

**Impacto de las temperaturas
y las precipitaciones
en la supervivencia
del carbonero común (*Parus major*)
en un escenario de calentamiento global**



**Iris Solís Hernanz
Tesis Doctoral**

**Directores: Emilio Barba Campos y Eduardo Jorge Belda Pérez
Universitat de València
Programa de Doctorado en Biodiversidad y Biología Evolutiva
Enero 2024**



**VNIVERSITAT
DE VALÈNCIA**



VNIVERSITAT ID VALÈNCIA

Instituto Cavanilles de Biodiversidad y Biología Evolutiva

Facultad de Ciencias Biológicas

Departamento de Microbiología y Ecología

Programa Doctoral en Biodiversidad y Biología Evolutiva

Enero 2024

Impacto de las temperaturas y las precipitaciones en la supervivencia del carbonero común (*Parus major*) en un escenario de calentamiento global

Tesis Doctoral

Iris Solís Hernanz

Directores

Emilio Barba Campos

Eduardo Jorge Belda Pérez

La Tesis Doctoral titulada “Impacto de las temperaturas y las precipitaciones en la supervivencia del carbonero común (*Parus major*) en un escenario de calentamiento global” presentada por Iris Solís Hernanz para optar al grado de Doctora en Biodiversidad y Biología Evolutiva por la Universitat de València.

Iris Solís Hernanz

Tesis Doctoral supervisada por los doctores Emilio Barba Campos y Eduardo Jorge Belda Pérez.

Emilio Barba Campos

Universitat de València

Eduardo Jorge Belda Pérez

Universitat Politècnica de València

*“El invierno ha sido largo y duro,
pero, por suerte,
la primavera siempre regresa.
Primero empiezan a crecer
pequeños brotes de color verde
en las ramas de los árboles.
Después llegan las flores,
que llenan de alegría
las ramas del viejo manzano.
Y Tit se ha enamorado...
de Titus, que vive en el árbol de al lado.”*

El nido de Tit

Gerda Muller, Sophie Chérier (2022)

Agradecimientos

En primer lugar, quiero agradecer a mi director de tesis, Emilio Barba, con quien ya realicé mi Trabajo de Fin de Máster allá por el año 2016, aunque la temática era muy diferente a la que ahora está entre tus manos. Las circunstancias de la vida hicieron que unos pocos años más tarde volviera a él para pedirle que fuera el director de mi tesis, y fue una de las decisiones más acertadas que tomé entonces. Si en algo estamos todos los doctorandos de acuerdo, es que una de las cosas más importantes de tu tesis es el director que te toque. Y debo decir que Emilio ha sido una figura que siempre ha estado ahí, disponible para resolver cualquier duda o corregir cualquier manuscrito que le enviara pese a lo ajetreado que está siempre, y con una paciencia infinita. Mi experiencia con los pájaros en el campo empezó gracias a él, y he aprendido muchísimas cosas que de otra manera no podría haberlo hecho.

En segundo lugar, quiero agradecer a Javi Aznar. Hace mucho que no sé de ti, pero fuiste uno de los mejores profesores que he tenido jamás durante el Máster Universitario en Biodiversidad. Tu pasión es realmente contagiosa y siempre me ha encantado escucharte hablar, incluso de temas que podían resultar tan poco agradables como eran los parásitos, y es algo que no olvidaré nunca. Esa larga conversación telefónica que tuvimos con todas mis dudas sobre si dar el paso a realizar esta tesis doctoral o no fue decisiva.

A ti, Fran. Que has estado ahí siempre, incluso en mis momentos oscuros y rotos. Tú más que nadie conoces mis momentos de inseguridad y de ansiedad. Gracias por acompañarme en todo momento y obligarme a desconectar de vez en cuando por el bien de mi salud mental. Te quiero más que nada.

A mis padres, que pese a alguna que otra duda, siempre han confiado en mí y me han apoyado emocional y económicamente en este camino. Espero no decepcionaros.

Pero también ha habido muchas otras personas, y en estos largos cinco años también he hecho buenos amigos que también me han acompañado:

Elena, además de amiga, casi has sido una codirectora para mí. Has estado detrás de cada manuscrito, apoyándome y ayudándome siempre y con tu labia que siempre me ha hecho reír.

Judit, mi compañera de campo y gran amiga. He compartido muy buenos momentos contigo estos años y no es algo que vaya a olvidar nunca. Gracias por estar ahí para poder desahogarme cuando el hastío y el calor nos podían.

A Juan José Sanz, con el que tuve el placer de trabajar y aprender de sus experiencias un año.

También quiero agradecer a todos los que nos acompañaros en el campo y nos ayudaron a tomar todos esos datos: Natalia, Núria, Raquel, Sara, Anabel, Camila, Carmen, Carla, Claudia, Dani, Iris, Víctor, Sandra, Marc, Alejandro, Víctor, Rubén, Toni, Martín, Javi, María, Clara, Carles, Idoia, David, Lenin, Miriam y Silvia.

A mi otro director de tesis, Eduardo Jorge Belda Pérez. Aunque no he tenido el placer de tener mucho contacto contigo, te agradezco que me aceptaras en esta aventura.

A la Agencia Estatal de Meteorología (AEMET), por proporcionarnos los datos de temperatura necesarios para nuestros estudios y a Maria José Estrela por ayudarnos a calcular los datos de temperatura que faltaban del 2002.

Por último, quiero dar las gracias a Alicia, Dani, Germán, Lali y a toda la gente de Valentia Ludica. Os encontré cuando más os necesitaba y me acogisteis entre juegos de mesa y dados.

Esta tesis es el resultado de un arduo camino, lleno de trabajo y esfuerzo, que me ha traído hasta el día de hoy. No pude optar a ninguna beca durante todos estos años, por lo que tuve que tirar de valor, voluntad y compaginar como buenamente pude el desarrollo de la tesis con un trabajo a tiempo parcial que nada tenía que ver con esto. Más de una persona me dijo que estaba loca por hacer un doctorado sin beca. Y es probable que tuviera razón, pero las circunstancias de la vida y el deseo de aprender más y adquirir nuevas experiencias y destrezas me empujaron a hacerlo. Entre medias se sumó la pandemia de COVID-19, y todo lo que ello implicó y que todos recordamos con horror: aislamiento, suspensiones de salidas de campo, reuniones con mascarillas, etc. Pero al final salimos adelante de esa pandemia, pudimos volver a recuperar nuestro ritmo de trabajo normal, recuperamos nuestras vidas. Si de algo estoy convencida, es que no podría haber logrado sacar todo este trabajo adelante sin la ayuda y el apoyo de muchas personas que me han acompañado hasta el día de hoy. Quiero terminar esta sección de agradecimientos con una cita de una saga de libros que también me ha estado

acompañando durante estos años y que tanto me ha ayudado en los momentos más oscuros: El Archivo de las Tormentas, de Brandon Sanderson.

«El paso más importante que puede dar alguien. No es el primero, ¿verdad? Es el próximo. Siempre el próximo paso.»

Índice

Resumen.....	1
Capítulo 1. Introducción.....	6
1.1. Cambio climático y fenología.....	7
1.2. Adelanto y duración del periodo reproductor y distribución de las nidadas	7
1.3. Eventos climatológicos extremos.....	9
1.4. Reproducción, muda y gasto energético.....	11
1.5. El solapamiento entre la reproducción y la muda.....	13
1.6. Cambios en la estructura de edad.....	17
1.7. Justificación, estructura y objetivos de esta tesis.....	18
Capítulo 2. Materiales y métodos.....	24
2.1. Áreas de estudio.....	25
2.2. El carbonero común como especie de estudio.....	27
2.3. Toma de datos básicos de reproducción y supervivencia.....	30
2.4. Datos meteorológicos.....	36
2.5. Clasificación de tipos de puestas.....	37
2.6. Índices fenológicos.....	39
2.7. Fecha de inicio de muda.....	40
2.8. Solapamiento de reproducción y muda.....	41
2.9. Análisis de datos.....	42
Capítulo 3. Resultados.....	48
3.1. Fenología	49
3.2. Efectos del evento meteorológico extremo de mayo del 2002.....	57
3.3. Solapamiento entre reproducción y muda.....	64
3.4. Consecuencias reproductivas del solapamiento entre reproducción y muda.....	70
3.5. Cambios en la estructura de edad.....	73

Capítulo 4. Discusión.....	76
4.1. Cambio climático y tendencia de las temperaturas primaverales.....	77
4.2. Adelanto de la temporada reproductiva y su relación con las temperaturas ambientales.....	78
4.3. Duración de la temporada reproductora.....	79
4.4. Distribución de las puestas en la temporada reproductora.....	81
4.5. Antes del EME: Fecha de puesta, tamaño de puesta y volumen de huevos.....	83
4.6. Efectos del EME sobre el éxito de eclosión y el crecimiento de los polluelos.....	84
4.7. Efectos del EME sobre el éxito reproductor.....	85
4.8. Años después del EME.....	86
4.9. Variación en la proporción de segundas puestas.....	87
4.10. El momento de la muda y el solapamiento.....	89
4.11. Características de los pájaros que muestran solapamiento.....	90
4.12. Consecuencias del solapamiento de la reproducción y la muda.....	93
4.13. Cambios en la estructura de edad.....	97
4.14. Cambio climático y estructura de edad: Otros efectos a corto plazo.....	100
Capítulo 5. Conclusiones.....	103
Referencias.....	107

RESUMEN

El aumento de las temperaturas medias globales causado por el cambio climático, inducido por la influencia humana, se ha incrementado en las últimas décadas. Este calentamiento global representa una amenaza persistente y generalizada para la biodiversidad a escala global, y se prevé que va a tener efectos dramáticos sobre esta en un futuro cercano. Uno de los efectos más evidentes y reportados sobre la biodiversidad es la alteración de eventos fenológicos en un amplio rango de especies de plantas y animales, las aves entre ellas. En este grupo se han visto en numerosas ocasiones alteraciones en el periodo de reproducción, en las fechas de muda y de migración.

El objetivo general de esta tesis es comprobar cómo está afectando la variación de las temperaturas y de las precipitaciones, impulsadas por el calentamiento global, a diferentes parámetros que condicionan la fenología y la supervivencia de los individuos de una población de carboneros comunes (*Parus major*) no migradora que se reproduce en cajas nido en Sagunto, al este de España, y de la cual se tienen datos sobre su fenología reproductora desde 1986 hasta la actualidad. Además, para uno de los objetivos parciales de la tesis, se estudió también una segunda población de carboneros comunes que cría en Quintos de Mora, en el centro de España.

El primero de los objetivos que nos propusimos fue estudiar si los cambios en la temperatura a lo largo de las décadas habían afectado a la fenología reproductora de las aves. Varios estudios han mostrado que los eventos primaverales en Europa se han adelantado, incrementándose así la duración del periodo vegetativo. Una consecuencia interesante del cambio climático que ha recibido poca atención hasta la fecha es si el mencionado avance del comienzo del periodo de reproducción en las aves implica también cambios en la duración de este. Además de esto, la distribución de nidadas en este intervalo de tiempo también tiene una importancia fundamental para los procesos evolutivos, pero este tema en general ha sido pasado por alto en la literatura. En algunos estudios se ha utilizado diferentes índices para abordar la cuestión de la duración de la temporada reproductora y la distribución estacional de las puestas, pero no se ha utilizado para explorar cambios temporales relacionados con el cambio climático. En los estudios que han abordado cómo han cambiado las fechas de comienzo y final de temporada, su longitud y la distribución de nidadas a lo largo de esta con relación a los cambios de

temperatura en el tiempo se han usado diferentes metodologías, o han considerado uno o pocos de los parámetros mencionados anteriormente o bien han considerado sólo primeras puestas. No existe un enfoque integrador, algo que intentamos subsanar con esta parte de nuestro estudio. Así, encontramos que las temperaturas medias primaverales han aumentado alrededor de 2°C en Sagunto, y este aumento de la temperatura se ha visto en un adelanto del inicio de puesta en esta población de alrededor de 3 días por década en el periodo de estudio. Aunque la temporada reproductora ha sido más larga en los años en los que las temperaturas de junio eran más altas, la longitud de la temporada no ha variado a lo largo del periodo de estudio. Por otro lado, la distribución de las puestas está ahora más concentrada hacia el comienzo de la temporada. En general, todos estos cambios fenológicos probablemente han dado lugar al observado incremento de la proporción de parejas haciendo dos puestas por año.

Además del cambio en las condiciones medias, durante el periodo de estudio ocurrió lo que se conoce como un “evento meteorológico extremo” (EME), y aprovechamos la oportunidad para estudiar sus efectos en la población. El calentamiento global afecta a los patrones meteorológicos globales. Desde la década de los 50, estos cambios globales inducidos por la influencia humana parecen haber aumentado la ocurrencia de EME, hasta ahora poco frecuentes. En la región Mediterránea, algunos ejemplos de EME que se han vuelto más frecuentes en las últimas décadas son días excepcionalmente calurosos y las olas de calor. El interés de los científicos en los EME se ha incrementado por el aumento de la frecuencia de estos eventos y sus potenciales impactos a nivel de individuo, población o comunidad en muchos grupos taxonómicos, pero las definiciones de estos no están claras y ninguna propuesta está aceptada de forma universal. El principal desafío para el estudio de estos eventos extremos es que deben ocurrir durante estudios en marcha debido a su imprevisibilidad. Se sabe que pueden resultar especialmente perjudiciales durante la temporada reproductora, ya que puede derivar en una reducción de la supervivencia e incluso en el abandono de las puestas. Por eso es crucial comprender los impactos de los EME en el campo de la investigación ecológica y de la conservación. En nuestro caso, registramos una temporada reproductora excepcionalmente rara en la población de carboneros comunes de Sagunto en la primavera del año 2002. En esta se observó una mortalidad inusual de polluelos que asociamos a un evento corto de bajas temperaturas y fuertes precipitaciones ocurrido durante la temporada reproductora. Comprobamos y cuantificamos si ocurrió un EME y

tratamos de investigar si podría estar relacionado con el reducido rendimiento reproductor observado. Así, vimos que desde el 2 hasta el 8 de mayo del 2002 hubo un descenso brusco de las temperaturas medias y un aumento de las precipitaciones que afectó al 74% de puestas. Identificamos esto como un EME. Obviamente, los valores medios de los parámetros reproductores determinados mayormente antes del evento (fecha de puesta, incubación...) fueron similares a años previos y posteriores (2000-2004); pero el evento afectó negativamente al éxito de vuelo de los volantones y al éxito reproductor. Muchas de las primeras puestas, especialmente las que tenían pollos más jóvenes, fracasaron, lo cual se tradujo en un aumento en las puestas de reposición. Sin embargo, la producción general de volantones por pareja reproductora fue menor que en otros años, por lo cual en 2003, aunque hubo una tasa de reclutamiento similar a otros años, hubo una disminución en el número de parejas reproductoras y en la proporción de individuos de primer año el año siguiente a la ocurrencia de este evento meteorológico extremo.

Por otro lado, los cambios fenológicos encontrados tuvieron una consecuencia inicialmente inesperada: muchas más parejas empezaron a realizar dos puestas por año en Sagunto, y muchos más individuos de lo habitual empezaron la muda postnupcial mientras estaban aún alimentando a los pollos. Tanto la muda como la reproducción son procesos costosos energéticamente, por lo que suelen coincidir cuando la disponibilidad de alimento es suficiente para satisfacer la demanda de nutrientes requeridos. En el caso de los passeriformes, estos dos procesos compiten entre sí en el tiempo por la energía y el rendimiento, por lo que normalmente las aves evitan solaparlos. Para ello, la mayoría de los passeriformes europeos tienen ciclos anuales con periodos bien marcados, pero el tiempo de la reproducción y la muda se está viendo alterado en muchas especies de aves: los intervalos entre estas fases pueden alargarse, acortarse o incluso desaparecer. Y ya hay estudios que han documentado el solapamiento temporal entre el final de la reproducción y el inicio de la muda. Sin embargo, probablemente por su rara ocurrencia, las comparaciones directas entre poblaciones de diferentes latitudes o altitudes son escasas, y la mayoría de los estudios realizados se han hecho con especies migradoras en las que la presión de terminar la muda antes de migrar es alta, o bien han empleado métodos experimentales mediante los cuales manipulaban a los individuos para forzar el inicio de la muda. Por otra parte se ha sugerido que el alargamiento de la temporada reproductora puede permitir a más individuos poner más de una puesta en la misma temporada, lo cual aumentaría el número de parejas involucradas en las actividades reproductivas hacia el

final. Se ha visto que el solapamiento es más frecuente en aves que se reproducen tarde, por lo que, si más individuos crían tarde en la temporada y las fechas de muda no varían, el número de individuos que solapan se incrementaría de forma inevitable. Por otro lado, no todos los individuos de una misma población tienen la misma probabilidad de solapar, y esto puede variar según su sexo, su edad, o el tipo de puesta tardía (de reposición, tras un fracaso, o segundas, tras una primera puesta exitosa). Para este apartado de la tesis seleccionamos dos poblaciones de carboneros comunes localizadas en dos áreas con diferentes condiciones climáticas: Sagunto, en la costa Mediterránea, y Quintos de Mora, en el centro de España. En Sagunto, la proporción de aves que realizan una segunda puesta ha aumentado, mientras que en Quintos de Mora no se ha observado ninguna tendencia temporal. En Sagunto, los machos solapan con más frecuencia que las hembras y ha aumentado en el tiempo para ambos sexos, pero en Quintos de Mora no hay diferencias entre sexos ni ha habido variación temporal. La fecha del inicio de muda no ha variado en ninguna de las dos poblaciones, aunque en Quintos de Mora parece empezar antes. En Sagunto, las aves que tenían más probabilidades de solapar eran machos de primer año, mientras que las que menos probabilidades tenían eran las hembras más adultas. El tipo de puesta no influyó en esta probabilidad para la población de Sagunto.

Al tratarse de dos actividades costosas energéticamente, se puede esperar algún tipo de compromiso fisiológico en las aves que solapan reproducción y muda. Las consecuencias de solapar la reproducción con la muda pueden incluir la reducción en el éxito reproductor, en la tasa de supervivencia, en la calidad de las plumas o incluso causar conflictos comportamentales y fisiológicos. Pero estas consecuencias tampoco son iguales en todas las especies, y ni siquiera para los individuos dentro de una misma especie. Al solapar la reproducción y la muda, este fenómeno puede llegar a afectar a su propia supervivencia, a la de su pareja o incluso a la de su descendencia. Sin embargo, pocos estudios han explorado las consecuencias reproductoras de este solapamiento por su rara ocurrencia en condiciones normales y no manipuladas. Así, el objetivo de este apartado es responder a esas preguntas con la población de carboneros comunes que cría en Sagunto. Para nuestro conocimiento, es el primer estudio observacional y no manipulado que aborda el coste potencial de este solapamiento en una especie de ave no migradora. Con esta parte del trabajo, vimos que en el 71% de las parejas tardías, al menos uno de los miembros de la pareja estaba solapando la reproducción y la muda. Además, el tamaño de puesta, el número de pollos nacidos, el número de volantones producidos y

la condición de los polluelos era peor cuando ambos padres estaban solapando. Sin embargo, estas diferencias desaparecían cuando incluimos la fecha de puesta como covariable en los análisis, por lo que estas diferencias atienden más a que se trata de puestas tardías y no tanto al hecho de que los padres estén solapando la reproducción con la muda. Así, podemos concluir que el solapamiento entre la reproducción y la muda no parece imponer costes reproductivos adicionales en la población de Sagunto.

Ya que la investigación a largo plazo sobre la dinámica de poblaciones ha revelado diferencias fundamentales en cómo afectan los cambios climatológicos a las clases de sexo y edad, es fundamental ahora identificar qué clases de edad son más sensibles a estos desafíos, ya que puede proporcionar información valiosa en las tendencias poblacionales en un escenario de cambio climático. Este enfoque daría lugar a nuevas directrices para una gestión más eficiente de las poblaciones, ajustándose a la estructura de edad y sexo en lugar de a simples recuentos de la población. Sin embargo, pocos estudios han aplicado este enfoque a cómo las poblaciones de aves silvestres no migradoras están respondiendo al cambio climático, y no se sabe casi nada sobre si los efectos estacionales pueden cambiar a lo largo de la vida de un individuo y cómo puede hacerlo. Este tipo de estudios necesitan series de datos longitudinales de varias décadas de duración en las que se conozca la edad exacta de los individuos de la población. Nosotros hemos aprovechado que tenemos esos datos con nuestra población de Sagunto para llevar a cabo el análisis. De esta manera, hemos visto que son las temperaturas mínimas invernales y las temperaturas máximas estivales las que muestran una mayor correlación, negativa, con la edad media de la población. Así, cuando las temperaturas mínimas invernales descienden, aumenta la edad media de la población al comprometer la supervivencia de los individuos más jóvenes. Y, al revés, cuando las temperaturas máximas estivales son mayores, disminuye la edad media de la población al comprometer la supervivencia de los individuos más viejos. Así, hemos podido comprobar que cuando se juntaron dos eventos meteorológicos extremos como el acontecido en 2002, con un fuerte descenso de las temperaturas y un incremento en las precipitaciones, con las fuertes olas de calor que se produjeron en el 2003, causaron una desestabilización en la estructura etaria de la población que se prolongó en el tiempo y que no recuperó su estabilidad original hasta el 2009, momento a partir del cual comienza a recuperarse de forma paulatina.

CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN



1.1. Cambio climático y fenología

El aumento de las temperaturas medias globales debido al cambio climático se ha incrementado en las últimas décadas, y la tasa de calentamiento se está acelerando en los últimos años (IPCC 2019a). Está demostrado que este calentamiento global representa una amenaza persistente y generalizada para la biodiversidad a escala global, ha afectado a las condiciones ambientales, los ecosistemas y la biodiversidad de diversas maneras (Walther et al. 2002; Wang et al. 2021), y se prevé que va a tener efectos dramáticos sobre estos en un futuro cercano (Trisos et al. 2020). Se ha visto que las temperaturas típicas del verano se están prolongando cada vez más en el tiempo, lo cual conduce a una duración más corta de las temperaturas típicas de otras estaciones, así como a un comienzo más temprano de las temperaturas típicas de la primavera año tras año (Wang et al. 2021). Así, uno de los efectos más evidentes y reportados sobre la biodiversidad es la alteración de eventos fenológicos en un amplio rango de especies de plantas y animales (Menzel y Fabian 1999; Parmesan y Yohe 2003; Gordo y Sanz 2005; Crozier et al. 2008; Ozgul et al. 2010; Moyes et al. 2011; Thackeray et al. 2016; Halupka et al. 2020; Andreasson et al. 2022). En las aves, por ejemplo, se han mencionado en numerosas ocasiones alteraciones en el periodo de reproducción en especies tanto migratorias como residentes (aunque parece estar más fijado en estas últimas) (Both et al. 2004; Tryjanowski et al. 2004; Källander et al. 2017; Parmesan 2007; Hällfors et al. 2020; Bates et al. 2022), en las fechas de muda (Morrison et al. 2015) y en las de migración (Charmantier y Gienapp, 2014; Tomotani et al. 2017), asociadas todas ellas al calentamiento global.

1.2. Adelanto y duración del periodo reproductor y distribución de las nidadas

Una consecuencia interesante del cambio climático sobre la fenología de las aves que ha recibido poca atención hasta la fecha es si el avance del comienzo del periodo de reproducción implica cambios en la duración de este. Menzel y Fabian (1999) mostraron que, entre 1959 y 1993, los eventos primaverales en Europa se han adelantado una media de 6 días, mientras que los otoñales se han retrasado 4,8 días; incrementándose así la duración del periodo vegetativo en 10,8 días durante este periodo. Esto sugiere que la

duración de la temporada de reproducción de las aves también se podría haber visto extendida, tanto al avanzar su comienzo como al retrasar su final. Los pocos resultados disponibles hasta la fecha; sin embargo, no apoyan esta expectativa. Por ejemplo, Møller et al. (2010), en Dinamarca, comprobaron que, mientras que la temporada reproductora de la paloma torcaz (*Columba palumbus*) se ha alargado en 36 días (48%) durante el periodo 1970-2007, la del charrán patinegro (*Thalasseus sandvicensis*) se ha reducido en 36 días (70%) durante el mismo periodo. Por otra parte, Halupka y Halupka (2017) mostraron que el alargamiento de la temporada reproductora era independiente de los cambios en las fechas de puesta medias y que dependía, en su lugar, de la facultad que tenía la especie (o la población) de poner una o varias puestas en la misma temporada reproductora: en las especies que hacían varias puestas la temporada reproductora se había incrementado en 4 días por década, mientras que en aquellas que sólo ponían una puesta se acortó en 2 días por década. Este y otros estudios (p. ej. Visser et al. 2003; Najmanová y Adamik 2009; Gullett et al. 2013; Jankowiak et al. 2014; Hällfors et al. 2020) muestran que, aunque la magnitud potencial de los cambios en la duración de la temporada de reproducción podría ser grande, el resultado (alargamiento o reducción) podría diferir entre regiones, especies y, probablemente, entre poblaciones de la misma especie. Aparte de las características de una especie o población en particular (p. ej. el número de puestas por temporada o la tendencia migratoria), los detalles sobre cómo y cuándo cambian las temperaturas, y cómo afecta esto a la abundancia y a la distribución estacional de los recursos alimentarios para una especie en particular, podrían determinar los cambios en la duración de la temporada de reproducción y la distribución de nidadas a lo largo de esta.

Además del intervalo de días en el que se ponen los huevos, la distribución de nidadas en este intervalo tiene una importancia fundamental para los procesos evolutivos (Møller et al. 2010). Aparte del trabajo de algunos autores, como Laaksonen et al. (2006) o Goodenough et al (2011), quienes han relacionado los cambios temporales con la asimetría o curtosis de la distribución de las puestas, este tema ha sido pasado por alto en la literatura.

Wyndham (1986) abordó la cuestión de la duración de la temporada reproductora, junto con la distribución estacional de las nidadas. Wyndham utilizó una medida, que denominó “Equally Good Months” (“Meses Equitativamente Buenos”, MEB en adelante) para la reproducción, que se derivaba de un índice de diversidad y tenía en cuenta el

número de nidadas iniciadas cada mes (ver la fórmula del índice en Métodos). Este índice considera no sólo cuándo empieza y termina la temporada, sino también la distribución de las nidadas a lo largo de esta. Esta medida es un estimador combinado de tanto la ventana temporal para la reproducción como de la “bondad” del periodo disponible. Así, dadas las mismas fechas para el comienzo y el final, este índice sería mayor si las nidadas están distribuidas equitativamente a lo largo del periodo y menor si están concentradas en un periodo más pequeño, con sólo unas pocas nidadas tempranas o tardías. Este método ha sido utilizado con éxito para explorar diferencias espaciales en la longitud de las temporadas de reproducción en diversos estudios (Wyndham 1986; Yom-Tov 1987; Dean et al. 2009) pero, hasta donde sabemos, no ha sido utilizado para explorar cambios temporales y, más explícitamente, para explorar cambios temporales relacionados con el cambio climático.

1.3. Eventos climatológicos extremos

El calentamiento global afecta a los patrones meteorológicos globales (Bodey et al. 2021). De acuerdo con los últimos informes del Panel Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático (IPCC), los cambios globales inducidos por la influencia humana parecen haber incrementado los eventos climáticos extremos (ECE en adelante), hasta ahora poco frecuentes, desde 1950 (Seneviratne et al. 2021). Algunos ejemplos de estos eventos incluyen el aumento de la frecuencia y de la duración de las olas de calor y las sequías a escala global, la creciente intensidad de las precipitaciones e inundaciones en el Hemisferio Norte, y la extensión de las temporadas de incendios en Estados Unidos (IPCC 2022). En la región Mediterránea, los fenómenos climatológicos extremos que se han vuelto más frecuentes en las últimas décadas son los días excepcionalmente calurosos y las olas de calor (Pereira et al. 2017; Tomczyk et al. 2017; Cherif et al. 2020; Agencia Estatal de Meteorología 2021). Es esperable que este aumento en la frecuencia e intensidad de estos eventos extremos ocurra antes de lo predicho (Suárez-Gutiérrez et al. 2023). Uno de los últimos informes del IPCC (2022) afirma que, debido al incremento en las temperaturas globales, habrá un aumento en la ocurrencia de algunos ECEs en un futuro cercano. También distinguen entre eventos climatológicos extremos y eventos meteorológicos extremos (EME en adelante): mientras que los EMEs son eventos aislados que son raros en un lugar y momento concretos del año, los ECEs se refieren a

patrones de EMEs que persisten en el tiempo, como una estación (unos pocos meses) o más (p. ej. altas temperaturas, sequías o precipitaciones totales durante una estación) (IPCC 2019b).

Aunque son ampliamente utilizadas, las definiciones de los ECEs y los EMEs no están claras, y ninguna de las propuestas está aceptada de forma universal (Bailey y van de Pol 2016). Algunos autores definen los eventos extremos como aquellos que ocurren menos del 10%, el 5% o el 1% del tiempo (Marrot et al. 2017; van de Pol et al. 2017), mientras que otros afirman que estos eventos no tienen por qué ser raros, sino extremos (Gutschick y BassiriRad 2003; Campbell-Staton et al. 2017). Además, algunos estudios han utilizado definiciones híbridas (Jentsch et al. 2007; Smith 2011). El IPCC ofrece su propia definición, categorizando los eventos extremos como fenómenos meteorológicos inusuales que ocurren en un lugar y periodo específico. Estos eventos están bien por debajo del percentil 10 o por encima del percentil 90 de una función de densidad de probabilidad estimada de las observaciones de un lugar y momento concretos del año (IPCC 2007; IPCC 2019b). En este estudio, hemos escogido adoptar esta última definición. A fin de cuentas, todas las definiciones involucran puntos de corte arbitrarios, y el IPCC, con su continua emisión de informes anuales desde 1990, asegura que la información está continuamente contrastada y actualizada.

El interés en los EMEs entre los científicos se ha incrementado en las últimas décadas debido al aumento de la frecuencia de estos eventos (Maxwell et al. 2018) y sus potenciales impactos extremos a nivel de individuo, población y comunidad en muchos grupos taxonómicos diferentes (p. ej. Parmesan et al. 2000; van de Pol et al. 2010; Hoover et al. 2014; Tobolka et al. 2015; Gardner et al. 2017; Maxwell et al. 2018; Gładalski et al. 2020). El principal desafío de estudiar los efectos de estos eventos extremos es su imprevisibilidad: deben ocurrir durante estudios en marcha, por lo que es una cuestión de suerte qué especies y qué parámetros biológicamente significativos son registrados. Aún así, se ha mostrado con claridad que los eventos meteorológicos extremos que ocurren durante la temporada reproductora pueden ser especialmente perjudiciales para las poblaciones de aves, con efectos específicos registrados en varios parámetros reproductores. Por ejemplo, pueden resultar en retrasos en las fechas de puesta (Martin y Wiebe 2004) o de eclosión (Gładalski et al. 2020), en una reducción de la supervivencia de los polluelos y en su condición corporal (Dawson y Bortolotti 2000), e incluso en el abandono de las puestas (Decker y Conway 2009). La supervivencia individual también

puede verse afectada directamente. Por ejemplo, Altwegg et al. (2006) demostraron que los inviernos severos llevan a una reducción en la supervivencia de las lechuzas comunes (*Tyto alba*). Por consiguiente, un objetivo crucial en la investigación ecológica y de conservación es comprender los impactos de estos EMEs en los individuos, las poblaciones y las comunidades, y cómo las poblaciones silvestres se adaptarán a esta nueva amenaza.

1.4. Reproducción, muda y gasto energético

La reproducción es el mecanismo que garantiza la transmisión de genes a la descendencia y, con ello, la perpetuación de la especie. Para la reproducción, las aves necesitan buscar una pareja, defender su territorio, construir un nido adecuado, formar los huevos, incubarlos y, por último, cuidar de los pollos nacidos. Todo esto conlleva una importante inversión de energía. Como dato, en un estudio de Nord y Williams (2015) se vio que la tasa metabólica basal (TMB en adelante) de una muestra de aves durante la incubación era 2,93 veces superior, mientras que, durante el periodo de cuidado de los pollos, esta era 3,38 veces superior (Nord y Williams 2015).

Las plumas, estructuras análogas a los pelos de los mamíferos o las escamas de los reptiles, son una de las características más llamativas y distintivas de las aves. Estas estructuras epidérmicas muertas, constituidas por proteínas, se hallan distribuidas cubriendo una gran parte del área corporal de las aves y crecen desde unos folículos especializados que se ubican en los pterilos (Jenni y Winkler 2020). Las plumas varían en cuanto a forma, tamaño y función, y desempeñan funciones de aislamiento térmico, aerodinamismo, vuelo, flotabilidad, aparencia o cortejo, entre otras (Payne 1972; Videler 2006; Jenni y Winkler 2020). Las plumas de vuelo de las alas, denominadas rémiges, son plumas de contorno, y nos vamos a centrar en ellas en el presente estudio. Crecen en las alas y son largas, planas, fuertes, ligeras y asimétricas. Están directamente implicadas en el vuelo al otorgar la sustentación y el perfil aerodinámico necesarios para este (Videler 2006). Las rémiges primarias son aquellas que se insertan en el metacarpo y los dígitos, mientras que las secundarias y terciarias se insertan en la ulna. Entre los huecos que dejan las rémiges se insertan las cobertoras primarias (entre las rémiges primarias) y las cobertoras mayores (entre las rémiges secundarias y terciarias) (Pinilla 2000; Jenni y Winkler 2020) (Fig. 1.1).

Las plumas actúan como barrera externa y son las que reciben las agresiones del exterior. Por ello se ven afectadas por la abrasión de partículas en el aire (p. ej. polen), el rozamiento contra la vegetación, la acción de los rayos UV, la presencia de microorganismos y hongos sobre las plumas, etc. (Francis y Wood 1989; Al Rubaiee et al. 2017). Al tratarse de estructuras muertas, las plumas no pueden regenerarse y acaban por degradarse o romperse por la exposición constante a estos elementos, a pesar de las constantes

actividades de cuidado que llevan a cabo las aves sobre estas (Jenni y Winkler 1994). Y esta degradación o rotura acaba afectando negativamente a su función.

Para mantener el buen estado del plumaje, las aves se someten a un proceso conocido como muda. Para ello, las aves reemplazan (parcial o completamente) sus plumas para mantener adecuadamente sus funciones principales (Payne 1972, Jenni y Winkler 2020). Durante este proceso, se expulsa una pluma vieja y en el lugar que ha dejado crece una nueva (Dawson 2015). Pero no es un proceso instantáneo, hasta que la pluma nueva vuelva a crecer y sea funcional se forman huecos en la superficie alar que pueden causar graves inconvenientes al dificultar el vuelo por la disminución del área alar y el incremento de la carga de estas (Møller y Nielsen 2018). En casos extremos, se ha visto que una muda simultánea de más de cinco plumas primarias puede provocar incluso la pérdida total de la capacidad de vuelo (Jenni y Winkler 2020).

La muda es un proceso muy costoso energéticamente (Wilkinson 1983; Newton 2009), tanto por la demanda de nutrientes (sobre todo proteínas) para la formación de las plumas, como por los cambios fisiológicos que deben garantizar una formación de plumas de calidad. Entre estos cambios fisiológicos se encuentran el aumento del peso, la expansión del volumen de plasma, la hipertrofia o la atrofia de determinados órganos, la alteración de procesos inmunes o los cambios en los niveles hormonales (Fox y Kahlert

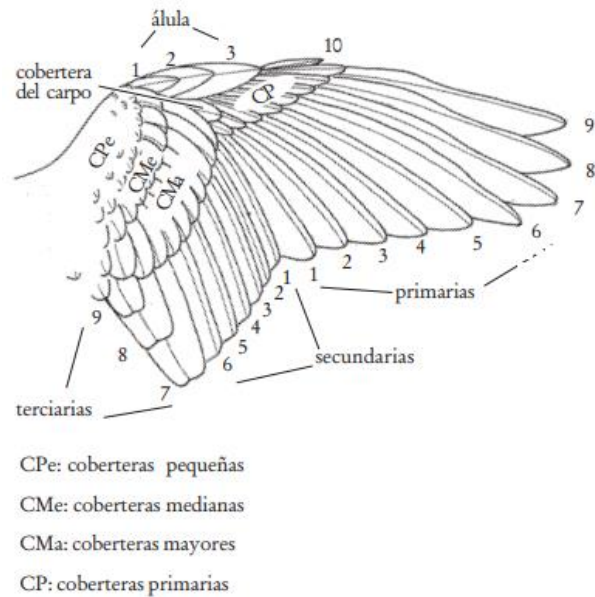


Fig. 1.1. Ilustración del ala de un ave en la que se indican los nombres de las diferentes plumas que la componen. Imagen de Pinilla (2000).

2005; Hoyer y Buttemer 2011). Las aves pequeñas, como los passeriformes, tienen el coste más alto de muda por masa corporal (Hoyer y Buttemer 2011) y su TMB puede ser 2,11 veces superior durante este periodo (Lindström et al. 1993). En la mayoría de los passeriformes y otras aves pequeñas, la muda ocurre una vez al año (aunque algunas especies pueden llegar incluso a mudar dos veces) (Underhill et al. 1992; Rohwer et al. 2009), por lo que se considera a la muda como una de las etapas definidas en el ciclo anual de las aves (Dawson 2015). Cuando esta muda tiene lugar después de la época de cría se le denomina muda postnupcial.

1.5. El solapamiento entre la reproducción y la muda

Al tratarse de un proceso costoso, la muda debe realizarse en un periodo de tiempo favorable, que normalmente suele coincidir cuando la disponibilidad de alimento es suficiente para satisfacer la demanda de nutrientes. Pero otras fases del ciclo anual de las aves también requieren de una inversión de cantidades sustanciales de energía, como es el caso de la reproducción (Wilkinson 1983). En los passeriformes, la muda y la reproducción (y en el caso de especies migratorias, también la migración) compiten entre sí en el tiempo, por la energía y por el rendimiento. Debido a esta razón, las aves normalmente evitan solaparlas (Payne 1972; Wilkinson 1983; Hemborg y Lundberg 1998; Jenni y Winkler 2020). La mayoría de los passeriformes europeos tienen ciclos anuales con estos periodos bien marcados, regulares y relativamente cortos en el tiempo (Jenni y Winkler 2020): Generalmente, comienzan a reproducirse a principios de primavera y hacia el final de esta y el comienzo del verano, cuando los recursos alimentarios son todavía abundantes, mudan (Hemborg et al. 2001; Moreno 2004; Morrison et al. 2015; Tomotani et al. 2017; Jenni y Winkler 2020).

Sin embargo, el tiempo de la reproducción y la muda (incluso la migración) se está viendo alterado en muchas especies de aves (Both y Visser 2001; Both et al. 2004; Charmantier y Gienapp 2014; Morrison et al. 2015; Källander et al. 2017; Tomotani et al. 2017). En condiciones normales, las aves migradoras de larga distancia llegan a sus territorios de cría cuando las condiciones son las adecuadas para reproducirse y, después de la temporada de reproducción, migran de nuevo. Sin embargo, se ha visto que el cambio climático puede adelantar la floración y la presencia de insectos en los territorios de cría de las especies migradoras, pero las fechas de la migración primaveral de algunas

especies depende de ritmos endógenos que no se ven afectados por el cambio climático, por lo que la llegada de las aves y la existencia de condiciones adecuadas para la reproducción se terminan desacompañando (Both y Visser 2001). Los cambios temporales en la duración de las fases en el ciclo anual de las aves difieren de manera que los intervalos de tiempo transcurridos entre ellas pueden alargarse o acortarse; y, en algunos casos extremos, pueden incluso desaparecer (Tomotani et al. 2017). Así, se ha documentado de forma repetida cierto solapamiento temporal entre el final de la reproducción (cuando los padres están alimentando a los pollos o incluso durante la incubación) y el inicio de la muda, tanto en especies migradoras (p. ej. papamoscas cerrojillo *Ficedula hypoleuca* en Morales et al. 2007) como residentes (p. ej. carbonero común *Parus major* en Svensson 1995).

Las condiciones ambientales locales pueden afectar al grado de solapamiento de la reproducción y la muda en poblaciones concretas dentro de una misma especie. Sin embargo, y probablemente por su rara ocurrencia, las comparaciones directas de solapamiento entre poblaciones son escasas (Hemborg et al. 1998, 2001). El solapamiento entre la reproducción y la muda puede ser una respuesta a las restricciones temporales que sufren algunas especies o poblaciones (Orell y Ojanen 1980): Algunas explicaciones sobre las diferencias entre poblaciones se basan en la variación latitudinal durante la temporada reproductora. Así, el solapamiento entre reproducción y muda suele ser más común en las poblaciones septentrionales, donde la temporada de reproducción es corta debido al reducido periodo favorable y muchas aves tienen que comenzar a mudar mientras están aún criando, pero también es significativa en el sur de Europa, probablemente porque las aves están limitadas por un verano caluroso y seco (Sanz 1999; Hemborg et al. 2001). Se pueden esperar situaciones similares cuando se comparan poblaciones que viven a diferentes altitudes, como puede ocurrir en España, donde los gradientes altitudinales son grandes.

Una respuesta alternativa al solapamiento sería someterse a un proceso de muda más rápido, pero esto podría suponer que la calidad de las plumas se viera severamente afectada, ya que las plumas que crecen en menos tiempo suelen ser más cortas, tener más barras de estrés y mostrar una estructura y una coloración deterioradas (Kiat y Sapir 2018).

Se ha sugerido que el alargamiento de la temporada reproductora en especies que potencialmente pueden poner más de una puesta permite a más individuos poner dos

puestas en la misma temporada (Monroe et al. 2008; Townsend et al. 2013; Halupka y Halupka, 2017) y esto, a su vez, aumentaría el número de parejas involucradas en las actividades reproductivas al final de esta. El solapamiento entre reproducción y muda es más frecuente en aves de reproducción tardía (Svensson y Nilsson, 1997; Hemborg et al. 2001), aunque las aves que crían tarde en la temporada comienzan a mudar después que aquellas que han terminado sus actividades de reproducción antes (Dhondt 1973; Orell y Ojanen 1980; Jenni y Winkler 2020). De esta manera, si más individuos crían tarde en la temporada y las fechas de muda no cambian, el número de individuos que solapan reproducción y muda se incrementaría de forma inevitable (Moreno 2004; Tomotani et al. 2017).

Dentro de una población, no todas las aves tienen la misma probabilidad de solapar, ni las consecuencias de esto son iguales en todas las especies, ni para los individuos con diferentes características. Los machos, por ejemplo, normalmente empiezan a mudar antes que las hembras (Orell y Ojanen 1980; Tiainen 1981; Ojanen y Orell 1982) y, en consecuencia, se ha encontrado que solapan reproducción y muda de forma más frecuente (Orell y Ojanen 1980; Hemborg 1999; Moreno et al. 2001; Jenni y Winkler 2020). Una posible razón de este hecho es que los costes del solapamiento resultan mayores para las hembras que para los machos a la hora de compensar los cuidados parentales sobre los pollos (Hemborg y Lundberg 1998). En un estudio llevado a cabo por Hemborg y Merilä (1998) con papamoscas acollarado (*Ficedula albicollis*) se vio que los machos comenzaban a mudar antes de que los pollos volaran del nido y, aunque este hecho no parecía afectar a la supervivencia de su descendencia, sí afectaba a la de la hembra. Mientras, en otro estudio con herrerillos comunes (*Cyanistes caeruleus*) Svensson y Nilsson (1997) vieron que el solapamiento por parte del macho sí afectaba a la descendencia, pero no a la supervivencia de la hembra.

Con respecto a la edad de las aves, se ha visto que estas dos actividades a menudo se solapan más frecuentemente en aves de primer año que en aves más viejas, quizás porque la condición más pobre de las plumas primarias en las aves más jóvenes induce una muda más temprana, o porque estas comienzan a criar más tarde que las aves más viejas (Siikamäki et al. 1994; Hemborg et al. 2001). Finalmente, en poblaciones que potencialmente pueden realizar dos puestas, las puestas de reposición (aquellas realizadas después de una puesta fallida) generalmente se realizan antes que las verdaderas segundas puestas (aquellas realizadas después de una puesta exitosa), por lo que el solapamiento

probablemente ocurriría más frecuentemente entre aquellos individuos involucrados en las segundas puestas.

En su análisis, Halupka y Halupka (2017) consideran a los carboneros comunes como una especie que hace varias puestas. Sin embargo, la variabilidad en la proporción de parejas que hacen segundas puestas es elevada, tanto entre poblaciones diferentes como entre años dentro de la misma población. Por ejemplo, las medias para varios estudios recopilados por Cramp y Perrins (1993) oscilaban entre 2,6% en Inglaterra y el 54% en Ucrania, y declararon un rango de 2-93% de segundas puestas en años diferentes en los Países Bajos. Senécal et al. (2021) incluso mostraron una variación significativa en la proporción de segundas puestas entre parcelas cercanas en un área de estudio general (desde menos del 5% en parcelas densamente pobladas a cerca del 30% en parcelas de baja densidad). Por lo tanto, dependiendo de su propensión a poner segundas puestas, poblaciones diferentes pueden responder de forma diferente al alargamiento de la temporada de reproducción.

Al tratarse de dos actividades costosas energéticamente, el solapamiento entre la reproducción y la muda conduce a un conflicto en la distribución de recursos, por lo que se podría esperar algún tipo de compromiso fisiológico en las aves que solapan (Svensson y Nilsson 1997; Sanz et al. 2004). Las consecuencias de este solapamiento pueden incluir una reducción en el éxito reproductor, en la tasa de supervivencia y/o en la calidad de las plumas, o causar conflictos comportamentales y fisiológicos (Hemborg y Lundberg 1998; Both y Visser 2001; Both et al. 2004; Morales et al. 2007; Charmantier y Gienapp 2014; Morrison et al. 2015; Källander et al. 2017; Tomotani et al. 2017; Jenni y Winkler 2020), por lo que este solapamiento puede acarrear costes al mismo individuo que solapa, o de forma indirecta a su pareja reproductora o a su descendencia. Sin embargo, también se han mencionado casos de efectos positivos que podrían resultar en unas mayores probabilidades de supervivencia para estas aves: por ejemplo, en la condición corporal y los niveles de estrés (Morales et al. 2007). Tomotani et al. (2017) en estudios experimentales con el papamoscas cerrojillo (*Ficedula hypoleuca*), vieron que no existían costes negativos sobre el éxito reproductivo ante una muda simulada (Tomotani et al. 2017).

Sin embargo, probablemente por su rara ocurrencia en condiciones normales y/o naturales, pocos estudios han explorado las consecuencias reproductoras del solapamiento entre la reproducción y la muda.

1.6. Cambios en la estructura de edad

La investigación a largo plazo sobre la dinámica de poblaciones ha revelado diferencias fundamentales en cómo las clases de sexo y edad se ven afectadas por los cambios climatológicos (Gordon et al. 2004), por lo que identificar qué clases de edad son más sensibles a estos desafíos puede proporcionar información valiosa en las tendencias poblacionales de las especies en un escenario de cambio climático (van de Pol et al. 2012). Las directrices para una gestión más eficiente de las poblaciones deben ajustarse a su estructura de edad y sexo, en lugar de limitarse simplemente a los recuentos de la población (Gordon et al. 2004).

Además, el estudio de la estructura de edad permite trabajar con porcentajes de sectores de edad, en lugar de recuentos absolutos, por lo que se pueden ignorar los efectos del esfuerzo de recaptura sobre los datos observacionales. Desde un punto de vista práctico, esto simplifica enormemente el modelado, en comparación con los análisis habituales de datos de captura-recaptura.

Este tipo de enfoque se ha implementado en la gestión de poblaciones bajo presiones antrópicas con fines económicos, como la caza y la pesca selectiva (Brunel et al. 2013; Isomaa et al. 2014; Chandra et al. 2017; Jones et al. 2018). El análisis de la estructura de edad también se ha aplicado para comprender cómo el cambio climático está afectando a la migración de poblaciones de aves (Teitelbaum et al. 2016; Sergio et al. 2019), pero hasta el momento apenas se ha aplicado en estudios sobre cómo las poblaciones de aves silvestres residentes están respondiendo al cambio climático (Bonamour et al. 2020).

Aún así, la estructura de edad de las poblaciones juega un papel crítico en los mecanismos comportamentales que permiten a las especies adaptarse al cambio climático (Teitelbaum et al. 2016). Los rasgos de la historia de la vida suelen ser plásticos en respuesta a factores ambientales, como las temperaturas y las precipitaciones, y varían con la edad en muchas especies. Por lo tanto, la variación en los rasgos a lo largo de la vida podría deberse, en parte, a que la plasticidad fenotípica sea dependiente de la edad (Bonamour et al. 2020). El análisis de la estructura de edad nos permite identificar en qué clases de edad ocurren estos mecanismos y cómo afectan a las dinámicas de poblaciones (ver Bull et al. 2021).

Además, más allá de que las diferentes clases edad reaccionan de manera diferente a los efectos del cambio climático, estos efectos pueden generar respuestas diferenciales en estas clases de edad dependiendo del periodo del ciclo anual. Aunque existe una apreciación creciente en la importancia de las diferentes etapas del ciclo anual de un organismo para su eficacia biológica y dinámica poblacional, no se sabe casi nada sobre si estos efectos estacionales pueden cambiar a lo largo de la vida de una especie, y cómo puede hacerlo (Sergio et al. 2019).

Así, el estudio de la estructura de edad puede mejorar en gran medida la detección tanto de las perturbaciones demográficas como de las tasas demográficas que limitan la recuperación de una población (Holmes y York 2003), mostrando qué clases de edad tienen más peso en estos fenómenos. Sin embargo, este tipo de estudios tiene una limitación, y es que para su desarrollo es necesario disponer de series de datos longitudinales de varias décadas de duración, en las cuales se conozca la edad exacta de los individuos que conforman la población. Los cambios estructurales de edad en las poblaciones silvestres a menudo se investigan como parte de estudios individuales a largo plazo (Jones et al. 2018). Esta continuidad a largo plazo es esencial; especialmente, en el contexto de los futuros efectos, continuos y desconocidos, del cambio climático (Sheldon et al. 2022).

1.7. Justificación, estructura y objetivos de esta tesis

El objetivo principal y general de esta tesis es comprobar cómo afecta la variación de las temperaturas y de las precipitaciones a diferentes parámetros que condicionan la supervivencia de los individuos en una población no migradora de carboneros comunes (*Parus major*) que cría en cajas nido en la localidad de Sagunto (Comunidad Valenciana, este de España) y de la cual se tienen datos sobre su fenología reproductora desde 1986 hasta la actualidad. Previamente a esto, encontramos una evento inesperado que condicionó los objetivos finales de la investigación, y es el hecho de que encontramos que los individuos solapaban con frecuencia la reproducción con la muda. Esto requería de un análisis previo en el que nos concentramos nuestros esfuerzos, y después nos centramos en la supervivencia de los pollos dentro del nido utilizando para ello las variables del éxito de vuelo y reproductor, y el número de polluelos que sobrevivían a la siguiente estación reproductora y se incorporaban como individuos reproductores. A la

hora de enfocar los objetivos y responder a las preguntas formuladas durante el desarrollo de este trabajo, y dado que para cada uno de ellos se han utilizado diferentes datos relevantes en función de los datos disponibles para afrontarlos, se decidió dividir la tesis en diferentes apartados para una mejor comprensión de los mismos. Por ejemplo, de forma puntual, también se ha estudiado una segunda población de carbonero común que cría en Quintos de Mora, en el centro de España.

Fenología

Varios estudios han abordado cómo han cambiado las fechas de comienzo y final de la temporada reproductora, su longitud y la distribución de nidadas a lo largo de esta con relación a los cambios en la temperatura a lo largo de los años. Estos estudios se han llevado a cabo para diferentes especies, durante diversos periodos de tiempo, usando diferentes metodologías y considerando uno o pocos de los parámetros anteriormente mencionados, a veces considerando sólo las primeras puestas. Sin embargo, hasta donde sabemos, no ha habido un enfoque integrador, considerando todas las facetas de la cuestión sobre cómo el cambio climático está relacionado con los cambios fenológicos en los intentos de reproducción de las aves durante toda la temporada de reproducción.

Visser et al. (2003) examinaron los cambios en las fechas medias de puesta de trece poblaciones de carboneros comunes europeos y encontraron que sólo cinco de ellas habían avanzado su temporada reproductora. Goodenough et al. (2011) examinaron los cambios en la distribución de las primeras nidadas en una población británica, encontrando un incremento de la asimetría. Sin embargo, hasta donde sabemos, no hay información explícita sobre la existencia de cambios en la duración de la temporada reproductora, ni de los cambios temporales en la distribución de nidadas a lo largo de toda la temporada reproductora. Basándonos en los datos recolectados sobre la fenología reproductora de nuestra población de carboneros comunes durante 34 años (1986-2019), pretendemos responder a las siguientes preguntas:

1. ¿Ha habido tendencias temporales en las temperaturas primaverales en estos 34 años?
2. ¿Ha habido cambios temporales en el comienzo, el final y la duración de la temporada reproductora, y en la distribución estacional de las nidadas a lo largo de este periodo?

3. Si es así, ¿los cambios observados en estos eventos fenológicos están relacionados con los cambios en las temperaturas?

Efectos del evento meteorológico extremo de mayo del 2002

Este apartado surgió de una temporada reproductora excepcionalmente rara en nuestra población de carboneros comunes en Sagunto que fue registrada en la primavera del año 2002. Durante este año, se observó una mortalidad inusual de polluelos, asociada potencialmente a un evento corto de bajas temperaturas y fuertes precipitaciones que ocurrió durante la temporada reproductora. Así, uno de nuestros objetivos principales fue comprobar e intentar cuantificar si ocurrió un EME (como ha sido definido anteriormente) durante esta temporada y, de ser así, investigar si podría estar relacionado con el rendimiento reproductivo reducido observado. Hipotetizamos que la reducción en la producción reproductora observada estaba relacionada con este evento climatológico extremo, por lo que intentamos responder a las siguientes preguntas:

1. ¿Ha habido diferencias en las temperaturas ambientales y las precipitaciones durante los días del presunto EME en relación con la media a largo plazo (1997-2007)?
2. ¿Los valores medios de los parámetros reproductores determinados mayormente antes del EME fueron similares a los años previos y posteriores?
3. ¿Hubo diferencias en los valores medios de los parámetros reproductores determinados mayormente durante o después del supuesto EME con los mismos en años previos o posteriores?
4. ¿Hubo diferencias en los nidos afectados por el supuesto EME en fases más sensibles? Por ejemplo, con polluelos pequeños.
5. ¿Hubo diferencias en el número de volantones producidos en los nidos con respecto a otros años?
6. ¿Hubo diferencias en la proporción de individuos de primer año en la población reproductora al año siguiente de ocurrir el supuesto EME?
7. ¿Hubo diferencias en el tamaño de la población reproductora al año siguiente de ocurrir el supuesto EME?

Solapamiento entre reproducción y muda

Los pocos estudios que han investigado las consecuencias reproductoras del solapamiento entre reproducción y muda se han llevado a cabo principalmente con

especies migradoras, en las que la presión de terminar la muda antes de la migración es alta. La mayoría de estos estudios adoptan diferentes enfoques experimentales (Siikamäki et al, 1994; Svensson y Nilsson 1997; Hemborg 1998; Hemborg y Lundberg 1998; Siikamäki 1998; Hemborg y Merilä 1999; Tomotani et al. 2018), mientras que sólo unos pocos de ellos se han basado en la observación de individuos que no han sido manipulados (Hemborg 1999; Hemborg et al. 2001; Morales et al. 2007; Tomotani et al. 2017). Los estudios experimentales son buenos para mostrar si forzar a las aves a solapar cuando no lo habrían hecho causa efectos negativos en la eficacia biológica en estas aves. Sin embargo, es importante conocer si esto ocurre también así en condiciones reales (no manipuladas). Podría ser que las aves que solapaban tenían una mejor condición corporal, tenían mejores territorios con más comida disponible, y/o estaban soportando cargas reproductoras menores (p. ej. un menor tamaño de puesta); y así podían llevar a cabo ambas actividades de forma eficiente sin costes aparentes. Por lo tanto, los estudios observacionales son importantes para arrojar luz sobre las consecuencias del solapamiento en individuos que no han sido manipulados.

Para abordar estas cuestiones, seleccionamos dos poblaciones de carbonero común localizadas en áreas con diferentes condiciones climáticas y diferente incidencia de segundas puestas y utilizamos los datos fenológicos disponibles entre 1995 y 2019. La primera población se encontraba en Sagunto, en la costa Mediterránea (justo por encima del nivel del mar); mientras que la segunda población se encontraba en Quintos, en el centro de España (sobre 900 m s.n.m.). Para esta segunda población, los datos sólo estaban disponibles a partir del 2006.

De esta manera, quisimos responder a las siguientes preguntas:

1. ¿Ha habido una tendencia temporal en la proporción de individuos que solapaban la reproducción y la muda en los 25 años de estudio (1995-2019)?
2. ¿Qué rasgos individuales están relacionados con una mayor probabilidad de solapamiento?
3. ¿Existe una tendencia temporal en la proporción de parejas que intentan puestas de reposición o segundas?
4. ¿Existe una tendencia temporal en la fecha de muda de las parejas que se reproducen tarde?
5. ¿Qué proporción de la población reproductora muestra solapamiento en la reproducción y la muda postnupcial?

6. ¿Existe una tendencia temporal en la proporción de individuos que muestran solapamiento en la reproducción y la muda postnupcial?
7. ¿Qué rasgos individuales (sexo, edad) están relacionados con la probabilidad de solapar?
8. ¿La probabilidad de solapamiento difiere entre aves que intentan hacer puestas de reposición y aquellas involucradas en segundas puestas?

Consecuencias del solapamiento de la reproducción y la muda

El objetivo de este apartado fue investigar las consecuencias reproductoras del solapamiento entre muda y reproducción en una población mediterránea de carboneros comunes. Este es, para nuestro conocimiento, el primer estudio observacional que aborda el coste potencial del solapamiento entre reproducción y muda en una especie de ave no migratoria. Basándonos en los estudios previos y en el contexto teórico (Stearns 1992; Williams 2012), queríamos responder a la preguntas:

1. ¿Las puestas serían más pequeñas en las parejas en las que al menos uno de los miembros está solapando reproducción y muda?
2. ¿Las parejas en las que al menos uno de los miembros está solapando mostrarían una menor producción de polluelos y volantones?
3. ¿Los volantones producidos por parejas en las que al menos uno de los dos miembros está solapando tendrían una peor condición corporal?

Cambios en la estructura de edad

Este apartado se basa en la observación de una variación relevante en la estructura de edad en nuestra población de Sagunto. Con el fin de corroborar esto, contamos con la disponibilidad de un conjunto de datos longitudinales de 21 años (2000-2020), obtenidos de la población reproductora de carboneros comunes, en la que se conoce la edad exacta de la mayoría de los individuos, en Sagunto. Con estos datos, y con los valores de temperaturas máximas y mínimas diarias de la temporada fría y cálida de las últimas tres décadas, nuestro principal objetivo era responder a las preguntas:

1. ¿Existe de verdad una fluctuación en la estructura de edad de la población a lo largo del tiempo?

2. De ser así, ¿existe una relación entre los cambios observados en las temperaturas y las fluctuaciones de estructura de edad durante el periodo de abril del año 2000 hasta julio del año 2020?
3. Si existen dichas correlaciones, ¿estas permiten una interpretación causal, en términos de una respuesta diferencial, en la supervivencia para las diferentes clases de edad en varios momentos del ciclo anual?

CAPÍTULO 2. MATERIALES Y MÉTODOS



2.1. Áreas de estudio

Los datos utilizados en el presente trabajo pertenecen principalmente a un estudio a largo plazo con una población silvestre no migradora de carbonero común que anida en cajas nidos en Sagunto (39° 42' N, 0° 15' W, 30 m s.n.m), en la provincia de Valencia (dentro de la Comunidad Valenciana), al este de España. El área se encuentra en la partida de Montiver, a unos 2,5 kilómetros de Sagunto y a 4 kilómetros de la línea de costa del mar Mediterráneo. Está dentro del piso bioclimático termomediterráneo (Rivas-Martínez 1982), que se caracteriza por un clima de inviernos suaves y veranos cálidos. Las temperaturas más bajas se registran en los meses de enero y febrero y las más altas en julio y agosto. La precipitación media anual más alta ocurre entre los meses de mayo y septiembre, con sequía en el periodo reproductor más favorable.

El área de estudio se encuentra en una plantación extensiva de naranjos (*Citrus sinensis*), donde este árbol forma prácticamente un monocultivo con una presencia puntual de algún limonero (*Citrus limon*) y algún níspero (*Eriobotrya japonica*). La superficie en la que se ha trabajado ha ido aumentando en general con el paso de los años, de aproximadamente 150 ha en los primeros años hasta las casi 450 ha de la actualidad (Fig. 2.1. También hay presencia de campos talados o abandonados. Todas las parcelas de cultivo están divididas por un sistema de acequias de riego, caminos y carreteras que suelen representar los límites entre los huertos. La altura de los árboles, varía entre los 3 y 5 metros, y se disponen en forma de malla cuadrangular (Gil-Delgado y Escarré 1977). El tipo y la estructura del hábitat no ha cambiado con los años, con la excepción del cambio del sistema de riego, que en los primeros años era “a manta” (por inundación de los campos) y pasó a goteo entre 2000 y 2002.

En esta zona se colocan cajas nido todos los años para el estudio de la población, y la densidad de las cajas nido colocadas se ha mantenido prácticamente constante, a aproximadamente una caja por hectárea. Además de las fluctuaciones naturales, el número de parejas anuales de carbonero con las que se ha podido trabajar cada año está relacionado con la extensión del área con cajas nidos dispuestas.

Para la parte del estudio del solapamiento de la reproducción y la muda, se estudió también la población silvestre de carboneros comunes que cría en cajas nido en Quintos de Mora (Toledo, centro de España; 39° 32' 44" N, 4° 19' 41" W, 800-1235 m s.n.m.), una reserva de caza de propiedad gubernamental. Esta población se encuentra en las

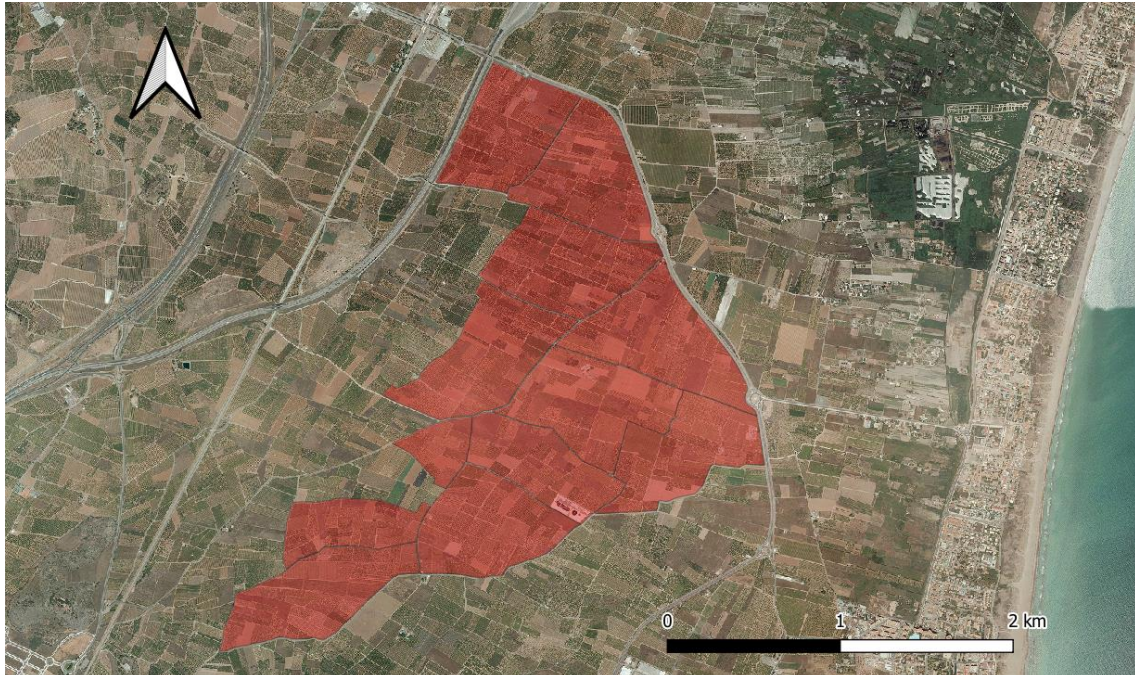


Fig. 2.1. Vista satélite del área de estudio (marcado en rojo) de Sagunto en el año 2022

estribaciones nororientales, en un bioma de bosque y matorral mediterráneo que comprende un mosaico de bosques de flora típica mediterránea como vegetación predominante. Son parches de bosque caducifolio dominado por robles melojos (*Quercus pyrenaica*) y, en menor medida, robles quejigos (*Quercus faginea*). El área de estudio allí es de cerca de 50 ha y la densidad de cajas nido es de 4 cajas nido por hectárea (ver García-Navas y Sanz 2011).

Los datos utilizados en la presente tesis relativos al área de Sagunto han sido recogidos dentro de un marco de un estudio a largo plazo: existen datos de reproducción desde 1986 hasta el presente. En este marco, los datos concretos y años utilizados varían en función de las necesidades de cada uno de los apartados de esta tesis. Por ejemplo, para la parte de fenología se han utilizado los datos recogidos entre 1986 y 2019 (34 años) dentro de todo el área de estudio; pero para la parte relacionada con el evento meteorológico extremo registrado en el 2002 sólo se han utilizado datos desde el 2000 hasta el 2004 (5 años) dentro de una subárea de 150 hectáreas. Por otra parte, para la parte de solapamiento de muda y reproducción se han utilizado los datos recogidos entre 1995 y 2019 (25 años) para la población de Sagunto, mientras que para la población de Quintos de Mora se han utilizado los datos recogidos entre 2006 y 2019 (14 años).

2.2. El carbonero común como especie de estudio

Para la realización de esta tesis se ha utilizado como especie modelo al carbonero común, una especie de ave insectívora, para la cual se ha recolectado una gran cantidad de información en muchas poblaciones europeas durante décadas (p. ej. Bailey et al. 2022).

El carbonero común pertenece a la familia Paridae, dentro del orden de los passeriformes (Passeriformes) (BirdLife International 2016). Es el párido de mayor tamaño, con una longitud aproximada de entre 12 y 14 centímetros, un peso de entre 17 y 19 gramos y una longitud de ala de entre 22,5 cm y 25,5 cm. Se caracteriza por su plumaje colorido: verde-oliváceo en el dorso, algo más amarillento en la nuca, y el obispillo algo más grisáceo. La parte ventral es de color amarillo, con una banda negra central que parte desde la cabeza y atraviesa longitudinalmente el pecho y el vientre. La cabeza es negra, con manchas blancas en las mejillas. Las alas también son negruzcas, con los bordes de las cobertoras mayores de color blanco-amarillento. La cola es parda, con ribetes gris-azulados y con los bordes externos de las plumas exteriores blanquecinos. El pico es negro, y las patas de color gris-azulado (Sáez-Royuela 1990; Cramp y Perrins 1993; Atiénzar et al. 2016) (Fig. 2.2). Los adultos presentan un grado de dimorfismo sexual bajo, aunque es posible diferenciarlos: pese a que son similares en el plumaje, los machos presentan unos tonos más vivos en el plumaje en general que las hembras, y la banda del pecho es más ancha, mientras que en las hembras es más estrecha y tiende a desdibujarse hacia la parte inferior del vientre. Los machos, además, tienden a ser más pesados y grandes que las hembras (Cramp y Perrins 1993; Atiénzar et al. 2016).



Fig. 2.2. Foto de un carbonero común adulto.
Foto: I. Solís.

El carbonero común es una especie modelo clásica en estudios científicos de ecología y etología, incluso se consideran biomonitores de contaminación local (p. ej. van den Steen et al. 2009). Entre las razones de esto, se encuentran las siguientes:

- Presenta una amplia distribución en el continente euroasiático y el norte de África y existen poblaciones hasta altitudes superiores a los 2100 metros s.n.m. (Atiénzar et al. 2016; BirdLife 2016)
- Es una especie generalista y vive en una gran diversidad de hábitats boscosos (sobre todo caducifolios) y con presencia arbórea, incluso antropizados (como jardines, áreas urbanas, huertos, cultivos, etc) (Santos y Tellería 1998; Tellería et al. 1999; Atiénzar et al. 2016)
- Es una especie troglodita y presenta una amplia tolerancia a ocupar y nidificar en cualquier tipo de oquedades ya existentes, ya sean cavidades naturales (como huecos en los árboles) (Gil-Delgado y Barba 1987) o artificiales (como muros, casas viejas u otros soportes como tubos de PVC) (Atiénzar et al. 2016). Por esta razón, acepta de buena gana las cajas nido, si estas se le proporcionan.

A partir de los datos de las aves anilladas, sabemos que el carbonero es una especie monógama y territorial, el vínculo de la pareja es prácticamente estable a lo largo de la temporada reproductora y son fieles al lugar de nidificación (Andreu y Barba, 2006; Borgman y Wolf 2016). En el este de España, suelen comenzar a construir sus nidos hacia mediados de marzo, ponen sus primeras puestas hacia finales de marzo y principios de abril, y las puestas más tardías hacia principios de junio (Atiénzar et al. 2016). Mientras el macho delimita y defiende el territorio, la hembra se encarga de la construcción del nido, y suele tardar entre una semana y diez días en completarlo. Su composición puede variar según las características del medio, pero está formado básicamente por musgo, y suele incluir otros materiales como raíces, hierbas, fibras vegetales, líquenes, partes pelosas de plantas, plumas, plumón, y telarañas. Se ha visto que la hembra pone un huevo al día y los va tapando con una capa de pelo hasta que empieza la incubación, que durará 13 días a contar desde el día de puesta



Fig. 2.3. Nido de carbonero común ya terminado, con la puesta cubierta por la tapa de pelo. Foto: I. Solís.

del último huevo de la nidada (Fig. 2.3) (Álvarez et al. 2013; Atiénzar et al. 2016). El tamaño medio de puesta en Sagunto es de 8 huevos, aunque es variable: las puestas con 7 huevos o menos son escasas, y las mayores pueden llegar a 12 huevos, e incluso excepcionalmente 13 (Atiénzar et al. 2016). Durante la incubación, a cargo de la hembra, el macho contribuye para alimentar a su pareja mientras sigue defendiendo el territorio (Smith et al. 1988).

La puesta eclosiona de forma asincrónica, aunque lo normal es que todos los huevos eclosionen en uno o dos días (Álvarez y Barba 2014a). Es una especie altricial, y ambos padres participan en la alimentación de los pollos, que se compone principalmente de polillas, orugas y pequeños arácnidos (Atiénzar et al. 2016). Los padres también retiran a los polluelos muertos del nido cuando aún son pequeños. No son capaces de hacerlo así con los pollos muertos más grandes, por lo que aquellos que mueren por inanición más tarde se quedan en el nido (Álvarez y Barba 2014a). Los pollos permanecen en el nido de 18 a 20 días, hasta que son capaces de volar; y comenzarán a criar cuando alcancen el año de edad (Atiénzar et al. 2016).

Los carboneros adultos pasan por una muda postnupcial completa, que dura desde finales de junio hasta finales de octubre, y rara vez mudan sus plumas más allá de las primarias mientras están criando (Orell y Ojanen 1980; Cramp y Perrins 1993). La muda postjuvenil, en cambio, es parcial y abarca todas las cobertoras mayores y la cobertura carpal, las dos terciarias internas y las rectrices. La muda de las plumas del álula es más variable, entre una o las tres. Es muy rara la muda de alguna secundaria y extraordinaria la de alguna primaria. Así, los individuos de más de un año de edad muestran un contraste entre las grandes cobertoras mudadas, con un borde azulado, y las cobertoras primarias de los juveniles, que son de color pardo. En los adultos, todas las plumas del ala muestran este borde azulado (Atiénzar et al. 2016). Con el paso del tiempo, después de la muda, la coloración amarilla del vientre se va palideciendo y la coloración verdosa del dorso se oscurece; mientras que la coloración negra de la cabeza es constante a lo largo del ciclo anual (Figueroa y Senar 2005).

Uno de los factores que afecta a la supervivencia de los adultos y de los polluelos es la altura a la que se encuentran los nidos, ya que la depredación ejerce una fuerte presión durante la cría. Los depredadores activos en el área de estudio matan y, normalmente, se comen a todos los polluelos presentes en el nido. Entre los más comunes se encuentran mamíferos como las comadrejas (*Mustela nivalis*) (Dunn 1977), los lirones

caretos (*Eliomys quercinus*) (Gil-Delgado et al. 2009) (Fig. 2.4), o las ratas negras (*Rattus rattus*) (Barba y Gil-Delgado 1990a) que dejan diferentes restos, incluyendo entre estos las patas con las anillas metálicas. Tanto los lirones caretos como las ratas negras también ocupan y nidifican en las cajas nido en nuestra zona de estudio, por lo que también se produce competencia por los lugares de nidificación entre estas especies. La culebra de Montpellier (*Malpolon monspessulanus*) visita ocasionalmente los nidos, tragándose enteros a los polluelos sin dejar ningún rastro (Sorace et al. 2000). Sin embargo, suele actuar sobre polluelos más pequeños (antes de ser anillados)

y, en cualquier caso, deja el nido muy aplanado, un estado diferente a cuando los polluelos vuelan. En casi 30 años de anillamiento de pollos en el área de estudio, nunca hemos registrado ningún ave viva después de ser clasificada como “muerta en el nido” debido a su desaparición después de un acto de depredación.

2.3. Toma de datos básicos de reproducción y supervivencia

Las cajas nido utilizadas para la toma de datos provienen de diferentes proveedores y están confeccionadas a base de madera de pino, con unas dimensiones de entre 11 y 11,6 centímetros de largo, 10,6 y 12,2 de ancho y 18,5 de alto. La puerta es extraíble y queda fijada mediante un hierro en forma de U. El agujero de la puerta tiene un diámetro de 3,2 centímetros y la distancia entre este y el fondo de la caja varía entre 8,4 y 10,4 centímetros, ideal para permitir la entrada de aves de pequeño tamaño



Fig. 2.4. Lirón careto (*Eliomys quercinus*) ocupando una caja nido destinada para carboneros comunes. Foto: I. Solís.



Fig. 2.5. Foto de una de las cajas nido utilizadas en el estudio, ya colgada de la rama de un naranjo. Foto: I. Solís.

como son los carboneros comunes (Álvarez y Barba 2008) (Fig. 2.5). Las cajas nido se cuelgan de las ramas de los naranjos utilizando un gancho de metal que las sostiene a unos 50 centímetros del suelo, y se intenta utilizar el mismo árbol de año en año siempre que sea posible. Las cajas se colocan cada año antes del inicio de la temporada reproductora, hacia el final de febrero, y se retiran al acabar esta, sobre el final de julio. No se dejan puestas para evitar que ratas, lirones u otros pequeños mamíferos puedan utilizarlas como refugio durante el invierno, además de para minimizar los hurtos durante estos meses entre temporadas reproductoras.

En 2022, como ejemplo, el área de estudio estaba dividida en doce zonas de extensión variable, identificadas con letras del alfabeto que van desde la A hasta la N (excluyendo la K y la L) para facilitar la organización del trabajo. Además, cada caja tiene asignado un número identificativo único para poder registrar lo que ocurre en su interior. Con esto, se generan mapas de las diferentes zonas y con la ubicación exacta de las cajas nido colocadas para facilitar la revisión de todas ellas (Fig. 2.6).

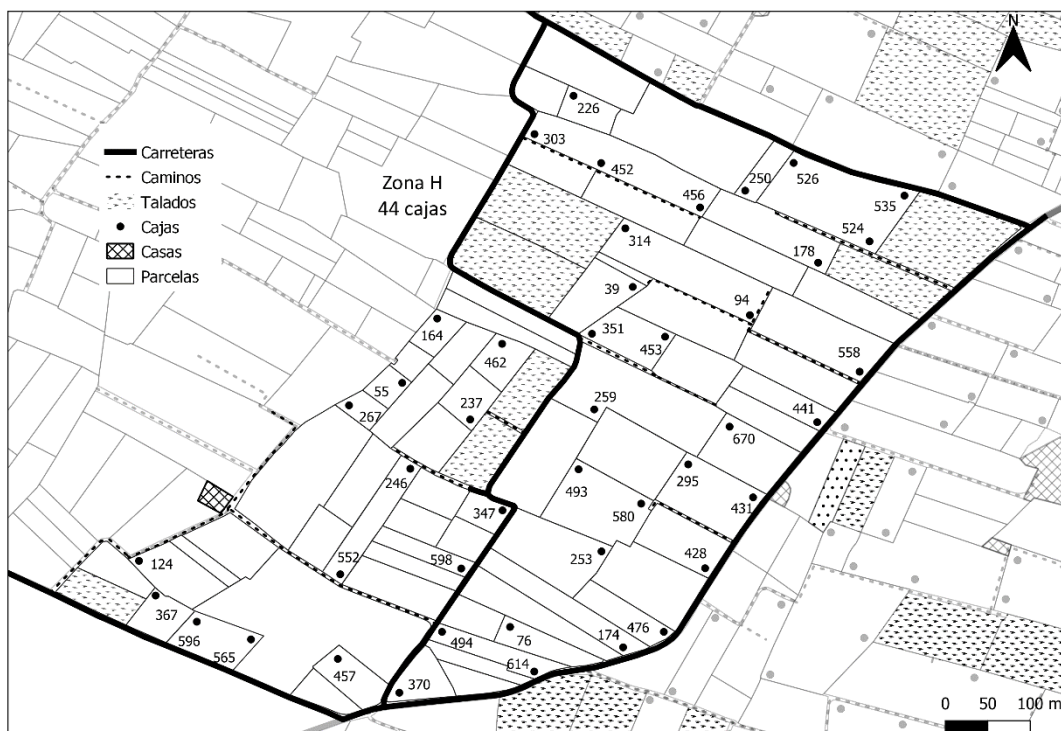


Fig. 2.6. Ejemplo de mapa generado de la zona H del área de estudio con su correspondiente leyenda explicativa y su escala. Los puntos negros indican la posición exacta de las cajas nido y su número identificativo dentro de cada parcela de cultivo.

Las cajas nido se revisan e inspeccionan durante la temporada reproductora siguiendo un protocolo estipulado. Desde mediados de marzo se realiza esta revisión de forma semanal, como mínimo, para detectar el inicio de construcción de nuevos nidos y

la puesta del primer huevo en cada uno de ellos. Esta revisión se vuelve más frecuente e incluso puede llegar a ser diaria en determinadas fases, como el momento en el que se espera el final de la puesta de huevos, el comienzo de la eclosión de estos y la fecha de vuelo de los pollos. Esto se hace así para registrar los parámetros reproductores básicos (p. ej. Greño et al. 2008; Galván et al. 2012; Rodríguez y Barba 2016) (Tabla 2.1).

Tabla 2.1. Listado de parámetros reproductores básicos registrados durante las revisiones de las cajas nido y su definición.

Parámetro reproductor básico	Definición
Fecha de puesta	Fecha en la que se registra el primer huevo puesto
Comienzo de incubación	Fecha en la que se completa la puesta y la hembra comienza a incubar los huevos
Tamaño de puesta	Número de huevos que componen la nidada
Fecha de eclosión	Fecha en la que eclosiona el primer huevo
Número de eclosiones	Número de huevos que eclosionan con éxito
Número de volantones	Número de polluelos que vuelan con éxito del nido

Las revisiones regulares de las cajas nido terminan cuando no aparece ningún nido nuevo en dos semanas consecutivas después de la primera mitad de junio, de manera que estamos seguros de que se han registrado todos los intentos reproductivos de cada temporada.

Consideramos la fecha de inicio de una puesta como el día en el que se pone el primer huevo en ese nido, y es uno de los parámetros más importantes. Dado el patrón de visitas y considerando el tamaño medio de puesta de la población (Atiénzar et al. 2016), la fecha de puesta del primer huevo de la mayoría de los nidos se puede calcular de forma regresiva asumiendo que la hembra pone un huevo por día. En los relativamente pocos casos en los que la puesta se ha encontrado ya completa, asumimos de forma adicional un periodo de incubación de 13 días (Álvarez y Barba 2014a) para calcular la fecha de puesta del primer huevo. Sea como fuere, asumimos que la puesta ha terminado cuando no se ponen más huevos durante dos días consecutivos y la hembra ha comenzado la incubación (Fig. 2.7). Una vez iniciado el periodo de incubación y antes del momento de eclosión, sabiendo que la puesta se ha completado, se mide el largo y el ancho de todos los huevos de cada puesta en el mayor número de nidos posible. Para ello se utiliza un

calibre analógico (precisión 0,1 mm) y después se estima el volumen de cada huevo y la media del volumen para cada nidada (Barba et al. 1995). Conocido el periodo de incubación de 13 días, es posible calcular la fecha estimada de eclosión de los huevos (definida como el día de nacimiento del primer pollo). Si los pollos aún no han nacido, se continúan las revisiones de forma diaria hasta que se produce la eclosión. En el caso de que, por cualquier motivo, ya hubiesen eclosionado más de la mitad de los huevos, se calcula la media del peso de los tres pollos más grandes (valor P en la fórmula descrita más abajo) para determinar el día exacto de nacimiento según la curva de crecimiento calculada por Barba et al (1993)



Fig. 2.7. Hembra de carbonero común incubando su puesta en el interior de una de las cajas nido. Foto: I. Solís.

(Fig. 2.8). El crecimiento de los pollos de carbonero común se ajusta a una ecuación logística, siendo para la población de Sagunto la fórmula que se detalla más abajo.

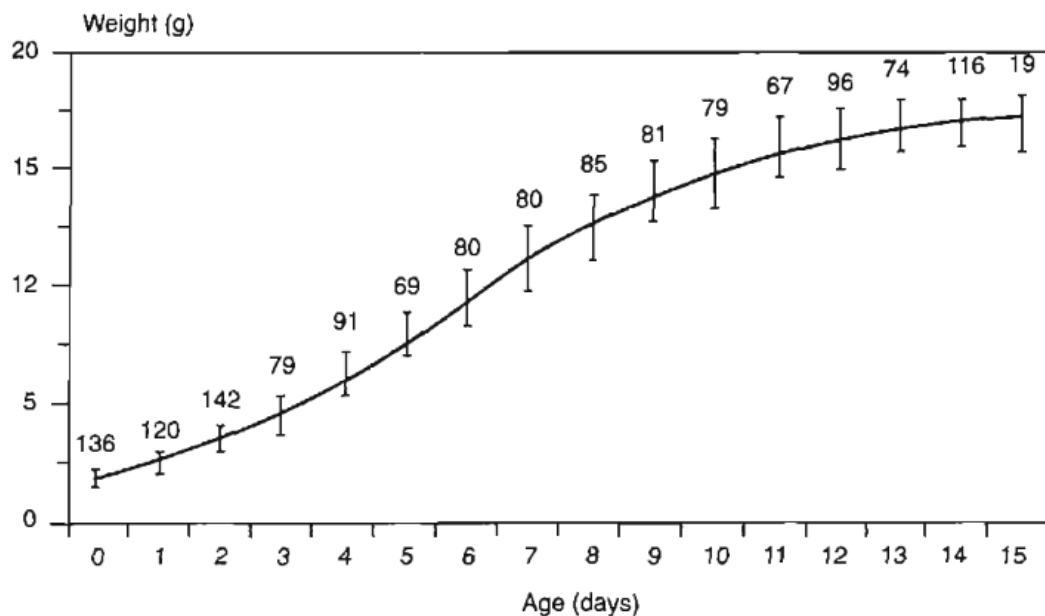


Fig. 2.8. Curva de crecimiento de los pollos de carbonero en la población de Sagunto. En el eje Y se muestra el peso medio diario (en gramos), en el eje X su edad en días, y en la curva el tamaño muestral y su desviación típica (Barba et al. 1993).

Un resultado menor de 0,5 g corresponde al día 0 de nacimiento; un valor entre 0,5 g y menor de 1,5 g corresponde al día 1, y así sucesivamente.

$$Edad = 5,695 - \frac{(\ln(\frac{17,682}{P}) - 1)}{0,389}$$

Dos o tres días después de la fecha estimada del fin de la eclosión se vuelve a visitar el nido para comprobar si queda algún huevo que no haya eclosionado, y retirarlo de ser así. De esta manera, el éxito de eclosión se define como el porcentaje de huevos eclosionados sobre el tamaño de puesta. Ya que los padres retiran a los polluelos muertos cuando aún son pequeños, aquellos que desaparecieron poco después de eclosionar se consideran muertos.

Los padres son capturados con trampas cuando se encuentran alimentando a sus pollos y estos tienen entre 10 y 12 días de edad. Estas trampas se colocan en el interior de la puerta de entrada a la caja nido y se cierran de forma automática cuando entra algún individuo, facilitando su posterior recolección. Las trampas se revisan a intervalos regulares y se retiran bien al haber capturado a los dos miembros de la pareja o cuando ha pasado una hora y media desde su colocación. En caso de que falte alguno de los padres por capturar, se intenta repetir el esfuerzo al día siguiente, pero no se realizan más de dos intentos por nido para no molestar en exceso a los pollos y a los padres. Los adultos son marcados con anillas metálicas numeradas individualmente, si no lo estaban ya, y se anota el número que los identifica. Se registra el sexo y la edad (primer año o mayor) de cada individuo capturado según las características morfológicas descritas por Svensson (1992), además de características morfométricas: longitud del tarso con un calibre digital (precisión 0,1 mm) y del ala con una regla de tope (precisión 0,1 mm), y el peso con una balanza digital portátil (precisión 0,1 g). También se registra si el ave está mudando alguna de las plumas primarias de sus alas en el momento de la captura, o no (Fig. 2.9) (Morales et al. 2007; Tomotani et al. 2017).

Los polluelos de cada nido también son anillados de forma individual cuando tienen 15 días de edad. Al igual que con los adultos, se mide la longitud de su tarso y se registra su peso. Después, se calcula la condición corporal de cada polluelo como la relación entre su peso y la longitud de su tarso (Fig. 2.10) (Galván et al. 2012; Álvarez et al. 2013). También se calcula la media de la longitud del tarso, del peso y de la condición corporal de los polluelos de cada nido, de manera que sólo se tenga un dato por nido para

evitar la pseudorreplicación en los análisis (Hurlbert 1984). La captura de individuos reproductores, año tras año, permite estimar la supervivencia, tanto de los adultos entre años, como de los pollos nacidos en las cajas, que fueron anillados en el nido y son capturados como individuos reproductores los años siguientes. También permite conocer la edad exacta de los individuos anillados como pollos.



Fig. 2.9. Estado de muda en las plumas primarias de un carbonero adulto. Se observa que ya ha mudado la P1 y la P2 y las plumas nuevas están en proceso de crecimiento. Foto: I.



Fig. 2.10. Ejemplo de medición de la longitud del tarso de uno de los pollos de carbonero común de 15 días de edad en una de las cajas nido. Foto: I. Solís.

Por último, se visitan los nidos después de la fecha esperada de vuelo, unos 20 días después del nacimiento de los pollos, para buscar polluelos muertos (ya sea por depredación, abandono de los padres u otras razones) y determinar el número total de volantones que han conseguido volar del nido con éxito. Se estima así el éxito de vuelo como la proporción de pollos que vuelan con éxito del nido con respecto al número de pollos nacidos y el éxito reproductor como la proporción de pollos que vuelan con éxito del nido con respecto al tamaño de puesta. En este contexto, consideramos que una puesta es exitosa cuando al menos un polluelo consigue volar del nido, y que es fallida cuando ninguno de los polluelos nacidos consigue hacerlo.

Todas las fechas se presentan como “fechas de abril” (es decir, 1 de abril = día 1).

2.4. Datos meteorológicos

Los datos relativos a las temperaturas y precipitaciones fueron proporcionadas por la Agencia Estatal de Meteorología de la Estación Meteorológica de Sagunto-Pontazgo, situada a unos 4 kilómetros de nuestra área de estudio. A partir de las temperaturas máximas y mínimas diarias calculamos los datos de las temperaturas medias diarias desde febrero hasta junio de cada uno de los 34 años de estudio (1986-2019).

Para el apartado relativo al evento meteorológico extremo registrado en 2002 seleccionamos las temperaturas medias y las precipitaciones totales diarias registradas en mayo, tanto para el periodo de estudio de 1997 a 2007 (cinco años antes y cinco años después de nuestro año de estudio) como para el año 2002 de forma individual. En el año 2002 hubo un fallo en la estación meteorológica y las temperaturas de los días desde el 10 hasta el 22 de mayo no estaban disponibles, por lo que estimamos esos datos de estaciones cercanas utilizando el protocolo de Pérez et al. (2015) y los datos de estaciones cercanas. Como se ha mencionado en la sección de Introducción, utilizamos la definición del IPCC (2019b) para calcular ciertas variables y para determinar la frecuencia y extensión de las condiciones extremas. Así, clasificamos como días fríos extremos aquellos en los que la temperatura media diaria del 2002 era igual o menor al percentil 10 de los datos a largo plazo (1997-2007) para cada día específico. Por otro lado, identificamos los días con precipitaciones extremas como aquellos en los que las precipitaciones diarias eran igual o superiores al percentil 90 de los datos a largo plazo

para cada día específico. Con ello, consideramos un EME como los días consecutivos con temperaturas frías y/o precipitaciones extremas

Para los apartados relativos al solapamiento de reproducción y muda, también recogimos los datos de temperaturas medias diarias de marzo y abril de cada uno de los 14 años de estudio (2006-2019) en Quintos de Mora de la estación meteorológica del Instituto de Ciudad Real, a 45 kilómetros del área de estudio. A partir de estas, también calculamos las temperaturas medias mensuales.

En general, utilizamos estas medias mensuales para probar explícitamente los efectos de las temperaturas en cada mes particular para las variables de interés. Por ejemplo, no se espera que las temperaturas en mayo o junio afecten al comienzo de la temporada de reproducción, que ocurre entre marzo y abril.

Para el apartado relativo a la pirámide de edad se utilizaron datos brutos de temperaturas mínimas y máximas de las que se extrajeron variables resumen anuales que representaban los diferentes periodos anuales: medias y extremos de las temperaturas mínimas de invierno y máximas de verano, ya que condicionan la supervivencia de los carboneros comunes (*Parus major*) (Krams et al. 2011; Correia et al. 2015; Camarero et al. 2021).

2.5. Clasificación de tipos de puestas

Para cada año, la población reproductora de cada área de estudio, Sagunto y Quintos de Mora (este último sólo para las secciones de relativas al solapamiento de la reproducción y la muda), se estimó como el número de primeras puestas. Consideramos como primeras puestas aquellas que comenzaron dentro de los primeros 30 días después del inicio de la primera puesta de ese año (van Noordwijk et al. 1995; Visser et al. 2003; Álvarez y Barba 2014a).

Normalmente las parejas de carboneros comunes sólo realizan una puesta por temporada. Sin embargo, en varias poblaciones (entre ellas la de Sagunto) se encuentran parejas que realizan dos puestas en una misma temporada (Barba et al. 1988; Pimentel y Nilsson 2009). Denominamos “puestas tardías” a todas las iniciadas más de 30 días después del inicio de la primera puesta de cada año; es decir, todo lo que no consideramos primeras puestas. Estas puestas tardías fueron clasificadas en los siguientes tres tipos:

- Puestas de reposición: Realizadas tras el fracaso de una primera puesta, ya fuera por depredación, abandono o cualquier otra razón.
- Segundas puestas: Realizadas después de que al menos uno de los pollos de la primera puesta volara con éxito del nido
- Puestas desconocidas: Seguramente son puestas de reposición o segundas puestas, pero no se pudieron asignar a ninguna de estas categorías al no poder atribuirles a ninguna pareja concreta. Alguna pudiera ser una primera puesta excepcionalmente tardía.

Las puestas de reposición y las segundas puestas fueron identificadas, bien porque al menos uno de los padres estaba ya anillado y coincidía con una primera puesta, o por proximidad espacial y concordancia fenológica (Borgman y Wolf 2016). Dada la conocida fidelidad de pareja y de sitio de nidificación en los carboneros, y a partir de nuestros propios datos de anillamiento, sabemos que la gran mayoría de las aves no cambiaron de pareja entre la primera puesta y la puesta de reposición o la segunda puesta si ambos estaban vivos y si dicha puesta tardía se hizo en una caja nido cercana o, como ha ocurrido muchas veces, en la misma caja.

Como ejemplo de fidelidad al sitio y de pareja dentro de la misma temporada, en el año 2019, en Sagunto, de 18 parejas en las que ambos adultos fueron identificados en los dos intentos consecutivos de reproducción, 16 parejas (89%) mantuvieron su composición (mismo macho y misma hembra), mientras que en las otras dos parejas la hembra se reprodujo con un macho diferente. Los dos machos desaparecidos no se volvieron a ver de nuevo reproduciéndose con otras hembras en la misma o en subsiguientes temporadas (2020 y 2021). Con respecto a la fidelidad al sitio, 11 de esas parejas (61%) hicieron su segunda puesta en la misma caja nido, 6 (33%) la hicieron en una caja nido contigua (a unos 50 metros de distancia) y 1 (6%) a unos 200 metros de la primera caja nido. Esta fidelidad de pareja y de sitio dentro de la temporada es bien conocida en los carboneros y ha sido cuantificada incluso entre temporadas en la población de Sagunto (Andreu y Barba 2006).

Hemos sido lo más cuidadosos posible con estos criterios, por lo que algunos de los intentos de reproducción de cada año no pudieron ser atribuidos claramente a una pareja en concreto. Estas puestas desconocidas son aquellas que se hicieron tarde en la temporada (después del límite temporal para ser consideradas primeras puestas) pero no

podieron ser clasificadas con claridad como puestas de reposición o segundas de ninguna pareja en particular. Estas puestas, y los individuos involucrados en ellas, se utilizaron para los análisis cuando fue apropiado hacerlo y haciendo mención explícita de ello. Somos conscientes de que, a pesar de tener el máximo cuidado identificando los tipos de puestas, es probable que hayamos clasificado erróneamente alguna de ellas. Sin embargo, creemos que la probabilidad de error es muy baja y que estos posibles errores no sesgarían los resultados presentados.

2.6. Índices fenológicos

Para el apartado relativo a la fenología, utilizamos los datos que fueron recogidos entre 1986 y 2019 (34 años). Para cada temporada de reproducción, estimamos los siguientes índices fenológicos:

1. **Fecha media de puesta de las primeras puestas:** la fecha media de puesta del primer huevo de todas las primeras puestas de ese año. Esta es una medida utilizada para estimar el comienzo de la temporada reproductora en la mayoría de los estudios (Vaugoyeau et al. 2016, y las referencias en él), y está altamente correlacionado con la mediana de la fecha de puesta utilizada en otros estudios (p. ej. Gullett et al. 2013).
2. **Mediana de la fecha de puesta de todas las puestas:** la mediana de la fecha de puesta del primer huevo de todas las puestas registradas en ese año. En este caso, utilizamos la mediana para una idea más precisa del centro de la distribución de las puestas a lo largo de la temporada, aunque en nuestro conjunto de datos las medias y las medianas de las fechas están estrechamente relacionadas ($R^2 = 78,4\%$, $F_{1,33} = 116,28$, $P < 0,001$).
3. **Fecha del inicio de puesta:** el percentil 10 de las puestas que comenzaron en ese año. Este es un índice que se usa comúnmente (p. ej. Møller et al. 2010; Gullett et al. 2013) y evita los efectos potencialmente desproporcionados de las puestas demasiado tempranas.
4. **Fecha de final de puesta:** el percentil 90 de todas las puestas hechas en ese año. Este índice es utilizado para evitar los efectos potencialmente desproporcionados de las puestas demasiado tardías (p. ej. Møller et al. 2010; Gullett et al. 2013).

5. **Duración de la temporada reproductora:** Intervalo entre el percentil 10 y 90 de todas las puestas conocidas de ese año (p. ej. Møller et al. 2010; Gullett et al. 2013).
6. **Número de MEB:** índice de la distribución de todas las puestas hechas a lo largo de la temporada. El MEB para cada año se calcula a partir de la fórmula:

$$MEB = \exp(-\sum p_i \ln p_i)$$

donde p_i es el número de puestas iniciadas cada mes desde marzo hasta junio (Macthur 1964; Wyndham 1986). Para hacer este análisis más sensible también consideramos periodos de 15 días durante la temporada reproductora, comenzando el 15 de marzo, y teniendo así 7 “quincenas” en lugar de 4 meses. Los resultados fueron los mismos que usando los meses enteros, así que los de las quincenas no se muestran en el presente estudio.

También probamos la autocorrelación en los residuos de esos índices con los tests de Durbin-Watson. Encontramos una ligera autocorrelación positiva temporal, pero estos valores variaban entre 1,51 y 2,04, por lo que no creemos que sea un factor de mayor preocupación para la fiabilidad de nuestros resultados.

2.7. Fecha de inicio de muda

Para cada año consideramos que la muda comienza el primer día que capturamos un adulto mudando al menos una de sus plumas. Todas las aves que se han encontrado mudando en Sagunto, y la mayoría en Quintos de Mora, fueron capturadas mientras estaban criando una puesta tardía. Como el acontecimiento de la muda se ha evaluado sólo al capturar a las aves mientras alimentaban a los polluelos, no hemos sido capaces de determinar la fecha del comienzo de la muda de aquellas aves que sólo hicieron una puesta (a excepción de 9 individuos que hicieron primeras puestas tardías en Quintos). Dado que las aves que sólo hicieron una puesta podrían haber comenzado a mudar antes que el resto (Dhondt 1973; Orell y Ojanen 1980), la fecha del comienzo de muda debería ser prácticamente válida para el subconjunto de la población que hace más de una puesta en la misma temporada de reproducción.

2.8. Solapamiento de reproducción y muda

Para estudiar la proporción de individuos de cada población para los que las etapas de reproducción y muda solapaban, identificamos la fecha de la puesta del primer individuo que capturamos mudando cada año. Consideramos que todas las parejas que empezaron a hacer puestas (de reposición, segundas o desconocidas; o incluso primeras en el caso de Quintos de Mora) después de esta fecha podrían potencialmente solapar la reproducción y la muda ese año. De esas parejas que potencialmente podían solapar, sólo pudimos capturar a una fracción de los individuos (principalmente porque algunos de los nidos fracasaron antes de la fecha de captura o porque en algunas ocasiones los padres consiguieron evitar las trampas; aunque también pudo haber habido razones logísticas). Así, para estimar el número de individuos que probablemente solapaban cada año, extrapolamos la proporción de individuos que realmente estaban mudando de aquellos que fueron capturados, al número de individuos que potencialmente podían solapar. De esta manera, para cada año, calculamos:

1. El número total de parejas reproductoras: que se corresponde al número de primeras puestas.
2. El número total de individuos que potencialmente podrían solapar la reproducción y la muda: aquellos pertenecientes a parejas que comienzan una puesta más tarde que la fecha de puesta del primer individuo encontrado mudando.
3. La proporción de individuos, del total de la población reproductora, en la que la reproducción y la muda probablemente solapaban.

Para el apartado relativo a las consecuencias reproductoras del solapamiento entre reproducción y muda, no utilizamos los datos de la población de Quintos de Mora y sólo utilizamos los de la población de Sagunto de los años en los que había al menos un adulto mudando mientras criaba. Se empleó el mismo criterio descrito anteriormente para identificar la fecha del comienzo de la muda. Las aves que sólo hicieron una puesta podrían haber comenzado a mudar antes de nuestra “fecha de comienzo de muda” estimada, ya que esta se estimó siempre durante las puestas tardías (Orell y Ojanen 1980; Dhondt 1973), pero este hecho no afecta a nuestros análisis, ya que ninguna de estas aves solapó la muda y la reproducción. Así, se tomó como punto de referencia la fecha de inicio de puesta de la puesta tardía de la pareja en la que se encontró a al menos uno de

los dos componentes mudando por primera vez en cada año, y todas las parejas que comenzaron a poner huevos en esta fecha o después se consideraron parejas que potencialmente podían mudar para ese año. Estas parejas serán llamadas “parejas tardías” de aquí en adelante.

2.9. Análisis de datos

Fenología

Para el apartado relativo a la fenología, primero exploramos la existencia de tendencias temporales en las temperaturas medias primaverales y en los índices fenológicos, usando el año como predictor, con modelos de regresión. En todos los casos probamos el ajuste de las regresiones lineales y cuadráticas, pero las lineales se ajustaban mejor a los datos, por lo que no mostramos las cuadráticas en el presente estudio.

También utilizamos las correlaciones de Pearson para estudiar la correlación entre las temperaturas mensuales, para tener una idea de cómo se pueden predecir las temperaturas durante la temporada de reproducción a partir de las de principios de primavera.

Después de esto, investigamos los efectos de las temperaturas ambientales en la fenología reproductiva y, considerando las fechas de puesta en nuestra área de estudio, modelamos:

1. la fecha media de puesta en respuesta a las temperaturas de febrero, marzo y abril;
2. la fecha del inicio de puesta en respuesta a las temperaturas de febrero, marzo y abril;
3. la mediana de la fecha de puesta de todas las puestas en respuesta a las temperaturas de febrero, marzo, abril, mayo y junio;
4. la proporción de puestas tardías sobre el número de parejas reproductoras en respuesta a la fecha media de puesta de las primeras puestas y a la temperatura de abril, mayo y junio;
5. la fecha de final de puestas en respuesta a la fecha de iniciación de puestas y a las temperaturas de abril, mayo y junio;

6. la duración de la temporada reproductora en respuesta a la fecha de iniciación de puestas, a la fecha de final de puestas y a las temperaturas de febrero, marzo, abril, mayo y junio;
7. el MEB en respuesta a la fecha de iniciación de puestas, la fecha de final de puestas y a las temperaturas de febrero, marzo, abril, mayo y junio.

También cuantificamos los parámetros de distribución de las fechas de puesta (curtosis, asimetría y modalidad) y se examinaron sus potenciales cambios temporales para todas las puestas. En concreto:

- Se realizó la regresión de los valores de curtosis con el año para comprobar si las distribuciones se volvían más platicúrticas (más aplanadas) o leptocúrticas (más concentradas).
- Los valores de asimetría se estandarizaron para crear valores-z dividiendo la asimetría por su error estándar (Field 2013), y se realizó la regresión de estos valores-z con el año. La asimetría de una distribución normal tiene un valor de 0; una distribución sesgada a la derecha con una larga cola de valores mayores que la media tiene valores > 0 , y, al contrario, una distribución sesgada a la izquierda tiene valores < 0 .
- Finalmente, para estudiar los cambios en la modalidad y comprobar si la distribución se volvía más bi- o multimodal, utilizamos el test estadístico de unimodalidad de Hartigan (Hartigan y Hartigan 1985), con su regresión con el año. Una correlación positiva indicaría una tendencia positiva hacia la bi- o multimodalidad.

Igual que sucedía anteriormente, los modelos lineales explicaron mejor los datos que los cuadráticos, y sólo presentamos los primeros.

Efectos del evento meteorológico extremo de mayo del 2002

Para el apartado relativo a los efectos del evento meteorológico extremo de mayo de 2002, y con el objetivo de analizar las consecuencias de este potencial EME, buscamos diferencias significativas en los parámetros reproductores de las primeras puestas (fecha de inicio, tamaño de puesta, volumen medio de los huevos, media de la masa corporal y tamaño del tarso de los polluelos, y éxito de eclosión, de vuelo y de reproducción) entre el principal año de estudio y los años previos y subsiguientes. Para este estudio,

seleccionamos los datos del periodo desde el 2000 al 2004 (es decir, dos años antes y dos años después de nuestro año principal de estudio).

Utilizamos ANOVAs, seguidos de tests HSD (*Honestly Significant Difference*) de Tukey post hoc cuando encontramos diferencias significativas. Todos los porcentajes (éxito de eclosión, de vuelo y de reproducción) fueron transformados mediante el arcoseno de la raíz cuadrada para los análisis (Zar 1996).

También examinamos el reclutamiento general de las aves de primer año en la población reproductora. En condiciones normales, esperaríamos que la proporción de reproductores de primer año fuera similar entre años, con desviaciones notables ocurriendo sólo en casos de años excepcionalmente buenos o malos. En esta comparación, distinguimos entre los reproductores de primer año “locales” (aquellos que volaron de cajas nido dentro de nuestro área de estudio) e “inmigrantes” (reproductores de primer año que vienen de fuera de nuestro área de estudio). Esta distinción nos permite diferenciar entre los efectos locales y regionales. Por ejemplo, si un evento negativo sólo impactara en nuestra población local dentro de nuestro área de estudio, resultando en un éxito de vuelo reducido, la proporción de reproductores de primer año en el siguiente año sería similar a los otros años si más aves se unen desde fuera (inmigrantes). Por otro lado, si hubiera condiciones reproductoras desfavorables a escala regional, la proporción de reproductores de primer año sería baja, con la proporción de aves locales e inmigrantes siendo similar a la proporción de otros años.

Solapamiento entre reproducción y muda

Para el apartado relativo al solapamiento entre reproducción y muda, y con el objetivo de explorar la variación temporal en la proporción de puestas de reposición y segundas puestas, usamos Modelos Mixtos Lineales Generalizados (GLMM, Generalized Linear Mixed Models) ajustados con una distribución binomial y una función logit (Zuur et al. 2009) en los que la variable respuesta era un marco de datos que contenía dos columnas: el número anual de parejas con y sin puestas de reposición o segundas puestas. Estos modelos incluían el año como variable explicativa. El año de estudio como variable categórica se incluyó también como efecto aleatorio. Como los años disponibles diferían, se realizaron análisis separados para cada población.

El pequeño número de aves solapando la reproducción y la muda en Quintos excluyeron a esta población de los análisis relativos a las características individuales y la probabilidad de solapamiento.

Para la población de Sagunto, realizamos análisis exploratorios para determinar la relación potencial entre las características individuales y el tipo de puesta y la ocurrencia del solapamiento. Como anteriormente, utilizamos Modelos Mixtos Lineales Generalizados (GLMM) ajustados con una distribución binomial y una función logit para comprobar el efecto del sexo (factor fijo) y el año (covariable) en la proporción de individuos que solapaban reproducción y muda cada año. También se realizaron análisis GLMM ajustados con una distribución binomial (mudando vs no mudando) y la función logit para evaluar la contribución relativa de las variables relevantes (sexo, año, y tipo de puesta) como predictoras de la probabilidad del solapamiento entre la reproducción y la muda. En estos GLMM, el año de estudio como variable categórica también se incluyó como efecto aleatorio.

Para estos análisis, los modelos GLMM se han ejecutado en R (R Core Team 2014) usando los paquetes lme4 (Bates et al. 2015) para calcular estimaciones de los términos fijos, y el paquete car (Fox y Weisberg 2011) para calcular los valores de probabilidad de los análisis de desviación de los modelos sobre la base de las pruebas χ^2 de Wald.

Consecuencias del solapamiento entre reproducción y muda

Para el apartado relativo a las consecuencias del solapamiento entre la reproducción y la muda, teniendo en cuenta la restricción mencionada anteriormente por la cual tomábamos como punto de referencia la fecha de inicio de puesta la de la puesta tardía en la que se encontró por primera vez a al menos uno de los dos miembros de la pareja mudando, dividimos nuestro conjunto de datos en cuatro grupos: nidos en los que ninguno de los padres estaba solapando muda y reproducción, nidos en los que sólo el macho estaba solapando, nidos en los que sólo la hembra estaba solapando y nidos en los que ambos padres estaban solapando. Sólo incluimos las parejas en las que ambos padres fueron capturados.

Para analizar el efecto del solapamiento sobre cada variable, usamos todas las parejas para las cuales conocíamos el valor de esa variable en particular; por esta razón, el tamaño muestral puede variar entre análisis. Como detallaremos en la sección de

Resultados, para nuestros análisis usamos 390 parejas completas para las cuales identificamos individualmente al macho y a la hembra. De estas parejas, sólo 33 parejas se consideraron en dos (31 parejas) o tres años (2 parejas), mientras que 322 (83%) se consideraron sólo una vez. Adicionalmente, 4 machos se consideraron dos veces, y 8 se consideraron tres veces emparejados con diferentes hembras, mientras que se consideraron 5 hembras dos veces y 7 tres veces emparejadas con diferentes machos. Como son números relativamente pequeños, el potencial sesgo debido a la pseudorreplicación sería muy bajo, por lo que evitamos realizar análisis más completos (como modelos mixtos).

Con el objetivo de eliminar el efecto del año en nuestros análisis, los valores reales de todas las variables fueron transformados en valores-z restando la media y dividiendo por la desviación estándar de la variable para ese año. Para tener estimaciones sólidas de estas estadísticas, eliminamos los años en los que menos de 16 parejas podrían haber solapado la muda y la reproducción. Se analizaron las diferencias en los parámetros reproductivos entre los cuatro grupos de parejas utilizando ANOVAs, seguidos de la posterior prueba HSD de Tukey cuando el resultado era significativo. Además, dado que el rendimiento reproductor tiende a disminuir a lo largo de la temporada, todos los análisis fueron repetidos como ANCOVAs, usando los valores-z de las fechas de puesta como covariable para distinguir los efectos potenciales del solapamiento entre la muda y la reproducción de los de la variación estacional.

Cambios en la estructura de edad

Para este trabajo, sólo consideramos los datos de recaptura de los individuos anillados como polluelos, que representan la mayor parte de la población, por medio de las anillas metálicas con códigos alfanuméricos únicos. Este procedimiento nos permite determinar la edad exacta de cada individuo recapturado.

Estudiamos la dependencia de la estructura de edad de la población reproductora (individuos adultos de edad superior a un año) de las temperaturas durante el intervalo de tiempo entre el 2000 y el 2020 (ambos incluidos). Se representó la estructura de edad mediante un único indicador numérico: la edad media de la población reproductora (Liao et al., 2016; Hoy et al., 2019; Nesterkova 2019).

Modelamos la dependencia de la edad media Y_t a partir de variables de temperatura $X_t^{(i)}$ como modelo de función de transferencia lineal:

$$Y_t = c + \alpha \cdot Y_{t-1} + \sum_i \beta_i \cdot X_t^{(i)} + \varepsilon_t (*)$$

donde c , α , β_i son constantes y ε_t es ruido blanco gaussiano. Se seleccionó un subconjunto de variables de temperatura (p. ej. coeficientes $\beta_i \neq 0$) mediante el Criterio de Información de Akaike (AIC). Las inferencias posteriores de selección, como los intervalos de confianza para los coeficientes seleccionados y las pruebas diagnósticas del modelo, se realizaron mediante un bootstrap basado en modelos. Debido a la naturaleza exploratoria de este estudio, establecimos un umbral estándar de confianza del 95% para estas partes del análisis.

El término autorregresivo $\alpha \cdot Y_{(t-1)}$ en (*) representa la autocorrelación de la edad media, mientras que los términos lineales $\beta_i \cdot X_t^{(i)}$ representan los efectos de las desviaciones de la temperatura con respecto a sus valores medios, que se entienden como pequeñas perturbaciones de la estructura de edad. Las desviaciones de estos supuestos de linealidad, así como la ausencia de autocorrelación en los términos de error y la normalidad y la homocedasticidad de los términos de error (los supuestos implícitos en (*) se probaron a posteriori). No se detectó ninguna violación significativa de los supuestos de modelado.

Salvo algunos análisis en los que se ha detallado otro paquete estadístico, el resto se han realizado con IBM SPSS Statistics 25 software.

CAPÍTULO 3. RESULTADOS



3.1. Fenología

Variación de la temperatura media primaveral

En nuestra área de estudio de Sagunto, la media de las temperaturas primaverales ha aumentado significativamente desde 1986 hasta el 2019 (Tabla 3.1.1; Figura 3.1.1). Esto ha sido así para los meses de marzo (+1,6°C), abril (+2,3°C), mayo (+2,5°C) y junio (+2,8°C). La media de las temperaturas no ha aumentado de forma significativa en febrero. Además, cabe señalar que la temperatura media en mayo hacia el final del periodo de estudio era de 19,5°C en 2019 (estimada por la regresión lineal), siendo casi tan cálida como la temperatura media de junio al comienzo del periodo de estudio (20,6°C en 1986).

Tabla 3.1.1. Resultados de las regresiones lineales sobre las tendencias de las temperaturas medias entre 1986 y 2019 entre los meses de febrero a junio. Se presentan los modelos lineales, ya que los cuadráticos no mejoraban el ajuste en ningún caso.

Mes	R ²	F _{1,33}	P
Febrero	4,3%	1,436	0,24
Marzo	18,7%	7,337	0,011
Abril	37,5%	19,212	0,000
Mayo	33,2%	15,931	0,000
Junio	37,8%	19,445	0,000

La correlación de Pearson reveló que la temperatura media de cada mes estaba relacionada positivamente con la del anterior (Tabla 3.1.2). Además, las temperaturas medias de junio estuvieron relacionadas con las de abril, por lo que los años que fueron relativamente cálidos cuando comenzó la temporada de reproducción también fueron cálidos hacia el final de esta.

Comienzo, final y duración de la temporada reproductora

Para el presente apartado se han utilizado un total de 4.237 nidos. La fecha de puesta media de las primeras puestas en el periodo de estudio (1986-2019) fue el 15 de abril (media = 14,89, DE = 5,06, rango = 4,87-27,91, n = 34 años). La fecha media de puesta de las primeras puestas se ha adelantado ($R^2 = 37,1\%$, $F_{1,33} = 18,85$, $P < 0,001$) en 10,22 días a lo largo de los 34 años, a una tasa media de 0,30 días por año (Figura 3.1.2).

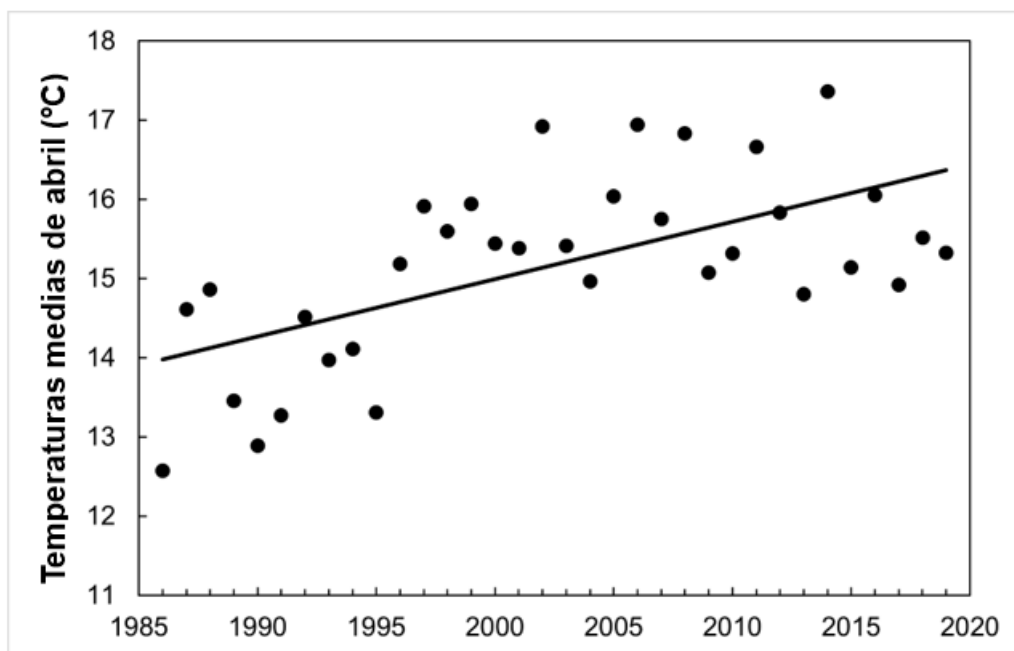


Fig. 3.1.1. Temperaturas medias de abril entre 1986 y 2019, como ejemplo del aumento de las temperaturas a lo largo del periodo de estudio en Sagunto.

Tabla 3.1.2. Matriz de correlación de coeficientes de Pearson aplicada a las temperaturas medias de febrero, marzo, abril, mayo y junio durante los años estudiados (1986-2019).

	Febrero	Marzo	Abril	Mayo	Junio
Febrero	1				
Marzo	0,381*	1			
Abril	0,290	0,594**	1		
Mayo	0,286	0,259	0,578**	1	
Junio	0,132	0,239	0,507**	0,570**	1

*El coeficiente de correlación es significativo al nivel 0,05, **El coeficiente de correlación es significativo al nivel 0,01

Este adelanto también fue significativo cuando consideramos el percentil 10 de las fechas de puesta ($R^2 = 20,5\%$, $F_{1,33} = 8,25$, $P = 0.007$), pero fue un poco inferior (6,92 días, 0,20 días por año). La mediana de la fecha de puesta, considerando todas las puestas hechas a lo largo de la temporada, también mostró un adelanto significativo ($R^2 = 36,9\%$, $F_{1,33} = 18,69$, $P < 0,001$) de 13,27 días.

No encontramos, sin embargo, un cambio temporal en el final de las puestas (percentil 90 de las fechas de puesta) ($R^2 = 0,1\%$, $F_{1,33} = 0,02$, $P = 0,90$).

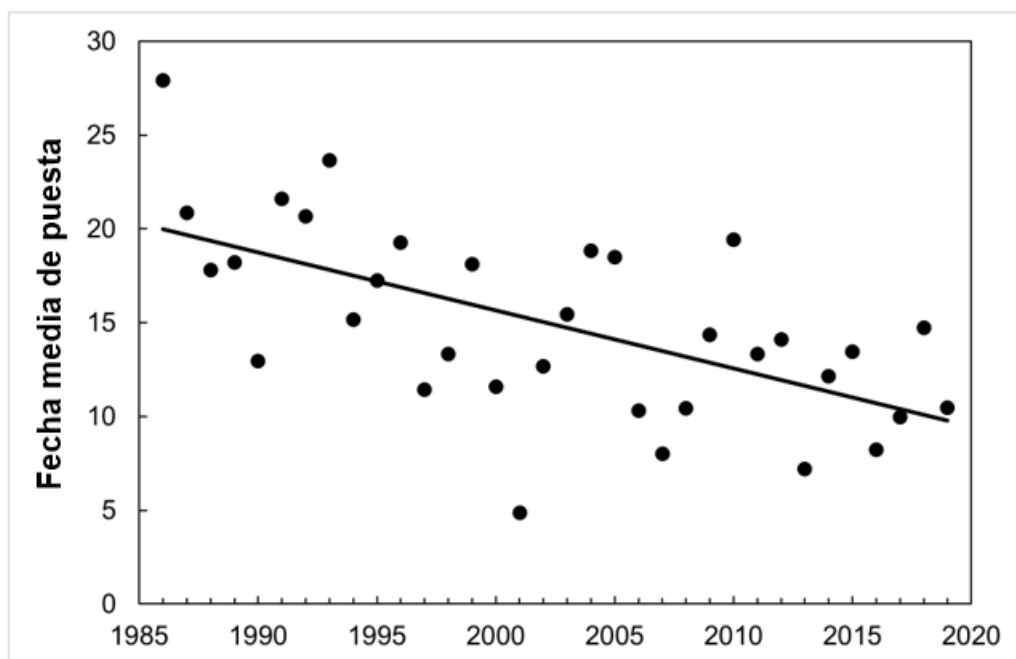


Fig. 3.1.2. Las fechas medias de puesta de las primeras puestas se adelantaron en Sagunto desde 1986 hasta 2019. Las fechas están presentadas como “Fechas de abril” (1=1 de abril).

La fecha de puesta fue más temprana cuando las temperaturas medias en febrero, marzo y abril aumentaron, aunque la correlación fue más fuerte con las de marzo (Tabla 3.1.3(a)). Los resultados fueron prácticamente los mismos al utilizar el percentil 10 de las fechas de puesta (Tabla 3.1.3(b)). Además, la mediana de las fechas de puesta de todas las puestas se adelantó cuando las temperaturas medias de febrero, marzo, abril, mayo y junio se incrementaron, siendo de nuevo marzo el mes que mostró una mayor correlación (Tabla 3.1.3(c)).

Finalmente, la temporada reproductora terminó antes cuando la fecha de puesta de las primeras puestas fue más temprana (Fig. 3.1.3), y cuando las temperaturas de abril fueron mayores. No hubo otras correlaciones significativas de las temperaturas con otros meses (Tabla 3.1.3(d)).

En general, el 48% del total de las parejas hicieron una puesta tardía. Esta proporción podría ser algo menor si algunas de las puestas desconocidas fueron, de hecho, primeras puestas. La proporción de puestas tardías se incrementó a lo largo de los años ($R^2 = 18,7\%$, $F_{1,26} = 5,737$, $P = 0,024$; Figura 3.1.4). No encontramos ningún efecto significativo de las temperaturas de febrero, marzo, abril, mayo o junio o de las fechas medias de puesta sobre la proporción de puestas tardías.

Tabla 3.1.3. Regresiones lineales para probar la relación entre las temperaturas medias y a) fechas de puesta medias de las primeras puestas, b) percentil 10 de las fechas de puesta, c) mediana de las fechas de puesta de todas las puestas y d) percentil 90 de las fechas de puesta.

a) Fecha media de puesta de las primeras puestas

Temperaturas mensuales	R ²	F _{1,33}	P
Febrero	28,4%	12,681	0,001
Marzo	58,2%	44,574	0,000
Abril	29,2%	13,221	0,001

b) Percentil 10 de las fechas de puesta

Temperaturas mensuales	R ²	F _{1,33}	P
Febrero	23,1%	9,627	0,004
Marzo	42,4%	23,533	0,000
Abril	13,4%	4,933	0,034

c) Mediana de la fecha de puesta de todas las puestas

Temperaturas mensuales	R ²	F _{1,33}	P
Febrero	26,7%	11,651	0,002
Marzo	39,2%	20,594	0,000
Abril	31,4%	14,633	0,001
Mayo	26,8%	11,728	0,002
Junio	18,1%	7,086	0,012

d) Percentil 90 de la fecha de puesta

Temperaturas mensuales	R ²	F _{1,33}	P
Febrero	7,7%	2,677	0,112
Marzo	8,4%	2,921	0,097
Abril	13,1%	4,814	0,036
Mayo	4,0%	1,331	0,257
Junio	0,1%	0,024	0,878

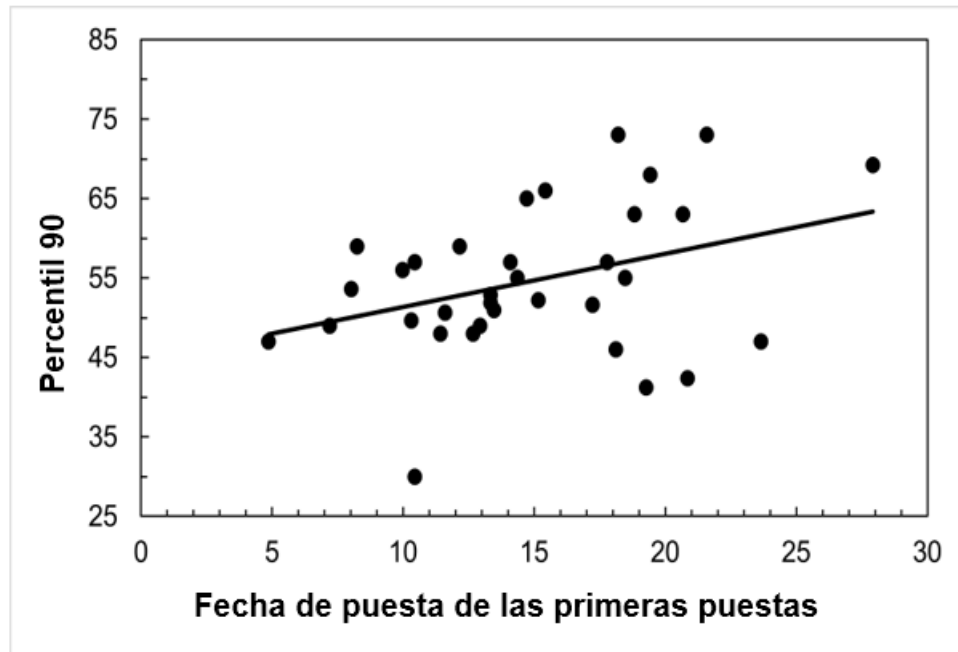


Fig. 3.1.3. La temporada reproductora de los carboneros comunes terminó antes cuando la fecha de puesta de las primeras puestas fue más temprana. El final de la temporada reproductora fue estimado como el percentil 90 de la distribución de las fechas de puesta. Las fechas están presentadas como “Fechas de abril” (1=1 de abril).

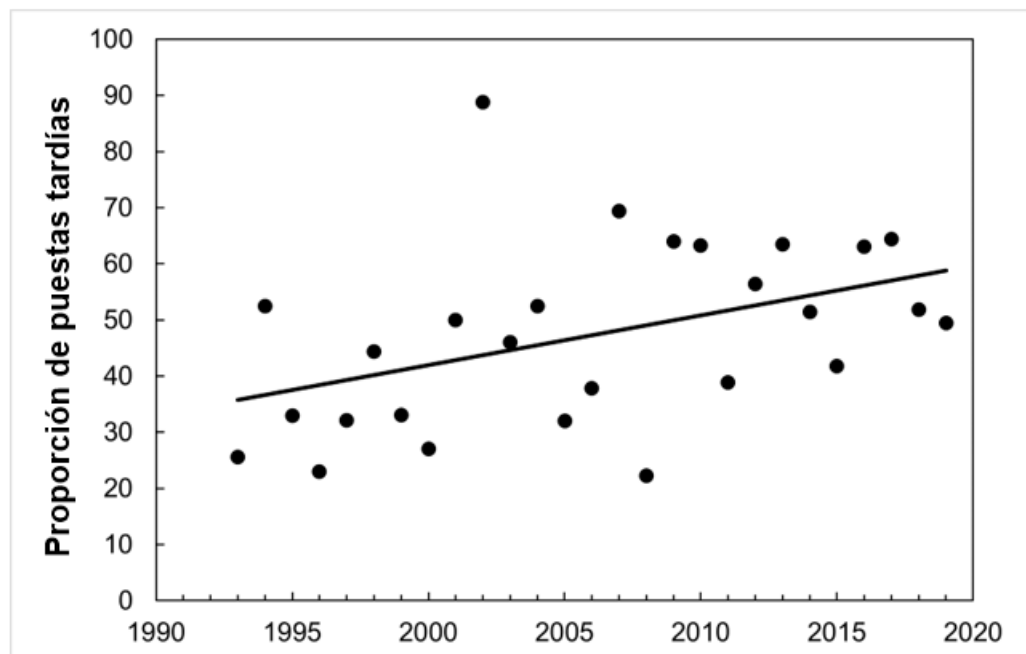


Fig. 3.1.4. La proporción de parejas de carboneros que han intentado realizar una puesta tardía se ha incrementado desde 1993 hasta 2019.

Considerando el intervalo entre los percentiles 10 y 90 de las fechas de puesta, la duración de la temporada reproductora no ha cambiado en estos 34 años de estudio ($R^2 = 4,1\%$, $F_{1,33} = 1,374$, $P = 0,25$). La duración de la temporada reproductora fue mayor cuando las temperaturas de junio fueron mayores ($R^2 = 18,6\%$, $F_{1,26} = 5,697$, $P = 0,025$) (Figura 3.1.5). No encontramos, sin embargo, ningún efecto significativo de las temperaturas de febrero, marzo, abril o mayo o de las fechas medias de puesta en la duración de la temporada reproductora.

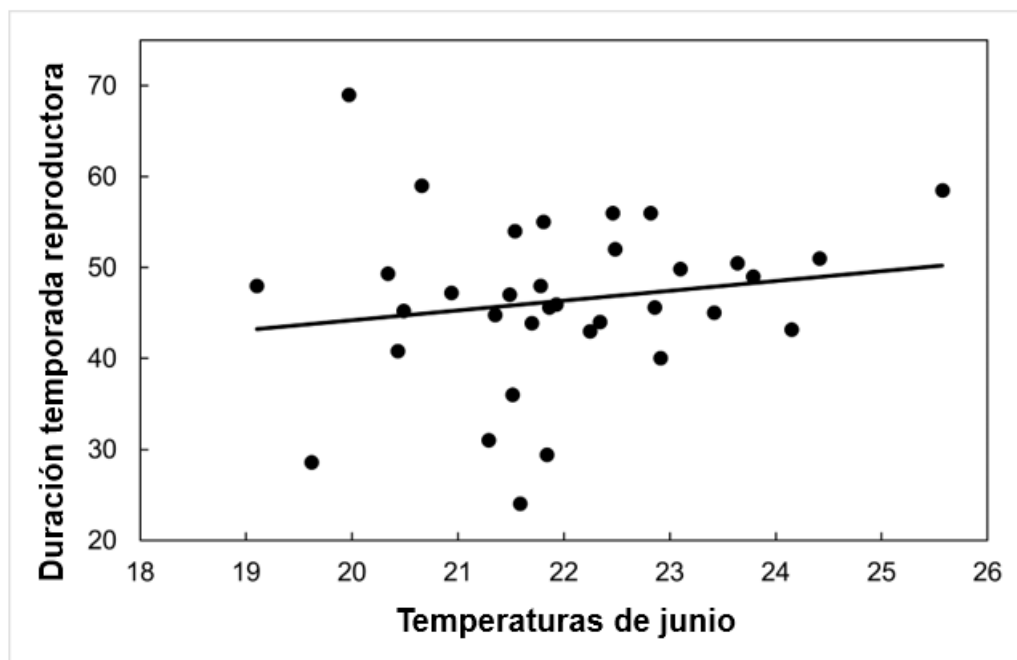


Fig. 3.1.5. La duración de la temporada reproductora de los carboneros (en días) fue mayor cuando las temperaturas de junio fueron mayores.

Distribución temporal de las puestas

De un total de 4.237 nidos estudiados, sólo 77 se iniciaron en marzo (1,8%) (siendo el 24 de marzo la fecha de puesta más temprana, en los años 2001 y 2012), mientras que 232 nidos se iniciaron en junio (5,5%) (siendo el 27 de junio la fecha de puesta más tardía).

Los valores anuales del test de unimodalidad de Hartigan no cambiaron de forma significativa con el tiempo ($R^2 = 0,3\%$, $F_{1,33} = 0,112$, $P = 0,74$), por lo que las fechas de puesta no se han vuelto más bimodales.

Aunque los valores de curtosis mostraron una tendencia decreciente a lo largo de los años, lo que indicaría que la distribución de las puestas tendería a ser más platicúrtica

(es decir, más aplanada e igualmente distribuida a lo largo de la temporada), esta tendencia no fue significativa, ($R^2 = 10,1\%$, $F_{1,33} = 3,602$, $P = 0,067$; Figura 3.1.6).

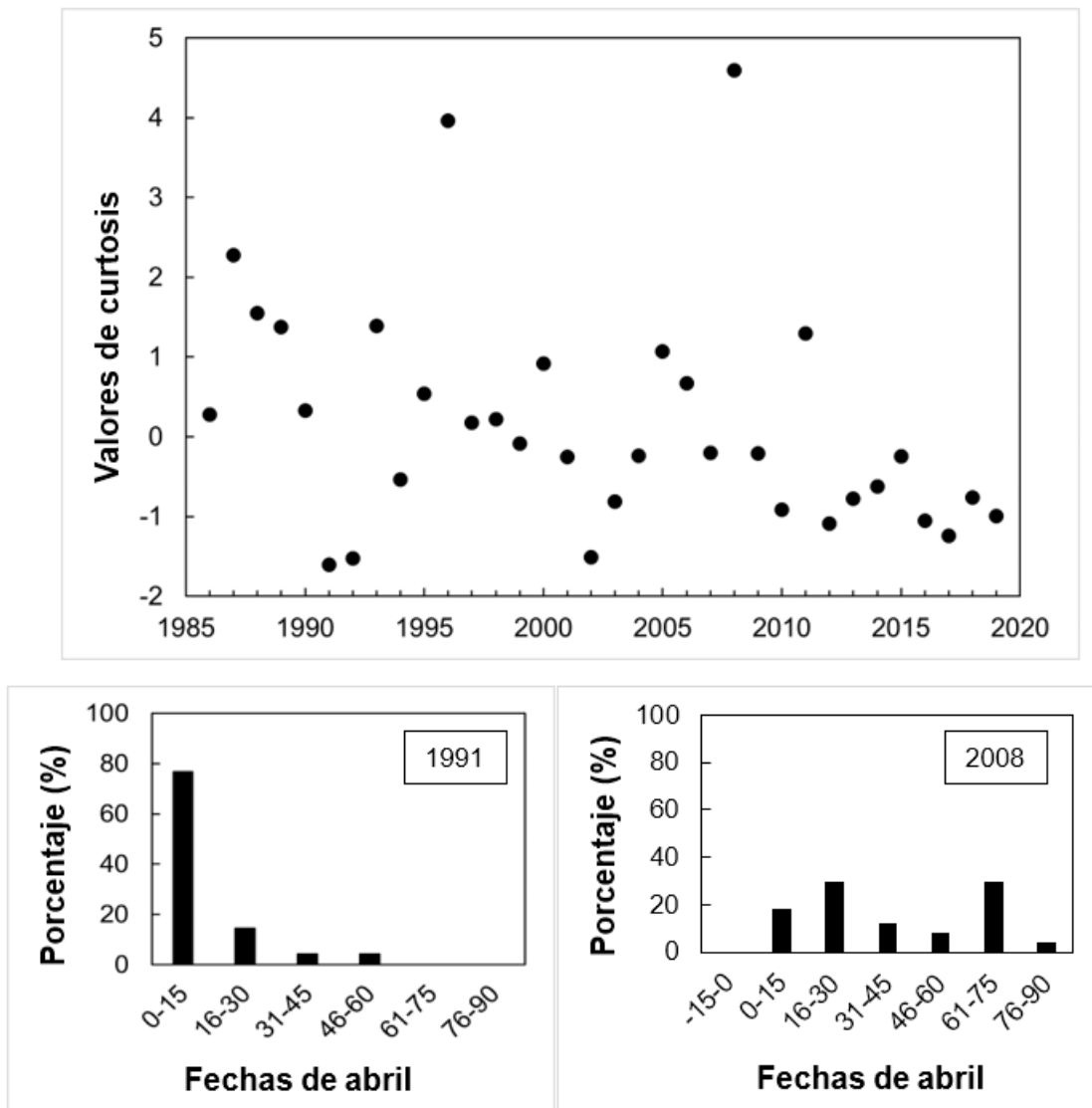


Fig. 3.1.6. La curtosis de los datos de distribución de las puestas de carbonero a lo largo de la temporada reproductora mostró una tendencia negativa desde 1986 a 2019, con una alta variación entre años, aunque no fue estadísticamente significativa. Los histogramas muestran dos años extremos: 1991, con el menor valor de curtosis, y 2008, con el más alto. Para una simplificación visual, las puestas fueron agrupadas en periodos de 15 días. Las fechas se presentan como fechas de abril.

Por otra parte, la asimetría de la distribución se incrementó a lo largo de los años ($R^2 = 14,8\%$, $F_{1,33} = 5,571$, $P = 0,025$; Figura 3.1.7), lo cual significa que las puestas están más concentradas hacia el inicio de la temporada reproductora y que esta distribución se ha vuelto más sesgada hacia la derecha.

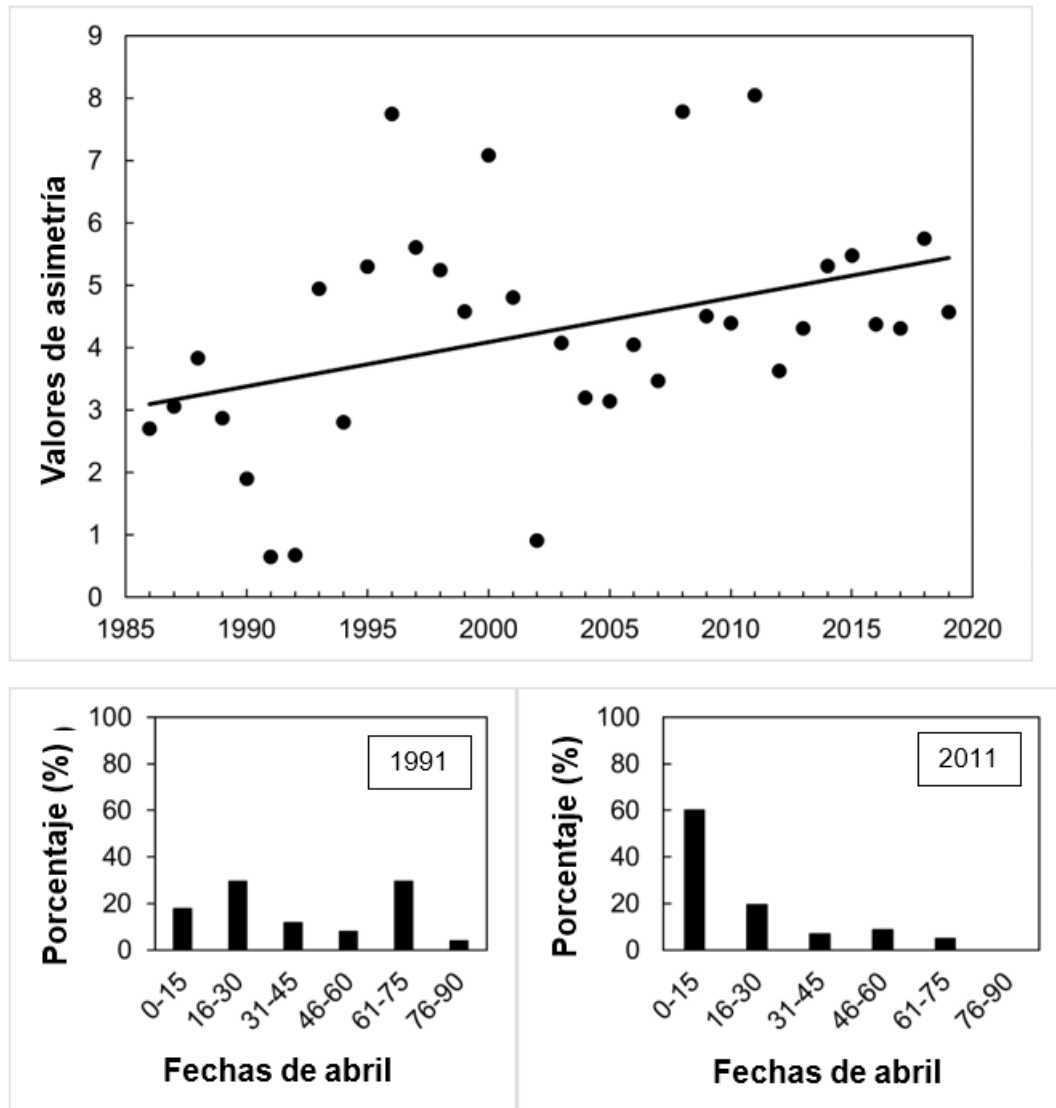


Fig. 3.1.7. Los valores de asimetría de la distribución de las puestas de carbonero a lo largo de la temporada reproductora se han incrementado significativamente desde 1986 hasta 2019. Los histogramas muestran dos años extremos: 1991, con el valor de asimetría más bajo, y 2011, con el más alto. Para una simplificación visual, las puestas se agruparon en periodos de 15 días. Las

Considerando todas las puestas de cada año, el número de Meses Equitativamente Buenos (MEBs) no ha cambiado desde 1986 hasta 2019 ($R^2 = 1,2\%$, $F_{1,33} = 0,377$, $P = 0,543$). El número de MEBs fue mayor cuando la mediana de la fecha de puesta para todas las puestas fue más tardía ($R^2 = 36,9\%$, $F_{1,33} = 18,710$, $P < 0,001$), cuando la temporada reproductora terminó más tarde ($R^2 = 45,8\%$, $F_{1,33} = 27,045$, $P < 0,001$) y cuando esta fue más larga ($R^2 = 40,8\%$, $F_{1,33} = 22,034$, $P < 0,001$).

3.2. Efectos del evento meteorológico extremo de mayo del 2002

Temperaturas y precipitaciones de mayo

En general, las temperaturas medias diarias en 2002 (17,9 °C) no fueron significativamente diferentes de las medias a largo plazo (1997-2007; 18,9 °C). Sin embargo, del 2 al 8 de mayo de 2002, las temperaturas medias diarias fueron notablemente bajas, siendo en 5 de estos 7 días igual o inferiores al percentil 10 del periodo de estudio (Fig. 3.2.1).

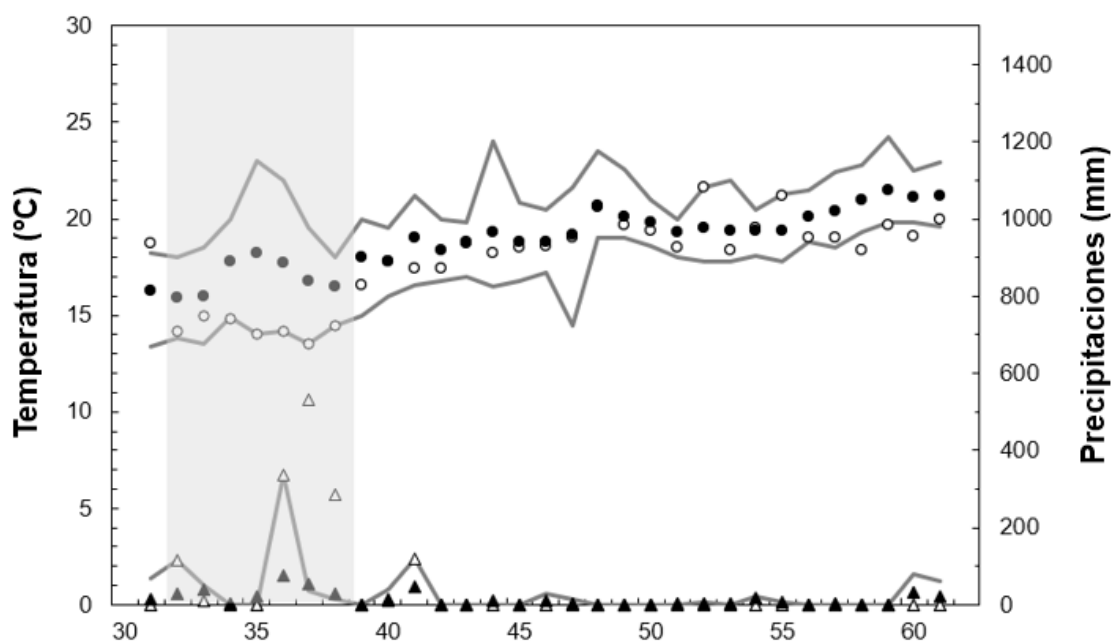


Fig. 3.2.1. Temperaturas medias y precipitaciones totales diarias del mes de mayo en el periodo de estudio. Los puntos representan temperaturas medias diarias, mientras que los triángulos indican precipitaciones totales diarias (negros para el periodo de estudio 1997-2007 y blancos para 2002). La línea superior gris representa el percentil 90 para las temperaturas medias diarias, mientras que la línea gris intermedia representa el percentil 10 de estas; y la inferior representa el percentil 90 de las precipitaciones totales diarias del periodo de estudio. La caja gris señala la coincidencia entre el periodo de días fríos y lluvias fuertes. Las fechas en el eje X se presentan como “fechas de abril”.

Con respecto a las precipitaciones, mayo de 2002 fue más húmedo comparado con el periodo de estudio. Desde 1997 hasta 2007, la precipitación media total en mayo fue 14,29 mm, mientras que en 2002 fue de 45,32 mm. Entre el 2 y el 8 de mayo registramos un periodo de fuertes lluvias, con precipitaciones diarias en 4 de estos 7 días iguales o mayores al percentil 90 del periodo de estudio (Fig. 3.2.1).

El periodo de temperaturas frías coincidió con el periodo de fuertes lluvias (Fig. 3.2.1). Por ello, basándonos en estos resultados, consideramos que entre el 2 y el 8 de mayo se produjo un evento meteorológico extremo en nuestra área de estudio en Sagunto.

Nidos activos durante el EME

De 96 puestas realizadas en 2002, 71 (73,96%) estaban activas (con huevos o polluelos) durante al menos una parte de los 7 días que abarcó nuestro EME (Fig. 3.2.2). Hacia la mitad del EME (día 35, con fecha de abril, equivalente al 5 de mayo) había 21 nidos en fase de incubación (29,58% de los 71 activos), 43 con pollos de menos de 10 días de edad (60,56%) y 7 con polluelos más grandes (9,86%) (Fig. 3.2.3).

Consecuencias del EME sobre los parámetros reproductores

La fecha media de puesta de las primeras puestas difirió significativamente entre los años de estudio (2000-2004), siendo 2001 el más temprano y 2004 el más tardío. La fecha media de puesta en 2002, el año cuando ocurrió el EME, fue significativamente más tardía que la de 2001 pero más temprana que la de 2004, y no mostró diferencias significativas con la de 2000 o 2003 (pruebas Tukey post-hoc) (Tabla 3.2.1).

También hubo diferencias entre años en el tamaño de puesta de las primeras puestas. El tamaño de puesta medio más pequeño se registró en 2001 y el más grande en 2004. En 2002 el tamaño de puesta medio fue significativamente más grande que en 2001, pero no mostró diferencias significativas con ninguno de los otros tres años (pruebas Tukey post-hoc) (Tabla 3.2.1).

El volumen medio de los huevos también mostró diferencias significativas entre años, siendo el más pequeño en 2004 y el más grande en 2000. En 2002, el volumen medio de los huevos fue significativamente más pequeño que en los dos años previos, mientras que no difirió de 2003 ni de 2004 (pruebas Tukey post-hoc) (Tabla 3.2.1).

El éxito de eclosión de las primeras puestas difirió significativamente entre años, siendo el más bajo en 2001 y el más alto en 2003. Sin embargo, el éxito de eclosión en 2002 no difirió de forma significativa con ninguno de los otros cuatro años (pruebas Tukey post-hoc) (Tabla 3.2.1).

Fig. 3.2.2. Nidos afectados por el EME en 2002. Cada fila en el eje y representa un nido diferente. Las líneas de puntos representan las fases de puesta y de incubación, mientras que las líneas continuas ilustran la fase de cuidado de los polluelos. Las de color verde indican nidos exitosos, mientras que las rojas indican nidos fallidos. Las puestas de reposición son observables cuando una línea roja es seguida por otra línea (verde o roja); mientras que las segundas puestas se identifican por líneas tras a una verde. Las líneas grises señalan puestas desconocidas (aquellas que no han podido ser clasificadas como puestas de reposición ni segundas, pero que no podían ser primeras tampoco). La caja gris indica la ocurrencia del EME. Las fechas en el eje x se presentan como “fechas de abril” (p. ej. 31 = 1 de mayo).



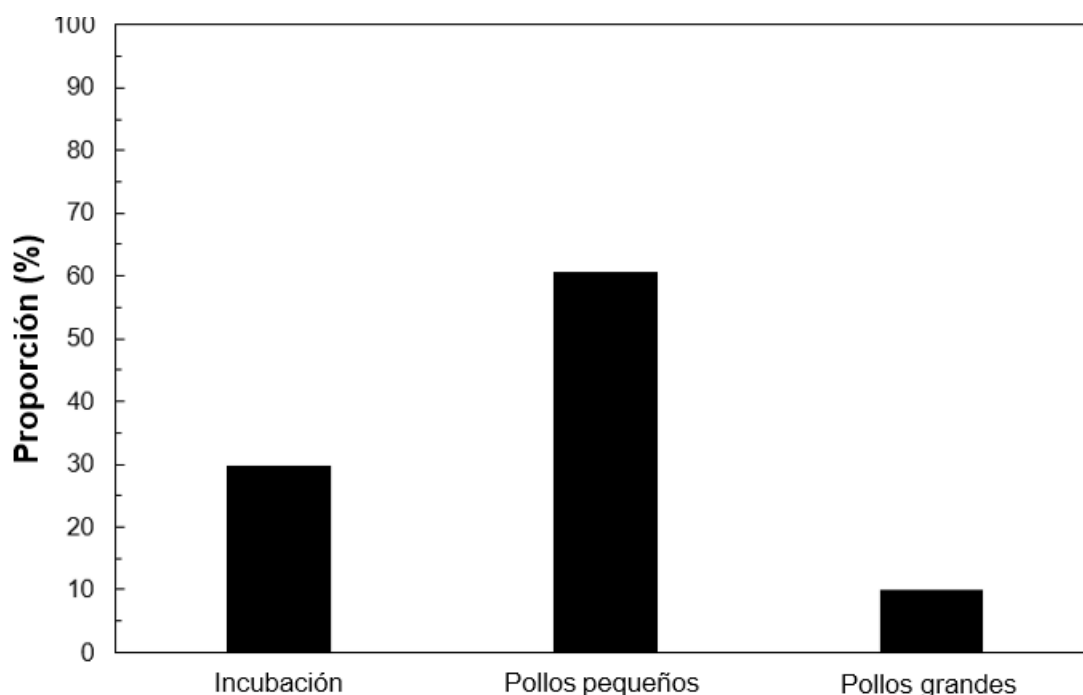


Fig. 3.2.3. Proporción de nidos activos de las primeras puestas hacia la mitad del EME (día 35, en fecha de abril) y la fase en la que se encontraban cuando ocurrió este evento. Tamaño de muestra = 71 nidos.

También hubo diferencias significativas entre años en el éxito de vuelo, siendo en 2002 el más bajo y en 2000 el más alto. El valor para 2002 fue significativamente más bajo que el resto de años (pruebas Tukey post-hoc) (Fig. 3.2.4; Tabla 3.2.1). Con respecto al éxito reproductor, también encontramos diferencias significativas entre años, siendo de nuevo el más bajo en 2002 y el más alto en 2000. En 2002, el éxito reproductor fue significativamente más bajo que el de 2000, 2001 y 2003 (pruebas Tukey post-hoc) (Tabla 3.2.1).

No encontramos diferencias significativas en el peso medio de los polluelos entre años (Tabla 3.2.1). La longitud media del tarso de los pollos sí difirió entre años, siendo más corta en 2002, pero este valor sólo difirió significativamente con la de 2000, que mostró el valor más largo (pruebas Tukey post-hoc) (Tabla 3.2.1).

Con respecto a los años previos y posteriores, también detectamos un incremento en la proporción de nidos fallidos en las primeras puestas en 2002, que resultó en un incremento en la proporción de puestas de reposición de este año (Tabla 3.2.2). Entre estos nidos fallidos, 45 de ellos (61%) tenía polluelos con 10 días o menos, mientras que

el 34% estaban en fase de puesta o de incubación y el 5% restante tenía polluelos con más de 10 días de edad.

Tabla 3.2.1. Medias de los diferentes parámetros reproductores entre los años 2000 y 2004 en Sagunto. Las diferencias entre años se han contrastado utilizando ANOVAs de un solo factor. El éxito de eclosión, de vuelo y reproductor fueron transformados mediante el arcoseno de la raíz cuadrada para sus análisis, pero presentamos aquí los porcentajes para una visualización más fácil. Las letras que acompañan a cada valor indican los resultados de los análisis post-hoc, mostrando con diferentes letras las medias estadísticamente diferentes. Los valores en negrita indican diferencias estadísticamente diferentes con relación a 2002.

Parámetro reproductor	2000	2001	2002	2003	2004	F	P
Fecha media de puesta	11,59 (A)	4,87 (B)	12,67 (A,C)	14,23 (C)	19,13 (D)	43,660	<0,001
Tamaño de puesta	8,19 (A)	7,25 (B)	7,93 (A)	8,23 (A)	8,47 (A)	12,523	<0,001
Volumen de los huevos (mm ³)	1519,32 (A)	1518,67 (A)	1460,79 (B,C)	1513,70 (A,C)	1445,12 (A,C)	4,327	0,002
Éxito de eclosión (%)	73,67 (A)	65,74 (B)	71,97 (A,B)	80,95 (A,B)	68,84 (A,B)	2,865	0,023
Éxito de vuelo (%)	79,84 (A)	65,30 (A)	20,92 (B)	72,71 (A)	57,22 (A)	31,218	<0,001
Éxito reproductor (%)	64,19 (A)	44,21 (B)	13,60 (C)	58,87 (A,B)	38,10 (B,C)	25,96	<0,001
Peso de los polluelos (g)	17,08 (A)	16,90 (A)	17,06 (A)	17,09 (A)	16,50 (A)	0,687	0,602
Longitud del tarso de los polluelos (mm)	19,47 (A)	19,09 (B)	19,01 (B)	19,36 (B)	19,16 (B)	4,616	0,001

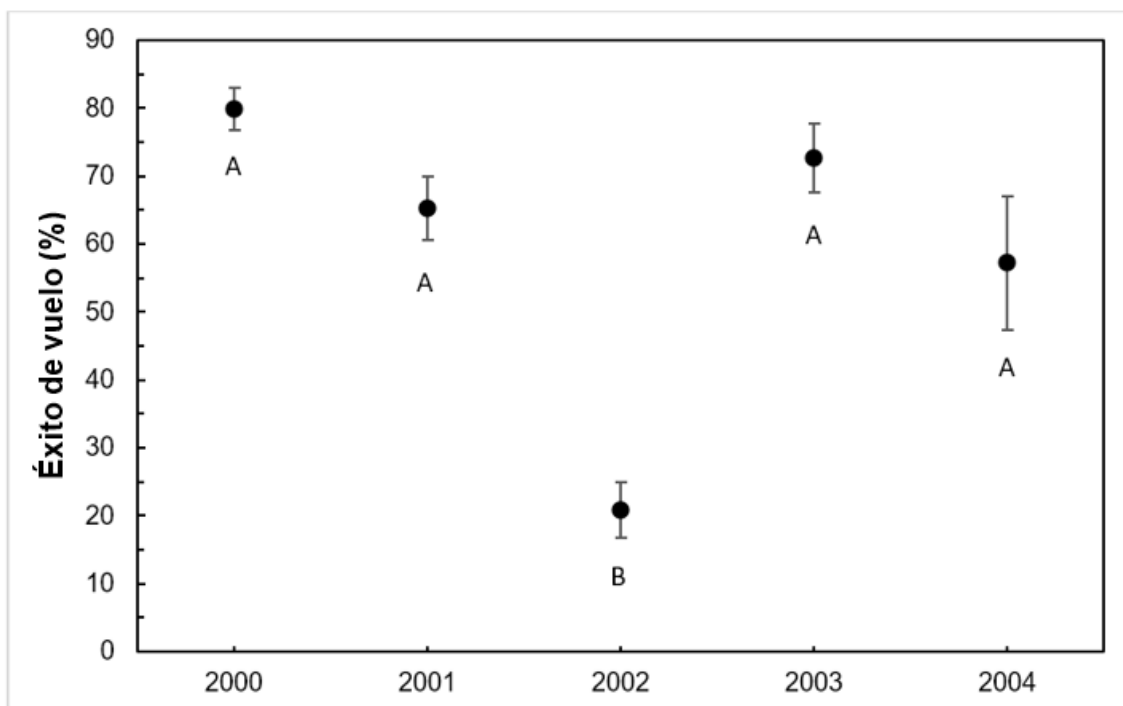


Fig. 3.2.4. Proporción en el éxito de vuelo en cada año del periodo de estudio. Las letras debajo de las barras muestran diferencias entre los grupos, de acuerdo a las pruebas de Tukey HSD. Tamaño de muestra = 323 parejas.

Tabla 3.2.2. Número de parejas reproductoras, proporción de primeras puestas fallidas y proporción de parejas que hacen una primera puesta y una de reposición.

Año	Parejas reproductoras	Puestas fallidas (%)	Primeras puestas y de reposición (%)
2000	122	24,59	11,48
2001	98	40,82	28,57
2002	98	77,55	62,24
2003	72	29,17	6,94
2004	25	44,00	0,00

Supervivencia de los volantones y efectos poblacionales

En 2002, de 98 parejas reproductoras, un total de 244 pollos volaron con éxito del nido de primeras puestas, de reposición, segundas y desconocidas; esto es 2,39 polluelos por pareja. Las cantidades para el resto de años fueron 5,17 volantones por pareja en 2000, 3,92 en 2001, 5,06 en 2003 y 3,63 en 2004. Sólo 14 pollos de los 244 volantones de 2002 (6%) fueron recapturados como individuos reproductores en la población en los dos años

siguientes (2003 y 2004). Las cantidades correspondientes para el resto de años fueron 4,8% en 2000; 9,4% en 2001; 2,6% en 2003; y 5,5% en 2004. Así, la supervivencia local en el 2002 estuvo dentro del rango de los años previos y posteriores.

Con respecto a estos datos, en los siguientes dos años cabe resaltar lo siguiente: no se recapturó como individuo reproductor a ninguno de los 11 polluelos provenientes de nidos afectados por el EME durante la fase de puesta, sólo se recapturaron 6 polluelos (12,76%) de los 47 que provenían de nidos afectados durante la fase de incubación, sólo se recapturaron 4 polluelos (15,38%) de los 26 que provenían de nidos afectados cuando tenían 10 días de edad o menos y, por último, no se recapturó ninguno de los polluelos que provenían de nidos afectados cuando tenían más de 10 días de edad. Además de estos, 146 polluelos volaron de nidos que no fueron afectados por el EME en ninguna etapa, pero sólo se recapturaron 4 de ellos (2,74%) en los siguientes dos años.

La proporción de reproductores de primer año de nuestra población reproductora en 2000 y 2001 era de alrededor del 30% (Tabla 3.2.3) Incluso en 2002, el año en el que ocurrió el EME estudiado aquí, el 39% de los individuos reproductores fueron reproductores de primer año. En un acusado contraste, la proporción de individuos reproductores de primer año se redujo a solo el 12% en 2003 y también fue relativamente baja en 2004 con un 21%. Además, la proporción de individuos reproductores de primer año locales e inmigrantes fue similar (29-40% para los locales, 60-72% para los inmigrantes) en 2000, 2001, 2002 y 2003. Es notable cómo estas proporciones se invirtieron en 2004, donde el 67% de los individuos eran locales y sólo el 33% eran inmigrantes.

Tabla 3.2.3. Número de individuos reproductores (individuos identificados por sus anillas metálicas en cualquier puesta mientras estaban criando), proporción de individuos de primer año, de individuos inmigrantes y locales. Se marca en negrita el valor de la proporción de individuos de primer año en el año 2003.

Año	Nº Individuos reproductores	Primer año (%)	Inmigrantes (%)	Locales (%)
2000	194	27,32	71,70	28,30
2001	159	36,48	62,07	37,93
2002	139	38,85	61,11	38,89
2003	126	11,90	60,00	40,00
2004	42	21,43	33,33	66,67

En general, el número de parejas reproductoras se redujo drásticamente del 2000 al 2004, con un descenso muy notable entre 2003 y 2004 (Tablas 3.2.2 y 3.2.3).

3.3. Solapamiento entre reproducción y muda

Intentos de reproducción por pareja y año

En Sagunto, los datos de reproducción fueron tomados de 2.701 parejas entre 1995 y 2019. De estas, el 51% sólo hizo una puesta, el 16% hizo una puesta de reposición después de una primera puesta fracasada, y el 20% hizo una segunda puesta después de una primera puesta exitosa. El 13% de las parejas reproductoras hizo una puesta tardía, pero no pudimos determinar si era una puesta de reposición o una segunda puesta, por lo que fueron clasificadas como desconocidas (Tabla 3.3.1).

Tabla 3.3.1. Número de parejas reproductoras y proporción de parejas que realizan sólo una puesta, una primera puesta y una reposición, o una primera puesta y una segunda puesta, de 1995 a 2019 en Sagunto. Las puestas desconocidas son aquellas que no pudieron atribuirse a ninguno de los grupos anteriores (probablemente primeras puestas tardías o reposiciones tempranas).

Año	N.º de parejas	Sólo una puesta (%)	Primera puesta y de reposición (%)	Primera y segunda puesta (%)	Puestas desconocidas (%)
1995	91	67,03	14,29	6,59	12,09
1996	113	76,99	22,12	0,88	0,00
1997	106	67,92	21,70	6,60	3,77
1998	97	55,67	22,68	8,25	13,40
1999	115	66,96	19,13	0,87	13,04
2000	122	72,95	11,48	4,10	11,48
2001	98	50,00	28,57	11,22	10,20
2002	98	11,22	62,24	6,12	20,41
2003	113	53,98	6,9	20,35	19,47

2004	40	47,50	0,00	17,50	35,00
2005	25	68,00	0,00	16,00	16,00
2006	37	62,16	8,11	10,81	18,92
2007	49	30,61	34,69	18,37	16,33
2008	81	77,78	3,70	3,70	14,81
2009	75	36,00	5,33	24,00	34,67
2010	117	36,75	11,11	31,62	20,51
2011	134	61,19	8,21	20,90	9,70
2012	133	43,61	12,78	32,33	11,28
2013	134	35,82	29,10	27,61	7,46
2014	142	48,59	11,97	22,54	16,90
2015	146	58,22	15,07	21,23	5,48
2016	138	36,96	10,87	32,61	19,57
2017	163	35,58	15,95	38,65	9,82
2018	164	48,17	10,98	27,44	13,41
2019	170	50,59	4,71	35,29	9,41
TOTAL	2701	51,24	15,85	19,77	13,14

En este área de estudio no hubo ninguna tendencia temporal en el porcentaje de puestas de reposición ($R^2 = 8,8\%$, Estimación = $-0,035 \pm 0,024$, $Z = 1,48$, $P = 0,14$). En contraposición, la proporción de parejas que hacen una segunda puesta aumentó durante los años de estudio ($R^2 = 76,9\%$, Estimación = $0,1108 \pm 0,015$, $Z = 7,55$, $P < 0,001$) de un 1% a 32% (Figura 3.3.1).

Los datos para Quintos de Mora fueron tomados de 505 parejas desde 2006 hasta 2019. De estas, el 92% hizo sólo una puesta, el 2% hizo una puesta de reposición y el 5% hizo una segunda puesta, siendo el 1% restante puestas desconocidas (Tabla 3.3.2).

Tabla 3.3.2. Número de parejas reproductoras y proporción de parejas que realizan sólo una puesta, una primera puesta y una reposición, o una primera puesta y una segunda puesta, de 2006 a 2019 en Quintos de Mora. Las puestas desconocidas son aquellas que no pudieron atribuirse a ninguno de los grupos anteriores (probablemente primeras puestas tardías o reposiciones tempranas).

Año	N.º de parejas	Sólo una puesta (%)	Primera puesta y de reposición (%)	Primera y segunda puesta (%)	Puestas desconocidas (%)
2006	7	100,00	0,00	0,00	0,00
2007	33	81,82	0,00	9,09	9,09
2008	40	82,50	0,00	17,50	0,00
2009	58	94,83	1,72	3,45	0,00
2010	32	96,88	3,13	0,00	0,00
2011	51	96,08	1,96	1,96	0,00
2012	72	95,83	2,78	1,39	0,00
2013	48	100,00	0,00	0,00	0,00
2014	27	96,30	3,70	0,00	0,00
2015	29	93,10	0,00	3,45	3,45
2016	25	84,00	4,00	12,00	0,00
2017	25	96,00	4,00	0,00	0,00
2018	27	96,30	0,00	3,70	0,00
2019	31	74,19	0,00	25,81	0,00
TOTAL	505	92,28	1,58	5,35	0,79

Ni el porcentaje de puestas de reposición ($R^2 = 12,16\%$, Estimación = $0,108 \pm 0,894$, $Z = 0,89$, $P = 0,37$) ni el de segundas puestas ($R^2 = 1,28\%$, Estimación = $0,038 \pm 0,102$, $Z = 0,37$, $P = 0,70$) mostraron una tendencia temporal significativa (Figura 3.3.1).

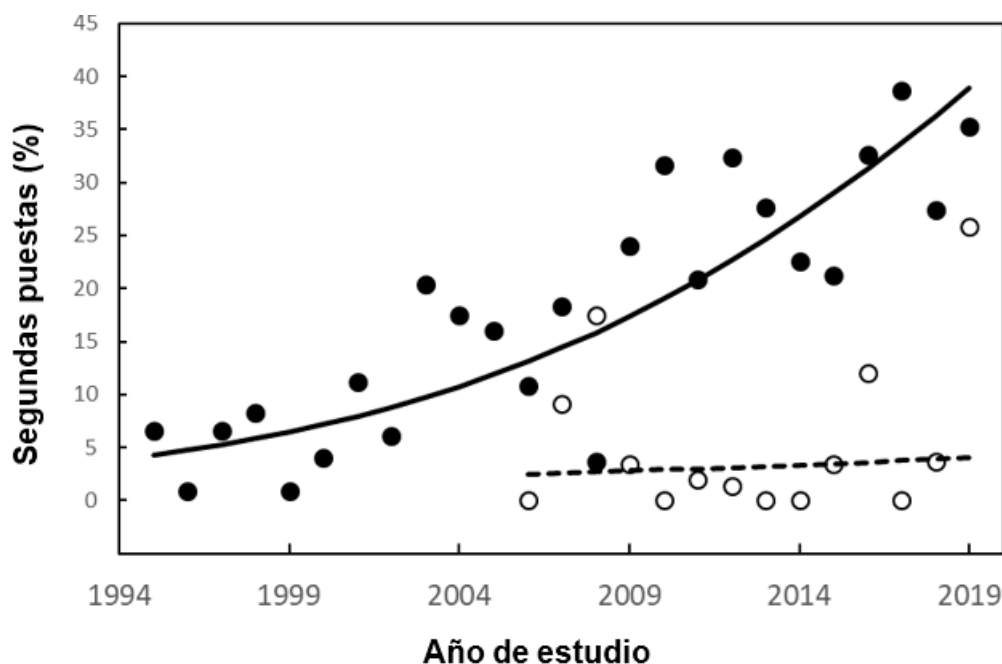


Fig. 3.3.1. Proporción de parejas que realizaron una segunda puesta después de una primera puesta exitosa entre 1995 y 2019 en Sagunto (puntos negros y línea continua resultado del GLMM) y Quintos (puntos blancos y línea discontinua resultado del GLMM).

Tendencias temporales en el solapamiento de la reproducción y la muda

La fecha en la que capturamos al primer pájaro mudando varió entre el 2 y el 28 de junio en Sagunto, y entre el 15 de mayo y el 24 de junio en Quintos de Mora. No encontramos una tendencia temporal significativa a lo largo de los años de estudio en ninguna de las dos poblaciones (Sagunto: $R^2 = 10,7\%$, $F_{1,21} = 2,39$, $P = 0,14$. Quintos: $R^2 = 8,8\%$, $F_{1,6} = 1,482$, $P = 0,518$).

Teniendo en cuenta la población total cada año, la proporción de pájaros que se estimó que solapaban las actividades de reproducción y muda en Sagunto varió entre el 0% (en 1996, 2000 y 2004) y el 28% (en 2002), y se incrementó a lo largo de los años para ambos sexos (Tabla 3.3.3, Figura 3.3.2). De forma global, más machos (18%) que hembras (7%) solaparon la reproducción y la muda, y esta diferencia se mantuvo a lo largo del tiempo.

En Quintos, sin embargo, no hubo diferencias entre sexos en la proporción de individuos que solapaban, y tampoco hubo tendencias temporales en la proporción de individuos que solapaban (Tabla 3.3.4). La interacción entre el sexo y el año no fue significativa en ninguna de las áreas de estudio ($P > 0,05$).

Tabla 3.3.3. Resultados del GLMM con distribución binomial contrastando la tendencia temporal en la proporción de machos y hembras que solapan en Sagunto a lo largo de los años de estudio ($R^2 = 53.25\%$).

Fuente	Estimación $\pm$ SE	Z	p
Intercepto	-4,57024 $\pm$ 0.495	9,23	< 0,001
Sexo	-0,569 $\pm$ 0.046	12,31	< 0,001
Año	0,134 $\pm$ 0.031	4,27	< 0,001

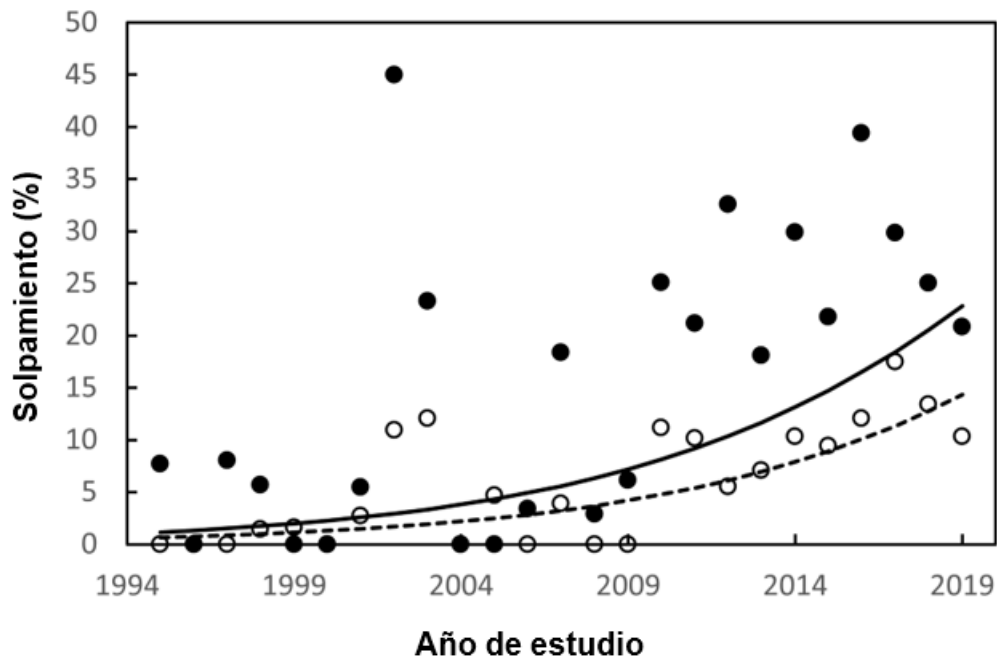


Fig. 3.3.2. Variación en la proporción de machos (puntos negros, línea continua resultado del GLZ) y hembras (puntos blancos, línea discontinua resultado del GLMM) que solapan muda y reproducción a lo largo de los años de estudio en Sagunto.

Tabla 3.3.4 Resultados del GLMM con distribución binomial contrastando la tendencia temporal en la proporción de machos y hembras que solapan en Quintos a lo largo de los años de estudio ($R^2 = 86.13\%$).

Fuente	Estimación $\pm$ SE	Z	p
Intercepto	-4,051 $\pm$ 0,882	4,60	< 0,001
Sexo	-0,204 $\pm$ 0,458	0,45	0,66
Año	-0,187 $\pm$ 0,145	1,29	0,20

Características de las aves que solapan reproducción y muda

El número de aves que se encontró solapando en Quintos de Mora fue demasiado pequeño para realizar análisis estadísticos significativos, por lo que en esta sección sólo se han incluido los datos de Sagunto. De los datos incluidos, consideramos sólo aquellas aves capturadas después de la primera ave mudando cada año, y nos referimos a ellas como “reproductores tardíos”.

En la mayoría de los años, el primer individuo observado mudando era un macho ($\chi^2_1 = 7,68$, $P = 0,01$). En consecuencia, muchos más machos reproductores tardíos (67%) que hembras (27%) solaparon sus actividades de reproducción y muda (Tabla 3.3.5; Figura 3.3.3), ocurriendo esto con más frecuencia en las aves reproductoras de primer año que en aves más viejas (Tabla 3.3.5; Figura 3.3.3). Sin embargo, el tipo de puesta (de reposición vs segunda) no afectó a la probabilidad de solapamiento de la muda (Tabla 3.3.5; Figura 3.3).

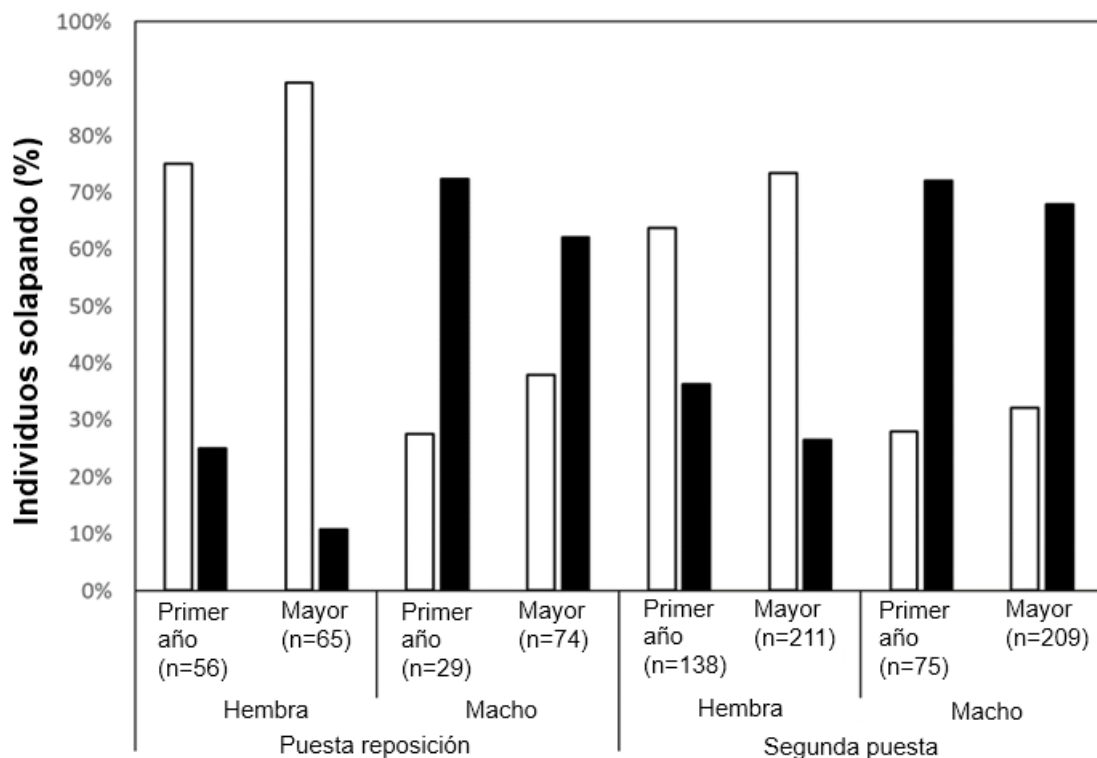


Fig. 3.3.3. Proporción de individuos que solapan muda y reproducción capturados durante la temporada reproductiva dependiendo del tipo de puesta (puesta de reposición vs segunda puesta), su sexo (hembra vs macho), y su edad (primer año vs más de un año) a lo largo de los años de estudio en Sagunto. Los individuos que no mudan están marcados con barras blancas, mientras que los que sí mudan lo están con barras negras.

Tabla 3.3.5. Resultados del GLMM con el solapamiento (muda vs. no muda) como variable dependiente (distribución binomial) y el año, el sexo, la edad (primer año o mayor), y el tipo de puesta (reposición o segunda) como variables independientes en las aves reproductoras de la población de Sagunto ($R^2 = 25.41\%$). El año de estudio fue también incluido como un efecto aleatorio.

Fuente	Estimación $\pm$ SE	Z	p
Intercepto	-1,760 $\pm$ 0,500	3,52	< 0,001
Tipo de puesta	-0,097 $\pm$ 0,101	0,96	0,34
Sexo	-0,968 $\pm$ 0,083	11,62	< 0,001
Edad	0,221 $\pm$ 0,086	2,57	0,010
Año	0,086 $\pm$ 0,028	3,10	0,002

3.4. Consecuencias del solapamiento de la reproducción y la muda

Incidencia del solapamiento de la reproducción y la muda

Para este apartado hemos utilizado sólo los datos obtenidos de la población de Sagunto, ya que el número de aves que se encontró solapando en Quintos de Mora fue demasiado pequeño como para poder realizar análisis estadísticos significativos. Así, estudiando las fechas de reproducción e inicio de muda para cada año específico en la población de Sagunto desde 1995 hasta 2019, comprobamos que los individuos de un total de 564 parejas podrían haber solapado la reproducción y la muda. De estas parejas, se capturaron 390 completas mientras alimentaban a sus polluelos. En el 29,0% de estas parejas, ninguna de las aves estaba mudando; en el 20,8% de los casos ambos padres estaban mudando; en el 45,6% sólo estaba mudando el macho; y sólo en el 4,6% de los casos era la hembra la única que mudaba. En otras palabras, al menos un miembro de la pareja solapaba la reproducción y la muda en el 71% de las parejas tardías. Considerando sólo los años en los que se capturaron al menos 16 parejas durante el periodo de posible solapamiento entre reproducción y muda, aquellas parejas en las que ambos miembros solapaban la reproducción y la muda empezaron a poner huevos más tarde que el resto de los grupos (ANOVA: $F_{1,333} = 28,378$; $p < 0,001$, y test post-hoc de comparaciones múltiples de Tukey; Figura 3.4.1).

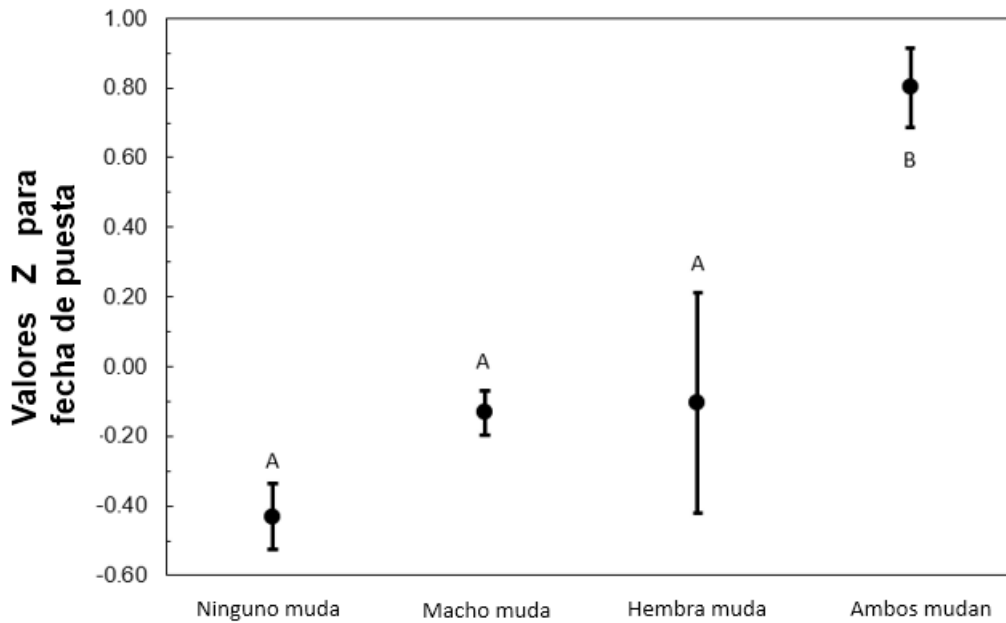


Fig. 3.4.1. Residuales de la fecha de puesta de las segundas puestas de las parejas que potencialmente podían haber solapado reproducción y muda, como una función del estado de muda de los dos miembros de la pareja. Las letras sobre las barras indican diferencias entre grupos de acuerdo con los test HSD de Tukey. Tamaño de muestra: 334 parejas.

Consecuencias reproductivas del solapamiento entre reproducción y muda

El tamaño de puesta difirió entre los grupos, siendo más pequeño cuando ambos padres estaban mudando que cuando sólo lo hacía el macho o ninguno de ellos; mientras que los casos en los que sólo la hembra solapaba fueron intermedios, no difiriendo de ninguno de los otros grupos (ANOVA: $F_{1,331} = 9,042$; $p < 0,001$; y pruebas Tukey post-hoc). Sin embargo, estas diferencias desaparecían cuando se añadía la fecha de puesta como covariable en el análisis (ANCOVA, grupo de muda: $F_{3,331} = 2,537$, $p = 0,057$; fecha de puesta: $F_{1,331} = 41,130$, $p < 0,001$; Figura 3.4.2).

Los resultados para el tamaño de puesta fueron exactamente los mismos que para el número de polluelos nacidos cuando se comparaban directamente los cuatro tipos de parejas (ANOVA: $F_{1,332} = 5,208$; $p = 0,002$ y pruebas Tukey post-hoc) y cuando se añadía la fecha de puesta como covariable (ANCOVA, grupo de muda: $F_{3,331} = 1,339$; $p = 0,262$; fecha de puesta: $F_{1,332} = 25,631$, $p < 0,001$).

El número de volantones producidos era claramente inferior para las parejas en las que ambos padres solaparon que para aquellas en las que ninguno de ellos lo hizo,

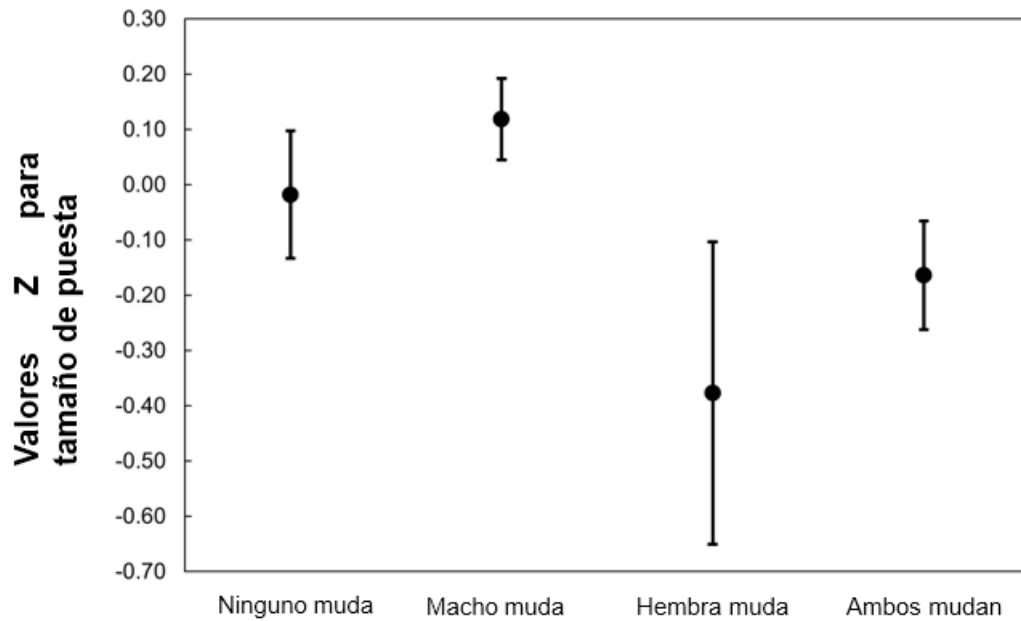


Fig. 3.4.2. Residuales del tamaño de puesta de la segunda puesta de las parejas que potencialmente podían haber solapado reproducción y muda, después de eliminar los efectos de la fecha de puesta, como una función del estado de muda de los dos miembros de la pareja. Tamaño de muestra: 332 parejas.

siendo intermedio para aquellas en las que uno de los padres (ya fuera el macho o la hembra) solaparon (ANOVA: $F_{1,333} = 3,217$; $p = 0,023$, y pruebas Tukey post-hoc). Pero, de nuevo, las diferencias desaparecían cuando incluíamos la fecha de puesta como covariable (ANCOVA, grupo de muda: $F_{3,331} = 0,505$, $p = 0,679$; fecha de puesta: $F_{1,332} = 35,570$, $p < 0,001$; Figura 3.4.3).

Finalmente, los polluelos mostraron una peor condición corporal si ambos padres solapaban que si ni ninguno lo hacía, o si sólo lo hacía el macho. La condición corporal era intermedia si sólo la hembra estaba mudando mientras los atendía (ANOVA: $F_{1,304} = 4,532$, $p = 0,004$; y pruebas Tukey post-hoc). Pero este efecto entre grupos desaparecía cuando incluíamos la fecha de puesta como covariable (ANCOVA, grupo de muda: $F_{3,302} = 0,792$, $p = 0,499$; fecha de puesta: $F_{1,302} = 21,799$, $p < 0,001$).

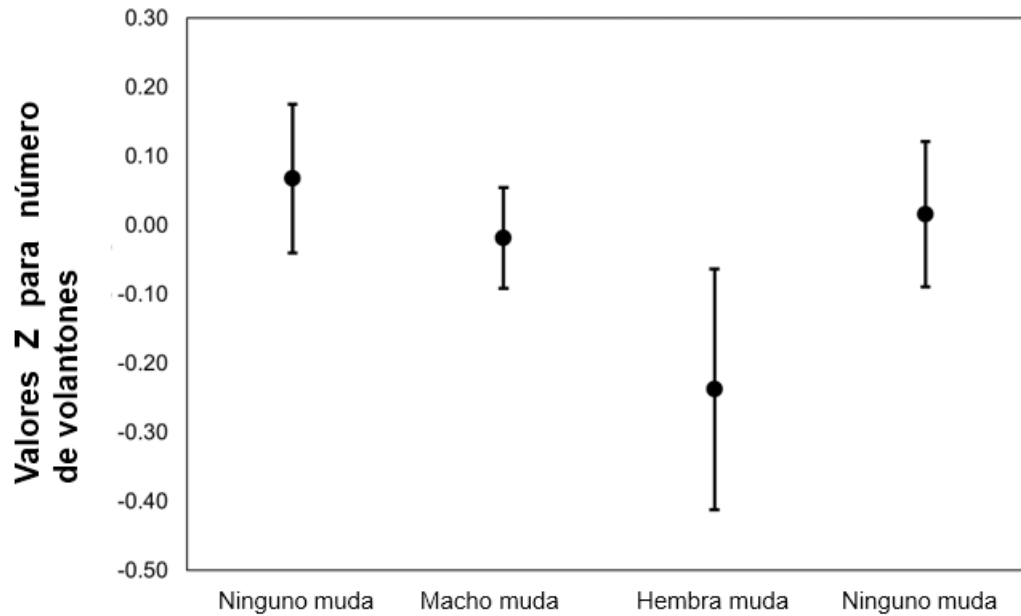


Fig. 3.4.3. Residuales del número de volantones producidos en la segunda puesta por las parejas que potencialmente podían haber solapado reproducción y muda, después de eliminar los efectos de la fecha de puesta, y como una función del estado de muda de los dos miembros de la pareja. Tamaño de muestra: 332 parejas.

3.5. Cambios en la estructura de edad

El mejor modelo seleccionado según AIC involucra dos variables de temperaturas: las temperaturas mínimas y máximas diarias registradas durante la pasada temporada fría (de todos los días desde diciembre hasta febrero) y cálida (todos los días desde julio hasta septiembre), respectivamente. Se ha visto que la edad media tiene una fuerte correlación negativa, estadísticamente significativa, con ambas variables seleccionadas (Tabla 3.5.1; Fig. 3.5.1).

También representamos de forma gráfica la estructura de edad anual de la población de carbonero común durante el periodo de estudio (Fig. 3.5.2). Los tres primeros años (2000-2002), se observa una distribución anual estructurada de las clases de edad, siendo las aves más longevas de entre 7 y 8 años de edad. Desde el 2003 al 2009 encontramos unas pirámides de población anuales desestructuradas, en las que el número de clases de edad disminuye, siendo los individuos más longevos los de 2008 y 2009 con 4 años de edad. A partir de 2009, la distribución por edades recupera su estructura piramidal, el número de clases de edad aumenta progresivamente hasta alcanzar en 2017

una estructura de edades similar a la observada en 2002. Estas pirámides estables continúan hasta 2020.

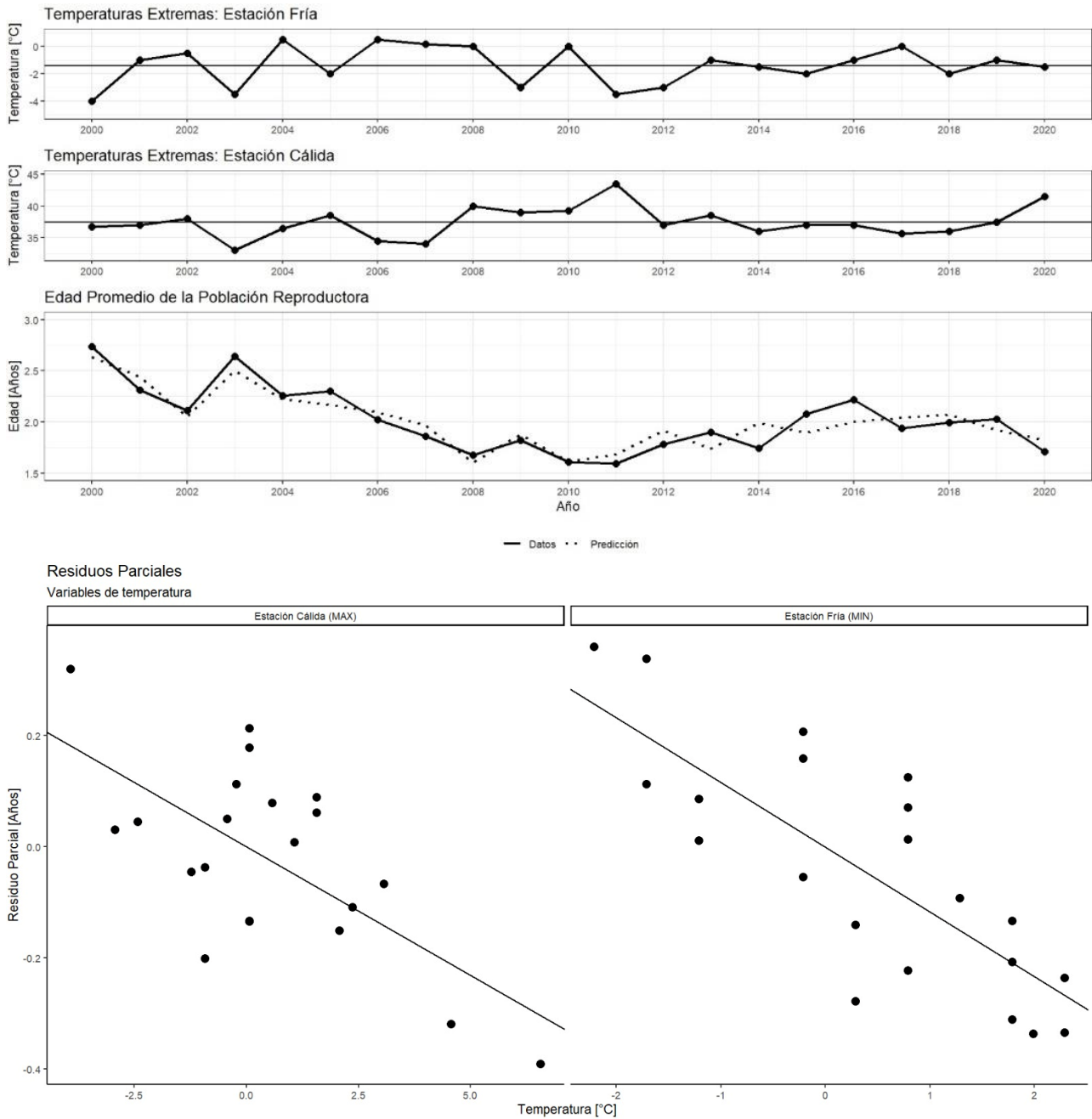


Fig. 3.5.1. (Arriba) Visualización de las series temporales de edad media y variables de temperatura seleccionadas. La línea negra representa los datos observados, y la línea discontinua la predicción del modelo. (Abajo) Gráficos de residuos parciales para las variables de temperatura. Los puntos corresponden a años diferentes, las coordenadas horizontales son variables de temperatura y las verticales son los valores medios de edad observados con los términos lineales de otras variables restados (incluyendo el término autorregresivo).

Tabla 3.5.1. Estimaciones de parámetros para el modelo de mejor ajuste seleccionado por AIC, siendo T^c las temperaturas para la temporada cálida y T^f las temperaturas para las temporadas frías. Los intervalos de confianza condicionales y los valores p se obtuvieron mediante un bootstrap basado en modelos utilizando $B=104$ repeticiones, de las cuales se descartaron aproximadamente 4103 porque se seleccionó un modelo diferente del AIC. Los intervalos mostrados son intervalos de confianza condicionales del 95% (condicionales al resultado del procedimiento de selección de AIC). Los valores p son relativos a las hipótesis nulas que establecen que los valores verdaderos de los respectivos coeficientes son cero (algunos valores p se muestran como $<4 \cdot 10^{-4}$ porque alcanzan el límite inferior posible en un bootstrap con $B=103$ repeticiones). Las variables c y α son constantes.

	Coefficiente	Estimación CI (95% CL)	p
β (min T^c)	-0,12	(-0,17, -0,07)	$< 4 \cdot 10^{-4}$
β (min T^f)	-0,045	(-0,068, -0,020)	$1,1 \cdot 10^{-3}$
c	0,60	(0,05, 0,99)	0,035
α	0,73	(0,54, 0,99)	$< 4 \cdot 10^{-4}$

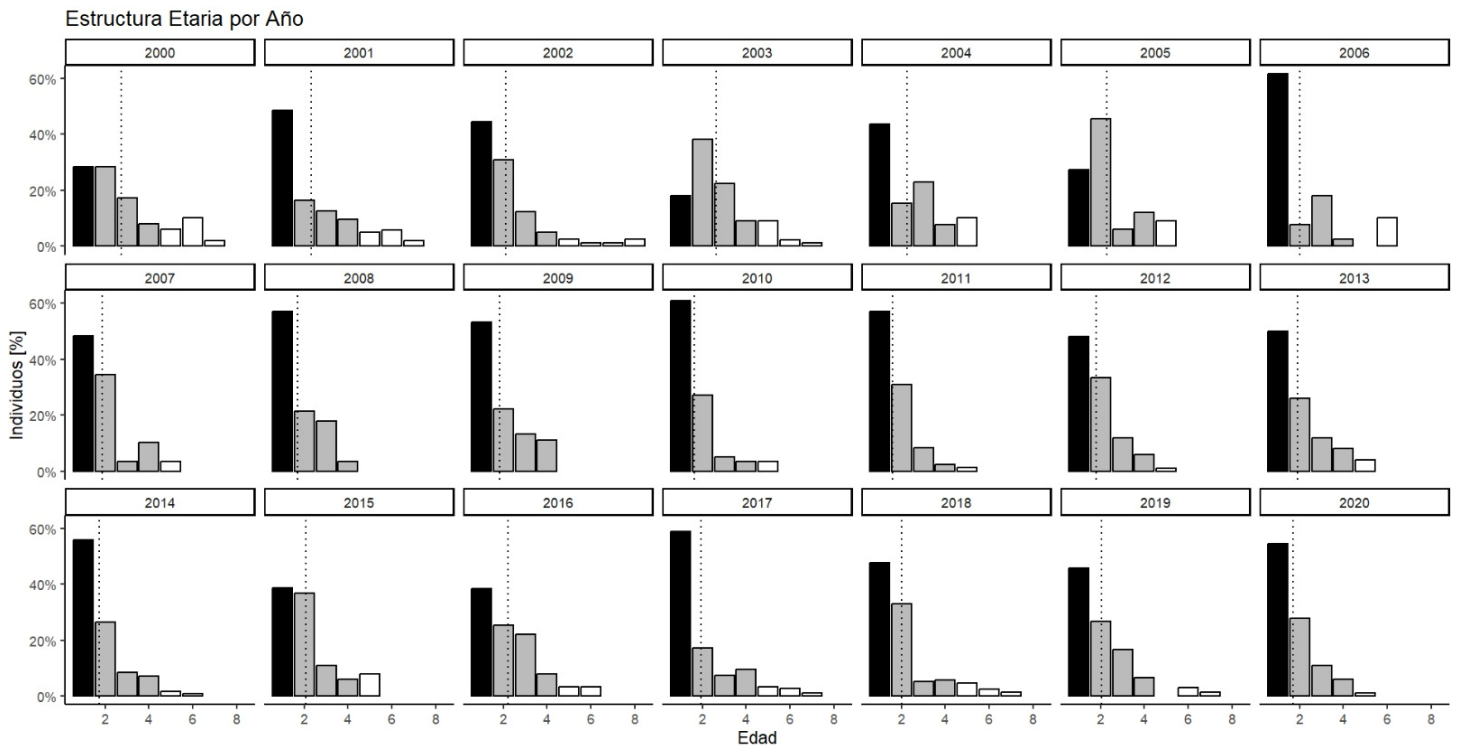


Fig. 3.5.2. Estructura anual etaria de la población de carbonero común *Parus major* en Sagunto (Valencia), durante los 21 años del periodo de estudio (años 2000-2020, ambos incluidos). Las barras negras marca la proporción de individuos jóvenes (un año), las blancas muestran la de individuos envejecidos (mayores de cuatro años) y las grises los adultos de edades intermedias (2-4 años). Las líneas de puntos verticales para cada gráfica señalan la edad media de la población para ese año.

CAPÍTULO 4. DISCUSIÓN



4.1. Cambio climático y tendencia de las temperaturas primaverales

Las tendencias en las temperaturas globales son un indicador importante de la magnitud del cambio climático y sus posibles impactos (EEA 2023). Las temperaturas medias globales se han incrementado en las últimas décadas, y la tasa de calentamiento se está acelerando en los últimos años (IPCC 2019a). Las temperaturas primaverales no son una excepción: debido al calentamiento global, las temperaturas primaverales han aumentado en todas las escalas espaciales (Visser et al. 1998; Both y Visser 2001; IPCC 2019a, 2021b). Desde la era preindustrial, hacia finales del siglo XIX, la temperatura global de la superficie terrestre ha aumentado de forma significativa entre 1,13°C y 1,17°C y, desde 2015 hasta 2022, las temperaturas medias globales fueron las más altas registradas: en el año 2022, la temperatura media global estaba 1,15°C por encima de los valores preindustriales y es el octavo año consecutivo en el que las temperaturas anuales globales han subido por encima de 1°C en comparación con dicha época (World Meteorological Organization 2023). La temperatura terrestre en Europa se ha incrementado de forma aún más rápida en el mismo periodo, entre 2,04°C y 2,10°C (EEA 2023; IPCC 2021). En España, la temperatura media de la superficie terrestre se ha incrementado a un ritmo de 0,3°C por década desde 1960 (Vicente-Serrano y Rodríguez 2017) y el 2019 fue un año cálido con una temperatura media de 15,9°C (un valor que sobrepasa en 0,8°C el valor de la media anual del periodo 1981-2010). A nivel regional, Sala et al. (2018) afirman que las temperaturas se han incrementado en casi 1°C en la Comunidad Valenciana desde 1950 hasta 2016 (ver también Pérez et al. 2015 para un estudio más detallado de la parte oriental del país). De acuerdo a estos datos de incrementos en las temperaturas, nosotros encontramos que las temperaturas entre febrero y junio en Sagunto han aumentado desde 1986 hasta 2019; especialmente en junio, cuando este incremento es cercano a los 3°C.

En general, las temperaturas de un mes dado fueron predecibles a partir de las del mes anterior, lo cual permitiría a las aves tomar decisiones apropiadas acerca de su inversión reproductiva. Es importante recalcar que las temperaturas de junio estaban correlacionadas con las de abril, lo cual significaría que años relativamente cálidos hacia el comienzo de la primavera implicarían también ambientes calurosos hacia el final de la primavera y el comienzo del verano.

Por otro lado, este calentamiento global también afecta a los patrones meteorológicos globales, y los eventos climáticos extremos, hasta ahora poco frecuentes, también se han incrementado (Bodey et al. 2021, Seneviratne et al. 2021). Aunque se ha visto que en la región Mediterránea, los fenómenos climatológicos extremos que se han vuelto más frecuentes en las últimas décadas son los días excepcionalmente calurosos y el aumento en la frecuencia y duración de las olas de calor (Pereira et al. 2017; Tomczyk et al. 2017; Cherif et al. 2020; Agencia Estatal de Meteorología 2021), nosotros nos hemos parado a estudiar un fenómeno que se dio en 2022 en nuestra población de Sagunto, con una caída repentina de las temperaturas y un aumento drástico en la intensidad de las precipitaciones. Así, basándonos en la coincidencia temporal de varios días consecutivos con temperaturas extremadamente frías y fuertes precipitaciones entre el 2 y el 8 de mayo del 2002, designamos este periodo como un evento meteorológico extremo (EME). La temperatura media diaria más baja y las precipitaciones diarias más fuertes registradas durante esta semana fueron 13,5 °C y 530 mm, respectivamente. Y ambas ocurrieron el día 7 de mayo.

4.2. Adelanto de la temporada reproductiva y su relación con las temperaturas ambientales

Se ha demostrado que el calentamiento global tiene múltiples efectos sobre las condiciones ambientales y la biodiversidad, y uno de los efectos más citados es el avance de algunos eventos fenológicos en un amplio rango de plantas y animales (Gordo y Sanz 2005; Thackeray et al. 2016; Halupka et al. 2020). En el caso de las aves, uno de los efectos más claros del cambio climático es el avance de su periodo de reproducción, en especies tanto migratorias como residentes, aunque parece estar más fijado en estas últimas (Both y Visser 2001; Tryjanowski et al. 2004; Both et al. 2005; Parmesan 2007; Halupka y Halupka 2017; Hällfors et al. 2020; Halupka et al. 2020; Bates et al. 2022). En su metaanálisis, que abarca 41 especies de aves del hemisferio norte, Parmesan (2007) cuantificó un adelanto medio de la temporada reproductiva de 3,7 días por década. El carbonero común no está entre las especies estudiadas, pero menciona el trabajo de McCleery y Perrins (1998), en el que se ha visto que, en Inglaterra, las fechas de inicio de puesta no empezaron a adelantarse hasta que comenzó la tendencia del calentamiento global en 1970. El panorama general da la impresión de que los passeriformes europeos

están adelantando de forma general su temporada reproductora en respuesta al calentamiento global, pero esto no ocurre siempre ocurre así: Visser et al. (2003), por ejemplo, examinaron el efecto del aumento de la temperatura en 13 poblaciones europeas de carbonero común y encontraron que sólo cinco de ellas habían adelantado sus fechas de puesta. La variación que encontraron Visser et al. (2003) en su estudio no se podía explicar únicamente con la variación de las temperaturas como se había sugerido hasta ahora, y en su lugar proponen un vínculo entre el aumento de las temperaturas y la frecuencia de las segundas puestas. Un vínculo que ya hemos visto que se da en nuestra población de Sagunto. Nosotros hemos descubierto que la fecha media de puesta de nuestra población de carboneros en Sagunto se ha adelantado en 10,22 días en los 34 años del estudio (1986-2019). Esto significa un adelanto de 3,0 días por década, un valor algo inferior que la media mencionada por Parmesan en su estudio de los cambios fenológicos primaverales en varios taxones (2007).

Además, el periodo para el cual las temperaturas ambientales afectan al comienzo de la temporada reproductiva difiere tanto entre especies como entre las poblaciones de una misma especie (Bailey et al. 2022), por lo que vale la pena explorar qué temperaturas específicas son relevantes para cada población de aves. El adelanto en nuestra población de Sagunto estaba relacionado con las temperaturas primaverales, especialmente las de marzo. De acuerdo con lo reportado en el presente estudio, Bailey et al. (2022) incluyeron la población de carboneros de Sagunto en su metaanálisis, concluyendo que la ventana temporal de temperaturas relevante estaba entre mediados de febrero e inicios de abril.

4.3. Duración de la temporada reproductora

Al estudiar la duración de la temporada reproductora, se debe tener en cuenta que los factores que afectan al comienzo y el final de las actividades reproductoras pueden diferir, o que pueden actuar con diferente intensidad o en direcciones diferentes. Por ejemplo, las tendencias de las temperaturas pueden diferir en diferentes meses (p. ej. Møller et al. 2010), y por lo tanto tener efectos opuestos en parejas que comienzan un intento reproductivo en diferentes momentos de la temporada (p. ej. Halupka et al. 2008). Además, una disponibilidad extendida de recursos, derivada de la extensión de los periodos vegetativos (Menzel y Fabian 1999), podría promover un alargamiento de la temporada reproductiva en ambos extremos, especialmente en especies que realizan

múltiples puestas (Najmanová & Adamík 2009; Halupka y Halupka 2017). Por el contrario, los cambios en las condiciones ambientales podrían causar tanto un retraso en el comienzo como un adelanto en el final de la reproducción, acortando así la temporada (Jankowiak et al. 2014; Hällfors et al. 2020). Esto es así especialmente para especies que sólo realizan una puesta en regiones templadas (Najmanová y Adamík 2009; Gullet et al. 2013; Halupka y Halupka 2017) o especies migratorias o residentes que realizan varias puestas en las regiones boreales (Hällfors et al. 2020). Así, la magnitud potencial de los cambios en la duración de la temporada reproductora puede ser grande, pero el resultado (alargamiento o acortamiento) no podría predecirse de forma directa con los incrementos de las temperaturas primaverales o la duración del periodo vegetativo, y podría variar entre regiones, especies con diferentes estrategias migratorias y probablemente entre poblaciones de la misma especie (véase, por ejemplo, Visser et al. 2003; Tryjanowski et al. 2005; Hällfors et al. 2020).

En contraste con los estudios y predicciones previas, otros estudios mostraron que la duración de la temporada reproductiva no estaba relacionada con adelantos en las fechas de puesta (Møller et al. 2010; Gullett et al. 2013). Sumado a esto último, Halupka y Halupka (2017), en su metaanálisis sobre cambios en la longitud de temporadas reproductivas con 54 especies de aves del hemisferio norte (el carbonero común entre ellas), mostraron también que este cambio en la duración de la temporada reproductora estaba más relacionado con el número de puestas de la especie que con el adelanto en la fecha de puesta. Así, para especies que pueden realizar varias puestas, la temporada reproductora se vería alargada y permitiría a más individuos hacer dos puestas en la misma temporada (Halupka et al. 2008; Monroe et al. 2008; Townsend et al. 2013; Halupka y Halupka 2017) y esto, a su vez, aumentaría el número de parejas involucradas en actividades reproductivas al final de la temporada. En discrepancia con estos últimos estudios, Hällfors et al. (2020) no pudieron encontrar una relación entre los cambios en la longitud de la temporada reproductiva y el número de puestas, pero sí encontraron una relación con la estrategia de migración mediante la cual sólo los residentes o los migradores a cortas distancias (que generalmente se reproducen antes en la temporada) mostraron una mayor contracción de su temporada reproductiva.

En nuestro estudio en Sagunto, con una población residente y que potencialmente puede realizar más de una puesta, y de acuerdo con Møller et al. (2010) y Gullett et al. (2013) pero en discrepancia con otros estudios mencionados anteriormente como el de

Halupka y Halupka (2017), la duración de la temporada reproductiva no ha cambiado en los 34 años del estudio, a pesar del adelanto del comienzo de la temporada de reproducción, el incremento de las temperaturas primaverales e incluso el incremento en la proporción de parejas que intentan poner puestas tardías. Unas temperaturas más altas en abril implican una temporada reproductora más temprana, pero también adelantan su final. Como se ha mencionado anteriormente, las temperaturas de abril se relacionaban positivamente con las de junio, así que una primavera cálida generalmente implica un verano caluroso, y las aves parecen evitar criar cuando las temperaturas ambientales son demasiado altas. Así, el incremento observado en la longitud de la temporada reproductiva cuando las temperaturas de junio eran mayores debe estar causado principalmente por un inicio de la temporada más temprano y no por un alargamiento del final.

4.4. Distribución de las puestas en la temporada reproductora

Considerar sólo el intervalo de días en los que se hacen las puestas ignora por completo la distribución de estas en este intervalo, algo que tiene una importancia fundamental en los procesos evolutivos (Møller et al. 2010; Goodenough et al. 2011). Con frecuencia se ha asumido que los cambios en la duración de la temporada reproductiva no alteran la distribución de las puestas en esta, pero Gullett et al. (2013) mostraron que esto no tiene por qué ser así. Demostraron que, teóricamente, podrían surgir resultados diferentes a partir de avances similares, e incluso que la distribución de puestas a lo largo de la temporada podría cambiar sin cambiar la fecha media de puesta (Fig. 4.1).

Aunque algunos autores han considerado algunas medidas en la distribución de puestas, además de las medias, en sus análisis (p. ej. asimetría o curtosis) (Laaksonen et al. 2006; Goodenough et al. 2011), estos sólo han tomado en cuenta las primeras puestas. Incluso para especies similares de la misma área de estudio y los mismos años, Goodenough et al. (2011) mostraron que la asimetría de la distribución de las puestas se incrementó con los años en los carboneros comunes, lo cual significaba que las puestas estaban más concentradas en las fases más tempranas de la temporada, mientras que no cambió para los herrerillos comunes *Cyanistes caeruleus*. Comparando estas dos especies, Goodenough et al. (2011) mostró que los cambios en el comienzo y el final de

la temporada reproductiva, y la distribución de las puestas en esta, pueden variar independientemente

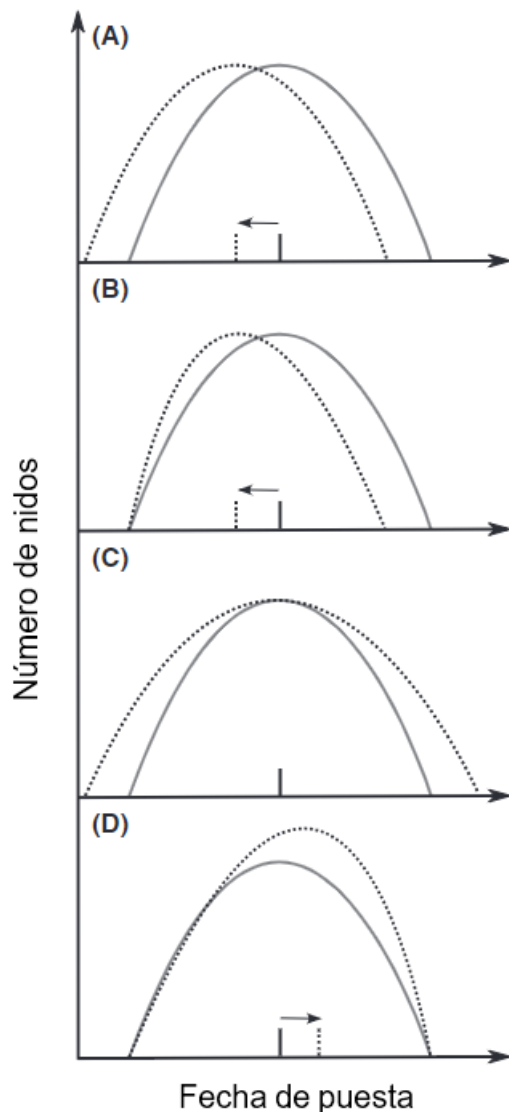


Fig. 4.1. La línea negra muestra las distribuciones hipotéticas de las fechas de puesta de la población antes del cambio climático, mientras que la punteada muestra dichas distribuciones después de este evento. Así, se muestran los cambios resultantes en la fecha de puesta. Son posibles numerosas respuestas. Este subconjunto ilustra el problema de utilizar la fecha media de reproducción de una población como indicador fenológico de las respuestas de una especie al cambio climático. La fecha media de reproducción puede adelantarse cuando las poblaciones (A) comienzan y terminan antes el periodo de reproducción o (B) comienzan al mismo tiempo, pero terminan antes. La fecha media de reproducción también puede (C) no mostrar ningún avance cuando la reproducción comienza antes pero continua durante más tiempo, y (D) exhibir cambios que no estén relacionados con el cambio climático, como una fecha media de reproducción posterior debido al aumento de las tasas de depredación que aumentan la proporción de puestas de reposición. Figura adaptada de Gullett et al. 2013.

Hasta donde sabemos, presentamos aquí el primer estudio que considera todos los intentos de reproducción para una especie de ave durante la temporada para describir la distribución estacional de las puestas y su variación anual con las temperaturas ambientales. El resultado principal es que, a pesar de que la longitud de la temporada reproductiva no ha cambiado de forma significativa, hemos visto que la asimetría de la distribución de las puestas se ha incrementado en los 34 años del estudio y estas se han concentrado más hacia el inicio de la temporada reproductora. Estos resultados, junto con la falta de variación en la curtosis, concuerdan con los presentados por Goodenough et al. (2011) para esta especie, aunque ellos consideraban sólo las primeras puestas.

4.5. Antes del EME: Fecha de puesta, tamaño de puesta y volumen de huevos

La fecha de puesta y el tamaño de puesta en los carboneros están influenciados principalmente por la disponibilidad de presas y las temperaturas previas al inicio de la puesta (Perrins y McCleery 1989). El acontecimiento de un EME con temperaturas frías o nieve durante las fases más tempranas de la reproducción, podría llevar a un retraso en la fechas medias de puesta (p. ej. Martin y Wiebe 2004; Gładalski et al. 2014). Con respecto al tamaño de puesta, sin embargo, en el único estudio del que tenemos constancia que relaciona un tiempo meteorológico extremo (días de lluvias fuertes o de calor o frío extremo) con esta variable (Marrot et al. 2017) no se encontró ningún efecto significativo.

Por otro lado, el volumen de los huevos se determina durante el periodo de puesta. Muchos estudios han identificado múltiples factores que podrían afectar al volumen de los huevos, incluyendo la condición fisiológica y corporal de las hembras, la calidad del territorio, la abundancia de presas y las condiciones ambientales (Bańbura et al. 2010; Bańbura et al. 2018; Golawski y Mitrus 2018). Pero ninguno de los estudios previos parecen haber estudiado el efecto de un EME sobre el volumen de los huevos puestos.

El EME detectado en 2002 ocurrió después de la finalización de todas las primeras puestas que no fracasaron (ya fuera debido a abandono o depredación) antes de ser completadas. En consecuencia, en principio no esperaríamos que la fecha media de puesta, el tamaño medio de puesta, o el volumen medio de los huevos que se hubieran visto afectados por las condiciones ambientales adversas durante este periodo. Y, de acuerdo con esto, los tres parámetros variaron entre años, pero sus valores para 2002 no fueron consistentemente peores que los de años previos o subsiguientes. Esto se ajusta a nuestra hipótesis de que los parámetros reproductores determinados antes del EME estuvieron, por lo general, dentro del rango de valores observados en años previos o subsiguientes.

4.6. Efectos del EME sobre el éxito de eclosión y el crecimiento de los polluelos

La incubación es energéticamente costosa, y este coste puede variar dependiendo de las características ambientales e individuales (Reid et al. 2002). Las hembras deben evitar que los huevos se congelen o se sobrecalienten, ya que un cambio abrupto en las condiciones ambientales durante la incubación puede afectar al desarrollo de los embriones y, de esta manera, al éxito reproductor (Deeming 2002). La compleja relación entre la temperatura y el comportamiento de incubación puede covariar e interactuar con otras limitaciones, como la condición corporal de la hembra. Las condiciones meteorológicas pueden alterar el comportamiento de incubación de una hembra, y las condiciones meteorológicas adversas (como las temperaturas frías y las precipitaciones) pueden forzarlas a las hembras a acortar las sesiones de incubación y los descansos para realizar salidas más cortas en búsqueda de comida o para llevar a cabo más actividades de autocuidado. Esto se debe a que necesitan más energía para lidiar con las bajas temperaturas y a que los insectos pueden ser más difíciles de encontrar bajo estas condiciones inadecuadas (Frampton et al. 2000; Arlettaz et al. 2010; Coe et al. 2015; Marasco y Spencer 2015). Aunque las hembras tienen alguna habilidad para resistir las temperaturas bajas ambientales, evitando efectos negativos para los embriones (Álvarez y Barba 2014b, Vaugoyeau et al. 2017), las ausencias prolongadas del nido podrían aún así afectar a la supervivencia de los embriones y, en consecuencia, disminuir el éxito de eclosión. Sin embargo, el éxito de eclosión en nuestra población de carboneros estudiada en 2002 no difirió de ninguno de los otros cuatro años. De alguna manera, las hembras afectadas por el EME durante la fase de incubación fueron capaces de compensar estas condiciones meteorológicas adversas, evitando pasar el coste a sus huevos.

Después de la eclosión, varios estudios han mostrado que, durante las fuertes precipitaciones y cuando las temperaturas ambientales son más bajas, las hembras tienden a pasar más tiempo dentro del nido, particularmente durante los primeros siete días de la fase de cuidado de polluelos. En consecuencia, disminuyen sus tasas de alimentación para pasar más tiempo cuidándolos (Radford et al. 2001; Deeming 2002, Álvarez y Barba 2014b). Los polluelos más jóvenes son más susceptibles a las fluctuaciones en las temperaturas y las precipitaciones, posiblemente debido a su incapacidad para termorregular, debido a que sus plumas aún no se han desarrollado completamente.

Dependen del calor proporcionado por la hembra durante este periodo. Además, los pollos pueden no verse alimentados adecuadamente, o puede que aún muestren altas demandas de comida a pesar del frecuente cuidado (Marques-Santos y Dingemanse 2020). A medida que las condiciones meteorológicas adversas afectan negativamente a la tasa de alimentación (especialmente durante los días fríos y lluviosos), la supervivencia de los polluelos se puede ver comprometida y, en consecuencia, el rendimiento reproductor se vería afectado negativamente (Dawson y Bortolotti 2000; Arlettaz et al. 2010; Tobolka et al. 2015). De forma similar, las condiciones extremas pueden causar una reducción en la disponibilidad de presas, especialmente importantes en las aves insectívoras como los carboneros comunes durante su temporada reproductora (van Noordwijk et al. 1995; Wilkin et al. 2009; Arlettaz et al. 2010). En conjunto, estas circunstancias pueden reducir la energía disponible para el correcto desarrollo y crecimiento de los pollos (Öberg et al. 2015). Sin embargo, nosotros no observamos un efecto significativo en el peso de los polluelos, ya que no hubo diferencias en comparación con otros años, y apenas en la longitud del tarso, que sólo fue más pequeño en 2002 que en 2000. En consecuencia, concluimos que los polluelos que se las arreglaron para sobrevivir hasta volar del nido consiguieron las condiciones normales como volantones con respecto a la población, a pesar del EME.

4.7. Efectos del EME sobre el éxito reproductor

Aunque no se refieren a eventos extremos, muchos estudios han comprobado que las condiciones ambientales desfavorables durante la temporada reproductora están relacionadas con un mayor índice de fracaso de la puesta y una menor producción de polluelos (Eeva et al. 2002; Rodríguez y Bustamante 2003; Arlettaz et al. 2010; Öberg et al. 2015). Tanto el estudio de Arlettaz et al. (2010) con abubillas comunes (*Upupa epops*) como el de Öberg et al. (2015) con collalbas grises (*Oenanthe oenanthe*) mostraron que las lluvias fuertes y/o las bajas temperaturas durante el periodo de cuidado de polluelos afectaban negativamente a la supervivencia de estos últimos. Por otra parte, Rodríguez y Bustamante (2003) mostraron que las condiciones de lluvia durante el periodo de cuidado de polluelos causaban una proporción alta de fracasos de nidos en los cernícalos primilla (*Falco naumanni*).

De acuerdo con esto, observamos ambos efectos en nuestra población debido a la ocurrencia de un evento meteorológico extremo (EME). En primer lugar, hubo una proporción relativamente alta de nidos que fracasaron por completo, la mayoría de ellos con pollos que tenían 10 días o menos de edad. Esto, en consecuencia, resultó en una proporción alta de parejas que realizó puestas de reposición en el mismo año. En segundo lugar, en los nidos exitosos, la proporción de polluelos que conseguían volar con éxito del nido fue relativamente menor que en los años previos y subsiguientes. Nuestra población cría en el este de España, donde el clima mediterráneo es predominante y la variabilidad climática es escasa. Es probable que nuestra población no esté acostumbrada a enfrentarse a condiciones ambientales extremas e impredecibles y, tal y como se observó en las poblaciones meridionales en el estudio de Eeva et al. (2002), podría ser más vulnerable a estas condiciones extremas. Nuestros resultados indican que el cuidado parental fue insuficiente para garantizar la supervivencia de los polluelos, probablemente debido a unos mayores requerimientos de calor y de comida bajo estas condiciones climáticas, especialmente para los polluelos más pequeños.

4.8. Años después del EME

Resumiendo los efectos negativos en el rendimiento reproductor, el año 2002 estuvo caracterizado por un alto número de nidos fracasados y una baja producción de volantones en los que sí tuvieron éxito. Aunque las parejas cuyas primeras puestas fracasaron hicieron muchas más puestas de reposición de lo normal, el éxito reproductor de estas puestas tardías es típicamente bajo. Entonces, el efecto general fue un número relativamente bajo de volantones producido por pareja reproductora en comparación con el resto de los años estudiados. La supervivencia después de volar del nido, estimada como el porcentaje de volantones reclutado en la población reproductora en los siguientes dos años, no estuvo fuera del rango de los años previos y subsiguientes, por lo que las condiciones ambientales fuera de la temporada reproductora no parecen haber sido excepcionalmente estresantes. Aunque las consecuencias poblacionales de los eventos climatológicos extremos son intrínsecamente difíciles de estudiar, al menos unos pocos estudios han intentado hacerlo con respecto a inundaciones catastróficas. Así, van de Pol et al. (2010) mostraron que las inundaciones catastróficas redujeron la producción reproductora por debajo de los niveles poblacionales estables en los ostreros euroasiáticos

(*Haematopus ostralegus*). Tryjanowski et al. (2009) también documentaron que un evento de inundación extrema causó una pérdida masiva de polluelos de cigüeña blanca (*Ciconia ciconia*), lo cual tuvo una consecuencia menor pero a largo plazo en las dinámicas poblacionales. Sin embargo, no hemos encontrado estudios que relacionaran periodos de calor o frío con las dinámicas poblacionales en aves. En nuestro caso, el bajo número de volantones producidos en 2002 tuvo un impacto claro en el tamaño de la población reproductora del año siguiente. Mostramos que este fue, como mínimo, un efecto regional; ya que la proporción de individuos de primer año, tanto locales como inmigrantes, fue similar a la de otros años, lo cual significó que el bajo número de reclutamientos no fue específico de nuestra población de estudio.

4.9. Variación en la proporción de segundas puestas

Como hemos discutido anteriormente, el panorama general da la impresión de que los paseriformes europeos están adelantando su temporada reproductora en respuesta al calentamiento global, lo que supuestamente alargaría dicha temporada y promovería a más parejas a intentar hacer una segunda puesta.

Sin embargo, esta cadena de eventos no siempre ocurre así. Tal y como hemos visto anteriormente en el estudio de Visser et al. (2003), sólo cinco poblaciones de carboneros comunes de las 13 estudiadas habían adelantado sus fechas de puesta. En segundo lugar, un adelanto del inicio de puesta no implica necesariamente una temporada de reproducción más larga (Møller et al. 2010; Gullett et al. 2013) y, además, la variación en la duración de la temporada reproductora puede deberse a otros factores independientes de los cambios en las fechas medias de puesta, como puede ser la facultad de una población para hacer una o más puestas (Halupka y Halupka 2017). Hällfors et al. (2020) no pudieron encontrar una relación entre los cambios en la longitud de la temporada reproductora y el número de puestas. Es más, tres estudios que exploran las tendencias temporales en la proporción de carboneros comunes que presentan puestas dobles en varias poblaciones europeas mostraron una disminución de estas en los últimos años (Visser et al. 2003; Husby et al. 2009; Matthysen et al. 2011).

Sin embargo, en absoluto contraste con los estudios anteriores con carboneros comunes, y pese a que la duración de la temporada reproductora no ha variado a lo largo

del tiempo, la proporción de parejas que hace una segunda puesta en Sagunto aumentó de un 1% a un 32% en un periodo de 25 años. Aunque se ha citado un aumento de segundas puestas para otras especies (Monroe et al. 2008; Townsend et al. 2013) es, hasta donde sabemos, la primera vez que se ha encontrado para los carboneros comunes. La población de Quintos de Mora mostró un comportamiento intermedio, sin una tendencia significativa en la proporción de parejas que hacen segundas puestas a lo largo de los años. Para clasificar una especie como de una o varias puestas, Halupka y Halupka (2017) consideraron a las especies de varias puestas como aquellas en las que (al menos en algunas poblaciones), más del 30% de los individuos hacían más de una puesta. Si aplicamos este criterio al nivel de población, nuestra población en Sagunto encajaría en la categoría de varias puestas, mientras que la de Quintos encajaría en la categoría de una puesta. La frecuencia de segundas puestas es generalmente baja en los carboneros (Cramp y Perrins 1993) y es probable que cambie con las condiciones ambientales (Husby et al. 2009; Reed et al. 2013; Senécal et al. 2021). Siguiendo los resultados de Halupka y Halupka (2017), se esperaría que la temporada de reproducción se alargara en Sagunto, con más parejas pudiendo hacer dos puestas. Las condiciones climáticas más suaves junto a la costa permitirían a las aves retrasar su muda para evitar el solapamiento. Sin embargo, ya hemos visto que no es así (no se ha alargado la temporada, ni se ha retrasado la muda). En contraste, se esperaría que la temporada reproductora en Quintos se acortara, causando una disminución (o al menos no promoviendo el aumento) de las segundas puestas, como ocurre en las poblaciones centroeuropeas (Visser et al. 2003; Husby et al. 2009). Para explicar la reducción de las segundas puestas en varias poblaciones europeas, Visser et al. (2003) sugirieron que, como el desarrollo de las orugas se acelera con el aumento de las temperaturas ambientales, la comida para los polluelos es más escasa al final de la temporada reproductora en los años cálidos, por lo que el valor reproductivo de las segundas puestas disminuye. Al menos algunas poblaciones mediterráneas de carboneros comunes no dependen tanto de un único pico de orugas para alimentar a sus polluelos (Barba y Gil-Delgado 1990b; Blondel et al. 1991; Pagani-Núñez et al. 2011), por lo que la restricción de comida hacia el final de la temporada puede no ser un problema para la reproducción tardía. Sabemos que nuestra población de Sagunto alimenta a los polluelos principalmente con polillas, y usan orugas sólo para las puestas más tempranas (Barba y Gil-Delgado 1990b; Barba et al. 1996). Alimentándose de especies de polillas se evita la dependencia de un solo pico de comida y probablemente proporciona condiciones aceptables para una reproducción tardía en la temporada (Barba et al. 1994; 2004). El

escenario en Quintos de Mora es, probablemente, más similar a otras poblaciones en el centro y norte de Europa, con padres que dependen más de un pico relativamente corto de orugas para alimentar a sus polluelos (el 80% de la dieta de los polluelos según García-Navas et al. 2013).

Merecería la pena estudiar en detalle el papel que juega la alimentación en el caso de la población de Sagunto, ya que los datos disponibles son relativamente antiguos y la fenología de las orugas y las polillas podría haber cambiado.

4.10. El momento de la muda y solapamiento

Los carboneros comunes adultos realizan una muda completa una vez al año, comenzando entre principios de mayo y finales de junio en diferentes poblaciones europeas (Flegg y Cox 1969; Orell y Ojanen 1980; Dhondt 1981). Aunque esta generalmente comienza después de que los pollos hayan volado del nido, algunos autores han confirmado el inicio de la muda mientras estaban criando segundas puestas o incluso cuando aún estaban alimentando a los polluelos de las primeras puestas (especialmente en machos) (Flegg y Cox 1969; Orell y Ojanen 1980; Dhondt 1981). Salvo alguna excepción encontrada en Quintos de Mora, los datos encontrados en esta población y la de Sagunto coinciden en que las aves que se encontraron solapando estaban atendiendo a los polluelos de las segundas puestas, pero debe tenerse en cuenta que los pájaros que sólo realizan una puesta no fueron capturados después de esta, por lo que pudieron haber empezado a mudar antes que los pájaros que sí hicieron una segunda puesta (Orell y Ojanen 1980; Dhondt 1973) pero han pasado desapercibidos. En Sagunto no se capturó ningún individuo mudando mientras alimentaba a los polluelos de su primera puesta, pero en Quintos de Mora sí se encontraron algunos individuos mudando mientras criaban a los polluelos de sus primeras puestas.

Algunos estudios han citado un adelanto de la fecha de muda relacionado con el calentamiento global en diferentes especies (Helm et al. 2019; Kiat et al. 2019; Nadal et al. 2021). Hasta donde sabemos, este adelanto en la fecha de muda no se ha dado en poblaciones europeas de carboneros comunes. En nuestras áreas de estudio, no encontramos ninguna tendencia consistente en el inicio de la muda a lo largo de los años, aunque debemos tener en cuenta que sólo tenemos datos de pájaros reproductores tardíos.

Las poblaciones de carboneros comunes en general, y las dos estudiadas en esta tesis, son residentes, por lo que la presión de migración no es un factor potencial del que dependan las fechas de muda. Una estrategia potencial para aquellas parejas que intentan dos puestas sería retrasar las fechas de muda para así evitar o minimizar el solapamiento entre la reproducción y la muda. Esto debería haberse notado especialmente en la población de Sagunto, donde muchas más parejas están ahora realizando segundas puestas. Sin embargo, los veranos secos y calurosos de la región mediterráneo podrían ser un importante factor limitante para desarrollar actividades energéticamente demandantes en esas fechas (Dhondt 1981; Hemborg et al. 2001). Por ejemplo, el estrés por calor podría reducir la respuesta inmune e interferir con el compromiso entre muda e inmunidad limitando los retrasos estacionales en la muda (Moreno et al. 2001; Moreno 2004). Así, en Sagunto, el continuo incremento de la proporción de parejas que hace dos puestas y que finalizan su actividad reproductora más tarde en la temporada, junto al mantenimiento de las fechas de muda, hacen que el incremento de individuos que solapan reproducción y muda sea inevitable en el tiempo. Hemos mostrado que la proporción de individuos que presentan solapamiento entre reproducción y muda ha aumentado con los años, de un 1% al 23% para los machos y un 0% a un 14% para las hembras. El continuo incremento de los individuos que siguen esta estrategia en la población de Sagunto sugiere que los beneficios de criar dos puestas por año compensan los potenciales costes de solapamiento.

4.11. Características de los pájaros que muestran solapamiento

Esta sección concierne sólo a la población de carboneros de Sagunto, donde el tamaño de muestra era lo suficientemente grande como para llevar a cabo los análisis estadísticos adecuados. De acuerdo con estudios previos de varias especies de passeriformes (Flegg y Cox 1969; Orell y Ojanen 1980; Tiainen 1981; Ojanen y Orell 1982; Moreno y Carlson 1989; Hemborg y Merilä 1998; Hemborg y Lundberg 1998; Hemborg 1999; Hemborg et al. 2001; Jenni y Winkler 2020; Solís et al. 2021), observamos que los machos comenzaban a mudar antes, y que el solapamiento era más común en estos que en las hembras. Algunos autores han sugerido que los machos “necesitan” empezar a mudar antes que las hembras, ya sea porque tardan más tiempo en completarla (p. ej. Hemborg 1999), o porque necesitan terminarla antes para así ser

capaces de destinar esa energía a la defensa del territorio en otoño (Dhondt 1973). El coste relativo del solapamiento es otra razón potencial para estas diferencias entre sexos. Por ejemplo, Hahn et al. (1992) comprobaron que los machos invierten menos energía en la reproducción que las hembras (Westneat y Sherman 1993; Queller 1997), así que pueden permitirse distribuir la energía en las actividades de reproducción y la muda de forma simultánea. Hemborg (1998) también sugirió que las hembras podrían tener mayores costes de eficacia biológica que los machos ante un solapamiento de muda y reproducción; y, siguiendo esta línea de pensamiento, Jenni y Winkler (2020) afirmaron que las hembras tienen la energía más limitada durante las primeras fases de la reproducción, ya que pasan mucho más tiempo incubando o cuidando de los polluelos. Finalmente, las hembras podrían estar más constreñidas que los machos a la hora de solapar por razones fisiológicas. En este sentido, Miller (1961) y King (1973) sugirieron que la actividad gonadal retrasa la muda especialmente en las hembras.

Siikamäki et al. (1994) y Hemborg et al. (2001) encontraron que los papamoscas cerrojillos (*Ficedula hypoleuca*) de primer año de varias poblaciones europeas solapaban más a menudo que los adultos. De acuerdo con estas diferencias de edad en los papamoscas cerrojillos, los carboneros de primer año (tanto hembras como machos) en Sagunto solapaban con más frecuencia que los pájaros más viejos. Siikamäki et al. (1994) sugirieron que la condición del plumaje podría ser inferior en los individuos de primer año, y por eso podrían necesitar empezar a mudar antes que las aves más viejas, y como los individuos de primer año empezaban a criar más tarde, el solapamiento era más probable. Aunque los propios Siikamäki et al. (1994) consideraron que estas explicaciones eran poco probables, Morales et al. (2007) encontraron que una muda temprana aumenta las probabilidades de supervivencia. Quizás debido a esta razón, los pájaros jóvenes (que tienen mayores expectativas de supervivencia), podrían tender a priorizar la muda por encima de la inversión reproductiva. Igual que con las diferencias entre sexos, las asimetrías en los costes relativos, las diferencias hormonales, o incluso la falta de experiencia podrían estar detrás de estos “efectos de edad” y es evidente que se necesita más investigación al respecto. Cabe señalar también que sólo dos especies, y unas pocas poblaciones, apoyan esta conclusión. Y que las diferencias entre las clases de edad no se encuentran siempre (Sanz 1999; Morales et al. 2007).

Las puestas de reposición se pueden poner en cualquier momento después del fracaso de una primera puesta, mientras que las segundas puestas se ponen después de

que una primera nidada vuele. Por esta razón, las segundas puestas normalmente empiezan más tarde que las de reposición. Además, las aves que ponen segundas puestas han hecho un esfuerzo mayor previo que aquellas que ponen puestas de reposición, ya que las primeras han criado a su primera nidada hasta la independencia, mientras que el esfuerzo de las otras puede haber terminado en cualquier momento entre la puesta de huevos y el momento de abandonar el nido. Aún así, no encontramos diferencias en la propensión a solapar muda y reproducción entre los pájaros de acuerdo con el tipo de su segundo intento de reproducción. De esta manera, otros factores (como la fecha, el estado fisiológico actual de los pájaros y/o su sexo y edad) podrían regir la propensión a solapar las actividades de muda y reproducción. No tenemos conocimiento de ningún estudio previo que se ocupe de este aspecto en el problema del solapamiento entre muda y reproducción.

En resumen, observamos que el sexo y la edad (pero no el tipo de puesta) contribuyen a explicar la variabilidad en la probabilidad de solapamiento entre los individuos de nuestra población. Esta probabilidad fue mayor para machos e individuos de primer año. Estos resultados son consistentes con nuestras hipótesis iniciales, con respecto a las diferencias sexuales y relacionadas con la edad en el solapamiento entre muda y reproducción.

Con el escenario actual del calentamiento global, podemos esperar un incremento en la proporción de parejas que intentar hacer segundas puestas, y del mismo modo un incremento en la proporción de individuos (incluidas las hembras) que solaparán la muda y la reproducción en un futuro próximo en la población de Sagunto, lo cual contrasta fuertemente con otras poblaciones europeas, incluida la de Quintos de Mora (estudiada aquí). El reto actual es comprobar si este incremento en la proporción de individuos solapando dos actividades energéticamente costosas (como la muda y la reproducción) tiene consecuencias en el rendimiento reproductivo y en la supervivencia de los adultos y sus pollos.

4.12. Consecuencias del solapamiento de la reproducción y la muda

Como ya se ha comentado anteriormente, los machos tienden a iniciar la muda antes que las hembras y se ha visto que el solapamiento entre reproducción y muda en estos es más frecuente (Flegg y Cox 1969; Orell y Ojanen 1980; Tiainen 1981; Ojanen y Orell 1982; Moreno y Carlson 1989; Hemborg y Merilä 1998; Hemborg y Lundberg 1998; Hemborg 1999; Hemborg et al. 2001; Jenni y Winkler 2020; Solís et al. 2021). Siguiendo con esta afirmación, en nuestra población de Sagunto, en las 390 parejas muestreadas, 259 (66%) machos estaba solapando reproducción y muda, mientras que sólo 99 (25%) hembras lo hicieron. Esto debe considerarse como una figura conservativa, ya que los padres fueron atrapados cuando los polluelos tenían entre 10 y 12 días de edad, por lo que los individuos que empezaron a mudar durante la segunda mitad del periodo de estancia de los pollos en el nido no fueron detectados.

Una diferencia importante de nuestro estudio con los estudios observacionales anteriores es que los carboneros comunes que están en Sagunto son residentes; es decir, no sufren la presión de mudar antes o más rápido para migrar. Previamente hemos mostrado que, en la población estudiada, el incremento de las parejas que hacen dos puestas (probablemente debido al reciente incremento de la temperatura ambiental) también ha incrementado el número de parejas que solapaban la reproducción y la muda. Como se ha presentado anteriormente, los resultados de los estudios tanto observacionales como experimentales, nos llevaron a esperar un coste reproductivo de ese solapamiento de dos actividades energéticamente demandantes. Nuestro principal objetivo en este estudio fue probar esta expectativa. De hecho encontramos que las parejas que solapaban mostraban un peor rendimiento reproductivo que las que no lo hacían, con puntuaciones generalmente intermedias para las parejas en las que sólo un miembro de la pareja solapaba. Sin embargo, este rendimiento reducido está mayormente explicado por la tendencia decreciente estacional. Como el solapamiento entre la reproducción y la muda era más frecuente a medida que la estación avanzaba, las parejas tardías solapaban de manera más frecuente y mostraban un rendimiento reproductivo reducido, pero no hubo un coste observable adicional del solapamiento de la reproducción y la muda. Con lo cual sólo podemos concluir, a partir de los datos disponibles, que los individuos solapaban reproducción y muda si podían permitirse hacerlo sin imponer costes adicionales a su

descendencia actual. Como se ha destacado anteriormente, los padres fueron capturados y se evaluó su estado de muda cuando sus polluelos tenían entre 10 y 12 días de edad. Considerando 7 días para poner los huevos, 13 días para la incubación y 10 días de periodo de cuidado de pollos hasta la captura de los padres, esto significa que el estado de muda se evaluó casi un mes después de que se iniciara la nidada. Como el caso es que las aves más avanzadas estaban mudando su cuarta primaria cuando fueron capturadas, y muchas de ellas aún estaban mudando su primera o su segunda primaria, el proceso de muda de la mayoría de ellas no podría haber empezado (o estaría en una fase muy temprana) cuando se produjo la puesta. Así, la falta de efectos negativos atribuibles al solapamiento podría deberse simplemente a una falta de un solapamiento extensivo en este momento. A continuación, discutiremos los parámetros de cría estudiados uno por uno.

El primer parámetro de cría que se podría haber visto afectado negativamente por la distribución de recursos hacia la muda es el tamaño de puesta. Aunque, basándonos en estudios previos, declaramos que nuestra expectativa era que el tamaño de puesta fuera más pequeño en las parejas en las que ocurría el solapamiento, los detalles de estos estudios merecen un análisis más detallado. Hasta donde sabemos, existen dos estudios que tratan el efecto del solapamiento en el tamaño de puesta, ambos con el papamoscas cerrojillo. El primer estudio (Hemborg 1999) arrojó un resultado claro para la población sueca: las parejas en las que ambos padres mudaban mostraron un tamaño de puesta menor que aquellas en las que sólo el macho, o ninguno de los padres, estaba mudando. Y aquellas parejas en las que sólo la hembra estaba mudando mostraron un valor intermedio, sugiriendo que el tamaño de puesta se veía más afectado si las hembras estaban solapando. Estas diferencias se mantuvieron cuando se eliminaron los efectos de la disminución estacional en el tamaño de puesta. El segundo estudio (Hemborg et al. 2001) es más difícil de interpretar, ya que no consideraba a las parejas, sino a los individuos y analizaba de forma separada a machos y hembras. En ninguna de las cuatro poblaciones europeas consideradas (incluyendo la población sueca mencionada más arriba) se encontraron diferencias en el tamaño de puesta entre las hembras que solapaban y las que no. Los resultados con los machos fueron más llamativos, ya que en dos de las poblaciones el tamaño de puesta fue más pequeño en los nidos atendidos por machos que mudaban, mientras que en las otras dos ocurrió lo contrario. Sin embargo, estas diferencias desaparecían cuando se consideraba la fecha de puesta. Debemos observar

que en ambos estudios (Hemborg 1999; Hemborg et al. 2001) se incluyó la población de Abisko (Suecia) y se utilizaron los mismos datos, con resultados totalmente opuestos (efectos negativos del solapamiento en el primer estudio, pero sin efecto en el segundo). Esta diferencia sólo podría ser atribuida al modo en el que se analizaron los datos. Nuestros resultados con los carboneros comunes concuerdan de forma general con los de Hemborg et al. (2001) en que el tamaño de puesta no se vio directamente afectado por el estado de muda. En nuestro caso, si el macho y la hembra estaban ambos solapando, el tamaño de puesta era menor, pero esta reducción podía atribuirse a las fechas más tardías de reproducción de estas parejas.

Encontramos que el número de polluelos eclosionados por los diferentes grupos de parejas reflejaba el tamaño de la nidada, indicando que no había efecto del solapamiento en la eficiencia de incubación. El único estudio que permite una comparación sensata es el de Hemborg (1998), un estudio experimental en el que el momento de la reproducción se adelantó o se atrasó intercambiando puestas durante la incubación. En este estudio, el tamaño de puesta obviamente no pudo haberse visto afectado, y el éxito de eclosión fue similar entre las parejas que solapaban y las que no lo hacían. Por tanto, los resultados de este estudio concuerdan con los presentados aquí para los carboneros comunes de Sagunto, sugiriendo que el solapamiento entre la incubación y la muda no afecta a la eficiencia de la hembra a la hora de incubar. Este hecho refuerza la idea de que el efecto del solapamiento en el tamaño de puesta sería bajo, ya que el periodo de incubación es muy costoso para la hembra. Si hubiera efectos negativos en la producción de huevos, también podría esperarse encontrar costes durante la incubación con la muda ya que esta requeriría más recursos de forma intensiva si ya ha comenzado.

Contrastando con esto, los padres que se encontraron mudando cuando fueron capturados, claramente solapaban esta actividad con la alimentación de sus polluelos, por lo que sería más probable que ocurrieran efectos negativos sobre el número y la condición corporal de los volantones. En este caso, no tenemos comparaciones directas que realizar, ya que los otros dos estudios observacionales disponibles no consideraban directamente el número de volantones producidos. Hemborg et al. (2001) encontraron que el éxito reproductor (la proporción de huevos que producen volantones) no difería entre las hembras que mudaban y las que no lo hacían en ninguna de las cuatro poblaciones de papamoscas cerrojillo europeas estudiadas, mientras que era menor para los machos que sí mudaban. Los estudios experimentales, por otro lado, no proporcionan una guía clara

ya que, dos de ellos (Svensson y Nilsson 1997; Hemborg 1998) encontraron una disminución en el número de volantones, mientras que los otros dos fallaron a la hora de detectar este efecto (Siikamäki et al. 1994; Tomotani et al. 2018). Cada estudio tenía un protocolo experimental diferente (por ejemplo: retrasar el momento de reproducción, arrancar plumas para estimular la muda, proporcionar alimento adicional, alterar el tamaño de nidada, etc.) en diferentes momentos del ciclo reproductor. Así, los efectos del solapamiento podrían haberse confundido con los efectos de la manipulación. Por ejemplo, Hemborg (1998) encontró que las parejas más atrasadas (que supuestamente solapan con más frecuencia) producían menos volantones, pero el estado de muda de las aves no afectó al número de volantones. Nuestros resultados concuerdan completamente con esta conclusión: el número menor de volantones producidos por los carboneros comunes españoles que estaban solapando se debe principalmente al hecho de que crían más tarde en la temporada, no porque están mudando.

Algunos estudios experimentales han demostrado que las aves que solapaban producían volantones con menor peso o con peor condición corporal (Hemborg y Lundberg 1998; Siikamäki 1998; Hemborg y Merilä 1999). Al igual que nuestros resultados en otros parámetros reproductores, la condición corporal de los polluelos no difirió entre las parejas que solapaban y las que no lo hacían una vez que se tomó en cuenta la fecha de puesta.

En resumen, hemos observado que el solapamiento entre reproducción y muda no impone costes reproductivos inmediatos en las aves que mudan “voluntariamente” (es decir, a las que no se les induce la muda) mientras crían. Obviamente, estos costes podrían manifestarse más tarde, en forma de diferencias en la supervivencia de los volantones y/o como diferencias en la supervivencia como adultos y/o como futuros costes reproductivos para los adultos. Esto ya se ha mostrado en algunos estudios, tanto experimentales (Hemborg y Lundberg 1998; Tomotani et al. 2018) como observacionales (Hemborg 1999; Morales et al. 2007; Tomotani et al. 2017), pero no en otros (Siikamäki et al. 1994; Svensson y Nilsson 1997; Hemborg 1998; Siikamäki 1998; Hemborg y Merilä 1999).

4.13. Cambios en la estructura de edad

En la bibliografía consultada, está ampliamente aceptado que las temperaturas extremas pueden tener consecuencias negativas para las aves: como eventos de mortalidad masiva, desajustes fenológicos e incluso la reducción en sus capacidades reproductivas (Bonamour et al. 2020; Bodey et al. 2021; Swanson et al. 2022).

En nuestro caso, con nuestra población en Sagunto, los resultados que hemos obtenido muestran que existe una correlación negativa entre las temperaturas extremas anuales del periodo frío y cálido y la edad media de la población: cuando las temperaturas extremas anuales del periodo frío son más bajas, la edad media de la población hacia la siguiente temporada reproductora aumenta y cuando las temperaturas extremas anuales del periodo cálido aumentan, la edad media de la población disminuye.

El hecho de que aumente la edad media de la población podría deberse, bien a que se hayan producido menos pollos durante la temporada reproductora anterior, bien a que mueren más juveniles entre el abandono del nido y la siguiente estación reproductora. Sin embargo, el que se produzcan más o menos pollos durante la temporada reproductora anterior no puede estar relacionado con las temperaturas del invierno siguiente, por lo que esta primera explicación no parece ser válida para nuestras observaciones. Podríamos suponer que el caso de las temperaturas invernales puede deberse a que, efectivamente, la supervivencia disminuye cuando la población se enfrenta a temperaturas frías durante el invierno (Broggi y Nilsson 2023). El aumento de la edad media de la población de un año coincide con cuando las temperaturas del invierno anterior son más bajas. Esto parece implicar que, si aceptamos que existe una causalidad en esta correlación, la clase de edad más afectada por estas temperaturas son los individuos más jóvenes, que sufren una mayor mortalidad durante este periodo.

Durante el invierno, los passeriformes pequeños a menudo se enfrentan a altas demandas energéticas para mantener su temperatura corporal dentro de un rango adecuado para sobrevivir. Concretamente, las noches invernales requieren de un gasto elevado de energía para la termogénesis, junto a un aumento simultáneo de las reservas internas necesarias para impulsar dicho proceso (Broggi y Nilsson 2023).

Los carboneros comunes se aclimatan al periodo invernal incrementando sus reservas de grasa durante el día y utilizándolas durante la noche, pero la acumulación de

grasa en las aves pequeñas crea un compromiso entre el riesgo de inanición y de depredación (Gentle y Gosler 2000; Krams 2002), por lo que evitan acumular grasa más allá de lo estrictamente necesario (Gosler 2002).

Nosotros hemos observado que unas temperaturas mínimas extremas menos frías durante el invierno se reflejan en un mayor porcentaje de individuos jóvenes en la población reproductora (disminución de la edad media). Los factores más evidentes que pueden influir en este resultado son la mayor disponibilidad de recursos y la menor cantidad de energía invertida en la termorregulación durante los inviernos más suaves. Sin embargo, el hecho de que las temperaturas invernales menos extremas conduzcan a una disminución general de la edad media sugiere que los dos factores mencionados afectan de manera diferenciada a las distintas clases de edad. Sugerimos que la competencia intraespecífica puede proporcionar una conexión entre ambas influencias y permiten explicar por qué los individuos jóvenes se ven más afectados por las temperaturas mínimas extremas invernales.

Con el fin de mejorar la eficiencia de forrajeo y reducir el riesgo de depredación, muchas aves viven en grupos sociales cuando se encuentran fuera de la temporada de reproducción (Hogstad 2015; Krams et al. 2011). Durante el otoño y el invierno, los carboneros normalmente forman pequeñas bandadas que son generalmente estables y organizadas jerárquicamente (Atiénzar et al. 2016) de manera que los machos siempre dominan sobre las hembras y, dentro del mismo sexo, los adultos dominan sobre los juveniles (Gentle y Gosler 2000; Hogstad 2015; Krams 2002).

En estos grupos jerárquicamente estructurados, el acceso directo a los recursos basado en el rango se refleja en tasas de supervivencia invernales mejores entre los individuos dominantes y puede disminuir las oportunidades de forrajeo y las perspectivas de supervivencia de los miembros subordinados de la bandada (Krams et al. 2011). En consecuencia, los subordinados se ven forzados a generar reservas de grasa subcutánea adicionales (Gosler 1996). De hecho, en los carboneros comunes, los niveles de grasa durante el invierno en las hembras jóvenes, subordinadas, son significativamente más altos que en los machos adultos, dominantes (Krams et al. 2011).

Es probable que, con el aumento de las temperaturas mínimas invernales, los efectos de la competencia intraespecífica sean menos severos y, en consecuencia, la necesidad diferencial de acumulación de grasa de los juveniles y el asociado riesgo de

depredación disminuyan, reflejándose en una mayor supervivencia de esta clase de edad durante los inviernos más suaves.

Los resultados obtenidos en el presente trabajo muestran que un incremento de las temperaturas máximas extremas durante el verano se refleja en una disminución de la edad media de la población. En este caso, el que disminuya la edad media de la población podría explicarse por una alta producción de pollos durante la temporada reproductora anterior, o a una mayor mortalidad de individuos envejecidos entre temporadas reproductoras. Una mayor producción de pollos podría deberse a unas condiciones favorables durante la temporada reproductora, pero esto, de nuevo, no estaría relacionado con las temperaturas el verano siguiente, por lo que no explicaría nuestros resultados. La explicación alternativa es que se produzca una mayor mortalidad de individuos de más edad, lo que podría estar relacionado con temperaturas más altas durante el periodo cálido.

Las condiciones de calor extremo en verano pueden tener fuertes impactos biológicos, pudiendo afectar a la reproducción y a la supervivencia de los organismos. Sus efectos pueden ser directos (como aquellos causados por el estrés térmico agudo sobre el funcionamiento fisiológico) o indirectos (como aquellos inducidos por condiciones ecológicas alteradas, como la disponibilidad de comida y/o agua) (Pipoly et al. 2022).

En paseriformes de esperanza de vida corta, la supervivencia disminuye de forma continua a partir de un cierto valor máximo, que en el carbonero común corresponde a los 5 años de edad (McCleery et al. 1996; Orell y Belda 2002; Fay et al. 2020). Este hecho está vinculado a la senescencia, que se define como un detrimento progresivo de los componentes de eficacia biológica (Balbontín y Moller 2015; Fay et al. 2020). Uno de estos componentes es la capacidad termorreguladora, que se sabe que disminuye con la edad en varios grupos de animales, incluyendo las aves (McKeever et al. 2010; Székely y Garai 2018; Grosiak et al. 2020; Zagkle et al. 2020). En los diamantes cebras (*Taeniopygia guttata*), y bajo condiciones de recursos y energía limitados, es aún más evidente la diferencia en las capacidades termorreguladoras entre las clases de edad (Zagkle et al. 2020).

Inmediatamente después del final de la temporada reproductora, los carboneros comunes se ven expuestos al periodo más cálido del año. Considerando que numerosos estudios confirman que en paseriformes de esperanza de vida corta existe un compromiso entre la supervivencia y la reproducción (McCleery et al. 1996; Orell y Belda 2002;

Hammers et al. 2013; Fay et al. 2020), es posible que el estrés térmico condicione aún más la supervivencia de las aves más envejecidas, ya comprometidas por el esfuerzo reproductivo.

Otro factor importante a considerar es que, como ya hemos visto anteriormente, el carbonero común realiza una muda postnupcial anual, coincidiendo con el periodo más caluroso del año. Como ya se ha comentado, la muda es una etapa crítica en el ciclo anual de las aves, especialmente en las de pequeño tamaño, para las cuales la energía requerida es especialmente importante ya que tienen el mayor coste de muda por masa corporal porque tienen las mayores tasas metabólicas y, además, su eficiencia de conversión de energía en producción de plumas es menor (Hoye y Buttermer 2011).

Así, además que la capacidad termorreguladora de las aves disminuye con la edad, el periodo caluroso es cuando tienen lugar dos de los procesos más energéticamente costosos para las aves no migradoras: la fase final de la reproducción y la muda.

Finalmente, comentamos que una interpretación causal general sería invalidada si ambas fluctuaciones en la estructura de edad y las temperaturas extremas fueran independientemente causadas por otros fenómenos; es decir, algún factor de confusión omitido en este estudio. No hemos sido capaces de concebir un mecanismo convincente de este tipo.

4.14. Cambio climático y estructura de edad: Otros efectos a corto plazo

Los resultados presentados en la sección anterior aportan información sustancial sobre los efectos del cambio climático a largo plazo. Sin embargo, la estructura etaria durante el periodo de estudio también refleja cambios que pueden estar relacionados con efectos a corto plazo del cambio climático.

En el año 2004 se observa una desestabilización repentina de la estructura etaria que se ve arrastrada hasta el año 2009, a partir del cual se recupera de forma paulatina hasta una distribución de edades representada por una estructura piramidal estable. Este tipo de cambio, repentino y que se arrastra en el tiempo, sugiere la existencia de un

fenómeno puntual, inusual y extremo que haya afectado a la población que conlleve dicha desestructuración.

El año 2003 fue notorio por las olas de calor extremas que ocurrieron a lo largo del sudeste europeo (Jiguet et al. 2006; Albright et al. 2011; Tomczyk et al. 2017). En concreto, España experimentó una ola de calor duradera (sólo superada por el 2015 en el número de días) con las temperaturas más altas registradas desde 1975 hasta 2017 (Agencia Estatal de Meteorología, 2021). En Valencia, el verano de 2003 fue el que presentó un mayor número de días calurosos y las olas de calor de mayor duración en el periodo desde 1976 hasta 2015, ambos incluidos (Tomczyk et al. 2017). En Sagunto, las temperaturas registradas por la estación meteorológica de Pontazgo muestran que, los promedios de las temperaturas máximas del periodo cálido fueron los más altos registrados desde 2000 hasta 2020.

Uno de los cambios observados en la estructura etaria es que en el año 2004, el número de clases de edad disminuyó, siendo los individuos más longevos los que tenían 5 años de edad, en comparación con los individuos de 7-8 años registrados de 2000 a 2003. El hecho de que los individuos envejecidos no sobrevivieron una ola de calor extrema como esta es consistente con los resultados que hallamos en este apartado, que muestran que los individuos envejecidos son el sector poblacional que sufre un impacto más acusado por las temperaturas elevadas. Además, la edad máxima de los individuos registrada en 2004 coincide con la edad a la que la tasa de supervivencia de los carboneros comunes comienza a disminuir (McCleery et al. 1996; Orell y Belda 2002; Fay et al. 2020).

Pero las olas de calor extremas no fueron las únicas que tuvieron un impacto en la población: 2003 es el único año en toda la serie temporal en el que la abundancia de individuos de un año de edad es menor que la de individuos de dos años. Este cambio puede deberse a que la tasa de supervivencia juvenil del año 2003 o a que el éxito reproductivo del año anterior fue muy reducido. Tal y como ya hemos discutido anteriormente, en el 2002 se produjo un importante fracaso reproductor que relacionamos con el evento meteorológico extremo de bajas temperaturas y fuertes precipitaciones. Esto se reflejó en una disminución en el número de individuos reproductores y, sobre todo, de juveniles, de cara a la temporada reproductora del 2003. Esto se enlaza con un verano muy cálido el mismo año, lo cual lleva a que en 2004 se vean los efectos combinados de

ambos fenómenos extremos, con la desestructuración de la pirámide de edad de la población.

CAPÍTULO 5. CONCLUSIONES



Conclusiones generales de la tesis

1. Las temperaturas medias primaverales han aumentado en Sagunto (España) desde 1986 hasta 2019 alrededor de 2°C.
2. El inicio de puesta de nuestra población en Sagunto se ha adelantado alrededor de 3 días por década en este periodo y este adelanto viene determinado por el aumento de las temperaturas medias.
3. A pesar del adelanto del inicio de la temporada reproductora, su duración no ha cambiado. Pero es mayor cuando las temperaturas de junio son mayores.
4. Dentro de esta ventana temporal, un mayor número de parejas comienzan antes su primera puesta y, por ello, tienen más tiempo para realizar dos puestas por temporada.
5. La distribución de las puestas a lo largo del año ha cambiado, estando más concentrada hacia el comienzo de la temporada.
6. Desde el 2 hasta el 8 de mayo del 2002 se produjo un evento climatológico extremo de bajas temperaturas y fuertes precipitaciones combinadas que afectó a las primeras puestas de la temporada reproductora de ese año de la población de carbonero común en Sagunto.
7. El evento climatológico extremo afectó negativamente al éxito de vuelo de los volantones y al éxito reproductor de ese año.
8. La menor producción de volantones por pareja reproductora se tradujo en una disminución en el número de parejas reproductoras y en la proporción de individuos de primer año el año siguiente.
9. La proporción de aves que intenta hacer una segunda puesta ha aumentado en la población de Sagunto, pero no ha cambiado en Quintos de Mora.
10. La fecha de inicio de muda no ha cambiado en ninguna de las poblaciones. Esto, junto con el aumento de las segundas puestas en Sagunto, ha dado como resultado un aumento del porcentaje de individuos que solapan la reproducción con la muda.
11. En Sagunto, las aves que solapan con mayor frecuencia fueron los machos de primer año, mientras que las hembras más mayores eran las que menos.
12. En Sagunto, en el 71% de las parejas tardías al menos uno de los dos miembros de la pareja solapaba la reproducción y la muda.

13. En Sagunto, el tamaño de puesta, el número de polluelos nacidos, el número de volantones producidos y la condición corporal de los pollos era siempre peor cuando ambos padres estaban solapando.
14. Estas diferencias desaparecían cuando se añadía la fecha de puesta como covariable en el análisis, por lo que estas diferencias se explican con que son puestas tardías y no tanto porque ambos padres estén solapando.
15. Las temperaturas mínimas invernales y las máximas estivales muestran una fuerte correlación negativa con la edad media de la población: una disminución en las temperaturas mínimas invernales se refleja en una menor proporción de individuos jóvenes, mientras que un incremento en las temperaturas máximas invernales se refleja en una menor proporción de individuos envejecidos.
16. En las pirámides de edad anuales se muestra una desestructuración a partir del año 2003, debido al evento climatológico extremo ocurrido en 2002. Esta desestructuración dura hasta el 2009.



REFERENCIAS

- Agencia Estatal de Meteorología (AEMET)** (2021). Olas de calor en España desde 1975.
- Al Rubaiee, Z., Al Murayati, H., Nielssen, J. T., Møller, A. P.** (2017) Fungi, feather damage, and risk of predation. *Ecology and Evolution*, 7: 10797-10803.
- Albright, T. P., Pidgeon, A. M., Rittenhouse, C. D., Clayton, M. K., Flather, C. H., Culbert, P. D., Radeloff, V. C.** (2011) Heat waves measured with MODIS land surface temperature data predicts changes in avian community structure. *Remote Sensing of Environment*, 115(1): 245-254.
- Altwegg, R., Roulin, A., Kestenholz, M., Jenni, L.** (2006) Demographic effects of extreme winter weather in the barn owl. *Oecologia*, 149: 44-51.
- Álvarez, E., Belda, E. J., Verdejo, J., Barba, E.** (2013) Variation in Great Tit nest mass and composition and its breeding consequences: A comparative study in four Mediterranean habitats. *Avian Biology Research*, 6(1): 39–46.
- Álvarez, E., Barba, E.** (2008) Nest quality in relation to adult bird condition and its impact on reproduction in Great Tits *Parus major*. *Acta Ornithologica*, 43(1): 3-9.
- Álvarez, E., Barba, E.** (2014a) Incubation and hatching periods in a Mediterranean Great Tit *Parus major* population. *Bird Study*, 61(2): 152-161.
- Álvarez, E., Barba, E.** (2014b) Behavioural responses of great tits to experimental manipulation of nest temperature during incubation. *Ornis Fennica*, 91(4): 220-230.
- Andreasson, F., Nord, A., Nilsson, J. Å.** (2022) Variation in breeding phenology in response to climate change in two passerine species. *Oecologia*, 201(1): 279–285.
- Andreu, J., Barba, E.** (2006) Breeding dispersal of Great Tits *Parus major* in a homogeneous habitat: effects of sex, age, and mating status. *Ardea-Wageningen*, 94(1): 45-58.
- Arlettaz, R., Schaad, M., Reichlin, T. S., Schaub, M.** (2010) Impact of weather and climate variation on Hoopoe reproductive ecology and population growth. *Journal of Ornithology*, 151: 889-899.

- Atiénzar, F., Álvarez, E., Barba, E.** (2016) Carbonero Común - *Parus major*, en: Salvador, A., Morales, M. B. (Eds.), Enciclopedia virtual de los vertebrados españoles. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. Disponible en: <http://www.vertebradosibericos.org> (consultado el 23 de octubre de 2023).
- Bailey, L. D., van de Pol, M.** (2016) Tackling extremes: challenges for ecological and evolutionary research on extreme climatic events. *Journal of Animal Ecology*, 85(1): 85-96.
- Bailey, L. D., van de Pol, M., Adriaensen, F., Arct, A., Barba, E., Bellamy, P. E., Bonamour, S., Bouvier, J. C., Burgess, M. D., Charmantier, A., Cusimano, C., Doligez, B., Drobniak, S. M., Dubiec, A., Eens, M., Eeva, T., Ferns, P. N., Goodenough, A. E., Hartley, I. R., Hinsley, S. A., Ivankina, E., Juškaitis, R., Kempenaers, B., Kerimov, A. B., Lavigne, C., Leivits, A., Mainwaring, M. C., Matthysen, E., Nilsson, J. Å., Orell, M., Rytkönen, S., Senar, J. C., Sheldon, B. C., Sorace, A., Stenning, M. J., Török, J., van Oers, K., Vatka, E., Vriend, S. J. G., Visser, M. E.** (2022) Bird populations most exposed to climate change are less sensitive to climatic variation. *Nature Communications*, 13(1): 2112.
- Balbontín, J., Møller, A. P.** (2015). Environmental conditions during early life accelerate the rate of senescence in a short-lived passerine bird. *Ecology*, 96(4): 948–959.
- Bańbura, M., Gładalski, M., Kaliński, A., Markowski, M., Skwarska, J., Wawrzyniak, J., Zieliński, P., Bańbura, J.** (2018) A consistent long-lasting pattern of spatial variation in egg size and shape in blue tits (*Cyanistes caeruleus*). *Frontiers in zoology*, 15: 1-10.
- Bańbura, M., Sulikowska-Drozd, A., Kaliński, A., Skwarska, J., Wawrzyniak, J., Kruk, A., Zieliński, P., Bańbura, J.** (2010) Egg size variation in Blue Tits *Cyanistes caeruleus* and Great Tit *Parus major* in relation to habitat differences in snail abundance. *Acta Ornithologica*, 45(2): 121-129.
- 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.
- Barba, E., Gil-Delgado, J. A.** (1990a) Competition for nest-boxes among four vertebrate species: An experimental study in orange groves. *Ecography*, 13(3): 183–186.

- Barba, E., Gil-Delgado, J. A.** (1990b) Seasonal variation in nestling diet of the Great Tit *Parus major* in orange groves in eastern Spain. *Ornis Scandinavica*, 21: 296–298.
- Barba, E., Gil-Delgado, J. A., López, G.** (1988) El tamaño de la puesta del Carbonero común (*Parus major*) en los naranjales valencianos y en el encinar de Monte Poblet (Tarragona). *Mediterránea Serie Biológica*, 10: 5-11.
- Barba, E., Gil-Delgado, J. A., Monrós, J. S.** (1993) Factors affecting growth in the Great tit *Parus major*. *Ardeola*, 40(2): 121-131.
- Barba, E., Gil-Delgado, J. A., Monrós, J. S.** (1995) The costs of being late: consequences of delaying great tit *Parus major* first clutches. *Journal of Animal Ecology*, 64(5): 642-651.
- Barba, E., Gil-Delgado, J. A., Monrós, J. S.** (2004) Relationship between nestling diet and breeding performance of Great Tits in a caterpillar-poor environment. En: *Insect and bird interactions*: 233–238 (H. F. Van Emden, M. Rothschild, Eds.). Intercept, Cambridge.
- Barba, E., López, J. A., Gil-Delgado, J. A.** (1996) Prey preparation by adult Great Tits feeding nestlings. *Ibis*, 138(3): 532–538.
- Bates, J. M., Fidino, M., Nowak-Boyd, L., Strausberger, B. M., Schmidt, K. A., Whelan, C. J.** (2022) Climate change affects bird nesting phenology: Comparing contemporary field and historical museum nesting records. *Journal of Animal Ecology*, 92(2): 263-272.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S.** (2015) Fitting linear mixed-effects models using *lme4*. *Journal of Statistical Software*, 67: 1–48.
- BirdLife International.** (2016) *Parus major*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2016*. Disponible en: <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T22735990A87431138.en>. (consultado el 23 de octubre de 2023).
- Blondel, J., Dervieux, A., Maistre, M., Perret, P.** (1991) Feeding ecology and life history variation of the Blue Tit in Mediterranean deciduous and sclerophyllous habitats. *Oecologia*, 88: 9–14.

- Bodey, T. W., Barnett, R., du Feu, C. R., Clark, J. R., Bearhop, S. (2021).** Nesting outcomes under anthropogenic change – effects of changing climate and nestbox provision on the reproduction of Great Tits *Parus major*. *Ibis*, 163(1): 65–78.
- Bonamour, S., Chevin, L. M., Réale, D., Teplitsky, C., Charmantier, A. (2020).** Age-dependent phenological plasticity in a wild bird. *Journal of Animal Ecology*, 89(11): 2733–2741.
- Borgman, C. C., Wolf, B. O. (2016)** The indirect effects of climate variability on the reproductive dynamics and productivity of an avian predator in the arid Southwest. *Oecologia*, 180(1): 279–291.
- Both, C., Artemyev, A. V., Blaauw, B., Cowie, R. J., Dekhuijzen, A. J., Eeva, T., Enemar, A., Gustafsson, L., Ivankina, E. V., Järvinen, A., Metcalfe, N. B., Nyholm, N. E. I., Potti, J., Ravusin, P., Sanz, J. J., Silverin, B., Slater, F. M., Sokolov, L. V., Török, J., Winkel, W., Wright, J., Zang, H., Visser, M. E. (2004)** Large-scale geographical variation confirms that climate change causes birds to lay earlier. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271(1549): 1657–1662.
- Both, C., Visser, M. E. (2001)** Adjustment to climate change is constrained by arrival date in a long-distance migrant bird. *Nature* (6835), 411: 296–298.
- Both, C., Piersma, T., Roodbergen, S. P. (2005)** Climatic change explains much of the 20th century advance in laying date of northern lapwing *Vanellus vanellus* in the Netherlands. *Ardea*, 93(1): 79-88.
- Both, C., Visser, M. E. (2001)** Adjustment to climate change is constrained by arrival date in a long-distance migrant bird. *Nature*, 411 (6835): 296-298.
- Broggi, J., Nilsson, J. Å. (2023).** Individual response in body mass and basal metabolism to the risks of predation and starvation in passerines. *Journal of Experimental Biology*, 226(2): jeb244744.
- Brunel, T., Piet, G. J. (2013)** Is age structure a relevant criterion for the health of fish stocks? *ICES Journal of Marine Science*, 70(2), 270–283.

- Bueno–Enciso, J., Barrientos, R., Sanz, J. J.** (2017) Incubation behaviour of Blue *Cyanistes caeruleus* and Great Tits *Parus major* in a Mediterranean habitat. *Acta Ornithologica*, 52(1): 21–34.
- Bull, J. C., Jones, O. R., Börger, L., Franconi, N., Banga, R., Lock, K., Stringell, T. B.** (2021). Climate causes shifts in Grey Seal phenology by modifying age structure. *Proceedings of the Royal Society*, 288: 1–10.
- Camarero, J., Gazol, A., Sánchez-Salguero, R.** (2021). Effects of global change on tree growth and vigor of Mediterranean Pines. En: *Pines and their mixed forest ecosystems in the Mediterranean Basin*: 237-249 (G. Ne’eman, A. Perevolotsky, Eds.). Springer Nature Switzerland.
- Campbell-Staton, S. C., Cheviron, Z. A., Rochette, N., Catchen, J., Losos, J. B., Edwards, S. V.** (2017) Winter storms drive rapid phenotypic, regulatory, and genomic shifts in the green anole lizard. *Science*, 357(6350): 495-498.
- Chandra Dwivedi, A., Mayank, P., Tiwari, A.** (2017). Size selectivity of active fishing gear: changes in size, age and growth of *Cirrhinus mrigala* from the Ganga River, India. *Fisheries and Aquaculture Journal*, 8(3): 1-6.
- Charmantier, A., Gienapp, P.** (2014) Climate change and timing of avian breeding and migration: Evolutionary versus plastic changes. *Evolutionary applications*, 7(1): 15–28.
- Chazarra, A., Flórez, E., Peraza, B., Tohá, T., Lorenzo, B., Criado, E., Moreno, J. V., Romero, R., Botey, R.** (2018) *Mapas climáticos de España (1981–2010) y ETo (1996–2016)*. AEMET, Ministerio para la Transición Ecológica, Madrid.
- Cherif, S., Doblas-Miranda, E., Lionello, P., Borrego, C., Giorgi, F., Iglesias, A., Jebari, S., Mahmoudi, E., Moriondo, M., Pringault, O., Rilov, G., Somot, S., Tsikliras, A., Vila M, Z. G.** (2020). Climate and environmental change in the Mediterranean basin – Current situation and risks for the future. First Mediterranean assessment report. En: *Climate and Environmental Change in the Mediterranean Basin – Current Situation and Risks for the Future. First Mediterranean Assessment Report: Vol. First*. Argyro Zenetos.

- Coe, B. H., Beck, M. L., Chin, S. Y., Jachowski, C. M. B., Hopkins, W. A.** (2015) Local variation in weather conditions influences incubation behavior and temperature in a passerine bird. *Journal of Avian Biology*, 46(4): 385-394.
- Conradie, S. R., Woorborne, S. M., Cunningham, S. J., McKechnie, A. E.** (2019). Chronic, sublethal effects of high temperatures will cause severe declines in southern African arid-zone birds during the 21st century. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(28): 14065-14070.
- Correia, R. A., Haskell, W. C., Gill, J. A., Palmeirim, J. M., Franco, A. M. A.** (2015). Topography and aridity influence oak woodland bird assemblages in southern Europe. *Forest Ecology and Management*, 354: 97–103.
- Cramp, S., Perrins, C. M.** (Eds.) (1993) *The birds of the Western Palearctic*, vol. VII. Oxford University. Press, Oxford.
- Crozier, L. G., Hendry, A. P., Lawson, P. W., Quinn, T. P., Mantua, N. J., Battin, J., Shaw, R. G., Huey, R. B.** (2008) Potential responses to climate change in organisms with complex life histories: Evolution and plasticity in Pacific salmon. *Evolutionary Applications*, 1(2): 252–270.
- Dawson, A.** (2015) Avian molting. En: *Sturkie's avian physiology*. Academic Press, London, UK.
- Dawson, R. D., Bortolotti, G. R.** (2000) Reproductive success of American kestrels: the role of prey abundance and weather. *The Condor*, 102(4): 814-822.
- Dean, W. R. J., Barnard, P., Anderson, M. D.** (2009) When to stay, when to go: trade-offs for southern African arid-zone birds in times of drought. *South African Journal of Science*, 105(1): 24-28.
- Decker, K. L., Conway, C. J.** (2009) Effects of an unseasonable snowstorm on Red-Faced Warbler nesting success. *The Condor*, 111(2): 392-395.
- Deeming, C.** (2002) *Avian incubation: behaviour, environment and evolution*. University Press: Oxford.
- Dhondt, A. A.** (1973) Postjuvenile and postnuptial moult in a Belgian population of Great Tits, *Parus major*, with some data on captive birds. *Gerfaut*, 63: 187–209.

- Dhondt, A. A.** (1981) Postnuptial moult of the great tit in southern Sweden. *Ornis Scandinavica*, 12: 127-133.
- Dunn, E.** (1977) Predation by weasels (*Mustela nivalis*) on breeding tits (*Parus* spp.) in relation to the density of tits and rodents. *The Journal of Animal Ecology*, 46, 633–652.
- EEA** (2023) Global and European temperatures, en: European Environmental Agency. Disponible en: <https://www.eea.europa.eu/ims/global-and-european-temperatures> (consultado el 04 de enero de 2024)
- Eeva, T., Lehikoinen, E., Rönkä, M., Lummaa, V., Currie, D.** (2002) Different responses to cold weather in two pied flycatcher populations. *Ecography*, 25(6): 705-713.
- Fay, R., Schaub, M., Border, J. A., Henderson, I. G., Fahl, G., Feulner, J., Horch, P., Müller, M., Rebstock, H., Shitikov, D., Tome, D., Vögeli, M., Gruebler, M. U.** (2020). Evidence for senescence in survival but not in reproduction in a short-lived passerine. *Ecology and Evolution*, 10(12): 5383–5390.
- Field, A. P.** (2013) *Discovering Statistics using IBM SPSS for Windows* (4ed.) SAGE Publications Sage UK: London, England.
- Figuerola, J., Senar, J. C.** (2005) Seasonal changes in carotenoid- and melanin-based plumage in the Great Tit *Parus major*. *Ibis*, 147: 797-802.
- Flegg, J. J. M., Cox, C. J.** (1969) The moult of British blue tit and great tit populations. *Bird Study*, 16(3): 147–157.
- Fox, A. D., Kahlert, J.** (2005) Changes in body mass and organ size during wing moult in non-breeding greylag geese *Anser anser*. *Journal of Avian Biology*, 36(6): 538-548.
- Fox, J., Weisberg, S.** (2011) *An R Companion to Applied Regression* (2 ed.). SAGE Publications Inc, Thousand Oaks, CA.
- Frampton, G. K., Van den Brink, P. J., Gould, P. J. L.** (2000) Effect of spring drought and irrigation on farmland arthropods in southern Britain. *Journal of Applied Ecology*, 37, 865-883.

- Francis, C. M., Wood, D. S.** (1989) Effects of age and wear on wing length of wood-warblers. *Journal of Field Ornithology*, 495-503.
- Galván, I., Aguilera, E., Atiénzar, F., Barba, E., Blanco, G., Cantó, J. L., Cortés, V., Frías, O., Kovács, I., Meléndez, L., Møller, A. P., Monrós, J. S., Pap, P. L., Piculo, R., Senar, J. C., Serrano, D., Tella, J. L., Vágási, C. I., Vögeli, M., Jovani, R.** (2012) Feather mites (Acari: Astigmata) and body condition of their avian hosts: A large correlative study. *Journal of Avian Biology*, 43(3): 273–279.
- García-Navas, V., Ferrer, E. S., Sanz, J. J.** (2013) Prey choice, provisioning behaviour, and effects of early nutrition on nestling phenotype of titmice. *Ecoscience*, 20(1): 9–18.
- García-Navas, V., Sanz, J. J.** (2011) The importance of a main dish: nestling diet and foraging behaviour in Mediterranean blue tits in relation to prey phenology. *Oecologia*, 165: 639-649.
- Gardner, J. L., Rowley, E., de Rebeira, P., de Rebeira, A., Brouwer, L.** (2017) Effects of extreme weather on two sympatric Australian passerine bird species. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372(1723): 20160148.
- Gentle, L. K., Gosler, A. G.** (2000). Fat reserves and perceived predation risk in the great tit, *Parus major*. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 268(1466), 487–491.
- Gil-Delgado, J. A., Barba, E. C.** (1987) Aves nidificantes en huecos de los naranjos. *Mediterránea Serie Biología*, 9: 29–40.
- Gil-Delgado, J. A., Escarré, A.** (1977) Avifauna del naranjal valenciano. I: datos preliminares sobre mirlo (*Turdus merula* L.). *Mediterranea. Serie de Estudios sobre Biología Terrestre Mediterranea*, 2: 89-109.
- Gil-Delgado, J. A. G. D., Tamarit, R., Viñals, A., Gómez, J., Vives-Ferrándiz, C.** (2009) Depredación sobre nidos, aves adultas y mamíferos por el lirón careto “*Eliomys quercinus*”. *Galemys: Boletín informativo de la Sociedad Española para la conservación y estudio de los mamíferos*, 21(2): 3–11.

- Gładalski, M., Bańbura, M., Kaliński, A., Markowski, M., Skwarska, J., Wawrzyniak, J., Zieliński, P., Bańbura, J.** (2014) Extreme weather event in spring 2013 delayed breeding time of Great Tit and Blue Tit. *International Journal of Biometeorology*, 58: 2169-2173.
- Gładalski, M., Bańbura, M., Kaliński, A., Markowski, M., Skwarska, J., Wawrzyniak, J., Zieliński, P., Bańbura, J.** (2020) Extreme temperature drop alters hatching delay, reproductive success, and physiological condition in great tits. *International Journal of Biometeorology*, 64: 623-629.
- Golawski, A., Mitrus, C.** (2018) Weather conditions influence egg volume repeatability in clutches of the Red-backed Shrike *Lanius collurio*. *Zoological Studies*, 57: e2.
- Goodenough, A. E., Hart, A. G., Stafford, R., Elliot, S. L.** (2011) Contrasting temporal changes in lay-date distributions in co-occurring populations of Blue Tits *Cyanistes caeruleus* and Great Tits *Parus major*. *Bird Study*, 58(2): 221-225.
- Gordo, O., Sanz, J. J.** (2005) Phenology and climate change: a long-term study in a Mediterranean locality. *Oecologia*, 146: 484–495.
- Gordon, I. J., Hester, A. J., Festa-Bianchet, M.** (2004). The management of wild large herbivores to meet economic, conservation and environmental objectives. *Journal of Applied Ecology*, 41(6): 1021-103.
- Gosler, A. G.** (1996). Environmental and social determinants of winter fat storage in the Great Tit *Parus major*. *Journal of Animal Ecology*, 65(1): 1–17.
- Gosler, A. G.** (2002). Strategy and constraint in the winter fattening response to temperature in the great tit *Parus major*. *Journal of Animal Ecology*, 71: 771–779.
- Greño, J. L., Belda, E. J., Barba, E.** (2008). Influence of temperatures during the nestling period on post-fledging survival of great tit *Parus major* in a Mediterranean habitat. *Journal of Avian Biology*, 39(1): 41–49.
- Grosiak, M., Koteja, P., Bauchinger, U., Sadowska, E. T.** (2020) Age-related changes in the thermoregulatory properties in bank voles from a selection experiment. *Frontiers in Physiology*, 11: 576304.

- Gullett, P., Hatchwell, B. J., Robinson, R.A., Evans, K. L.** (2013) Phenological indices of avian reproduction: cryptic shifts and prediction across large spatial and temporal scales. *Ecology and Evolution*, 3(7): 1864-1877.
- Gutschick, V. P., BassiriRad, H.** (2003) Extreme events as shaping physiology, ecology, and evolution of plants: toward a unified definition and evaluation of their consequences. *New Phytologist*, 160(1): 21-42.
- Hahn, T. P., Swingle, J., Wingfield, J. C., Ramenofsky, M.** (1992) Adjustments of the prebasic molt schedule in birds. *Ornis Scandinavica*, 23: 314–321.
- Hällfors, M. H., Antão, L. H., Itter, M., Lehikoinen, A., Lindholm, T., Roslin, T., Saastamoinen, M.** (2020) Shifts in timing and duration of breeding for 73 boreal bird species over four decades. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117(31): 18557-18565.
- Halupka, L., Dyrce, A., Borowiec, M.** (2008) Climate change affects breeding of reed warblers *Acrocephalus scirpaceus*. *Journal of Avian Biology*. 39(1): 95–100.
- Halupka, L., Czyż, B., Dominguez, C. M. M.** (2020) The effect of climate change on laying dates, clutch size and productivity of Eurasian Coots *Fulica atra*. *International Journal of Biometeorology*, 64(11): 1857-1863.
- Halupka, L., Halupka, K.** (2017) The effect of climate change on the duration of avian breeding seasons: a meta-analysis. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1867): 20171710.
- Hammers, M., Richardson, D. S., Burke, T., Komdeur, J.** (2013). The impact of reproductive investment and early-life environmental conditions on senescence: support for the disposable soma hypothesis. *Journal of Evolutionary Biology*, 26(9), 1999–2007.
- Hartigan, J. A., Hartigan, P. M.** (1985) The dip test of unimodality. *Annals of Statistics*, 13(1): 70-84.
- Helm, B., Van Doren, B. M., Hoffmann, D., Hoffmann, U.** (2019) Evolutionary response to climate change in migratory Pied Flycatchers. *Current Biology*, 29(21): 3714–3719.

- Hemborg, C.** (1998) Sexual differences in the control of post-nuptial moult in the pied flycatcher. *Animal Behaviour*, 56(5): 1221–1227.
- Hemborg, C.** (1999) Sexual differences in moult-breeding overlap and female reproductive costs in pied flycatchers, *Ficedula hypoleuca*. *Journal of Animal Ecology*, 68: 429–436.
- Hemborg, C., Lundberg, A.** (1998) Costs of overlapping reproduction and moult in passerine birds: an experiment with the pied flycatcher. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 43: 19–23.
- Hemborg, C., Lundberg, A., Siikamäki, P.** (1998) Trade-off between reproduction and moult – a comparison of three Fennoscandian pied flycatcher populations. *Oecologia*, 117(3): 374–380
- Hemborg, C., Merilä, J.** (1998) A sexual conflict in collared flycatchers, *Ficedula albicollis*: early male moult reduces female fitness. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 265(1409): 2003–2007.
- Hemborg, C., Merilä, J.** (1999) Reproductive investment and moult-breeding overlap in the collared flycatcher *Ficedula albicollis*: An experimental approach. *Annales Zoologici Fennici*, 36: 1–9.
- Hemborg, C., Sanz, J. J., Lundberg, A.** (2001) Effects of latitude on the trade-off between reproduction and moult: a long-term study with pied flycatcher. *Oecologia*, 129: 206–212.
- Hogstad, O.** (2015). Social behaviour in the non-breeding season in Great Tits *Parus major* and Willow Tits *Poecile montanus*: Differences in juvenile birds' route to territorial ownership, and pair-bond stability and mate protection in adults. *Ornis Norvegica*, 38, 1–8.
- Holmes, E. E., York, A. E.** (2003). Using age structure to detect impacts on threatened populations: a case study with Steller Sea Lions. *Conservation Biology*, 17(6), 1794–1806.
- Hoover, D. L., Knapp, A. K., Smith, M. D.** (2014) Resistance and resilience of a grassland ecosystem to climate extremes. *Ecology*, 95(9): 2646–2656.

- Hoy, S. R., MacNulty, D. R., Smith, D. W., Stahler, D. R., Lambin, X., Peterson, R. O., Ruprecht, J. S., Vucetich, J. A.** (2019). Fluctuations in age structure and their variable influence on population growth. *Functional Ecology*, 34(1): 203–216.
- Hoye, B. J., Buttemer, W. A.** (2011) Inexplicable inefficiency of avian molt? Insights from an opportunistically breeding arid–zone species, *Lichenostomus penicillatus*. *PLoS One*, 6(2), e16230.
- Hurlbert, S. H.** (1984) Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs*, 54(2): 187-211.
- Husby, A., Kruuk, L. E. B., Visser, M. E.** (2009) Decline in the frequency and benefits of multiple brooding in great tits as a consequence of a changing environment. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1663): 1845-1854.
- IPCC** (2007) *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental panel on Climate Change* (S. Solomon, D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K. B. Averyt, M. Tignor, H. L. Miller, Eds.). Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York.
- IPCC** (2019a) Climate Change and Land: an IPCC special report on climate change, desertification, land degradation, sustainable land management, food security, and greenhouse gas fluxes in terrestrial ecosystems [PR Shukla, J Skea, E Calvo Buendia, V Masson-Delmotte, HO Pörtner, DC Roberts, P Zhai, R Slade, S Connors, R van Diemen, M Ferrat, E Haughey, S Luz, S Neogi, M Pathak, J Petzold, J Portugal Pereira, P Vyas, E Huntley, K Kissick, M Belkacemi, J Malley, (eds.)]. In press.
- IPCC** (2019b) Annex I: Glossary (N. M. Weyer, Ed.). En: *IPCC Special Report on the Ocean and Cryosphere in a Changing Climate* (H-O, Pörtner, D. C. Roberts, V. Masson-Demotte, P. Zhai, M. Tignor, E. Poloczanska, K. Mintenbeck, A. Alegría, M. Nicolai, A. Okem, J. Petzold, B. Rama, N. M. Weyer, Eds.). Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York.
- IPCC** (2021) *Climate Change 2021. The Physical Science Basis*, Intergovernmental Panel on Climate Change.

- IPCC** (2022) Summary for Policymakers (H-O. Pörtner, D. C. Roberts, E. S. Poloczanska, K. Mintenbeck, M. Tignor, A. Alegría, M. Craig, S. Langsdorf, S. Löschke, V. Möller, A. Okem, Eds). En: *Climate Change 2022: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (H-O. Pörtner, D. C. Roberts, M. Tignor, E. S. Poloczanska, K. Mintenbeck, A. Alegría, M. Craig, S. Langsdorf, S. Löschke, V. Möller, A. Okem, B. Rama, Eds.). Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, NY, USA.
- Isomaa, M., Kaitala, V., Laakso, J.** (2014). Determining the impact of initial age structure on the recovery of a healthy over-harvested population. *Ecological Modelling*, 286: 45–52.
- Jankowiak, L., Pietruszewska, H., Wysocki, D.** (2014) Weather conditions and breeding season length in blackbird (*Turdus merula*). *Folia Zoologica*, 63(4): 245–250.
- Jenni, L., Winkler, R.** (2020) *Moult and ageing of European passerines*. (2 ed.) Bloomsbury Publishing, London.
- Jentsch, A., Kreyling, J., Beierkuhnlein, C.** (2007) A new generation of climate change experiments: events, not trends. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5(7): 315–324.
- Jiguet, F., Julliard, R., Thomas, C. D., Dehorter, O., Newson, S. E., Couvet, D.** (2006) Thermal range predicts bird population resilience to extreme high temperatures. *Ecology letters*, 9(12): 1321–1330.
- Jones, T., Cusack, J. J., Pozo, R. A., Smit, J., Mkuburo, L., Baran, P., Lobora, A. L., Mduma, S., Foley, C.** (2018). Age structure as an indicator of poaching pressure: Insights from rapid assessments of elephant populations across space and time. *Ecological Indicators*, 88: 115–125.
- Källander, H., Hasselquist, D., Hedenström, A., Nord, A., Smith, H. G., Nilsson, J. Å.** (2017) Variation in laying date in relation to spring temperature in three species of tits (Paridae) and pied flycatchers *Ficedula hypoleuca* in southernmost Sweden. *Journal of Avian Biology*, 48(1): 83–90.

- Kiat, Y., Sapir, N.** (2018) Life-history trade-offs result in evolutionary optimization of feather quality. *Biological Journal of the Linnean Society*, 20: 1-12.
- Kiat, Y., Vortman, Y., Sapir, N.** (2019) Feather moult and bird appearance are correlated with global warming over the last 200 years. *Nature Communications*, 10(1): 2540.
- King, J. R.** (1973) The annual cycle of the Rufous–collared sparrow (*Zonotrichia capensis*) in three biotopes in north–western Argentina. *Journal of Zoology*, 170(2): 163–188.
- Krams, I.** (2002). Mass-dependent take-off ability in wintering great tits (*Parus major*): Comparison of top-ranked adult males and subordinate juvenile females. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 51(4): 345–349.
- Krams, I., Cīrule, D., Krama, T., Vrublevska, J.** (2011). Extremely low ambient temperature affects haematological parameters and body condition in wintering Great Tits (*Parus major*). *Journal of Ornithology*, 152(4): 889–895.
- Laaksonen, T., Ahola, M., Eeva, T., Väisänen, A., Lehikoinen, E.** (2006) Climate change, migratory connectivity and changes in laying date and clutch size of the pied flycatcher. *Oikos*, 114(2): 277-290.
- Liao, W. B., Luo, Y., Lou, S. L., Lu, D., Jehle, R.** (2016). Geographic variation in life-history traits: Growth season affects age structure, egg size and clutch size in Andrew's Toad (*Bufo andrewsi*). *Frontiers in Zoology*, 13(1): 1–9.
- Macthur, R. H.** (1964) Environmental factors affecting species diversity. *American Naturalist*, 98(903): 387-397.
- Marasco, V., Spencer, K. A.** (2015) Improvements in our understanding of behaviour during incubation. En: *Nests, eggs, and incubation. New ideas about avian reproduction* (D. C. Deeming, S. J. Reynolds, Eds.). Oxford University Press, New York, NY, USA.
- Marques-Santos, F., Dingemanse, N. J.** (2020) Weather effects on nestling survival of great tits vary according to the developmental stage. *Journal of Avian Biology*, 51(10).

- Marrot, P., Garant, D., Charmantier, A.** (2017) Multiple extreme climatic events strengthen selection for earlier breeding in a wild passerine. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372(1723): 20160372.
- Martin, K., Wiebe, K. L.** (2004) Coping mechanisms of alpine and arctic breeding birds: Extreme weather and limitations to reproductive resilience. *Integrative and Comparative Biology*, 44(2): 177-185.
- Maxwell, S. L., Butt, N., Maron, M., McAlpine, C. A., Chapman, S., Ullmann, A., Segan, D. B., Watson, J. E. M.** (2018) Conservation implications of ecological responses to extreme weather and climate events. *Diversity and Distributions*, 25(4): 613-625.
- McCleery, R. H., Clobert, J., Julliard, R., Perrins, C. M., Julliard, R.** (1996). Nest predation and delayed cost of reproduction in the Great Tit. *Journal of Animal Ecology*, 65(1): 96–104.
- McCleery, R. H., Perrins, C. M.** (1998) Temperature and egg-laying trends. *Nature*, 391: 30-31.
- McKeever, K. H., Eaton, T. L., Geiser, S., Kearns, C. F., Lehnhard, R. A.** (2010) Age related decreases in thermoregulation and cardiovascular function in horses. *Equine Veterinary Journal*, 42(38): 220–227.
- Menzel, A., Fabian, P.** (1999) Growing season extended in Europe. *Nature*, 397(6721): 659.
- Miller, A. H.** (1961) Molt cycles in equatorial Andean Sparrows. *The Condor*, 63(2): 143–161.
- Møller, A. P., Flensted-Jensen, E., Klarborg, K., Mardal, W., Nielsen, J.** (2010) Climate change affects the duration of the reproductive season in birds. *Journal of Animal Ecology*, 79(4): 777-784.
- Møller, A. P., Nielsen, J. T.** (2018) The trade-off between rapid feather growth and impaired feather quality increases risk of predation. *Journal of Ornithology*, 159: 165-171.

- Monroe, A. P., Hallinger, K. K., Brasso, R. L., Cristol, D. A.** (2008) Occurrence and implications of double brooding in a southern population of Tree Swallows. *The Condor*, 110(2): 382–386.
- Morales, J., Moreno, J., Merino, S. Sanz, J. J., Tomás, G., Arriero, E., Lobato, E., Martínez-De La Puente, J.** (2007) Early moult improves local survival and reduces reproductive output in female pied flycatchers. *Ecoscience*, 14(1): 31–39.
- Moreno, J.** (2004) Moulting–breeding overlap and fecundity limitation in tropical birds: a link with immunity? *Ardeola*, 51(2): 471–476.
- Moreno, J., Carlson, A.** (1980) Clutch size and the costs of incubation in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Ornis Scandinavica*, 20: 123–128.
- Moreno, J., Sanz, J., Merino, S., Arriero, E.** (2001) Daily energy expenditure and cell-mediated immunity in pied flycatchers while feeding nestlings: interaction with moult. *Oecologia*, 129: 492–497.
- Morrison, C. A., Baillie, S. R., Clark, J. A., Johnston, A., Leech, D. I., Robinson, R. A.** (2015) Flexibility in the timing of post-breeding moult in passerines in the UK. *Ibis*, 157(2): 340–350.
- Moyes, K., Nussey, D. H., Clements, M. N., Guinness, F. E., Morris, A., Morris, S., Pemberton, J. M., Kruuk, L. E. B., Clutton-Brock, T. H.** (2011) Advancing breeding phenology in response to environmental change in a wild red deer population. *Global Change Biology*, 17(7): 2455–2469.
- Nadal, J., Ponz, C., Margalida, A.** (2021) The end of primary moult as an indicator of global warming effects in the Red-legged Partridge *Alectoris rufa*, a medium sized, sedentary species. *Ecological Indicators*, 122: 107287.
- Najmanová, L., Adamík, P.** (2009) Effect of climatic change on the duration of the breeding season in three European thrushes. *Bird Study*, 56(3): 349–356.
- Nesterkova, D. V.** (2019). Impact of industrial pollution on the age structure of European Mole (*Talpa europaea* L.) populations. *Russian Journal of Ecology*, 50(6): 578–582.
- Newton, I.** (2009) Moult and plumage. *Ringling & Migration*, 24: 220–226.

- Nord, A., Williams, J. B.** (2015) The energetic costs of incubation. En: *Nests, Eggs, and Incubation: New Ideas about Avian Reproduction*: 152–170 (D. C. Deeming, S. J. Reynolds, Eds.). Oxford University Press, Oxford.
- Öberg, M., Arlt, D., Pärt, T., Laugen, A. T., Eggers, S., Low, M.** (2015) Rainfall during parental care reduces reproductive and survival components of fitness in a passerine bird. *Ecology and Evolution*, 5(2): 345–356.
- Ojanen, M., Orell, M.** (1982) Onset of moult among breeding Pied Flycatchers (*Ficedula hypoleuca*) in Northern Finland. *Vogelwarte*, 31(4): 445–451.
- Orell, M., Belda, E. J.** (2002). Delayed cost of reproduction and senescence in the willow tit *Parus montanus*. *Journal of Animal Ecology*, 71: 55–64.
- Orell, M., Ojanen, M.** (1980) Overlap between breeding and moulting in the Great Tit *Parus major* and Willow Tit *P. montanus* in northern Finland. *Ornis Scandinavica*, 11: 43–49.
- Ozgul, A., Childs, D. Z., Oli, M. K., Armitage, K. B., Blumstein, D. T., Olson, L. E., Tuljapurkar, S., Coulson, T.** (2010) Coupled dynamics of body mass and population growth in response to environmental change. *Nature*, 466(7305), 482–485.
- Pagani-Núñez, E., Ruiz, Í., Quesada, J., Negro, J. J., Senar, J. C.** (2011) The diet of Great Tit *Parus major* nestlings in a Mediterranean Iberian forest: the important role of spiders. *Animal Biodiversity and Conservation*, 34(2): 355–361.
- Parmesan, C.** (2007) Influences of species, latitudes and methodologies on estimates of phenological response to global warming. *Global Change Biology*, 13(9): 1860–1872.
- Parmesan, C., Root, T. L., Willig, M. R.** (2000) Impacts of extreme weather and climate on terrestrial biota. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 81: 443–450.
- Parmesan, C., Yohe, G.** (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421(6918): 37–42.
- Payne, R. B.** (1972) Mechanisms and control of molt. En: *Avian biology*, 2: 103–155 (D. S. Farner, J. R. King, Eds.). Academic Press, New York.

- Pereira, S. C., Marta-Almeida, M., Carvalho, A. C., Rocha, A.** (2017). Heat wave and cold spell changes in Iberia for a future climate scenario. *International Journal of Climatology*, 37(15): 5192–5205.
- Pérez, J. J. M., Navarro, M. J. E., Cantos, J. O.** (2015) Statistical downscaling and attribution of air temperature change patterns in the Valencia region (1948–2011). *Atmospheric Research*, 156: 189–212.
- Perrins, C. M., McCleery, R. H.** (1989) Laying dates and clutch size in the great tit. *The Wilson Bulletin*, 236-253.
- Pimentel, C., Nilsson, J. Å.** (2009) Response of passerine birds to an irruption of Pine Processionary Moth *Thaumetopoea pityocampa* population with a shifted phenology. *Ardeola*, 56(2): 189-203.
- Pinilla, J.** (Coord.) (2000) *Manual para el anillamiento científicos de aves*. SEO/BirdLife y DGCN-MIMAM. Madrid, España.
- Pipoly, I., Preiszner, B., Sándor, K., Sinkovics, C., Seress, G., Vincze, E., Bókony, V., Liker, A.** (2022). Extreme hot weather has stronger impacts on avian reproduction in forests than in cities. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10.
- Queller, D. C.** (1997) Why do females care more than males? *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 264(1388): 1555–1557.
- R Core Team**, (2014) *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponible en: <http://www.R-project.org/>
- Radford, A. N., McCleery, R. H.; Woodburn, R. J. W., Morecroft, M. D.** (2001) Activity patterns of parent great tits *Parus major* feeding their young during rainfall. *Bird Study*, 48(2): 214-220.
- Reed, T. E., Jenouvrier, S., Visser, M. E.** (2013) Phenological mismatch strongly affects individual fitness but not population demography in a woodland passerine. *Journal of Animal Ecology*, 82(1): 131–144.
- Reid, J. M., Ruxton, G. D., Monaghan, P., Hilton, G. M.** (2002) Energetic consequences of clutch temperature and clutch size for uniparental intermittent incubator: the starling. *Auk*, 119(1): 54–61.

- Rivas-Martínez, S.** (1982) Series de vegetación de la región Eurosiberiana de la Península Ibérica. *Lazaroa*, 4: 155-166.
- Rodríguez, S., Barba, E.** (2016) Effects of cool nest microclimates on nestling development: an experimental study with Mediterranean great tits *Parus major*. *Ardeola*, 63: 251-260.
- Rodríguez, C., Bustamante, J.** (2003) The effect of weather on lesser kestrel breeding success: can climate change explain historical population declines? *Journal of Animal Ecology*, 72: 793-810.
- Rohwer, S., Ricklefs, R. E., Rohwer, V. G., Copple, M. M.** (2009) Allometry of the duration of flight feather molt in birds. *PLoS Biology*, 7, e1000132.
- Sáez-Royuela, R.** (1990). La guía de Incafo de las aves de la península ibérica y Baleares. Incafo, Madrid.
- Sala, J. Q., Chiva, E. M., Vázquez, V. Q.** (2018) La elevación de las temperaturas en el norte de la Comunidad Valenciana: valor y naturaleza (1950-2016). *Investigaciones Geográficas*, 69: 41-53.
- Santos, T., Tellería, J. L.** (1998). *Efectos de la fragmentación de los bosques sobre los vertebrados en las mesetas ibéricas*. Organismo Autónomo de Parques Nacionales, Ministerio de Medio Ambiente, Colección Técnica, Madrid.
- Sanz, J. J.** (1999) Seasonal variation in reproductive success and post-nuptial moult of blue tits in southern Europe: an experimental study. *Oecologia*, 121: 377–382.
- Sanz, J. J., Moreno, J., Merino, S., Tomás, G.** (2004) A trade-off between two resource-demanding functions: post-nuptial moult and immunity during reproduction in male pied flycatchers. *Journal of Animal Ecology*, 73(3): 441–447.
- Senécal, S., Mouchet, A., Dingemanse, N. J.** (2021) Life-history trade-offs, density, lay date –not personality– explain multibroodedness in great tits. *Behavioral Ecology*: 32(6): 1114-1126.
- Seneviratne, S. I., Zhang, X., Adnan, M., Badi, W., Dereczynski, C., Di Luca, A., Ghosh, S., Iskandar, I., Kossin, J., Lewis, S., Otto, F., Pinto, I., Satoh, M., Vicente-Serrano, S. M., Wehner, M., Zhou, B.** (2021) Weather and Climate

Extreme Events in a Changing Climate. En: *Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (V. Masson-Delmotte, P. Zhai, A. Pirani, S. L. Connors, C. Péan, S. Berger, N. Caud, Y. Chen, L. Goldfarb, M. I. Gomis, M. Huang, K. Leitzell, E. Lonnoy, J. B. R. Matthews, T. K. Maycock, T. Waterfield, O. Yelekçi, R. Yu, B. Zhou, Eds.). Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.

Sergio, F., Tavecchia, G., Tanferna, A., Blas, J., Blanco, G., Hiraldo, F. (2019). When and where mortality occurs throughout the annual cycle changes with age in a migratory bird: individual vs population implications. *Scientific Reports*, 9(1): 17352.

Sheldon, B. C., Kruuk, L. E. B., Alberts, S. C. (2022). The expanding value of long-term studies of individuals in the wild. *Nature Ecology and Evolution*, 6(12): 1799-1801.

Siikamäki, P. (1998) Limitation of reproductive success by food availability and breeding time in Pied Flycatchers. *Ecology*, 79(5): 1789-1796.

Siikamäki, P., Hovi, M., Rätti, O. (1994) A trade-off between current reproduction and moult in the pied flycatcher—an experiment. *Functional Ecology*, 8: 587–593.

Smith, M. D. (2011) An ecological perspective on extreme climatic events: a synthetic definition and framework to guide future research. *Journal of Ecology*, 99(3): 656-663.

Smith, H. G., Källander, H., Fontell, K., Ljungström, M. (1988) Feeding frequency and parental division of labour in the double-brooded great tit *Parus major*: effects of manipulating brooding size. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 22: 447-453.

Sorace, A., Consiglio, C., Tanda, F., Lanzuisi, E., Cattaneo, A., Iavicoli, D. (2000) Predation by snakes on eggs and nestlings of Great Tit *Parus major* and Blue Tit *P. caeruleus*. *Ibis*, 142(2): 328–330.

Stearns, S. C. (1992) *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press: Oxford, UK.

- Suárez-Gutiérrez, L., Müller, W. A., Marotzke, J.** (2023) Extreme heat and drought typical of an end-of-century climate could occur over Europe soon and repeatedly. *Communications Earth & Environment*, 4(1): 415.
- Svensson, E.** (1992) *Identification Guide to European Passerines* (4 ed.). British Trust for Ornithology, Stockholm.
- Svensson, E.** (1995) Avian reproductive timing: when should parents be prudent? *Animal Behaviour*, 49(6): 1569–1575.
- Svensson, E., Nilsson, J. Å.** (1997) The trade-off between molt and parental care: A sexual conflict in the blue tit? *Behavioral Ecology*, 8(1): 92–98.
- Swanson, D. L., Vézina, F., McKechnie, A. E., Nord, A.** (2022). Avian behavioral and physiological responses to challenging thermal environments and extreme weather events. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10: 1034659.
- Székely, M., Garai, J.** (2018) Thermoregulation and age. *Handbook of Clinical Neurology*, 156: 377–395.
- Teitelbaum, C. S., Converse, S. J., Fagan, W. F., Böhning-Gaese, K., O'Hara, R. B., Lacy, A. E., Mueller, T.** (2016). Experience drives innovation of new migration patterns of whooping cranes in response to global change. *Nature Communications*, 7: 12793.
- Tellería, J. L., Asensio, B., Díaz, M.** (1999). *Aves Ibéricas. II Paseriformes*. J. M. Reyero Ed., Madrid.
- Thackeray, S. J., Henrys, P. A., Hemming, D., Bell, J. R., Botham, M. S., Burthe, S., Helaouet, P., Johns, D. G., Jones, I. D., Leech, D. I., Mackay, E. B., Massimino, D., Atkinson, S., Bacon, P. J., Brereton, T. M., Carvalho, L., Clutton-Brock, T. H., Duck, C., Edwards, M., Elliott, J. M., Hall, S. J. G., Harrington, R., Pearce-Higgins, J. W., Høye, T. T., Kruuk, L. E. B., Pemberton, J. M., Sparks, T. H., Thompson, P. M., White, I., Winfield, I. J., Wanless, S.** (2016) Phenological sensitivity to climate across taxa and trophic levels. *Nature*, 535(7611): 241–245.

- Tiainen, J. U. H. A.** (1981) Timing on the onset of postnuptial moult in the willow warbler *Phylloscopus trochilus* in relation to breeding in southern Finland. *Ornis Fennica*, 58(2): 56–63.
- Tobolka, M., Zolnierowicz, K. M., Reeve, N. F.** (2015) The effect of extreme weather events on breeding parameters of the White Stork *Ciconia ciconia*. *Bird Study*, 62(3): 377–385.
- Tomczyk, A. M., Pólrolniczak, M., Bednorz, E.** (2017). Circulation conditions' effect on the occurrence of heatwaves in Western and Southwestern Europe. *Atmosphere*, 8(2): 31.
- Tomotani, B. M., Mujires, F. T., Koelman, J., Casagrande, S., Visser, M. E.** (2018) Simulated moult reduces flight performance but overlap with breeding does not affect breeding success in a long-distance migrant. *Functional Ecology*, 32(2), 389–401.
- Tomotani, B. M., van der Jeugd, H., Gienapp, P., de la Hera, I., Pilzecker, J., Teichmann, C., Visser, M. E.** (2017) Climate change leads to differential shifts in the timing of annual cycle stages in a migratory bird. *Global Change Biology*, 24(2): 823–835.
- Townsend, A. K., Sillett, T. S., Lany, N. K., Kaiser, S. A., Rodenhouse, N. L., Webster, M. S., Holmes, R. T.** (2013) Warm springs, early lay dates, and double brooding in a North American migratory songbird, the Black-throated blue warbler. *PLoS One*, 8(4), e59467
- Trisos, C. H., Merow, C., Pigot, A. L.** (2020) The projected timing of abrupt ecological disruption from climate change. *Nature*, 580(7804): 496–501.
- Tryjanowski, P., Sparks, T. H., Kuczyński, L., Kuźniak, S.** (2004) Should avian egg size increase as a result of global warming? A case study using the red-backed shrike (*Lanius collurio*). *Journal of Ornithology*, 145: 264–268.
- Tryjanowski, P., Sparks, T. H., Profus, P.** (2009) Severe flooding causes a crash in production of white stork (*Ciconia ciconia*) chicks across Central and Eastern Europe. *Basic and Applied Ecology*, 10(4): 387–392.

- Underhill, L. G., Prys-Jones, R. P., Dowsett, R. J., Herroelen, P., Johnson, D. N., Lawn, M. R., Norman, S. C., Pearson, D. J., Tree, J. (1992)** The biannual primary moult of willow warblers *Phylloscopus trochilus* in Europe and Africa. *Ibis*, 134(3): 286-297.
- van de Pol, M., Ens, B. J., Heg, D., Brouwer, L., Krol, J., Maier, M., Exo, K. M., Oosterbeek, K., Lok, T., Eising, C. M., Koffijberg, K. (2010)** Do changes in the frequency, magnitude and timing of extreme climatic events threaten the population viability of coastal birds? *Journal of Applied Ecology*, 47(4): 720-730.
- van de Pol, M., Jenouvrier, S., Cornelissen, J. H., Visser, M. E. (2017)** Behavioural, ecological and evolutionary responses to extreme climatic events: challenges and directions. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372(1723): 20160134.
- van de Pol, M., Osmond, H. L., Cockburn, A. (2012)**. Fluctuations in population composition dampen the impact of phenotypic plasticity on trait dynamics in superb fairy-wrens. *Journal of Animal Ecology*, 81(2): 411-422.
- van de Steen, E., Pinxten, R., Jaspers, V. L., Covaci, A., Barba, E., Carere, C., Cichón, M., Dubiec, A., Eeva, T., Heeb, P., Kempenaers, B., Lifjeld, J. T., Lubjuhn, T., Mänd, R., Massa, B., Nilsson, J. Å., Norte, A. C., Orell, M., Podzemny, P., Sanz, J. J., Senar, J. C., Soler, J. J., Sorace, A., Török, J., Visser, M. E., Winkel, W., Eens, M. (2009)** Brominated flame retardants and organochlorines in the European environment using great tit eggs as a biomonitoring tool. *Environment international*, 35(2): 310-317.
- van Noordwijk, A. J., 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.
- Vaugoyeau, M., Adriaensen, F., Artemyev, A., Bañbura, J., Barba, E., Biard, C., Blondel, J., Bouslama, Z., Bouvier, J. C., Camprodon, J., Cecere, F., Charmantier, A., Charter, M., Cichoń, M., Cusimano, C., Czeszczewik, D., Demeyrier, V., Doligez, B., Doutrelant, C., Dubiec, A., Eens, M., Eeva, T., Faivre, B., Ferns, P. N., Forsman, J. T., García-del-Rey, E., Goldshtein, A., Goodenough, A. E., Gosler, A. G., Grégoire, A., Gustafsson, L., Harnist, I.,**

- Hartley, I. R., Heeb, P., Hinsley, S. A., Isenmann, P., Jacob, S., Juškaitis, R., Korpimäki, E., Krams, I., Laaksonen, T., Lambrechts, M. M., Leclercq, B., Lehikoinen, E., Loukola, O., Lundberg, A., Mainwaring, M. C., Mänd, R., Massa, B., Mazgajski, T. D., Merino, S., Mitrus, C., Mönkkönen, M., Morin, X., Nager, R. G., Nilsson, J. Å., Nilsson, S. G., Norte, A. C., Orell, M., Perret, P., Perrins, C. M., Pimentel, C. S., Pinxten, R., Richner, H., Robles, H., Rytönen, S., Senar, J. C., Seppänen, J. T., da Silva, L. P., Slagsvold, T., Solonen, T., Sorace, A., Stenning, M. J., Tryjanowski, P., Numers, M., Walankiewicz, W., Møller, A. P. (2016) Interspecific variation in the relationship between clutch size, laying date and intensity of urbanization in four species of hole-nesting bird. *Ecology and Evolution*, 6 (16): 5907-5920.
- Vaugoyeau, M., Meylan, S., Biard, C. (2017) How does an increase in minimum daily temperatures during incubation influence reproduction in the great tit *Parus major*? *Journal of Avian Biology*, 48(5): 714-725.
- Vicente-Serrano, S. M., Rodríguez, E. (2017) Tendencias recientes de las variables atmosféricas en España. *CLIVAR Exchanges*, 73: 20–23.
- Videler, J. J. (2006) *Avian flight*. Oxford University Press: Oxford, UK.
- Visser, M. E., Adriaansen, F., van Balen, J. H., Blondel, J., Dhondt, A. A., van Dongen, S., du Feu, C., Ivankina, E. V., Kerimov, A. B., de Laet, J., Matthysen, E., McCleery, R. H., Orell, M., Thomson, D. L. (2003) Variable responses to large-scale climate change in European *Parus* populations. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270: 367–372.
- Visser, M. E., Van Noordwijk, A. J., Tinbergen, J. M., Lessells, C. M. (1998) Warmer springs lead to mistimed reproduction in great tits (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 265(1408): 1867-1870.
- Walther, G. R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T. J. C., Frometin, J. M., Hoegh-Guldberg, O., Bairlein, F. (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416(6879): 389-395.

- Wang, J., Guan, Y., Wu, L., Guan, X., Cai, W., Huang, J., Dong, W., Zhang, B.** (2021). Changing lengths of the four seasons by global warming. *Geophysical Research Letters*, 48(6): e2020GL091753.
- Westneast, D. F., Sherman, P. W.** (1993) Parentage and the evolution of parental behavior. *Behavioral Ecology*, 4(1): 66–77.
- Wilkin, T. A., King, L. E., Sheldon, B. C.** (2009) Habitat quality, nestling diet, and provisioning behaviour in great tits *Parus major*. *Journal of Avian Biology*, 40(2): 135-145.
- Wilkinson, R.** (1983) Biannual breeding and moult– breeding overlap of the Chesnut-bellied Starling *Spreo pulcher*. *Ibis*, 125(3): 353–361.
- Williams, T. D.** (2012) *Physiological Adaptations for Breeding in Birds*. Princeton University Press: Oxford, UK.
- World Meteorological Organization** (2023) Past eight years confirmed to be the eight warmest in record. Disponible en: <https://public-old.wmo.int/en/media/press-release/past-eight-years-confirmed-be-eight-warmest-record> (consultado el 4 de enero de 2024)
- Wyndham, E.** (1986) Length of birds' breeding seasons. *American Naturalist*, 128(2): 155-164.
- Yom-Tov, Y.** (1987) The reproductive rates of Australian passerines. *Wildlife Research*, 14(3): 319-330.
- Zagkle, E., Grosiak, M., Bauchinger, U., Sadowska, E. T.** (2020) Rest-phase hypothermia reveals a link between aging and oxidative stress: a novel hypothesis. *Frontiers in Physiology*, 11: 575060.
- Zar, J. H.** (1996) *Biostatistical analyses* (3 ed.). Prentice-Hall, New Jersey.
- Zuur, A. F., Leno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A., Smith, G. M.** (2009) *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. Series: Statistics for Biology and Health. Springer, New York.