las coordenadas geográficas (longitud, latitud) fueron primeramente transformadas en valores UTM y posteriormente redimensionadas (0-1) con respecto a la variable que presentaba la mayor variación geográfica (latitud). La otra variable geográfica (longitud) ha sido redimensionada entre 0-0,87 para mantener las proporciones geográficas. Además, la altitud fue también redimensionada entre 0 (menor altitud) y 1 (mayor altitud). Esto se realizó para evitar los problemas que conlleva el análisis con grandes números (“matriz-ill-conditioning problem”; Burrough, 1995). En este trabajo, los análisis interpoblacionales han sido realizados por medio de análisis generales lineales (GLM) con el programa STATISTICA (StatSoft, 1999). Las variables geográficas (latitud, longitud y altitud) fueron incluidas como covariables y el tipo de hábitat fue

incluido como factor. Los términos cuadráticos fueron incluidos en los análisis cuando incrementaban significativamente la varianza explicada.

Controlando por las variables geográficas (latitud, longitud y altitud), la fecha media de puesta poblacional no difiere significativamente entre los tres tipos de hábitats descritos anteriormente (Tablas 1 y 2). Sin embargo, la fecha media de puesta muestra una relación cuadrática con la latitud, alcanzando los valores más tempranos en las latitudes medias (Tabla 2; Figura 1). La fecha de puesta a nivel poblacional no muestra ninguna variación con la longitud y muestra una relación positiva con la altitud del área de estudio (Tabla 2), controlando por la latitud y el tipo de hábitat. Este análisis explica el 73,0 % de la variación en la fecha de puesta de las poblaciones de Carbonero Común en el Paleártico occidental ($F_{6,96} = 43,08$; $P < 0,001$; Tabla 2).

Por otro lado, controlando por las variables geográficas (latitud, longitud y altitud), el tamaño de

Tabla 2.— Resultados del análisis (GLM) con la fecha de puesta media poblacional como variable dependiente, y el hábitat (perenne, mixto y caducifolio) como variable categórica (factor), y las variables geográficas (latitud, longitud y altitud) como variables continuas (covariables).

Table 2.— Results of the ANCOVA (GLM) with the mean population laying date across study sites as the dependent variable, and habitat type (coniferous, mixed and deciduous forests) as categorical variable (factor), and geographic variables (latitude, longitude and elevation) as continuous variables (covariates).

	Parámetro \pm e.s.	F	P
Punto de corte		7,38	0,008
Tipo de hábitat		1,04	0,36
Latitud	-2,405 \pm 0,764	9,92	0,002
Latitud cuadrada	0,036 \pm 0,007	23,91	< 0,001
Longitud	-0,082 \pm 0,093	0,76	0,38
Altitud	0,014 \pm 0,002	50,24	< 0,001

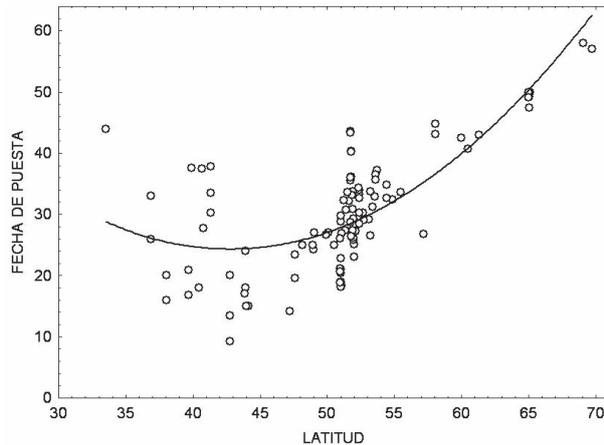


Fig. 1.— Fecha de puesta media poblacional (1 = 1 de abril) del Carbonero Común (*Parus major*) en relación a la latitud (°N) del área de estudio.

Fig. 1.— Mean laying date (1 = 1 April) of the Great Tit (*Parus major*) populations plotted against latitude of the breeding area (°N).

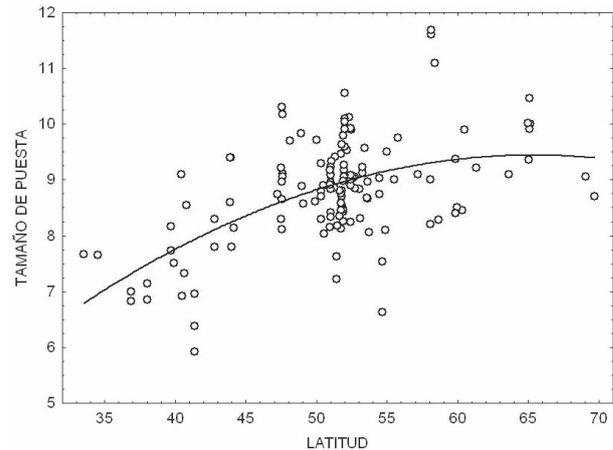


Fig. 2.— Tamaño de puesta media poblacional del Carbonero Común (*Parus major*) en relación a la latitud (°N) del área de estudio.

Fig. 2.— Mean clutch-size of the Great Tit (*Parus major*) populations plotted against latitude of the breeding area (°N).

puesta poblacional difiere significativamente entre los tres tipos de hábitats descritos (Tablas 1 y 3). El tamaño de puesta es significativamente mayor en el hábitat caducifolio que en los otros hábitats: bosques perennes y mixtos (Tabla 1). Además, el tamaño de puesta muestra una relación cuadrática con la latitud, alcanzando los valores más altos en las latitudes medias (Tabla 3; Figura 2). Por último, controlando por la latitud y el tipo de hábitat, el tamaño de puesta poblacional incrementa con la longitud y decrece con la altitud del área de estudio en el Paleártico occidental (Tabla 3). Este análisis explica el 41,9 % de la variación del tamaño de puesta de las poblaciones de Carbonero común en el Paleártico occidental ($F_{6,132} = 15.87$; $P < 0.001$; Tabla 3).

Variación geográfica en la fenología de la reproducción

Como podemos concluir de los análisis anteriores las poblaciones de las aves insectívoras forestales, tomando como modelo al Carbonero Común, presentan una variación latitudinal y altitudinal del inicio de la reproducción. Esto se concluye después de controlar por la longitud y tipo de hábitat de estas poblaciones. Las poblaciones de latitudes altas inician su reproducción más tarde de lo que lo hacen las poblaciones del centro del Paleártico occidental (45-50 °N). El retraso de la fenología de la reproducción con

la altitud se puede explicar por el retraso generalizado de la fenología de los árboles e insectos con el incremento de la altitud. Con el ejemplo del Carbonero Común podemos ver que con sólo unas cuantas variables geográficas es posible explicar un porcentaje bastante alto (73,0%) de la fenología reproductiva de la especie a escala continental.

Los individuos de las distintas poblaciones o especies de aves realizan la reproducción durante el periodo del año en el cual pueden tener una disposición de alimento adecuada para sacar adelante a su descendencia (Lack, 1950; Drent & Daan, 1980; Martin, 1987; Perrins, 1991). En la región templada, esta temporada reproductora se corresponde con la primavera. A nivel del individuo, la fecha de inicio de la reproducción puede tener unas marcadas repercusiones en su eficacia biológica. Así, los individuos tempranos dentro de cada población suelen poder escoger los mejores territorios, tarea realizada por los machos, mientras que en el caso de las hembras, éstas pueden tener una mayor probabilidad de poder emparejarse con un macho de mejor calidad o de mayor experiencia. Calidad del territorio y calidad parental son dos factores importantes a la hora de tener un éxito reproductor adecuado y suelen estar directamente relacionados con la fecha de inicio de la reproducción (Roff, 2002). Dentro de una población, un inicio temprano de la reproducción repercute de otra forma sobre la eficacia biológica de los individuos.

Tabla 3.— Resultados del análisis (GLM) con el tamaño de puesta media poblacional como variable dependiente, y el habitat (perenne, mixto y caducifolio) como variable categórica (factor), y las variables geográficas (latitud, longitud y altitud) como variables continuas (covariables).

Table 3.— Results of the ANCOVA (GLM) with the mean population clutch size across study sites as the dependent variable, and habitat type (coniferous, mixed and deciduous forests) as categorical variable (factor), and geographic variables (latitude, longitude and elevation) as continuous variables (covariates).

	Parámetro ± e.s.	F	P
Punto de corte		0,01	0,91
Tipo de hábitat		4,03	0,020
Latitud	0,296 ± 0,098	9,08	0,003
Latitud cuadrada	-0,002 ± 0,0009	7,45	0,007
Longitud	0,035 ± 0,010	10,86	0,001
Altitud	-0,0006 ± 0,0002	5,98	0,016

Por un lado, los pollos al emanciparse antes tienen una mayor probabilidad de supervivencia y de poder defender u obtener un territorio para el invierno o primavera siguiente. Por otro lado, los adultos reproductores tienen más tiempo y una mayor disponibilidad de alimento para realizar la renovación del plumaje (muda postnupcial) y conseguir las reservas adecuadas para iniciar la migración a los cuarteles de invernada, en el caso de especies migratorias. Finalmente, un inicio temprano de la reproducción en especies con dobles puestas facultativas, como es el caso del Carbonero común, permite a estas parejas la realización de una segunda puesta en la misma estación reproductora, lo cual mejora la eficacia biológica de estos individuos.

¿Qué factores ecológicos determinan la fecha de puesta en las aves nidícolas? Para las especies que se reproducen en las regiones templadas, la disponibilidad de alimento ha sido considerada como el factor próximo o último más importante en la determinación de la fecha de puesta (Lack, 1950; Perrins, 1970; Drent & Daan, 1980; Martin, 1987; Daan *et al.*, 1990; Perrins, 1991). En la familia Paridae, que incluye al Carbonero Común, la disponibilidad de alimento, determinada por la cantidad de orugas de Lepidoptera (principales presas de estas aves) ha sido sugerida como la mayor fuerza de selección en la determinación de la fecha de puesta (Blondel *et al.*, 1993). Varios han sido los trabajos experimentales con diversas especies de aves que han pretendido contrastar la hipótesis que indica que la disponibilidad de alimento es el factor próximo que afecta a la fenología de la reproducción y por extensión al tamaño de puesta (ver la revisión de Nager *et al.*, 1997). Por otro lado, las aves han de ajustar su inicio de la reproducción de

forma que puedan hacer coincidir el periodo de ceba de los pollos con el máximo de disponibilidad de alimento. Este hecho ha promovido la visión generalmente aceptada de que las aves han de utilizar “pistas” que les lleven a este fin último (Perrins, 1970). Por lo tanto, el inicio de la reproducción debe estar influido por una serie de factores próximos.

Una de las primeras sugerencias fue que las aves utilizan la apertura de las hojas de los árboles en bosques caducifolios como indicativos de la fecha probable de máxima disponibilidad de insectos en el medio, generalmente orugas de lepidópteros (van Balen, 1973; Blondel *et al.*, 1993). Los Carboneros Comunes, así como la mayoría de las aves insectívoras forestales, consumen principalmente orugas de Lepidópteros durante la reproducción (Cramp & Perrins, 1993). Estas orugas pueden desarrollarse solamente tras la apertura de las yemas de los árboles, ya que al desarrollarse las hojas estas pasan a no ser adecuadas para su alimentación (Feeney, 1970). El desarrollo de las orugas es un proceso dependiente de la temperatura y tiene una duración de unos 40 días tras la apertura de las yemas de los árboles y la sincrónica eclosión de los huevos de los lepidópteros. Esta sincronización entre los árboles y la aparición o desarrollo de las orugas, es lo que ha hecho pensar que las aves deberían utilizar la apertura de las yemas como un indicador de cuando van a estar en máxima disponibilidad sus principales presas. Recientemente, se ha demostrado de forma experimental y observacional que esto parece que no es cierto en esta familia de aves (Visser *et al.*, 2002). Por otro lado, el estudio fino de la variación geográfica en fecha de puesta y disponibilidad de alimento no ha sido aún realizado. Se ha asumido que el periodo de mayor deman-

da de alimento por una pareja reproductora corresponde aproximadamente al momento final de estancia de los pollos en el nido. Sin embargo, se ha demostrado que otras fases de la reproducción, como puede ser la incubación (Moreno & Sanz, 1994; Williams, 1996) o la fase de empolfe de la nidada por parte de la hembra (Sanz & Tinbergen, 1999), son tan costosas energéticamente como lo es la ceba de los pollos al final de su periodo de estancia en los nidos. Es decir, en estas fases también es necesario tener una alta disponibilidad de alimento, sobre todo para las hembras que realizan estas funciones en la mayoría de las especies. Además, la fenología en la disponibilidad de alimento puede presentar una variación geográfica todavía no estudiada. Es decir, los picos en disponibilidad de alimento no tienen por qué coincidir con la fase de la reproducción de las aves de la misma forma a distintas latitudes, longitudes o altitudes. Este es un aspecto a estudiar que nos ofrecería una información muy valiosa para determinar el papel que juega la disponibilidad de alimento en la determinación de la fecha de puesta en aves nidícolas a escala continental.

Otros factores ecológicos, como el tipo de hábitat (Blondel *et al.*, 1993), la temperatura (Svensson & Nilsson, 1995) y el fotoperíodo (Silverin *et al.*, 1993; Lambrechts *et al.*, 1996; Lambrechts *et al.*, 1997) han sido propuestos como otros factores ecológicos que pueden influir en la determinación del inicio de la reproducción. En el caso del Carbonero Común vemos que no hay diferencias estadísticamente detectables a nivel continental en fecha de puesta entre los distintos tipos de hábitats (controlando los análisis por las coordenadas geográficas), por lo que podemos descartar este factor como determinante de la fenología de la reproducción. Se ha sugerido que el patrón de temperaturas influirá en la fenología de la reproducción de las aves a lo largo de un gradiente latitudinal o altitudinal. Como han apuntado varios autores (Kluijver, 1951; van Balen, 1973; Perrins 1991; van Noordwijk *et al.*, 1995; Fargallo & Johnston, 1997), el inicio de la reproducción por las aves se correlaciona con la suma de las temperaturas unos días antes de realizar la puesta. Para ilustrar esto, vamos a ver la relación entre las temperaturas antes de la época de puestas en una población de Herrerillo Común (*Parus caeruleus*), ave insectívora forestal, estudiada en Valsain (Segovia). Esta población nidificante en cajas-nidos se lleva estudiando desde 1991 (Sanz, 2000). Como podemos ver en la Figura 3, existe una correlación negativa ($r = -0.93$, $n = 10$, $P < 0,001$) entre la fecha de puesta media anual de los Herrerillos (años 1991-2000) y la suma de las temperaturas máximas entre el 1 de marzo y el 20 de

abril del mismo año (Figura 3; ver también Fargallo & Johnston, 1997). La temperatura ambiente disminuye con la latitud y altitud y debe ser un factor último causante de cambios ambientales en la fenología de la vegetación y en la disponibilidad de alimento (Perrins, 1970; Blondel *et al.*, 1993). Recientemente, se ha sugerido que el patrón de temperaturas antes y durante el inicio de la reproducción de las aves puede presentar variaciones a nivel local (Stevenson & Bryant, 2000). Esto podría explicar las diferencias en fecha de puesta encontradas entre poblaciones cercanas y es una evidencia a tener en cuenta que se debería estudiar a escala más fina. Recientemente se está mostrando que el incremento de temperatura debido al cambio climático desde 1980 está adelantando la fecha de inicio de la reproducción en varias especies de Páridos en el Paleártico occidental (Sanz, 2002; Visser *et al.*, 2002).

El último factor ecológico propuesto como factor próximo para explicar la determinación de la fecha de puesta en aves nidícolas es el fotoperíodo (Silverin *et al.*, 1993; Lambrechts *et al.*, 1997). El inicio del desarrollo de las gónadas en el Carbonero Común está determinado por el fotoperíodo (Silverin, 1994). Este inicio del desarrollo de las gónadas es regulado por un incremento en la secreción de gonadotropinas que se desencadena al alcanzarse un valor umbral de fotoperíodo a finales del invierno (Silverin *et al.*, 1989). En un estudio comparando Carboneros de tres poblaciones diferentes en un gradiente latitudinal, se observó que este valor umbral aumenta con la latitud (Silverin *et al.*, 1993). Por ello, varios autores han propuesto que este factor determinaría un inicio más tardío de la reproducción en poblaciones del norte con respecto a las del sur del continente. Sin embargo, el fotoperíodo no puede explicar las diferencias interanuales en fecha de puesta dentro de la misma población, ni las diferencias entre poblaciones situadas a una misma latitud pero a distinta altitud, ni la variación cuadrática de fecha de puesta a nivel del Paleártico occidental encontrada en varias especies de aves (Fargallo, 1997; Sanz, 1997; Sanz 1998).

Los distintos factores ecológicos (disponibilidad de alimento, patrones de temperatura y fotoperíodo) nos sugieren que sería esperable que al incrementarse la latitud o altitud se retrase el inicio de la reproducción. Sin embargo, tanto lo encontrado en el Carbonero Común en este trabajo (ver también Sanz, 1998; Encabo *et al.*, 2002), como en el Herrerillo Común (Fargallo, 1997) y en el Papamoscas Cerrojillo (*Ficedula hypoleuca*; Sanz 1997; Sanz, 1999) no parecen estar de acuerdo con esta predicción general. Está claro que estos factores ecológicos pueden explicar el inicio de la reproducción dentro de

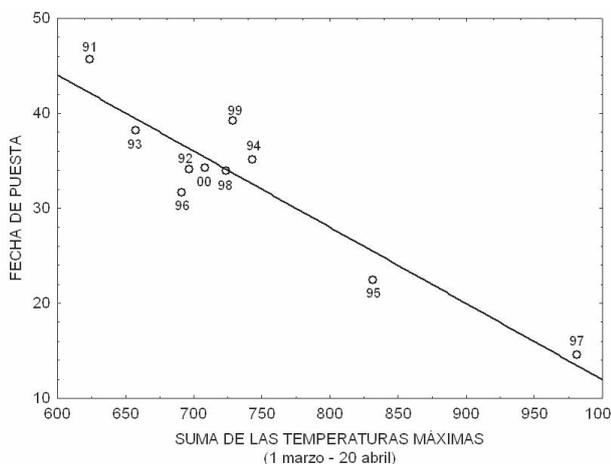


Fig. 3.— Relación entre la fecha de puesta media poblacional del Herrerillo Común (*Parus caeruleus*) en Valsain (Segovia) y la suma de las temperaturas máximas diarias entre el 1 de marzo y el 20 de abril. Los números representan el año de estudio (1991-2000).

Fig. 3.— Relationship between laying date of Blue Tits (*Parus caeruleus*) in Valsain (Segovia, Spain) and the sum of the maximum daily temperatures between 1 March – 20 April. Numbers above dots are the study years (1991-2000).

poblaciones pero no la variación geográfica encontrada. Estudios a escala local comparando poblaciones a diferentes latitudes o altitudes son necesarios para determinar que factores son los que determinan los patrones encontrados.

Variación geográfica del tamaño de puesta

El tamaño de puesta en el Carbonero Común, como en otras aves insectívoras nidícolas, difiere entre los distintos hábitats y presenta una relación negativa con la altitud de la población estudiada (Tabla 3). Esto se obtiene cuando se controla en el análisis por las coordenadas geográficas (latitud, longitud) de las poblaciones. El tamaño de puesta es menor en poblaciones nidificantes en bosques de coníferas o situadas a mayor altitud (poblaciones montañas) probablemente porque la disponibilidad de alimento es menor, y además en el segundo caso, porque las condiciones climáticas son más desfavorables (Zang, 1980; Järvinen, 1983; Sanz, 1995). Además el tamaño de puesta poblacional del Carbonero Común, después de controlar por las otras variables, se incrementa cuando uno se mueve desde el oeste al este del Paleártico occidental (Tabla 3).

Esto es un hecho que aún no ha sido estudiado en detalle y que debe tener relación con el efecto de los vientos dominantes del oeste en el continente europeo que son los encargados de traer las borrascas desde el Atlántico.

Como en otras especies de aves nidícolas e insectívoras (Fargallo, 1997; Sanz, 1997), el tamaño de puesta poblacional del Carbonero Común en el Paleártico occidental presenta una relación cuadrática con la latitud (ver también Sanz, 1998; Encabo *et al.*, 2002), cuando los otros factores geográficos son controlados en el análisis (Tabla 3). El tamaño de puesta poblacional incrementa con la latitud hasta los 60 °N en donde parece que alcanza una asíntota. Recientemente, se ha mostrado que en esta especie el volumen medio de los huevos de las poblaciones centroeuropeas es menor que el de las poblaciones del sur y norte de Europa (Encabo *et al.*, 2002). Es decir, al incrementarse el tamaño de puesta la inversión (tamaño) medio por huevo se reduce. Esto supone que nos encontramos ante un compromiso entre número y tamaño de huevos a escala poblacional.

Un incremento en el tamaño de puesta con la latitud ha sido tradicionalmente atribuido al incremento de horas disponibles que tienen las aves para poder obtener alimento para sus pollos (Lack, 1954; Royama, 1969; Owen, 1979). Es decir, al haber más horas de luz disponibles en el norte, sería esperable encontrar un incremento lineal del tamaño de puesta con la latitud. Efectivamente las horas de luz disponibles aumentan con la latitud, pero el periodo de actividad de las aves cebando pollos en el Carbonero Común (Sanz *et al.*, 1998) o en otras especies (Sanz, 1999) se relaciona asintóticamente con las horas de luz. Es decir, los adultos utilizan todas las horas de luz disponibles para cebar a sus pollos en las latitudes del suroeste del Paleártico, mientras que a partir de latitudes intermedias esto no es así (Sanz *et al.*, 1998; Sanz, 1999). El tamaño de puesta no se incrementa lineal y positivamente con la latitud, por lo que el tiempo disponible para buscar alimento para los pollos parece que no es la variable más importante que afecte a su variación latitudinal.

Ashmole (1961) propuso una hipótesis como modificación de la anterior, sugiriendo que la competencia por recursos (alimento) sería más fuerte en poblaciones a bajas latitudes que en poblaciones más norteñas. Esto afectaría al número de descendientes que estas poblaciones serían capaces de sacar adelante. Sin embargo, esta hipótesis (Ashmole, 1961; Ricklefs, 1980) confirmada en algunos estudios (Ricklefs, 1980; Koenig, 1986), pero no en otros (Møller, 1984; Young, 1994), predice una relación lineal y positiva entre tamaño de puesta poblacional y

latitud. Esto parece que no es así en el caso del Carbonero Común, al menos en el rango de latitudes estudiadas, y nuestros datos no parecen confirmar esta hipótesis.

Otra hipótesis sugerida (Skutch, 1949; Cody, 1966; Perrins, 1977; Slagsvold, 1982; Lima, 1987; Kuleska, 1990) indica que un descenso de la depredación de los nidos con la latitud favorecería un mayor esfuerzo (tamaño de puesta) por temporada reproductora. Estudios comparados considerando las relaciones filogenéticas entre especies han propuesto que la tasa de depredación puede ser un factor importante en la determinación del tamaño de puesta en ciertas especies (Martin, 1995), pero no en otros grupos de especies (Trevelyan & Read, 1989; Yanes & Suárez, 1997). Por lo tanto, la tasa de depredación podría ser uno de los factores que pudieran explicar en parte la variación latitudinal en el tamaño de puesta en las aves nidícolas (Martin & Clobert, 1995), pero más estudios son necesarios para determinar su importancia.

Una cuarta hipótesis propuesta (Royama, 1969) indica que los requerimientos energéticos de la nidada en relación a la temperatura ambiente pueden constituir uno de los factores que explique la variación latitudinal en tamaño de puesta en aves nidícolas. Debido a que la temperatura ambiente durante la estancia de los pollos en el nido decrece con la latitud de la población estudiada (Sanz, 1999), los requerimientos energéticos para la termorregulación de la nidada debe de incrementarse con la latitud. Así, el balance entre los requerimientos energéticos de la nidada en relación, por un lado a las horas de luz disponibles para obtener alimento por parte de los adultos, y por otro a la temperatura ambiente, podría explicar la variación latitudinal del tamaño de puesta en este tipo de especies de aves (Sanz, 1999). Los adultos que se reproducen en latitudes meridionales tendrían tamaños de puesta más bajos que los que lo hacen en latitudes centroeuropeas, porque estarían limitados por las horas de luz disponibles (Sanz *et al.*, 1998). En cambio, las aves de poblaciones más septentrionales no tendrían tamaños de puesta mayores que las poblaciones centroeuropeas, por estar limitados por los requerimientos energéticos de la nidada en relación a la temperatura ambiente (Sanz *et al.*, 1998).

Finalmente, existe una última alternativa para explicar la variación latitudinal en tamaño de puesta encontrada. Muchas especies de aves actuales en el Paleártico occidental, entre ellas el Carbonero Común, se refugiaron durante la última glaciación en la cornisa suroccidental de Europa. Posteriormente se expandieron de forma rápida después de la última

glaciación (Gosler, 1993; Silverin, 1995), llegando a invadir las latitudes más norteñas del continente europeo durante los últimos 1.000 años (Silverin *et al.* 1993). Estos cambios en distribución han ocurrido también en las últimas décadas. De hecho, los Carboneros Comunes no nidificaban por encima de los 63°N de latitud antes de 1930, pero hoy día son bastante comunes hasta los 70°N (Haftorn, 1957; Silverin, 1995). Esta expansión relativamente rápida del área de distribución hacia latitudes septentrionales se debería a factores climáticos y a que la especie se ha habituado a pasar el invierno en áreas urbanas (Silverin, 1995). Así, los Carboneros que se expandieron hacia el norte durante las últimas décadas habrían llegado a hábitats nuevos para los cuales no estarían bien adaptados (Merilä *et al.*, 1996; Merilä *et al.*, 1997). Esto explicaría porque estas poblaciones de reciente llegada al norte del Paleártico occidental no tienen mayores tamaños de puesta que las del centro del Paleártico y además presentan un relativo peor éxito reproductor (Rytönen & Orell, 2001).

Como hemos visto, existen diferentes hipótesis propuestas para explicar la variación latitudinal del tamaño de puesta. Sin embargo, muchas de ellas se propusieron antes de conocer bien cual era la relación real del tamaño de puesta con las coordenadas geográficas. Se requieren más estudios con más especies para comprobar las tendencias encontradas, así como trabajos experimentales a distintas latitudes para conocer los factores ecológicos que determinan estas tendencias. Además, se debería determinar que factores ecológicos determinan el tamaño de puesta en diferentes latitudes para comprobar si los mismos factores son importantes a distintas latitudes.

AGRADECIMIENTOS

Quisiera agradecer a Jorge M. Lobo la invitación a escribir esta revisión sobre un tema que me interesa. Además, quisiera agradecerle la paciencia que ha mostrado. Los comentarios de un revisor anónimo ayudaron a mejorar el texto. Durante la elaboración del manuscrito tuve un contrato Ramón y Cajal, y proyecto del MCyT (REN2001-0611/GLO).

Referencias

- ASHMOLE, N. P., 1961. *The biology of certain terns*. Ph. D. thesis. Oxford University. 165 pp.
- BALEN, J. H. VAN, 1973. A comparative study of the breeding ecology of the Great Tit *Parus major* in different habitats. *Ardea*, 61: 1-93.
- 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.

- BURROUGH, P. A., 1995. Spatial aspects of ecological data. In: R. H. G. Jongman, C. J. F. Ter Braak & O. F. R. van Tongeren (eds.). *Data analysis in community and landscape ecology*. Cambridge University Press: 213-251.
- CARDILLO, M., 2002. The life-history basis of latitudinal diversity gradients: how do species traits vary from the poles to the equator? *Journal of Animal Ecology*, 71: 79-87.
- CODY, M. L., 1966. A general theory of clutch size. *Evolution*, 20: 174-184.
- CRAMP S. & PERRINS, C. M., 1993. *Handbook of the birds of Europe, the Middle East and north Africa, vol VII*. Oxford University Press. Oxford. 577 pp.
- DRENT, R. H. & DAAN, S., 1980. The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. *Ardea*, 68: 225-252.
- ENCABO, S. I., BARBA, E., GIL-DELGADO, J. A. & MONRÓS, J. S., 2002. Geographical variation in egg size of the Great Tit *Parus major*: a new perspective. *Ibis*, 144: 623-631.
- FARGALLO, J. A., 1997. *Patrones en la reproducción y la inversión parental del Herrerillo común (Parus caeruleus) en relación con los factores ambientales, el sexo de los pollos y los parásitos sanguíneos*. Ph. D. thesis. Universidad Complutense de Madrid. 153 pp.
- FARGALLO, J. A. & JOHNSTON, R. D., 1997. Breeding biology of the Blue Tit *Parus caeruleus* in a montane mediterranean forest: the interaction of latitude and altitude. *Journal für Ornithologie*, 138: 83-92.
- FEENY, P. P., 1970. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding in winter moth caterpillars. *Ecology*, 51: 565-581.
- GOSLER, A. G., 1993. *The Great Tit*. Paul Hamlyn. London. 128 pp.
- HAFTORN, S., 1957. Kjöttmeisas (*Parus m. major* L.) invandring og nåværende utbredelse i nordNorge. *Kongelige Norske Videnskabernes Selskabs Forhandling*, 30: 14-21.
- JÄRVINEN, A., 1983. Breeding strategies of hole-nesting passerines in northern Lapland. *Annales Zoologici Fennici*, 20: 129-149.
- KLOMP H., 1970. The determination of clutch size in birds. A review. *Ardea*, 58: 1-124.
- KLUIJVER, H. N., 1951. The population ecology of Great Tits *Parus m. major* L. *Ardea*, 39: 1-135.
- KOENIG, W. D., 1986. Geographic ecology of clutch size variation in North American woodpeckers. *Condor*, 88: 499-504.
- KULESZA, G., 1990. An analysis of clutch-size in New World birds. *Ibis*, 132: 407-422.
- LACK, D., 1947. The significance of clutch size. Part I-II. *Ibis*, 89: 302-352.
- LACK, D., 1950. Family-size in titmice of the genus *Parus*. *Evolution*, 4: 279-290.
- LACK, D., 1954. *The natural regulation of animal numbers*. Oxford University Press. London. 343 pp.
- LAMBRECHTS, M. M., BLONDEL, J., MAISTRE, M. & PERRET, P., 1997. A single response mechanism is responsible for evolutionary adaptive variation in a bird's laying date. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 94: 5153-5155.
- LIMA, S. L., 1987. Clutch size in birds: A predation perspective. *Ecology*, 68: 1062-1070.
- MARTIN, T. E., 1987. Food as a limit on breeding birds: A life-history perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18: 453-487.
- 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. & CLOBERT, J., 1995. Nest predation and avian life-history evolution in Europe versus North America: A possible role of humans. *American Naturalist*, 147: 1028-1046.
- MERILÄ, J., BJÖRKLUND, M. & BAKER, A. J., 1996. Genetic population structure and gradual northward decline of genetic variation in the Greenfinch (*Carduelis chloris*). *Evolution*, 50: 2548-2557.
- MERILÄ, J., BJÖRKLUND, M. & BAKER, A. J., 1997. Historical demography and present day population structure of the Greenfinch, *Carduelis chloris* – An analysis of mtDNA control-region sequences. *Evolution*, 51: 946-956.
- MÖLLER, A. P., 1984. Geographical trends in breeding parameters of Swallows *Hirundo rustica* and House Martins *Delichon urbica*. *Ornis Scandinavica*, 15: 43-54.
- MOREAU, R. E., 1944. Clutch size: A comparative study, with special reference to African birds. *Ibis*, 86: 286-347.
- MORENO, J. & SANZ, J. J., 1994. The relationship between the energy expenditure during incubation and clutch size in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Journal of Avian Biology*, 25: 125-130.
- NAGER, R. G., RÜEGGER, C. & NOORDWIJK, A. J. VAN, 1997. Nutrient or energy limitations on egg formation: a feeding experiment in great tits. *Journal of Animal Ecology*, 66: 495-507.
- NOORDWIJK, A. J. VAN, MCCLEERY, R. H. & PERRINS, C. M., 1995. Selection for the timing of Great Tit breeding in relation to caterpillar growth and temperature. *Journal of Animal Ecology*, 64: 451-458.
- OWEN, D. F., 1979. Latitudinal gradients in clutch size: An extension of David Lack's theory. In: B. Stonehouse & C. M. Perrins (eds.). *Evolutionary ecology*. Macmillan. London: 171-179.
- PERRINS, C. M., 1970. The timing of bird's breeding season. *Ibis*, 112: 242-255.
- PERRINS, C. M., 1977. The role of predation in the evolution of clutch size. In: B. Stonehouse & C. M. Perrins (eds.). *Evolutionary Ecology*. Macmillan, London: 181-191.

- PERRINS, C. M., 1991. Tits and their caterpillar food supply. *Ibis*, 133: 49-54.
- RICKLEFS, R. E., 1980. Geographical variation in clutch size among passerine birds: Ashmole's hypothesis. *Auk*, 97: 38-49.
- ROFF, D. A., 2002. *Life history evolution*. Sinauer Associates, Inc. Sunderland. 527 pp.
- ROYAMA, T., 1969. A model for the global variation of clutch size in birds. *Oikos*, 20: 562-567.
- RYTKÖNEN, S. & ORELL, M., 2001. Great tits, *Parus major*, lay too many eggs: experimental evidence in mid-boreal habitats. *Oikos*, 93: 439-450.
- SANZ, J. J., 1995. Environmental restrictions on reproduction in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Ardea*, 83: 421-430.
- SANZ, J. J., 1997. Geographic variation in breeding parameters of the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Ibis*, 139: 107-114.
- SANZ, J. J., 1998. Effects of geographic location and habitat on breeding parameters of Great Tits. *Auk*, 115: 1034-1051.
- SANZ, J. J., 1999. Does daylength explain the latitudinal variation in clutch size of pied flycatchers *Ficedula hypoleuca*? *Ibis*, 141: 100-108.
- SANZ, J. J., 2000. *Cajas-nido para aves insectívoras forestales*. Obra Social y Cultural Caja Segovia. Segovia. 53 pp.
- SANZ, J. J., 2002. Climate change and breeding parameters of great and blue tits throughout the western Palaearctic. *Climate Change Biology*, 8: 409-422.
- SANZ, J. J. & TINBERGEN, J. M. 1999. Energy expenditure, nestling age, and brood size: an experimental study of parental behavior in the great tit *Parus major*. *Behavioral Ecology*, 10: 598-606.
- SANZ, J. J., TINBERGEN, J. M., ORELL, M. & RYTKÖNEN, S., 1998. Daily energy expenditure during brood rearing of Great Tits (*Parus major*) in northern Finland. *Ardea*, 86: 101-107.
- SILVERIN, B., 1994. Photoperiodism in male Great Tits (*Parus major*). *Ethology, Ecology and Evolution*, 6:131-157.
- SILVERIN, B., 1995. Reproductive adaptations to breeding in the north. *American Zoologist*, 35: 191-202.
- 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.
- 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.
- SKUTCH, A. F., 1949. Do tropical birds raise as many young as they can nourish? *Ibis*, 100: 1-30.
- SLAGSVOLD, T., 1982. Clutch size variation in passerine birds: The nest predation hypothesis. *Oecologia*, 54: 159-169.
- STATSOFT Inc., 1999. *STATISTICA for Windows (Computer program manual)*. Tulsa.
- STEVENSON, I. R. & BRYANT, D. M., 2000. Climate change and constraints on breeding. *Nature*, 406: 366-367.
- SVENSSON, E. & NILSSON, J. A., 1995. Food supply, territory quality and reproductive timing in the Blue Tit (*Parus caeruleus*). *Ecology*, 76: 1804-1812.
- TREVELYAN, R. & READ, A. F., 1989. Nest predations and the evolution of avian reproductive strategies: A comparison of Australian and New Zealand birds. *Oecologia*, 81: 274-278.
- 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., ADRIAENSEN, F., BALEN, J. H. VAN, BLONDEL, J., DHONDT, A. A., DONGEN, S. VAN, FEU, C. DU, IVANKINA, E. V., KERIMOV, A. B., LAET, J. DE, MATTHYSEN, E., MCCLEERY, R., ORELL, M. & THOMSON, D. L., 2002. Variable responses to large-scale climate change in European *Parus* populations. *Proceedings of the Royal Society of London, Serie B*, 270: 367-372.
- WILLIAMS, J. B. 1996. Energetics of avian incubation. In: C. Carey (ed.). *Avian energetics and nutritional ecology*. Chapman & Hall. New York: 375-416.
- YANES, M. & SUÁREZ, F., 1997. Nest predation and reproductive traits in small passerines: A comparative approach. *Acta Oecologica*, 18: 413-326.
- YOM-TOV, Y., 1994. Clutch size in passerines of southern South America. *Condor*, 96: 170-177.
- YOUNG, B. E., 1994. Geographical and seasonal patterns of clutch-size variation in House Wrens. *Auk*, 111: 545-555.
- ZANG, H., 1980. Der einflub der hölenlage uaf siedlungsdichte und brutbiologie höhlenbrütender singvögel im Harz. *Journal für Ornithologie*, 121: 371-386.