

Carbonero común – *Parus major* (Linnaeus, 1758)

Francisco Atiénzar, Elena Álvarez y Emilio Barba
Instituto “Cavanilles” de Biodiversidad y Biología Evolutiva (ICBiBE)
Departamento de Vertebrados Terrestres, Universidad de Valencia
C/ Catedrático José Beltrán nº 2, 46980 Paterna (Valencia)

Versión 12-04-2016

Versiones anteriores: 5-12-2012



© R. Arroyo

Identificación y morfología

El Carbonero común *Parus major* es el párido (Familia Paridae) de mayor tamaño, con una longitud aproximada de 12-14 cm, cabeza redondeada y relativamente grande, alas cortas (22,5 y 25,5 cm) y un peso de 17-19 g (Sáez-Royuela, 1990; Cramp y Perrins, 1993). Para Cataluña, la longitud de la tercera primaria está alrededor de los 57,3 mm tras la muda, y la masa corporal está alrededor de los 17,2 g (ICO, 2012). Resumiendo las descripciones de Sáez-Royuela (1990), Cramp y Perrins (1993), Svensson (1998) y Mullarney et al. (2003), el plumaje en los adultos es verde-oliváceo en sus partes superiores, algo más amarillento en la nuca y con el obispillo más grisáceo. Partes inferiores amarillas, con una banda negra central que parte de la cabeza y atraviesa longitudinalmente pecho y vientre, excepto en los juveniles en los que la banda ventral es más estrecha y corta, no llegando a alcanzar el vientre (Del Val et al., 2010). La cabeza es negra, con manchas blancas en las mejillas. Las alas son negruzcas, aunque los bordes de las cobertoras mayores, de color blanco amarillento, configuran una banda blancuzca en las alas. La cola es parda, con ribetes gris-azulados, y con los bordes externos de las plumas exteriores de la cola blanquecinos. Su pico es negro y las patas de un color gris azulado.

Parte de la variación de la coloración basada en melanina está determinada por la microestructura de las plumas (Galván, 2011)¹.

No se conocen los factores responsables de que la coloración basada en carotenoides de los individuos juveniles es menos coloreada que en adultos. Un estudio ha demostrado que el estatus nutricional no difirió entre juveniles y adultos, indicando que no hubo un aumento con la edad en la eficiencia de forrajeo (Giraudeau et al., 2014)¹.

Biometría y masa corporal

Para una población de Madrid, el peso medio de la especie es de 18,6 (n = 17 individuos; Carrascal y Moreno, 1992). El tamaño medio del pico es de 11,68 ± 0,08 mm (DT; n= 78 individuos para la población de Alcoy, Alicante) y de 11,94 ± 0,78 mm (DT; n= 17 individuos para la población de Sagunto, Valencia; Atiénzar et al., 2009). Longitud media del tarso entre 19,27 ± 0,30 mm y 19,23 ± 0,13 mm (n = 138 hembras) para dos poblaciones de Alcoy (ver Tabla 1; Atiénzar, 2009).

Tanto el índice de condición corporal (residuos de la regresión peso/tarso) como el índice de grasa aumentaron a lo largo del día (Norte et al., 2009a). El índice del músculo pectoral varía estacionalmente, siendo menor en primavera, siendo las variaciones estacionales de los índices de condición corporal y de grasa subcutánea variables entre años (Norte et al., 2009a). Por otro lado, la infección por parásitos sanguíneos afecta negativamente al índice de condición corporal (Norte et al., 2009b).

Dimorfismo sexual

Los sexos son similares en plumaje, aunque las hembras tienen unos tonos en general más apagados y una banda negra en el pecho más estrecha que los machos, que además se desdibuja en el vientre (Figura 1). Atendiendo a la coloración amarilla del vientre, los machos tienen unos valores de luminosidad, saturación y tono más altos que las hembras (Figueroa y Senar, 2005; Atiénzar, 2009; Del Val et al., 2010).



Figura 1. Macho (izquierda) y hembra (centro) de Carbonero común, y macho y hembra en el interior de una caja-nido (derecha). © E. Álvarez

Los machos son en general más grandes y pesados que las hembras. Por ejemplo, datos para Cataluña muestran que la longitud de la tercera primaria está alrededor de los 57,6 mm para los machos y los 55,8 mm para las hembras, siendo los pesos aproximados, respectivamente, de 17,4 y 16,5 g (ICO, 2012). En una muestra en piel de Mallorca, la longitud del ala mide de media 72,2 mm en machos (rango= 70-75 mm; n= 16) y 70,8 mm en hembras (rango= 69-74 mm; n= 12) (Cramp y Perrins, 1993). Los machos tienen mayor índice de músculo pectoral que las hembras (Norte et al., 2009a).

Fisiología

Existen datos para diversos parámetros bioquímicos y hematológicos en una población de Carbonero común nidificante en un bosque mixto caducifolio en Choupal (Coimbra, Portugal; Norte et al., 2008a, 2009a, b, 2010a), y en varias poblaciones cerca de Figueira da Foz (Norte et al., 2010b). En concreto, en Norte et al. (2009a) puede encontrarse información detallada por edad y sexo de los individuos, por años (2003-2006), y por periodos (primavera, otoño e invierno) para los siguientes parámetros: hematocrito (volumen de células sanguíneas en relación al volumen total de sangre), hemoglobina, número de leucocitos, relación heterófilos/linfocitos (H/L), proteínas plasmáticas, actividad de la acetil- y la butirilcolinesterasas y de la glutatión peroxidasa. Entre éstos, la colinesterasa, la glutatión peroxidasa, los leucocitos y H/L tienen una elevada repetibilidad en muestras tomadas con una diferencia de 45 días, por lo que son buenos indicadores del estado fisiológico de los individuos (Norte et al. 2008a).

El hematocrito se incrementa con la edad en las hembras, pero decrece en los machos, y es mayor en primavera que en otoño (Norte et al., 2009a). El índice de hemoglobina y H/L aumentan con la edad, pero el de hemoglobina es en general mayor en invierno que en primavera, mientras que H/L es mayor en primavera (Norte et al., 2009a). El número de leucocitos es bastante estable, con tendencia a disminuir en otoño (Norte et al., 2009a).

La acetilcolinesterasa disminuye con la edad, mientras que la butirilcolinesterasa aumenta (Norte et al., 2009a). Estos dos, y el resto de parámetros bioquímicos, muestran variación estacional y anual (Norte et al., 2009a).

La exposición a elevados niveles de contaminación atmosférica, derivados de una fábrica de celulosa, incrementa la actividad de la glutatión peroxidasa, no detectándose efectos sobre otros parámetros bioquímicos o hematológicos estudiados (Norte et al., 2010b). Por otra parte, la infección por parásitos sanguíneos tiene efectos negativos sobre los niveles de proteínas plasmáticas, la hemoglobina, la actividad de la glutatión peroxidasa y el número de leucocitos (Norte et al., 2009b).

Norte et al. (2008b) ofrecen información de parámetros bioquímicos y fisiológicos de los pollos en la población de Choupal, y su variación durante el día y con el año de muestreo, con la fecha de eclosión, con el tamaño de nidada y con el tipo (primera o segunda) de puesta. Los valores para las proteínas plasmáticas, la colinesterasa total, la acetilcolinesterasa y la hemoglobina aumentaron durante el día. Los valores de colinesterasa total, hemoglobina y hematocrito disminuyeron al avanzar la estación. El nivel de hematocrito se incrementó con el tamaño de la nidada, y fue menor en los pollos de segundas puestas que en los de primeras.

Muda

El patrón general para la especie es una muda postnupcial completa (Figura 2), desde julio hasta octubre, y una muda postjuvenil parcial (Cramp y Perrins, 1993).



Figura 2. Ejemplar de Carbonero común realizando una muda completa. © E. Álvarez

En los adultos, la muda de las primarias se realiza entre finales de junio y finales de octubre, aunque a finales de septiembre está prácticamente finalizada (ICO, 2012). Ponce et al. (2005) han estudiado en detalle la muda postjuvenil en la Comunidad de Madrid. Concluyen que abarca todas las cobertoras mayores y la cobertora carpal (98% de las aves), las dos terciarias internas (99%), y las rectrices (93%). La muda de las plumas del álula es más variable, pudiendo mudarse entre una (la interna; 95% de los casos), hasta las tres (67%), siendo muy rara la muda de alguna secundaria (la interna en el 4% de casos) y de forma extraordinaria alguna primaria. Los individuos de primer año (otoño) o segundo año (primavera) muestran un contraste entre las grandes cobertoras mudadas, con borde azul, y las cobertoras primarias juveniles grises. Los adultos presentan todas las plumas del ala con borde azulado (www.ibercajalav.net; Figura 3).



Figura 3. Distinción entre jóvenes (edad 5), con las cobertoras mayores sin mudar, de color pardo (izquierda) y adultos (edad 6), con las cobertoras mayores mudadas, de color azulado (derecha). © E. Álvarez

La coloración amarilla del vientre va palideciendo con el tiempo después de la muda, la coloración verdosa de la espalda se va oscureciendo, y la coloración negra de la cabeza es constante a lo largo del ciclo anual (Figueroa y Senar, 2005).

Variación geográfica

Dentro de la especie, la variación geográfica es marcada. Las variaciones conciernen a la cantidad de pigmentación amarilla, la extensión del blanco en la cola, el tamaño (longitud de ala) y la forma del pico. Sin embargo, la variación dentro de cada subespecie es escasa y básicamente clinal: mayor tamaño en poblaciones más norteñas. También se aprecia que las poblaciones situadas más al sur tienen las partes superiores más grisáceas y el amarillo más pálido. En la Península Ibérica la cantidad de blanco disminuye hacia el sur (Cramp y Perrins, 1993).

A menor escala espacial, estudios más detallados, en los que el color se ha medido espectrofotométricamente, han detectado diferencias de coloración en el amarillo del vientre y el verdoso de la espalda (es decir, basados en carotenoides) entre poblaciones relativamente cercanas, aunque en hábitats distintos, en Barcelona (Figueroa y Senar 2005) y Alcoy (Atiénzar, 2009). Sin embargo, parece no existir variación entre sitios en la coloración negra (basada en melaninas) de la cabeza (Figueroa y Senar, 2005).

Hay variación geográfica de la estructura y coloración de las plumas de contorno. En la población de Barcelona, la reflectancia ultravioleta y la brillantez de las plumas amarillas son mayores que la población de Oulu (Finlandia) (Gamero et al., 2015)¹.

Según la clasificación de Harrap y Quinn (1996; ver también Cramp y Perrins, 1993; Glutz von Blotzheim y Bauer, 1993), el llamado “complejo” del Carbonero común estaría formado por 36 subespecies agrupadas en 4 grupos: *major* (desde el norte de África al este de Siberia, incluyendo toda Europa; 11 subespecies), *bokharensis* (Asia central, excluyendo los desiertos y

el Tibet; 3 subespecies), *cinereus* (desde India y sur de China hasta el archipiélago de Malasia; 13 subespecies), y *minor* (desde el este de Siberia hasta el Pacífico, incluyendo el este de China, Japón y el norte de Tailandia; 9 subespecies). Sin embargo, esta clasificación no está del todo clara: el grupo *bokharensis* se ha tratado a veces como una especie diferente (*Parus bokharensis*) (Dickinson, 2003; Gosler y Clement, 2007), e incluso algunos autores separan los cuatro grupos en especies diferentes (Stepanyan, 2003). Se conoce que hay hibridación entre los cuatro grupos en las zonas de contacto (p. ej. Eck y Piechocki, 1977; Gosler, 1993; Harrap y Quinn, 1996; Martens, 1996). Análisis genéticos con marcadores mitocondriales han mostrado que las distancias genéticas entre *major* y *minor*, *major* y *cinereus*, *cinereus* y el resto, y *minor* y el resto, son similares a las de especies reconocidas (Kvist et al., 2003). Por ejemplo, la distancia entre *P. montanus* y *P. palustris* es de 5,39, y entre las subespecies del grupo *major* y *minor* es de 5,94. Sólo *major* y *bokharensis* están relativamente cercanas (2,8). Así, según el concepto biológico de especie, la capacidad que tienen de hibridar unos con otros los uniría a todos en una única especie. Sin embargo, los estudios genéticos, junto con datos bioacústicos y morfológicos de algunos grupos, han llevado recientemente a sugerir la descomposición del complejo en tres especies: *P. major sensu stricto* (incluyendo los grupos *major* y *bokharensis*), *P. minor* y *P. cinereus* (Päckert et al., 2005), aunque esta división no está aceptada internacionalmente (BirdLife International 2012). En todo caso, parece claro, por datos genéticos y bioacústicos, que no es adecuado clasificar al grupo *bokharensis* como una especie diferente a *major*, ya que la cercanía entre estos dos es mayor que entre *major* y *cinereus* o *major* y *minor* (Kvist et al., 2003; Päckert y Martens, 2008).

Según Cramp y Perrins (1993) la subespecie *P. m. major* se encuentra desde Escandinavia a Siberia central y por el suroeste hasta el norte y centro de España. Estos autores asignan el resto de poblaciones ibéricas a la subespecie *P. m. corsus* Kleinschmidt, 1903 presente en Córcega (incluye como sinónimo el taxón *alanorum* Floericke, 1926, descrito de los alrededores de Coimbra). Consideran válida la subespecie *P. m. mallorcae* Jordans, 1913, presente en Mallorca y caracterizada por tener el color amarillo a menudo reducido y las partes inferiores de color amarillo pálido o gris blancuzco.

Las poblaciones continentales europeas de *P. m. major* desde España hasta Finlandia comparten un haplotipo principal y carecen de estructura genética. Estos resultados indican que *P. m. major* sobrevivió a la última glaciación en un refugio meridional y posteriormente expandió su área hacia el norte (Kvist et al., 1999).

Hábitat

Se trata de una especie forestal troglodita que nidifica en huecos de árboles (Gil-Delgado y Barba, 1987) o en cajas-nido (Sanza, 2000; Atiénzar et al., 2010b), o simplemente en agujeros de casas viejas, e incluso en tubos de PVC abandonados (Jenifer Andreu, obs. pers.). En invierno también hacen uso de las cajas-nido como refugio (Jovani y Sol, 2000). Dada su amplia tolerancia en ocupar cualquier tipo de agujero y de su carácter generalista en relación a la alimentación, puede ocupar casi cualquier tipo de medio mínimamente arbolado (Santos y Tellería, 1998; Tellería et al., 1999; Álvarez, 2009). Puede encontrarse desde bosques puros de coníferas (Obeso, 1987; Monrós et al., 1997; Díaz et al., 1998; Figuerola y Senar, 2005; Díaz, 2006; Álvarez, 2009; Pimentel y Nilsson, 2007; Atiénzar et al., 2010b; Norte et al., 2010; Sanz et al., 2010), carrascas *Quercus ilex* (Obeso, 1987; Díaz et al., 1998; Figuerola y Senar, 2005; Atiénzar et al., 2010b), hayedos *Fagus sylvatica* (Álvarez, 2009), robledales *Quercus petraea* (Álvarez, 2009), melojares *Quercus pyrenaica* (Pascual, 1985; Díaz, 2006; Álvarez, 2009; Sanz et al., 2010), quejigales *Quercus faginea* (Belda et al., 1998; Álvarez, 2009; Sanz et al., 2010) a bosques mixtos (Moreno y Carrascal, 1993; Llacuna et al., 1995; Díaz, 2006; Norte et al., 2009), dehesas (Pulido y Díaz, 1992; Fernández y Cabezuelo, 1993) o plantaciones de árboles frutales (naranja, Gil-Delgado, 1983) y parques urbanos incluso de pequeño tamaño (Batllori y Uribe, 1988; Fernández-Juricic, 2000; Álvarez, 2009; De la Hera et al., 2009). La especie únicamente llega a faltar o a ser muy escasa en algunos bosques puros de coníferas (Tellería y Santos, 1994; Díaz, 2006), así como en medios completamente deforestados, en los que sin embargo puede penetrar al amparo de setos, bosques-isla o vegetación de ribera (Purroy, 1997; Tellería et al., 1999). Un análisis exhaustivo sobre preferencias de hábitat es el realizado

en Cataluña, en donde se destaca la nula presencia de la especie en praderas y matorrales alpinos, y la escasa presencia en zonas húmedas (López-Iborra y Quesada, 2011).

La selección divergente puede ser un importante mecanismo de adaptación local a hábitats urbanos. En una población urbana de Cataluña los carboneros presentan una mancha negra pectoral más pequeña que en una población forestal. La supervivencia registrada entre 1992 y 2008 fue mayor en carboneros con mancha pectoral más ancha de la población forestal, mientras que en la población urbana ocurrió lo contrario (Senar et al., 2014)¹.

Abundancia

El Carbonero común se puede encontrar desde el nivel del mar hasta altitudes superiores a los 2100 m s.n.m. (Díaz, 2003). Las mayores densidades durante el invierno se registran para altitudes comprendidas entre los 300 y los 1,200 m s.n.m. en poblaciones catalanas (López-Iborra y Quesada, 2011).

En ausencia de cajas-nido, es decir, haciendo uso de huecos naturales las densidades poblacionales oscilan entre 0 y 2,5 pp/10 ha en bosques de coníferas pirenaicos y mediterráneos, y encinares andaluces y mediterráneos (Pedrochi, 1973; Herrera, 1978; Atiénzar, F., datos no publicados). Centrándose sólo en pinares, datos del Programa SACRE (“Seguimiento de Aves Comunes Reproductoras en España”; Carrascal de la Puente y Palomino Natón, 2008) muestran mayores densidades en los pinares termo- y mesomediterráneos (6,4-7,2 aves/10 ha) y menores (4,7-4,8 aves/10 ha) en pinares mesomediterráneos del noreste peninsular y supramediterráneos. En parques y jardines urbanos, la densidad varía entre 0 y 12 pp/10 ha (Alonso y Purroy, 1979; Batllori y Uribe, 1988). En los naranjales, Gil-Delgado y Barba (1987) encuentran entre 5-8 pp/10 ha. Sin embargo, pueden alcanzarse valores que estén por encima de las medias para cada tipo de ambiente. Así, Díaz (2003) da densidades máximas de 10,7 aves/10 ha en alcornoques y robledales. Por otra parte, datos de Cataluña (Aparicio y Sanmartí, 2004) de bosques caducifolios de montaña media, mosaicos de cultivos y bosques en la zona submediterránea, mediterránea y mediterránea continental muestran densidades medias de 4 pp/10 ha, aunque con facilidad se pueden pasar de las 7,5 pp/10 ha e incluso llegar a las 10 pp/10 ha (López-Iborra y Quesada, 2011). Las densidades en pinares son mucho menores, llegando a máximos de 4 pp/10 ha en pinares de pino rojo o albar *Pinus sylvestris*, aunque la media está en 1-2 pp/10 ha (Aparicio y Sanmartí, 2004). Su densidad desciende en zona urbana hasta los 2,5-3 pp/10 ha (Estrada et al., 2004). La densidad para los carrascales andaluces es menor en relación a la de los catalanes, con 1,5 pp/10ha (Herrera, 1979). Finalmente, en las dehesas extremeñas la densidad es de 2-6 aves/10 ha (Pulido y Díaz, 1992). En pinares portugueses, la abundancia a lo largo del año oscila entre 1 y 15 aves/10 ha, siendo máxima en otoño (Pimentel y Nilsson, 2009), y entre 1-7 pp/10 ha (Pimentel 2004).

En presencia de cajas-nido, las densidades se incrementan llegando a las 11 pp/10 ha tanto en pinares como en encinares mediterráneos (Maicas y Fernández, 1996). En Sagunto, la densidad ha llegado a ser de unas 9 pp/10 ha (1993-2002), aunque esta densidad se ha reducido bruscamente a unas 0,7 pp/10 ha entre 2003 y 2005 desde que el sistema de riego en los campos cambiara de “manta” (inundación de los campos) a goteo, y a la entrada simultánea de roedores (ver apartado de Depredación) que utilizan los nidales para criar y refugiarse (Gil-Delgado et al., 2006; Barba, 2007).

Otros factores ambientales como la disponibilidad de alimento pueden afectar al tamaño poblacional (ver Pimentel y Nilsson, 2009).

La variación espacial de la abundancia invernal en robledales de montaña del centro peninsular se correlaciona positivamente con la temperatura y la disponibilidad de alimento. La influencia de la disponibilidad de alimento sobre la abundancia está mediada por la estructura de la vegetación, siendo menor la influencia en bosques maduros (Carrascal et al., 2012)¹.

Tamaño de población

En España, el programa SACRE (SEO/BirdLife 2002), vigente desde 1996, ha proporcionado datos sobre la abundancia a partir de censos en diferentes hábitats en todo el territorio

peninsular (Carrascal y Palomino, 2008). Según los datos para los años 2004-2006, se estima una población nacional media de 13,2 millones de carboneros (Tabla 1).

Tabla 1. Tamaño de poblaciones durante 2004-2006 con su intervalo de confianza al 90%. Según Carrascal de la Puente y Palomino Nantón (2008)¹.

	Promedio	Intervalo de confianza 90%
Galicia	612.045	462.958 - 787.698
Asturias	258.254	193.329 - 329.498
Cantabria	163.165	120.275 - 213.120
País Vasco	304.153	247.100 - 362.954
La Rioja	114.023	86.963 - 143.506
Navarra	365.794	293.981 - 450.409
Aragón	954.781	776.011 - 1.143.654
Cataluña	1.346.393	1.128.286 - 1.595.154
Castilla y León	1.994.822	1.708.638 - 2.315.808
Extremadura	1.114.126	903.844 - 1.340.912
Madrid	108.277	88.574 - 130.668
Castilla La Mancha	1.675.646	1.402.390 - 1.977.222
Comunidad Valenciana	1.309.527	1.090.526 - 1.558.208
Andalucía	2.516.122	2.133.487 - 2.920.550
Murcia	434.899	333.916 - 549.079

La distribución poblacional entre comunidades autónomas es casi proporcional a su extensión, con mayor número en Andalucía (2,5 millones) y menor en el País Vasco (0,3 millones). En Cataluña se estima una población de entre 0,8 y 1,0 millones de parejas (ICO, 2012), valor algo inferior a los 1,3 millones de aves estimadas para Cataluña con los datos del SACRE.

Estatus de conservación

Categoría global IUCN (2012): Preocupación Menor LC (BirdLife International, 2012).

Categoría IUCN para España (2002): No Evaluado NE (Madroño et al., 2005).

La especie no presenta problemas de conservación dado su carácter generalista y su capacidad de prosperar en hábitats humanizados. Datos del periodo 1998-2006 muestran una tendencia poblacional positiva, con un incremento del 1,5% (Carrascal y Palomino, 2008).

Factores de amenaza

En cuanto a los factores de amenaza que podrían afectar a sus poblaciones encontramos:

-La disminución del número de agujeros en bosques gestionados debido a que suelen ser bosques jóvenes (menos de 30 años), aunque la colocación de cajas-nido puede compensar esos efectos negativos (Sanz, 2000). No obstante, el uso de nidales, como los habitualmente utilizados, puede generar problemas de conservación cuando estos son detectados por depredadores (ver apartado Depredación).

-Fragmentación forestal. En fragmentos forestales pequeños (1,1-2,1 ha) los machos son más jóvenes frente a fragmentos de mayor tamaño (26,5-29,6 ha). Los pollos de carbonero son más grandes en fragmentos de mayor tamaño. Además, en fragmentos forestales grandes los pollos reciben una mayor cantidad de orugas que en fragmentos pequeños (Bueno-Enciso et al., 2016)¹.

-Variaciones en la fenología (por efecto del cambio climático) de las orugas de los lepidópteros de los que se alimenta durante la cría, podrían también reducir su éxito reproductor y la viabilidad de sus poblaciones a largo plazo (Sanz, 2002). Muchos han sido los trabajos que han

encontrado efectos negativos sobre diversos parámetros reproductores (tamaño y peso de los pollos) en poblaciones de carboneros con motivo del desajuste entre la reproducción y la alimentación, principalmente en poblaciones europeas no españolas, y muy poco estudiado en poblaciones peninsulares (ver Atiénzar, 2009; y referencias ahí citadas).

-Uso abusivo de pesticidas, que podría causar problemas como una menor fertilidad y supervivencia adulta, así como una reducción del grosor de la cáscara del huevo, por lo que éste puede romperse durante la incubación. Aunque sus consecuencias, positivas, neutras o negativas para la especie no han sido estudiadas en España. Van den Steen et al. (2009) estudiaron la presencia de diversos contaminantes organohalogenados en los huevos de numerosas poblaciones europeas, incluyendo cuatro españolas. Destaca en este trabajo que la población situada cerca de la ciudad de Barcelona tiene los mayores niveles de ésteres de difenilos polibromados de toda Europa, junto con niveles muy altos de bifenilos policlorados (ambos contaminantes de origen industrial), mientras que la población de Sagunto tiene los mayores niveles de pesticidas organoclorados (contaminantes de origen agrícola) de Europa. Fernández y Cabezuolo (1993) estudiaron el efecto sobre las poblaciones de aves de diversas materias activas (cipermetrina, α -cipermetrina, diflubenzurón, malatión y *Bacillus thuringiensis*) utilizadas en encinares adehesados. No encontraron ningún efecto negativo sobre el tamaño poblacional (estimado mediante transectos) de Carbonero común.

-Concentraciones anómalas en el ambiente (suelo, semillas, etc.) de metales tales como el cromo, cobre, azufre, aluminio, manganeso y zinc podrían acarrear severos problemas relacionados con la reproducción de la especie debido a la disminución de la disponibilidad de alimento o a un incremento en la mortalidad adulta al acumularse en huesos, tejidos, órganos y plumas (Llacuna et al., 1995; Eeva et al., 2005, 2006; Eeva y Lehtikoinen, 2010; Norte et al., 2010; Costa et al., 2011). Sin embargo, un estudio realizado cerca de Figueira da Foz (Portugal) no encuentra relación entre los niveles de mercurio en plumas procedentes de fábricas de celulosa y una disminución en el éxito reproductor (Norte et al., 2010; ver también Costa et al., 2012). Llacuna et al. (1995) estudiaron la acumulación de metales en diversos órganos en una zona afectada por la central térmica de Cercs (Barcelona). Detectaron una mayor acumulación de Cr en las plumas de las aves de la zona afectada por la central en comparación con una zona control.

Se ha encontrado en una zona de la costa occidental de Portugal una mayor concentración de mercurio en pollos de carboneros de un área industrial mientras que en un área rural fue más elevada la concentración de arsénico. Las hembras mostraron niveles más altos de níquel (Costa et al., 2013)¹.

-Efectos de plantaciones forestales. El volumen de los huevos fue mayor en una plantación de *Pinus pinaster* que en una plantación de eucaliptos en el centro de Portugal (Da Silva et al., 2012)¹.

-Cambios en el sistema de riego, como el que ha sucedido en la población de Sagunto, donde se está pasando progresivamente del sistema de riego “a manta” al de goteo. Esto hace que casi no crezca vegetación herbácea en los campos, disminuyendo por tanto la biomasa vegetal disponible para el crecimiento de muchos insectos fitófagos. Aunque no se ha demostrado, esto podría afectar negativamente a la población de carboneros a través de una disminución en el número de presas, provocando un menor éxito reproductor (Andreu et al., 2005).

-Tomás et al. (2012) han estudiado el efecto de los tendidos eléctricos sobre diversos parámetros reproductores, encontrando que las aves que crían cerca de ellos ponen más huevos y más grandes que los controles.

-En respuesta al ruido de zonas urbanas, su canto tiene una frecuencia mínima más elevada y una amplitud de banda más estrecha (Salaberria y Gil, 2009). Sin embargo en ciudades pequeñas como Toledo, este proceso de divergencia cultural no se da pues hay intercambio de tipo de canto con poblaciones forestales (Bueno-Enciso et al., 2015)¹.

Las poblaciones urbanas parecen estar más sometidas a estrés que las poblaciones forestales. Al ser controlados en mano, los carboneros urbanos muestran tasas de respiración más rápidas que los de poblaciones forestales (Tornè-Noguera et al., 2013)¹.

-Mortalidad por atropello en carreteras. Se han registrado en carreteras de España 72 carboneros entre un total de 16.036 aves muertas por atropello (PMVC, 2003)¹. En Portalegre (Portugal) se registraron ocho carboneros muertos por atropello entre un total de 562 aves (Carvalho y Mira, 2011)¹. En el alto valle del Lozoya (Madrid) se ha registrado la muerte por atropello en carretera de cuatro carboneros entre un total de 191 aves (Espinosa et al., 2012)¹. En el tramo Ourense-Os Peares de la carretera N-120 durante 1989 se registraron cuatro carboneros muertos por atropello entre un total de 379 aves (González-Prieto et al., 1993)¹.

-Mortalidad por atropello en líneas de ferrocarril. En un tramo de línea de ferrocarril en El Escorial (Madrid) se registraron durante dos años dos carboneros atropellados entre un total de 94 aves (De la Peña Leiva y Llama Palacios, 1997)¹.

Medidas de conservación

El incremento de cavidades para la nidificación, como la colocación de cajas nido, produjo en un robledal un aumento de densidad de nidificantes del 185% (Robles et al., 2012, ver también Pimentel, 2004).

La colocación de cajas nido en el Parque Natural de Sant Llorenç del Munt después de un incendio forestal, permitió estabilizar las poblaciones de Carbonero común (Antón et al., 2009).

Distribución geográfica

Especie de muy amplia distribución en las regiones paleártica y oriental. Ocupa toda Eurasia, desde el Atlántico al Pacífico, y desde Fenoscandia al sur de Indonesia, pudiéndose también encontrar en el noroeste de África (Cramp y Perrins, 1993; Glutz von Blotzheim y Bauer, 1993).

En España se distribuye de modo continuo por prácticamente toda la Península, y también en Ceuta, Melilla e Islas Baleares. Falta únicamente en pequeñas zonas muy deforestadas de La Moraña y Tierra de Campos (Comunidad Autónoma de Castilla y León), valle del Ebro, La Mancha, bajo valle del Guadalquivir, costa de Huelva y sureste árido, así como en las Islas Columbretes y Canarias (Díaz, 2003). Aunque comparando la distribución en los dos Atlas de Aves Nidificantes de 1997 y 2003 (Purroy, 1997; Díaz, 2003) se aprecia un aumento en el área de distribución, éste se atribuye a una mejor prospección en el segundo (Díaz, 2003).

Su mayor probabilidad de presencia invernal se da en Sierra Morena y sistemas Béticos. Su menor probabilidad se da en las depresiones del Ebro y Guadalquivir y ambas mesetas (Arnal y Monrós, 2012)¹.

Bajo escenarios climáticos disponibles para el siglo XXI, los modelos proyectan contracciones en la distribución potencial actual de la especie en la España peninsular entre un 64% y un 68% en 2041-2070 y el nivel de coincidencia entre la distribución observada y potencial se reduce hasta un rango de entre un 28% y un 30% (Araújo et al., 2011)¹.

Voz

Machos muy vocales, en la mayor parte de las situaciones cantando generalmente desde posiciones elevadas en árboles o arbustos (Hinde, 1952) desde finales del invierno hasta que termina la época de cría, y más intensamente en el periodo de establecimiento del territorio (Krebs, 1977). Durante el día, tiene un pico de canto al amanecer, disminuyendo hasta un mínimo a medio día, y repuntando de nuevo por la tarde. Las hembras considerablemente menos vocales (Gompertz, 1961).

La especie muestra una gran variedad de reclamos, como “tsic-tsic”, “tsitsitsi”, etc. (Sáez-Royuela, 1990). El canto también es variable, generalmente a base de dos o tres sílabas, como “chichipa-chichipa” (Saéz-Royuela, 1990), algunos similares a otras especies de páridos. Los individuos tienen grandes repertorios, con mucha variación individual, geográfica (Lehtonen, 1983) y entre hábitats (Hunter y Krebs, 1979).

Movimientos

Migración

En general, es una especie residente en las partes central y sur de su área de distribución, siendo las poblaciones más norteñas migradoras irregulares (Cramp y Perrins, 1993). También se detectan migraciones altitudinales en poblaciones de altitudes elevadas (Tellería et al., 1999).

En España, por lo que se puede deducir de los escasos datos sobre recuperaciones de aves anilladas, y los cambios estacionales de densidad en diferentes hábitats, las poblaciones ibéricas parecen ser bastante sedentarias (Tellería et al., 1999).

Dispersión

Es una especie territorial durante la época de cría. Tras el invierno se disgregan los bandos y se forman las parejas, moviéndose primero en un área relativamente extensa, y asentándose progresivamente en la zona donde construirán el nido. En general, las aves de más de un año se establecen en el territorio que han ocupado la temporada anterior. En España, los datos sobre dispersión reproductora (entre lugares de cría consecutivos) proceden de una población nidificante en campos de naranjos (Andreu y Barba, 2006). En ella, el 67% de los carboneros de más de un año de edad mantienen su territorio de un año al siguiente y, de los que lo cambiaron, un 92% se desplaza a distancias menores de 200 m de su anterior territorio. La propensión a cambiar de territorio disminuye con la edad, y es independiente del sexo. Las hembras de un año se mueven menos entre temporadas consecutivas que los machos de más de un año, siendo intermedias las distancias movidas por hembras de más de un año y machos de un año. Los individuos que cambian de pareja cambian de territorio con más frecuencia que los que la mantienen y, además, las hembras que cambian de pareja se alejan más del nido de la temporada previa. La probabilidad de cambiar de territorio es similar entre viudos y divorciados de ambos sexos, pero las hembras viudas se mueven a mayores distancias que los machos viudos o las hembras o machos divorciados.

En cuanto a la dispersión natal (desde el lugar de nacimiento hasta el de cría), puede deducirse una dispersión muy limitada entre parques de la ciudad de Barcelona a partir de los datos genéticos presentados por Björklund et al. (2010).

Ecología trófica

Ecomorfología

La morfología de las patas y la forma de alimentarse parecen estar relacionadas en varias especies de páridos, entre ellas el Carbonero común (Moreno y Carrascal, 1993). Esta especie, debido a que presenta patas cortas y una inserción muscular particular (Moreno y Carrascal, 1993), una vez localiza el alimento, puede alcanzarlo bien dejándose colgar de la rama con las patas, o bien permaneciendo de pie estirando el cuello para capturar el alimento de hojas o ramas superiores. El peso corporal parece ser uno de los factores principales en la postura a la hora de alimentarse, no pudiéndose colgar de ramitas finas como hacen algunos de sus congéneres (Moreno et al., 1997). En cambio, en la población de Sagunto, las principales presas (ver apartado Dieta) se localizan principalmente en el suelo por lo que usan la postura de estar de pie (Atiénzar, F., obs. pers.). Cuando ofrecen comida a los pollos, pueden manipular las presas de diversas formas (p. ej. eliminando apéndices, troceando, etc.; Barba et al., 1996).

Uso del espacio

El Carbonero común es una especie territorial durante el periodo reproductor llegando a solapar sus territorios con los de otros individuos de la misma o de diferente especie, compitiendo por el espacio. En cambio, en otoño e invierno suele aparecer en grupos monoespecíficos aunque también heteroespecíficos (Carrascal y Moreno, 1992; Cramp y Perrins, 1993; ver apartado Patrón social). La distribución de los territorios del Carbonero común durante el periodo reproductor se relaciona con la distribución del alimento: territorios con escaso alimento son de mayor tamaño que los que son ricos en alimento (Díaz et al., 1998). Además, dependiendo de cuál sea su presa principal, la especie se distribuye más por

determinadas partes del espacio que ocupa. Por ejemplo, durante el periodo reproductor en bosques caducifolios, el Carbonero común busca su alimento en la parte más externa de las copas de los árboles, en particular, en ramas finas (< 5 cm de diámetro) y en las hojas (Díaz et al., 1998). No suele buscar su alimento en los troncos y ramas gruesas de los árboles (Carrascal y Tellería, 1985). Cuando escasea el alimento en los árboles, desciende a los arbustos y suelo (Díaz et al., 1998). Aquí la presa principal son las orugas de lepidópteros. Sin embargo, en la población de Sagunto, los carboneros pasan un mayor tiempo en el suelo donde se esconden sus principales presas durante el día, bajo la hojarasca (Atiénzar, F., obs. pers.). Dentro de un mismo bosque en el que la tasa de depredación es elevada, las hembras coloridas de Carbonero eligen cajas-nido en territorios con vegetación inmadura y densa (Atiénzar, 2009).

En invierno se le observa bastante a menudo buscando alimento por el suelo dado que la dieta se basa más en semillas que no en orugas (Herrera, 1979; Carrascal y Tellería, 1985; Guitián, 1985; Tellería et al., 1999). En esta estación del año también se le observa buscar alimento por las ramas más finas, localizadas a alturas inferiores a los 12 m (Carrascal y Tellería, 1985). Sin embargo, en lugares en donde la depredación es un factor importante para la supervivencia de la especie, los individuos se distribuyen preferentemente en las partes altas de los bosques en busca de alimento para evitar su captura por parte de búhos *Bubo bubo* y gavilanes *Accipiter nisus*. Además, en estos casos, prefieren localizarse en las partes del bosque con menor densidad vegetal para poder tener una mejor perspectiva del entorno y, reducir así, la posibilidad de ataque por parte de un depredador (Carrascal y Alonso, 2006).

En robledales de montaña del centro peninsular responden a olas de frío reduciendo la altura de forrajeo sobre el suelo (Villén-Pérez y Carrascal, 2014)¹.

Composición de la dieta

Durante el periodo reproductor, ambos miembros de la pareja comparten la tarea de la alimentación de los pollos (Atiénzar et al., 2009). Estos se alimentan principalmente de orugas de lepidópteros, coleópteros, ortópteros, dípteros e himenópteros (González Cano, 1981). En relación a la dieta de los pollos, prácticamente la totalidad del alimento es de origen animal (Barba et al., 1989; Barba y Gil-Delgado, 1990a; Atiénzar et al., 2013; Pagani-Núñez et al., 2011), basada sobre todo en orugas de lepidópteros en pinares (Figura 4, carrascales y bosques mixtos de roble y pinar, con un tamaño medio (\pm SE) de $22,16 \pm 0,17$ mm ($n = 454$ orugas) de longitud (Monrós et al., 1997; Sanz, 2001; Pagani-Núñez et al., 2011; Atiénzar et al., 2013).



Figura 4. Macho de Carbonero común con una oruga en el pico. © R. Arroyo

Las parejas de carboneros muestran gran variabilidad entre territorios en la selección de presa y el solapamiento es pequeño. Las parejas más especializadas en su dieta tienden a tener mayores nidadas. Las estrategias de obtención de presas son muy consistentes pues no se alteran al modificar experimentalmente el tamaño de nidada (Pagani-Núñez et al., 2015)¹.

Las arañas suelen tener cierta importancia en la dieta dependiendo del hábitat, 6% en pinares (Atiénzar et al., 2013) alcanzando el 24-40% en bosques mixtos (Pagani-Núñez et al., 2011). Un estudio experimental ha puesto de manifiesto que el carbonero común muestra preferencia por las arañas durante todo el año (Pagani-Núñez et al., 2014)¹.

Un caso especial ocurre en los naranjales de Sagunto donde la dieta del Carbonero común durante el periodo reproductor está basada fundamentalmente de imagos de actividad nocturna (p. ej. el Gusano gris *Peridroma saucia*, Figura 5, es decir, de polillas (57-66 % del total de presas aportadas por los adultos al nido) de unos 22 mm de longitud. En este ecosistema, las larvas de lepidópteros son el segundo tipo de presa más consumida, con unos tamaños medios de 17 mm (11-17%; Barba et al., 1989; Atiénzar et al., 2009). Fuera de dicho periodo, es decir, durante el otoño e invierno, la fracción vegetal (p. ej. frutos y semillas, Figura 6 se incrementa en la dieta (Gutián, 1985; Tellería et al., 1999).



Figura 5. Polillas extraídas utilizando collares esofágicos en pollos de Carbonero común. © E. Barba



Figura 6 Hembra de Carbonero común con una semilla de pino blanco en el pico. © R. Arroyo

Los carboneros son capaces de seleccionar activamente aquellas presas con un mayor contenido en carotenoides (Senar et al., 2010), utilizados tanto como pigmentos para las plumas, como para funciones fisiológicas (precursores de vitamina A, inmuno-estimulantes; Møller et al., 2000; Hill y McGraw, 2006). En zonas donde el alimento disponible es más escaso, los carboneros hacen más uso de comederos artificiales (Carrascal et al., 1998).

Un estudio reciente en una población alicantina (Alcoy), ha analizado la diversidad de la dieta (H'_d) y del tamaño de presa (H'_t) siendo H' el Índice de Shannon-Wiever. Se ha obtenido valores de diversidad de dieta y de tamaño de presa de $H'_d = 1,35$ y $H'_t = 1,71$, respectivamente. La diversidad del tipo de dieta como la del tamaño de presas ha sido mayor que la registrada para otras especies cercanas, Herrerillo capuchino *Lophophanes cristatus* ($H'_d = 1,20$; $H'_t = 1,66$) y Carbonero garrapinos *Periparus ater* ($H'_d = 0,97$; $H'_t = 1,64$; ver Atiénzar et al., 2013).

Frecuencia de ceba

La población estudiada en profundidad en relación a la frecuencia de ceba es la correspondiente a la del naranjal levantino de Sagunto (Atiénzar et al., 2009; Barba et al.,

2009), donde los adultos realizan una media de 13 visitas/ hora para cebar a los pollos. Varios han sido los factores que se han investigado en esta población para explicar las variaciones en la frecuencia de ceba. Entre ellos, los siguientes:

-Sexo adultos: Los pollos son alimentados de manera equitativa por los dos sexos (media \pm D.T.; hebras $5,22 \pm 2,76$ visitas/hora, machos $7,05 \pm 4,74$ visitas/hora; Atiénzar et al., 2009).

Las tasas de aprovisionamiento de los machos se correlacionan positivamente con el tamaño de nidada. Los machos más ornamentados en la coloración pectoral amarilla alimentan a sus pollos con una menor proporción de orugas y mayor de arañas. Los pollos que recibieron una mayor proporción de arañas mostraron una mejor condición física (Pagani-Núñez y Senar, 2014)¹.

-Edad pollos: El número de visitas por hora se incrementa con la edad de los pollos, pasando de 13 visitas/hora (4-6 días de edad) a 16 visitas/hora (10-12 días); de aquí hasta el momento de volar la frecuencia de visitas se mantiene prácticamente constante (Barba et al., 2009).

-Número de pollos: El esfuerzo parental se incrementa con el número de pollos presentes en el nido, pasando de 9 visitas/hora cuando sólo hay un pollo en el nido, a las 18 visitas/hora cuando el tamaño de la pollada alcanza los 10 pollos. Sin embargo, el incremento del esfuerzo no es proporcional al aumento del número de pollos, y el número de cebas que recibe cada pollo disminuye en lugar de mantenerse constante, pasando de 4 cebas/pollo a 1 ceba/por pollo cuando el tamaño de la pollada se incrementa de 1 a 10 pollos (Barba et al., 2009).

-Época del año: El número de visitas va disminuyendo conforme va pasando el periodo reproductor. Esto va en paralelo a la disminución en el número de pollos en el nido (Barba et al., 2009).

-Momento del día: Los adultos no varían su esfuerzo a lo largo del día, es decir, ceban a sus pollos a una tasa constante independientemente del momento del día, realizando entre 12 y 14 visitas/hora, desde el amanecer al anochecer (Barba et al., 2009).

Las tasas de aprovisionamiento a los pollos son consistentes desde el amanecer hasta el mediodía (Pagani-Núñez y Senar, 2013)¹. La proporción de tipos de presas aportadas al nido es constante, el número disminuye y el tamaño aumenta a lo largo del día (Pagani-Núñez y Senar, 2013)¹.

Biología de la reproducción

Generalidades

El Carbonero común es una especie territorial (García, 1983; Andreu y Barba, 2006). Los límites de los territorios se definen y se defienden, por parte del macho, cuando comienza la construcción del nido (Hinde, 1952; Cramp y Perrins, 1993; Gosler, 1993). La defensa del territorio se relaja tras la puesta de los huevos (Kluyver, 1951). Las hembras, en cambio, son las encargadas de construir el nido, incubar los huevos y empollar, sobre todo cuando los pollos tienen pocos días. Ambos sexos empiezan a criar con un año de edad.

Es una especie típicamente monógama (Perrins, 1979), manteniéndose la pareja al menos durante la estación reproductora, y muchas veces de un año a otro si los dos individuos siguen vivos (Andreu y Barba, 2006). A veces realiza cópulas extraparentales, es decir, hay hembras que ponen huevos fecundados por machos distintos a su pareja (Perrins, 1979).

Donde y cuando tener paternidad extra-pareja en el carbonero común parece más importante que el con quién. Un estudio no encontró beneficios genéticos ni feonotípicos de la paternidad extra-pareja tanto en machos como en hembras. Se observó una correlación negativa entre sincronía de reproducción y tasas de paternidad extra-pareja. A pesar de tener que recorrer grandes distancias, los machos obtienen paternidad extra-pareja una vez que ha finalizado el periodo fértil de su pareja (García-Navas et al., 2015)¹.

En ocasiones se encuentran puestas mixtas de Carbonero común con otras especies de páridos, como el Herrerillo común *Cyanistes caeruleus* (Baucells, 1990), o el Carbonero garrapinos *Periparus ater* (Figura 7, Belda et al., en preparación). Las parejas del Carbonero común se forman entre enero y marzo (Gosler, 1993; Cramp y Perrins, 1993), y raramente la

rompen durante la estación reproductora, que suele durar alrededor de tres meses (Barba, 1991). Excepcionalmente se cita un caso de nidificación en noviembre (Hiraldo, 1973).



Figura 7. Puesta mixta (n = 8 pollos) de Carbonero común y Carbonero garrapinos. Las flechas señalan los dos pollos de Carbonero común. © F. Atiénzar

La influencia de la coloración del plumaje en la elección de pareja ha sido objeto de investigación. En este contexto, Galván y Sanz (2008) han mostrado que el tamaño de la mancha blanca de las mejillas actúa como un “amplificador” de la calidad de los machos, ya que las hembras emparejadas con los machos de mejor calidad (mejor relación peso/tarso) comenzaron antes la puesta cuanto mayor era la mancha blanca del macho, mientras que las emparejadas con los de peor calidad comenzaron la puesta más tarde cuanto mayor era la mancha blanca del macho. Es decir, cuanto mayor la mancha, más perceptible es para las hembras la calidad del macho (buena o mala) y esto tiene consecuencias en la formación de parejas y, como consecuencia, en la reproducción. Quesada (2007) muestra que hay un emparejamiento concordante en relación a la saturación y el tono del amarillo del pecho y el área de la corbata negra, aunque Atiénzar (2009) no encuentra esta relación en cuanto al amarillo del pecho. El tamaño de la corbata negra de los machos, basado en melanina, se relaciona con la capacidad de defensa del nido (agresividad o dominancia; Quesada, 2007).

El nido está formado básicamente por musgo (Álvarez et al., 2012). En general, tardan sobre una semana en construir su nido, ponen un huevo diario hasta terminar la puesta, y tienen la costumbre de enterrar los huevos entre el material del nido hasta que empiezan a incubar (Barba 1991). En la mayor parte de las poblaciones estudiadas, lo más frecuente es que los individuos sólo realicen una puesta por temporada, aunque en todas ellas se registran parejas que hacen dos puestas, variando su porcentaje entre lugares y años, y llegando a ser muy abundantes en alguna población (Pascual, 1985; Barba et al., 1988; Pimentel y Nilsson, 2009a, y se han llegado a citar incluso tres puestas por temporada en Cataluña, aunque lo normal son dos por año (García, 1983). Las hembras comienzan a incubar un día antes de que la puesta esté completa, y están incubando alrededor de 13 días (Gibb, 1950; Perrins, 1979; Cramp y Perrins, 1993; Gosler, 1993), aunque el macho aporta alimento a la hembra mientras está incubando. El periodo de incubación puede prolongarse en condiciones ambientales desfavorables (Monrós et al., 1998). Los pollos permanecen en el nido entre 18 y 20 días después de la eclosión, de ahí que se le considere como especie altricial o nidícola.

La reproducción de la especie se ha estudiado en varias poblaciones ibéricas (Tabla 2).

Tabla 2. Poblaciones ibéricas donde se ha centrado el estudio sobre distintos aspectos de la reproducción del Carbonero común.

Localidad	Coordenadas, altitud	Hábitat	Referencias
Sagunto (Valencia)	39°42'N,0°15'O, 30 m	naranjal (<i>Citrus aurantium</i>)	Barba et al., 1995
Catarroja (Valencia)	39°24'N0°27'O, 30 m	naranjal (<i>C. aurantium</i>)	Barba et al., 1988
Pitarque (Teruel)	40°39'N,0°36'O, 900-1100 m	quejigal (<i>Quercus faginea</i>)	Belda et al., 1998
Riudabella (Tarragona)	41°21'N,1°05'E, 500 m	encinar (<i>Quercus ilex</i>)	Belda et al., 1998
El Titllar (Tarragona)	41°21'N,1°05'E, 900-950 m	encinar (<i>Q. ilex</i>)	Belda et al., 1998

Font Roja (Alicante)	38°39'N,0°32'O, 1090 m	carrascal (<i>Q. ilex rotundifolia</i>)	Atiénzar et al., 2010
Sierra Morena (Córdoba)	38°02'N,5°07'O, 550-650 m	carrascal (<i>Q. i. rotundifolia</i>)	Maicas y Fernández, 1996
Valdeyerno (Toledo)	39°25'N,4°04'O, 800 m	rebollar (<i>Quercus pyrenaica</i>), quejigal (<i>Q. faginea</i>) y carrascal (<i>Q. i. rotundifolia</i>)	Sanz et al., 2010
Salamanca	40°20'N,7°30'O, 820-960 m	rebollar (<i>Q. pyrenaica</i>)	Pascual, 1985
Valsaín (La Granja, Segovia)	40°54'N,4°01'O, 1200 m	rebollar (<i>Q. pyrenaica</i>)	Sanz, 2001
Santa Bárbara de Pina (Castellón)	40°01'N,0°37'O, 1200 m	pinar (<i>Pinus pinaster</i> y <i>Pinus sylvestris</i>), rebollar (<i>Q. pyrenaica</i>) y quejigal (<i>Q. faginea</i>)	Álvarez et al., 2012
La Pena (Tarragona)	41°21'N,1°05'E, 1000-1050 m	pinar (<i>P. sylvestris</i>)	Belda et al., 1998
Sierra Mariola (Alicante)	38°44'N,0°33'O, 900 m	pinar (<i>Pinus halepensis</i>)	Atiénzar et al., 2010
Bermú, Camino del Mesto, y Camino del Cejo (Toledo)	39°25'N,4°04'O, 800 m	pinar (<i>P. pinaster</i> y <i>Pinus pinea</i>)	Sanz et al., 2010
Sierra Morena (Córdoba)	38°02'N,5°07'O, 550-650 m	pinar (<i>P. pinaster</i> y <i>P. pinea</i>)	Maicas y Fernández, 1996
Mata de Quiaios (Portugal)	40°14'N,8°47'O, 50 m	pinar (<i>P. pinaster</i> y <i>P. pinea</i>)	Costa et al., 2005
Mata do Urso (Portugal)	40°02'N,8°52'O, 50 m	pinar (<i>P. pinaster</i> y <i>P. pinea</i>)	Costa et al., 2005
Leiria (Portugal)	39°50'N, 8°57'O, 30-50 m	pinar (<i>P. pinaster</i>)	Pimentel y Nilsson, 2009
Apostiça (Portugal)	38°30'N, 9°11'O, 35 m	pinar (<i>P. pinaster</i>)	Pimentel y Nilsson, 2007a

Nota: cuando en el texto se indique Monte Poblet (Tarragona) se refiere a los encinares de Riudabella y El Titllar conjuntamente (ver Gil-Delgado et al., 1992). En posteriores estudios se amplió la zona de estudio con el pinar de La Pena, y se trataron las tres áreas que están ubicadas en Monte Poblet de forma independiente.

Fenología de la reproducción

La estación de nidificación comprende el periodo entre la puesta del primer huevo y el día en que el último nido deja de estar activo, bien sea por fracaso o por volar los pollos con éxito (Barba, 1991). El inicio del periodo reproductor en Sagunto está comprendido entre el 31 de marzo y el 15 de abril, finalizando entre el 29 de junio y el 21 de julio (n = 144 nidos desde 1986 hasta 1991; Barba 1991). Por lo tanto, la estación de nidificación dura alrededor de tres meses (entre 80 y 106 días, media \pm error típico; $92,8 \pm 3,39$ días). Teniendo en cuenta todas las puestas, el 73% han comenzado en abril, el 20% en mayo, y el 7% en junio. En distintas localidades de la costa mediterránea ibérica, la estación de nidificación comienza en abril, siendo este mes cuando se detecta un mayor número de puestas, y finaliza en julio (Barba et al., 1988). En muy pocos casos, han aparecido nidos a finales de marzo (Barba, 1991; datos recientes no publicados). En Riudabella y El Titllar, durante los años 1993 al 1995, el inicio de la puesta tuvo lugar a finales del mes de abril y durante los primeros días de mayo (Iglesias, 1996). En Cataluña la reproducción empieza antes, observándose los primeros nidos en marzo, y finaliza en julio, aunque existen datos hasta el mes de agosto (García, 1983). En Mata de Quiaios en 2003 el primer huevo se puso el 29 de marzo y el último el 8 de junio, siendo las fechas para Mata do Urso el 16 de marzo y el 2 de junio (Costa et al., 2005). En Leiria y Apostiça la estación reproductora dura alrededor de cuatro meses (Pimentel y Nilsson, 2007a).

Algunos trabajos distinguen “segundas puestas” (realizadas tras volar con éxito los pollos de una primera puesta), y “puestas de reposición” (realizadas tras fracasar un primer intento reproductor). En el caso de Sagunto, el 19% de las parejas que tienen éxito en la primera puesta comenzaron una segunda puesta (rango: 6-27% en 6 años; Barba, 1992). En Monte Poblet (Tarragona), Iglesias (1996) indica un 5% de segundas puestas pero algún año no se ha encontrado ninguna (Barba et al., 1988). Sanz et al. (2010) encuentran un 17% de segundas puestas en Valdeyerno, y entre el 11 y el 20% en varios pinares de Toledo. El porcentaje de segundas puestas en los robledales de Salamanca es de 1,3 (Pascual, 1985). Además, el intervalo entre el inicio de la primera y la segunda puesta es, de media, cuatro días mayor por cada huevo que aumente la primera puesta (Barba, 1992). En Leiria la proporción de segundas puestas varió entre 52 y 100% y en Apostiça entre 53 y 64% (Pimentel y Nilsson, 2007a). En Mata de Quiaios el 36% de los carboneros realizan una segunda puesta y en Mata do Urso el 41% (Costa et al., 2011). En una población portuguesa los machos que atendían segundas puestas tuvieron menor prevalencia de *Haemoproteus* y *Leucocytozoon* (Norte et al., 2009b) y mayor concentración de proteínas plasmáticas (Norte et al., 2010a). Y en la misma población, las hembras tienen peor índice de condición corporal y hematocrito cuando están atendiendo

las segundas puestas que cuando atendían las primeras (Norte et al., 2010a). En la población de Leiria, la densidad de parejas afectó negativamente a la proporción de segundas puestas (Pimentel y Nilsson, 2009). Y en cuanto a las puestas de reposición, el 13% de las parejas que fracasan en el primer intento en Sagunto comienzan una puesta de reposición (rango: 0-33% en varios años de estudio; Barba, 1992), siendo los valores del 11% en Pitarque (Belda, 1996), y entre el 50 y 100% en Leiria y Apostiça (Pimentel y Nilsson, 2007a).

Ubicación del nido

Los nidos naturales del Carbonero común se encuentran en agujeros de árboles, huecos de muros y taludes, grietas de rocas, etc. (Gil-Delgado y Barba, 1987). Es, por tanto, una especie típica que requiere de huecos ya existentes para criar (Sanz, 2000), ya que no es capaz de excavarlos. También aceptan frecuentemente nidales artificiales, como cajas-nido (ver Figura 1) instaladas en parques urbanos, plazas, jardines y bosques (González y de Eulate, 1974; García, 1983; Fernández-Juricic, 2000; Sanz, 2000; Atiénzar et al., 2010). No tienen preferencias de tamaño, color, y material de fabricación (Lambrechts et al., 2010). Parece ser, no obstante, que esta especie prefiere nidificar en cajas-nido del “modelo C” de ICONA (tipo Párido) frente al modelo “corcho” (Moreno-Rueda, 2002-2003), aunque el pequeño tamaño de muestra de este estudio impidió que el resultado fuera estadísticamente significativo. No obstante, si no hay cajas del “modelo C” disponibles, puede emplear otros tipos, como por ejemplo el modelo “corcho” (Pérez de Ana, 2001). En un estudio en el naranjal de Sagunto, tuvieron preferencia por cajas-nido situadas a mayor altura (Barba y López, 1990).

En España, los únicos datos de nidos naturales los ofrecen Gil-Delgado y Barba (1987) en el naranjal de Sagunto. En este hábitat, los nidos se disponen sobre el tronco principal de los naranjos y, en general, a escasa altura (14-40 cm, n = 10 nidos) con la abertura situada en la parte superior (n = 4 nidos) o lateralmente (n = 6 nidos). El diámetro de la abertura de entrada del agujero en el árbol oscila entre 3 y 13 cm, y la profundidad de la cavidad entre 0 y 39 cm. El diámetro mínimo de un tronco ocupado es de 26 cm, por lo que huecos situados en árboles más jóvenes parecen ser insuficientes para las necesidades de la especie. Todos los huecos procedieron de la putrefacción del tronco, por lo que las condiciones que presentan para la nidificación no deben ser las adecuadas.

Ocasionalmente pueden criar en nidos abiertos. Monrós et al. (1999) describen la primera reproducción exitosa confirmada ocupando un nido de Mirlo común *Turdus merula* localizado en naranjos.

Características del nido

El nido está compuesto en su mayoría por musgo, mezclado a menudo con paja o hierba seca, y un forro hecho de hierba fina seca, pelo, lana y/o algunas plumas, variando la composición con la población y el hábitat (Álvarez, 2007; Álvarez y Barba, 2009; Álvarez et al., 2013). Así, en un estudio comparativo en cuatro áreas mediterráneas Álvarez et al. (2013) mostraron que los nidos en Sagunto y Sierra Mariola eran más pesados y en Font Roja más ligeros, mientras que los de Santa Bárbara de Pina (Pina en adelante) no difirieron en peso del resto de lugares. Respecto a la composición de los nidos, en el naranjal de Sagunto destaca la baja proporción de musgo (16%) respecto a los otros tres lugares (63-73%), habiendo también diferencias en la cantidad y proporción de otros materiales entre Sagunto y el resto de ambientes. Se ha encontrado un nido construido casi en su totalidad por helechos (Figura 8), y algunas veces lo pueden hacer sobre nidos de lirones caretos *Eliomys quercinus* antiguos construidos en cajas-nido (Figura 9, datos propios no publicados). La composición y dimensiones del nido fueron estudiadas con más detalle para la población de Sagunto (Tabla 3, 4).



Figura 8. Nido de Carbonero común hecho con helechos. © E. Álvarez



Figura 9. Nido de Carbonero común sobre nido de Lirón careto. © E. Álvarez

Tabla 3. Media, desviación típica y valores máximo y mínimo de cada una de las variables tomadas en los nidos en la población de Sagunto ($n = 16$ en todos los casos). Dimensiones lineales en mm; peso en g. El valor "0,00" de espesor del fondo significa que el nido no tenía base, es decir, los huevos estaban sobre la madera de la caja-nido. Según Álvarez (2007).

	Media \pm DT	Valor máximo	Valor mínimo
Ancho	109,14 \pm 0,54	110,04	108,07
Alto	57,28 \pm 9,17	73,05	44,01
Largo	112,20 \pm 0,05	113	111,5
Espesor fondo	5,95 \pm 5,35	15,51	0,00
Profundidad cuenco	51,33 \pm 6,70	66,72	42,93
Diámetro longitudinal	66,37 \pm 3,63	71,76	58,68
Diámetro transversal	60,72 \pm 5,69	69,62	50,46
Espesor pared exterior	33,23 \pm 6,38	49,90	25,27
Peso	23,33 \pm 7,17	34,80	11,60

Tabla 4. Media y desviación típica de cada uno de los pesos secos (g) de los distintos materiales del nido en la población de Sagunto, así como sus porcentajes totales en los nidos estudiados, junto con sus valores máximo y mínimo. Tamaño muestral entre paréntesis. Dentro de "otros", en ambos casos, se han incluido los siguientes materiales: lana, pelusa, plástico y cuerda, por encontrarse en muy pequeña cantidad (<0,01 g). Según Álvarez (2007).

	Media \pm DT (n)	Valor máximo	Valor mínimo
Peso seco			
Musgo	4,65 \pm 3,93 (14)	11,7	0,39
Ramitas	7,80 \pm 2,91 (14)	12,7	3,25
Pluma	1,32 \pm 3,30 (13)	11,5	0,01
Pelo	5,33 \pm 2,21 (12)	9,2	2,3
Otros	0,33 \pm 0,35 (9)	1,07	0,01
TOTAL	18,20 \pm 5,40 (16)	27,7	9,05
% Peso seco			
Musgo	22,91 \pm 14,18 (14)	42,24	1,75
Ramitas	44,41 \pm 16,51 (14)	72,26	16,25
Pluma	5,59 \pm 12,76 (13)	41,52	0,04
Pelo	30,58 \pm 9,37 (12)	45,75	16,79
Otros	1,99 \pm 2,40 (9)	7,44	0,04

Construcción del nido

El nido lo construyen sólo las hembras (Cramp y Perrins, 1993). El tiempo de construcción varía mucho según el tipo de puesta, pero tomando como ejemplo una primera puesta, suele ser de entre unos 7 y 10 días (datos propios no publicados).

Las características de los padres pueden afectar la calidad del nido. Por ejemplo, Broggi y Senar (2009) demostraron que los padres de coloración más brillante, es decir, de mayor calidad, construyeron nidos más grandes o de mejor calidad. Álvarez y Barba (2008) no encontraron relación entre variables biométricas o de edad de los padres y las características del nido, pero Álvarez y Barba (2011) encontraron que las hembras jóvenes construyeron nidos relativamente más profundos que las adultas.

Fecha media de puesta

La fecha media de puesta se calcula como la media de las fechas de puesta del primer huevo de las primeras puestas en la población, y habitualmente para estandarizar con otros estudios, se considera el día 1 como el 1 de abril (así, el día 31 es el 1 de Mayo). La Tabla 5 resume los datos disponibles sobre fechas medias de puesta en diferentes poblaciones ibéricas. En Leiria está disponible la mediana de la fecha de inicio de puesta para tres poblaciones, siendo el 24 de marzo para las primeras puestas y el 14 de mayo para las segundas (Pimentel y Nilsson, 2009). La mediana de la fecha de inicio de puesta de segundas puestas en Apostiça está entre el 7 y 15 de mayo y en Leiria está entre el 13 y 23 de mayo entre los años 2001 a 2004 (Pimentel y Nilsson, 2007a).

Tabla 5. Resumen de las fechas y tamaños medios de puesta \pm error típico/desviación típica en diferentes poblaciones ibéricas. El tamaño muestral en algunos estudios son los años, estando disponibles los valores medios anuales, mientras que en otros es el número de nidos. Los datos de Leiria y Apostiça están estimados a partir de la Figura 2 en Pimentel y Nilsson (2007a), y los datos de fecha de puesta de Mata de Quiaios y Mata do Urso a partir de la Figura 1 en Costa et al. (2011). Fecha media de puesta (1:1 abril).

Localidad	Años	Fecha media de puesta	Tamaño medio de puesta	Referencias
Sagunto	1986-91	20,4 (ET = 2,03, n = 6 años)	7,9 (ET = 0,26, n = 6 años, 1 puesta)	Barba, 1991
Sagunto	2006-07	8,97 (DT = 1,90, n = 2 años)	8,68 (DT = 0,64, n = 2 años)	Álvarez y Barba, 2011
Pitarque	1991-95	37,3 (DT = 15,1, n = 113 nidos)	7,3 (DT = 1,6, n = 108 nidos)	Belda, 1996
Riudabella	1992-95	30,3 (DT = 3,6, n = 4 años)	5,92 (DT = 0,76, n = 4 años)	Belda et al., 1998
El Titllar	1989-95	40,2 (DT = 15,5, n = 49 nidos)	6,5 (DT = 1,7, n = 47 nidos)	Belda, 1996
La Pena	1992-95	32,9 (DT = 13,4, n = 39 nidos)	6,3 (DT = 6,3, n = 38 nidos)	Belda, 1996
Font Roja	2005-07	38,58 (ET = 1,23)	6,93 (ET = 0,16)	Atiénzar et al., 2010
Sierra Mariola	2005-07	31,23 (ET = 2,72)	6,16 (ET = 0,36)	Atiénzar et al., 2010
Valdeyerno	2005	16,94 (DT = 5,15, n = 16 nidos)	9,00 (DT = 1,31, n = 16 nidos)	Sanz et al., 2010
Bermú	2005	16,67 (DT = 10,13, n = 12 nidos)	6,86 (DT = 1,35, n = 11 nidos)	Sanz et al., 2010
Camino del Mesto	2005	24,60 (DT = 9,22, n = 10 nidos)	6,22 (DT = 2,63, n = 9 nidos)	Sanz et al., 2010
Camino del Cejo	2005	22,82 (DT = 9,84, n = 11 nidos)	5,67 (DT = 2,91, n = 9 nidos)	Sanz et al., 2010
Salamanca	1984-85		9,1 (DT = 0,59, n = 38, 1 puesta)	Pascual, 1985
Sierra Morena (encinar)	1989-91		6,85 (DT = 1,89, n = 53 nidos)	Maicas y Fernández, 1996
Sierra Morena (pinar)	1989-91		7,14 (DT = 1,42, n = 121 nidos)	Maicas y Fernández, 1996
Valsaín	1991-99	39 (ET = 4,4, n = 44 nidos)		Sanz, 2001
Catarroja	1987		8,5 (n = 8 puestas)	Barba et al., 1988
Mata de Quiaios (Portugal)	2003-09	15,57 (DT = 5,56, n = 7 años)	5,8 (DT = 1,51, n = 160 nidos)	Costa et al., 2011
Mata do Urso (Portugal)	2003-09	4,14 (DT = 6,52, n = 7 años)	7,3 (DT = 1,42, n = 160 nidos)	Costa et al., 2011
Leiria (Portugal)	2001-04	-7,6 (DT = 7,0, n = 4 años)	7,5 (DT = 0,4, n = 4 años)	Pimentel y Nilsson, 2007a
Apostiça (Portugal)	2001-04	-13,1 (DT = 3,6, n = 4 años)	8,3 (DT = 0,3, n = 4 años)	Pimentel y Nilsson, 2007a

Varios factores pueden afectar a la fecha media de puesta:

-Variación interanual: algunos trabajos han mostrado una variación interanual en la fecha media de puesta. Así, la fecha de puesta difirió entre años, aunque los cambios fueron relativamente pequeños y bastante sincrónicos en Riudabella, El Titllar, La Pena y Pitarque, mientras los de Sagunto fueron independientes de los otros sitios (Belda et al., 1998). La variabilidad entre años en la fecha de puesta fue similar entre hábitats. En el naranjal de Sagunto, la fecha media de puesta ha variado entre el 11 y el 28 de abril entre 1986 y 1991 habiendo diferencias significativas entre algunos años (Barba, 1991). También se encuentran diferencias entre las fechas de puesta de varios años en Mata de Quiaios y Mata do Urso, entre los años 2003 y 2009 (Costa et al., 2011). Existen diferencias interanuales en la fecha media de puesta tanto en el pinar de Sierra Mariola como en el encinar de Font Roja (Atiénzar, 2009).

-Variación altitudinal: Belda et al. (1998) encuentran que, dentro del mismo tipo de hábitat (encinar), la fecha de puesta fue más temprana a baja altitud (ver también, Atiénzar, 2009).

-Tipo de hábitat: Varios estudios muestran que la fecha de inicio de puesta difiere entre hábitats (Tabla 5). Por ejemplo, Belda et al. (1998) muestran que la población que cría en los naranjales tiene una fecha de puesta más temprana (21 de Abril) que las otras estudiadas en los tres principales hábitats naturales (quejigal, encinar y pinar) de la parte Mediterránea de España. Sanz et al. (2010) muestran que la puesta es más temprana en un robledal que en unos pinares del centro de España (Los Quintos de Mora, Toledo). Y otros trabajos muestran un comienzo anterior en pinares que en encinares (Maicas y Fernández, 1996; Atiénzar et al., 2010). En cambio otros estudios no han detectado efecto alguno. Por ejemplo, en una revisión de diversas poblaciones europeas, que incluye algunas de las citadas arriba, Sanz (1998) mostró que el efecto del tipo de bosque sobre las fechas de puesta desaparecía después de controlar las diferencias en altitud y latitud. Estos resultados concuerdan con los de Belda et al. (1998) que no encuentran diferencias en las fechas medias de puesta entre hábitats naturales localizados a una latitud y altitud similar (Pitarque, El Titllar y La Pena). Y, ni el grado de madurez de la vegetación ni las diferencias en la composición arbórea entre cajas-nido dentro de alguno de los bosques fueron claves para el comienzo de la reproducción (Atiénzar et al., 2010).

-Temperatura: En las zonas más cálidas de Cataluña la puesta se inicia antes que en las zonas más interiores donde la temperatura es menor (García, 1983). La fecha de puesta es más temprana en años más cálidos (Álvarez et al., 2006; Atiénzar, 2009). Utilizando datos de 18 años (1986-2003) se ha observado un adelanto de 12 días en la fecha media de puesta en Sagunto, relacionado con un aumento de la temperatura media en el mes de marzo de unos 3°C en los años de estudio (Álvarez et al., 2005).

-Características del nido: Los nidos con mayor diámetro de cuenco del nido presentan fechas medias de inicio de puesta más tempranas (Álvarez y Barba, 2011).

-Características de los padres:

-1) Edad. Individuos de entre 3 y 4 años inician la puesta antes que aquellos más longevos ($n = 2200$ individuos entre 1992-2009, Betancourt et al., 2010). En estudios menos precisos, donde se han distinguido sólo entre individuos de un año y de más de un año, no se encuentran diferencias en la fecha de puesta entre estas clases de edad (Belda, 1996).

-2) Biometría y condición corporal. Hembras en peor condición corporal y de tarso más largo comienzan antes la puesta (Álvarez y Barba, 2011). Hembras con mayor hematocrito y menor actividad de la glutatión peroxidasa empiezan la puesta antes (Norte et al., 2010a).

Tamaño de puesta

Los datos disponibles sobre tamaños de las primeras puestas en diferentes poblaciones ibéricas se resumen en la Tabla 5. Se observa que el tamaño medio de puesta oscila entre los 5 y los 9 huevos. De la Puente y Yanes (1995) revisaron 50 nidos encontrados en 14 provincias durante 13 años, y han calculado un tamaño medio de puesta de 5,9 huevos, aunque es probable que se hayan incluido todo tipo de puestas, primeras, segundas y reposiciones.

En cuanto a las segundas puestas, el tamaño medio oscila en torno a 6,9 huevos ($ET = 0,32$, $n = 15$ nidos) en naranjales, siendo más frecuentes las de 6 huevos (40%, $n = 15$ nidos; Barba,

1991). En esta última población, las segundas puestas son menores que las primeras puestas de las parejas que las realizaron. El tamaño de la segunda puesta es tanto menor que la primera cuanto mayor es la primera. En una de las tres áreas de estudio de Leiria, hay una fase de irrupción de larvas de procesionaria del pino (*Thaumetopoea pityocampa*) durante el verano que favorece el incremento del tamaño en segundas puestas (Pimentel y Nilsson, 2009). El tamaño medio de las segundas puestas en Leiria es de 6,3 huevos (DT = 0,22, n = 4 años) y en Apostiça de 6,6 huevos (DT = 0,23, n = 4 años) desde 2001 hasta 2004 (datos estimados a partir de la Figura 5 en Pimentel y Nilsson, 2007a). El tamaño de la segunda puesta es menor que el de la primera en Leiria y Apostiça (Pimentel y Nilsson, 2007a). En Mata de Quiaios es de 5,34 huevos (DT = 1,05) y en Mata do Urso de 6,28 huevos (DT = 1,05) (Costa et al., 2011). Las segundas puestas fueron un 14% más pequeñas que las primeras puestas en Mata do Urso, pero no en Mata de Quiaios (Costa et al., 2011).

Diversos son los factores que pueden afectar al tamaño de puesta:

-Variación interanual: Barba (1991) no encontró diferencias interanuales (n = 6 años) en el tamaño medio de puesta en Sagunto, pero entre 2006 y 2007 sí que se encontraron (Álvarez y Barba, 2011). Atiénzar et al. (2010) encontraron diferencias en un encinar y en un pinar durante 3 años de estudio, a la par que encontraron variación anual en la abundancia de alimento (ver Atiénzar, 2009).

-Variación estacional: En algunos ambientes naturales en los que se ha estudiado, no parece haber una variación estacional en el tamaño de puesta (Iglesias, 1996; Atiénzar et al., 2010). Sin embargo, Maícas y Fernández (1996) muestran que, tanto en un pinar (7,5 vs 6,7 huevos de media) como en un encinar adehesado (7,3 vs 6,0 huevos), los tamaños de puesta son mayores en puestas tempranas que en tardías, aunque en estas últimas hay una fracción de puestas de reposición y de segundas puestas. Y en el naranjal de Sagunto, el tamaño medio de puesta también decrece al avanzar la estación en tres de los seis años de estudio (1986-91; Barba, 1991). El tamaño de puesta de las primeras puestas decrece con la fecha de puesta en Leiria y Apostiça (Pimentel y Nilsson, 2007a), y en Mata de Quiaios y Mata do Urso (Costa et al., 2011).

-Variación altitudinal: En general, se ha mostrado que el tamaño de puesta en el Carbonero común decrece con el aumento de la altitud (Sanz, 1998). Sin embargo, en otros estudios en los que se tenía la misma latitud pero diferente altitud, el tamaño de puesta aumentaba con la altitud (Belda et al., 1998; Atiénzar et al., 2010). Esto sugiere una mayor influencia del tipo de bosque, y por tanto, de la disponibilidad de alimento, que de la altitud en la determinación del tamaño de puesta en este caso.

-Tipo de hábitat: Entre los hábitats naturales a la misma altitud, el tamaño de puesta disminuye desde el quejigal de Pitarque (media de las medias anuales 7,3 huevos) hacia los encinares de Riudabella y El Titllar (7,0 huevos) y hasta el pinar de La Pena (6,4 huevos), aunque sólo la diferencia entre el quejigal y el pinar es significativa (Belda et al., 1998). El tamaño de puesta en los naranjales (7,7 huevos) no difiere significativamente del quejigal, pero es mayor que en los dos encinares y el pinar (Belda et al., 1998; ver también Atiénzar et al., 2010). Maícas y Fernández (1996) no encuentran diferencias significativas en el tamaño medio de puesta entre un pinar y un encinar adehesado, pero el rango de tamaños de puesta es ligeramente mayor en el encinar (2-11) que en el pinar (3-10). Además, el tamaño de puesta más frecuente en el pinar es de 7 huevos, mientras que en el encinar es de 8 huevos. El tamaño de puesta es mayor en un robledal que en unos pinares del centro de España (Los Quintos de Mora, Toledo; Sanz et al., 2010).

-Estructura y composición vegetal: A escala local, los carboneros que crían en territorios con una capa arbustiva más desarrollada y mayor densidad de robles realizan puestas mayores (Sanz et al., 2010), pero Atiénzar et al. (2010) no encuentran una relación entre la madurez de la vegetación alrededor del nido y el tamaño de puesta en un pinar y un encinar.

-Características del nido: El tamaño de puesta aumenta con el diámetro transversal de los nidos (Álvarez y Barba, 2008). El tamaño de puesta disminuye cuando el peso del musgo de los nidos aumenta en cuatro hábitats mediterráneos (Álvarez et al., 2012).

-Características de los padres: El tamaño de puesta aumenta con la edad de machos y hembras hasta los 3-4 años, disminuyendo progresivamente a edades más avanzadas

(Betancourt et al., 2010). Las hembras que ponen puestas de mayor tamaño tienen mayor probabilidad de estar infectadas por *Leucocytozoon* y *Haemoproteus* (Norte et al., 2009b).

-Densidad de parejas: El tamaño de puesta, tanto en las primeras como en las segundas puestas, decrece cuando aumenta la densidad de parejas en Leiria (Pimentel y Nilsson, 2007a).

Huevos



Figura 10. Huevos de Carbonero común. (C) E. Álvarez

Los huevos de Carbonero común, al igual que los del resto de páridos que nidifican en la Península Ibérica, son de color blanquecino con manchas o puntitos de color pardo rojizo, a menudo concentradas en el polo más ancho del huevo (ver Figura 10); raramente completamente blancos o casi sin marcas (Cramp y Perrins, 1993; Cantó, 2008). Son sub-elípticos, lisos, y mate (Makatsch, 1976). Son los de mayor tamaño de todos los páridos (Cramp y Perrins, 1993).

Los valores medios de los diferentes parámetros medidos de los huevos del Carbonero común a nivel nacional se muestran en la Tabla 6.

Tabla 6. Características de los huevos en varias poblaciones ibéricas.

Localidad	Hábitat	Años	Largo (mm)	Ancho (mm)	Elongación	Peso (g)	Volumen (cm ³)	Referencias
Penedés y Barcelona (Cataluña)			17,56 n = 84 huevos	13,51 n = 84 huevos	129,98 n = 84 huevos	1,69 n = 84 huevos	1,54 n = 84 huevos	García, 1983
Sagunto (Valencia)	naranjal	1986-88, 1990-99	18,07, DT = 0,73, n = 521 puestas (rango 16,02-20,48)	13,34, DT = 0,37, n = 521 puestas (rango 12,01-14,38)			1,50, DT = 0,12, n = 521 puestas (rango 1,16-1,89)	Encabo et al., 2001a
Sierra Morena (Córdoba)	pinar	1989-91					1,56, DT = 0,10, n = 66 puestas	Maicas y Fernández, 1996
Sierra Morena (Córdoba)	encinar	1989-91					1,51, DT = 0,10, n = 43 puestas	Maicas y Fernández, 1996

Factores que pueden afectar al tamaño del huevo:

-Variación interanual: El volumen del huevo de las primeras puestas en Sagunto durante los años de estudio no varía (Barba, 1991).

-Variación estacional: No existe una variación estacional en el tamaño de los huevos (Barba, 1991; Maicas y Fernández, 1996).

-Temperatura: Se encuentra una relación positiva entre el volumen del huevo y las temperaturas 7-10 días antes de su puesta (Barba, 1991).

-Características de los padres: Las hembras con mayor probabilidad de infección de *Plasmodium* pusieron huevos más pesados (Norte et al., 2009b).

-Tipo de puesta: El volumen del huevo en las primeras puestas no difiere del de las segundas ni de las de reposición (Barba, 1991).

-Parámetros reproductores: El volumen medio anual está positivamente relacionado con el tamaño medio de puesta (Encabo et al., 2001a). En cambio, la forma media del huevo no varía con el tamaño de puesta (Encabo et al., 2001b). Los huevos depositados en el mismo orden en la secuencia de puesta no difieren de tamaño independientemente del tamaño de la puesta a la que pertenecen (Barba, 1991). Entre las puestas del mismo tamaño, hay diferencias entre los volúmenes de los huevos depositados en distinto orden. La tendencia de los primeros huevos a ser los de menor tamaño es común en todos los tamaños de puesta. Los huevos centrales de cada puesta son los que tienen mayor probabilidad de ser los más grandes (Barba 1991).

Incubación y eclosión



Figura 11. Hembra de Carbonero común incubando (C) E. Álvarez



Figura 12. Placa incubatriz de una hembra de Carbonero común (C) E. Álvarez

El Carbonero común se caracteriza porque sólo la hembra incuba los huevos (ver Figura 11; Perrins, 1979; datos propios no publicados), desarrollando una placa incubatriz (ver Figura 12), y el macho aporta comida a la hembra durante el periodo de incubación (Royama, 1966). El Carbonero común tiene la costumbre de ocultar los huevos entre el material del nido hasta que empieza a incubar. Sin embargo, en la población de Sagunto se ha observado que los huevos pueden aparecer descubiertos algún día antes de empezar la incubación (Barba, 1991).

Periodo de incubación

El periodo de incubación, definido como el intervalo de días desde el comienzo de la incubación (huevos descubiertos y calientes o hembra incubando en el momento de la visita) hasta que nace el primer pollo, dura una media de 13,1 días (rango 10-15, ET = 0,18, n = 35

nidos) en la población de Sagunto (Barba, 1991). La incubación puede empezar en cualquier momento entre dos días antes de concluir la puesta y dos días después. Lo más frecuente en la población estudiada es que la incubación comience el día en que se pone el último huevo.

Factores que afectan al periodo de incubación:

-Fecha de puesta: El periodo de incubación muestra una débil tendencia a disminuir conforme avanza la estación (Barba, 1991). Las parejas que comienzan la incubación antes de poner el último huevo inician antes la puesta que aquéllas que lo hacen tras concluir la puesta, y éstas antes que las que comienzan la incubación uno o dos días después de poner el último huevo. El periodo de incubación es más corto en aquellas parejas que empiezan a incubar más tarde. Las parejas que empiezan la incubación antes de la puesta del último huevo presentan un periodo de incubación más largo que aquellas que esperan al menos hasta la puesta del último huevo para empezar a incubar.

-Tamaño de puesta: Agrupando las puestas en “pequeñas” (5-7 huevos), “medianas” (8 huevos), y “grandes” (9-10 huevos), los periodos de incubación y el día de comienzo de la incubación no difieren entre los tres grupos (Barba, 1991).

-Características de los huevos: No existe ninguna relación entre el volumen medio de los huevos que componen la puesta, la elongación media o el volumen total (volumen medio de los huevos por tamaño de puesta) de los huevos y la duración del periodo de incubación (Barba, 1991).

-Temperatura: La duración del periodo de incubación disminuye al aumentar las temperaturas mínimas después de controlar otros factores (Barba, 1991).

En nidos en los que se elevó experimentalmente la temperatura, las hembras tuvieron más periodos de descanso de la incubación y estos tendieron a ser más largos. En nidos enfriados experimentalmente, el éxito reproductivo fue similar a nidos control, lo que sugiere que las hembras compensaron el tratamiento (Alvarez y Barba, 2014)¹.

Periodo de eclosión

Como norma general, en las puestas estudiadas por Barba (1991), los huevos eclosionan de forma asincrónica, extendiéndose el periodo de eclosión (definido aquí como el intervalo en días desde el nacimiento del primer pollo hasta el nacimiento del último, ambos inclusive) por dos (63% de las puestas, $n = 32$) o tres días (31%). En los casos en los que el último día del periodo de eclosión nacieron solamente uno o dos pollos, estos correspondieron invariablemente a los últimos huevos depositados. Sólo se encontró un par de casos en los que todos los huevos eclosionaron a la vez. El periodo medio de eclosión fue de 2,3 días (ET = 0,10, $n = 32$ nidos). El periodo de eclosión no se ha visto afectado por el tamaño de la puesta, ni varía a lo largo de la estación. Sin embargo, la temperatura media durante los últimos días del periodo de puesta fue la más relacionada con el grado de asincronía. Las puestas retrasadas experimentalmente ($n = 40$) tienen un periodo de eclosión más largo que las puestas control ($n = 56$; Barba et al., 1995),

El comienzo de la incubación antes de completarse la puesta puede avanzar la fecha de nacimiento pero con el coste de incrementar la asincronía de nacimiento. La incubación comienza antes de completarse la puesta con el aumento de las temperaturas y del tamaño de puesta. El periodo de incubación es más corto si la incubación comienza más tarde durante el periodo de puesta. La asincronía de nacimientos aumenta si la incubación comienza antes de completarse la puesta (Alvarez y Barba, 2014a)¹.

Fase de huevo

La fase de huevo (periodo comprendido entre la puesta del primer huevo y el nacimiento del último pollo) es de 1,04 días más largo por cada huevo adicional y disminuye al avanzar la estación (Barba, 1991). Dicha fase varía en función del tamaño de puesta así como del día de comienzo de la incubación.

Crecimiento y desarrollo de los pollos



Figura 13. Pollo de 5 días de edad. (C) E. Álvarez



Figura 14. Pollo de 10 días de edad. (C) E. Álvarez



Figura 15. Pollo de 15 días de edad. (C) E. Álvarez

Tasa de crecimiento

El crecimiento de los pollos de Carbonero común (ver Figuras 13-15) se ajusta a una ecuación logística de la forma $W_t = A / \{1 + \exp[-k(t - t_1)]\}$, donde W es el peso en un momento dado, A es el valor asintótico al que tiende el peso de los pollos, k es la tasa de crecimiento, y t_1 el punto de inflexión de la curva (ver Barba et al., 1993). Para la población de Sagunto (Barba et al., 1993), se encontró que $A = 17,86$ g, y $k = 0,39$ g·d⁻¹. En dos poblaciones tarraconenses los valores de k son 0,35 y 0,45 g d⁻¹ (Iglesias, 1996). El peso asintótico medio está positivamente relacionado con el volumen medio de los huevos. La tasa media de crecimiento está negativamente relacionada con el tamaño de puesta. Aquellos pollos que, naciendo tarde, llegan a sobrevivir, crecen más despacio que sus hermanos, pero el peso asintótico alcanzado no varía (Barba, 1991). Y los pollos que tienen mayor reflectancia en el UV en la mancha amarilla de la nuca crecen más deprisa, debido probablemente a que los padres los ceban a ellos preferentemente (Galván et al., 2008).

Peso: Los pollos normalmente son pesados el día 15 de vida (considerando el día de nacimiento como día 0), que es el último día que se pueden manipular sin demasiado riesgo de abandono del nido. Monrós et al. (2002a) estudian el peso de los pollos de Carbonero común en el nido el día 15 de vida, siendo éste de 17,20 g (DT = 1,24, rango = 13,9-19,8, n = 111 pollos). En esta población, el peso medio de los pollos fue de 15,77 g (DT = 1,49, n = 21) en 2006 y de 16,65 g (DT = 0,49, n = 10) en 2007, existiendo una variación interanual (Álvarez y Barba, 2011). Barba et al. (1995) muestran que los pollos de puestas retrasadas experimentalmente son más ligeros en el día 15 (media 16,41 g, DT = 1,40, n = 22) que los controles (media 16,89 g, DT = 1,29, n = 40), y alcanzan un peso asintótico más bajo. El calentamiento o enfriamiento experimental de los nidos no provoca efectos detectables sobre el peso de los pollos a los 5, 9 y 15 días de vida (Rodríguez et al., 2013). Los pollos más pesados el día 15 de vida tienden a perder peso al abandonar el nido, mientras que los más ligeros tienden a ganarlo Monrós et al., 2002a).

En Sierra Morena (sur de España) durante los años 1989 a 1991 los pollos son más pesados en el pinar (16,53 g; n = 156 puestas) que en el encinar (15,62 g; n = 61 puestas; Maicas y Fernández, 1996). En el pinar, los pollos de las puestas tempranas (17,33 g, DT = 2,42; n = 86) son más pesados que los de las puestas tardías (15,55 g, DT = 1,68; n = 70), no habiendo diferencias en el encinar (15,60 g, DT = 1,71; n = 53 vs, 15,10 ± 2,60 g; n = 8). En cambio, durante tres estaciones reproductoras (2005 a 2007) los pollos son más pesados (16,76 g, DT = 0,24 vs, 15,47 g, DT = 0,55) en el encinar de Font Roja que en el pinar de Sierra Mariola (Atiénzar et al., 2010). Y dentro del bosque, los pollos criados en cajas-nido localizadas en parcelas con vegetación inmadura difieren poco en peso de aquellos criados en parcelas de vegetación madura (Atiénzar et al., 2010). En Mata do Urso el peso de los pollos está correlacionado negativamente con el tamaño de puesta en 2009 (Costa et al., 2012). En dos encinares tarraconenses el peso medio de los pollos es de 16,02 g (Iglesias, 1996). En Mata de Quiaios el peso medio de los pollos de las primeras puestas es de 15,06 g (DT = 1,95) y en Mata do Urso de 14,79 g (DT = 1,89) entre los años 2003 y 2010 (Costa et al., 2012). Los de las segundas puestas es de 17,62 g (DT = 1,37, n = 26 nidos) en Mata de Quiaios y de 17,89 g (DT = 1,06, n = 31 nidos) en Mata do Urso desde 2003 hasta 2009, siendo los pollos de las segundas puestas más pesados que los de las primeras en ambas áreas (Costa et al., 2011).

Tarso: La longitud media del tarso en los pollos es aproximadamente 19 mm en las poblaciones españolas analizadas. Existen datos en los siguientes hábitats: carrascal (19,24 mm, DT = 0,11; Atiénzar et al., 2010), pinar (18,99 mm, DT = 0,26; Atiénzar et al., 2010), y naranjal (19,17 mm, DT = 0,63, n = 21 en 2006, y de 19,30 mm, DT = 0,37, n = 10 en 2007; Álvarez y Barba, 2011). El enfriamiento experimental de los nidos entre la eclosión y el día 14 de vida de los pollos provoca que el tarso alcance una menor longitud que en nidos controles; el calentamiento experimental de los nidos no provoca ningún efecto en el tamaño del tarso (Rodríguez et al., 2013).

Condición: La condición (peso/longitud tarso) media de los pollos en Sagunto en 2006 es de 0,82 g·mm⁻¹ (DT = 0,07, n = 21) y en 2007 de 0,86 (DT = 0,03, n = 10; Álvarez y Barba, 2011). Los pollos tienen mejor condición (0,87, DT = 0,01 vs, 0,81, DT = 0,02) en un encinar que en un pinar (Atiénzar et al., 2010), en cajas-nido rodeadas por vegetación madura (Sánchez et al., 2007), y si son atendidos por machos mayores de un año (Álvarez y Barba, 2011). Los pollos de tres hábitats distintos (Sagunto, Sierra Mariola y Font Roja) están en peor condición cuando la cantidad de palitos y plumas, y la proporción de plumas, de los nidos aumenta (Álvarez et al., 2012).

Otra medida de condición está basada en la respuesta inmune. Ésta es dependiente del sexo, mostrando las hembras mayores niveles de respuesta, debido al efecto inmunosupresivo de la testosterona en machos (Barbosa y Moreno, 2002). La evaluación de dicha respuesta inmune se puede realizar midiendo la reacción ante una inyección de fitohemaglutinina (PHA), la cual se utiliza como indicador de la salud de los individuos (Tella et al., 2008). El valor medio de la respuesta inmune en los pollos que obtuvieron en Sagunto en 2006 es de 0,61 (DT = 0,16, n = 18) y en 2007 de 0,48 (DT = 0,16, n = 9; Álvarez y Barba, 2011), siendo datos similares a los encontrados en otras poblaciones (Tschirren et al., 2003; Nilsson et al., 2007), y no se encuentra además una variación interanual entre ellos.

En un estudio de Norte et al. (2009b) donde sólo el 5,7% de pollos de primeras puestas estaban infectados, los de las cajas-nido infectadas tuvieron una proporción heterofilo/linfocito más bajo.

En Mata de Quiaios los pollos tenían al volar un índice de grasa (Kaiser, 1993) de 1,49 (DT = 0,91, n = 87 pollos) y en Mata do Urso de 1,72 (DT = 1,02, n = 47 pollos), y un índice de músculo pectoral (Bairlein, 1995) en Mata de Quiaios de 1,88 (DT = 0,67, n = 87 pollos) y en Mata do Urso de 1,98 (DT = 0,46, n = 44 pollos; Costa et al., 2005).

Estructura y dinámica de poblaciones

Desempeño reproductor

Éxito del nido

En este apartado consideramos que el nido tiene éxito si al menos un pollo lo abandona con vida.

De acuerdo con Barba (1991) de las 122 primeras puestas consideradas en Sagunto, fracasan 31, es decir, el 25% de las puestas. En Sierra Morena durante los años 1989-91 y considerando todos los nidos, 62 (36 %) parejas sufrieron fracaso total, 37 de ellas (56 %) localizadas en el pinar y 25 (47 %) en el encinar (Maícas y Fernández, 1996). La mayoría de fracasos totales aparecieron durante la fase de huevo en el pinar (35 %), y durante la fase de pollo los fracasos reproductivos fueron más frecuentes en el encinar (23 %) que en el pinar (17 %). Según Belda (1996), el porcentaje de nidos que fracasan es de 43,2 % (n = 127) en el quejigal de Pitarque entre los años 1991 y 1995, de 65,4 % (n = 52) en el encinar de Monte Poblet entre 1989 y 1992, y de 30,6 % (n = 40) en el pinar de La Pena entre 1992 y 1995. En Leiria la proporción media de primeras puestas fracasadas desde 2001 a 2004 es de 10% y en Apostiça del 20% (datos estimados de la Figura 2 en Pimentel y Nilsson, 2007a). El fracaso del segundo intento reproductor fue significativamente menor en Leiria (0-25%) que en Apostiça (18-42%; Pimentel y Nilsson, 2007a). Las principales causas de fracaso del nido suelen ser la depredación (Atiénzar et al., 2010) y el abandono (Maícas y Fernández, 1996; Atiénzar et al., 2010). La probabilidad de pérdida de nidos por inanición no muestra ningún tipo de tendencia estacional (Iglesias, 1996).

En un experimento donde se manipuló la calidad del nido, en Sagunto, se encontró que la proporción de nidos donde vuela al menos un pollo es más baja en los nidos de peor calidad (Álvarez y Barba, 2007).

Número de huevos eclosionados: En Mata de Quiaios, el número medio de huevos eclosionados es de 5,2 (DT = 1,14, n = 20) y en Mata do Urso es de 6,13 (DT = 1,51, n = 15; Costa et al., 2005). En el carrascal eclosionan más huevos (6,28, ET = 0,23) que en el pinar (5,82, ET = 0,52); Atiénzar et al., 2010). En Sagunto (desde 1992 hasta 2009) el número de eclosiones mejora con la edad de los padres hasta los 3-4 años y disminuye progresivamente a edades más avanzadas (Betancourt et al., 2010). Las hembras con mayor número de huevos eclosionados tienen mayor actividad de la glutatión peroxidasa (Norte et al., 2010a).

Éxito de eclosión

Definido como el porcentaje de huevos eclosionados respecto al número de huevos puestos (Álvarez y Barba, 2008). El éxito en la eclosión ronda entre el 83 y el 93% para la población de Sagunto (Barba et al., 1994; Monrós et al., 1998; Álvarez y Barba, 2009). El éxito medio de eclosión en puestas donde más de un huevo eclosionó en esa localidad en el año 1994 fue del 88% (DT = 12, n = 8; Monrós et al., 1998), y fue elevado tanto en 1988 (90%, n = 19), en 1989 (93%, n = 11), como en 1990 (90%, n = 9; Barba et al., 1994). El éxito de eclosión medio encontrado por Álvarez y Barba (2011) en 2006 fue de 85,74% (DT = 9,03, n = 26) y en 2007 fue de 75,05% (DT = 14,41, n = 16), pero estas medias se calcularon sobre valores transformados (arcoseno de la raíz cuadrada; Zar, 1996). En Mata de Quiaios el éxito de eclosión fue de 88,25% en 2003 y 95% en 2005, y en Mata do Urso fue del 91,31% en 2003 y de 86% en 2005 (Costa et al., 2005; Norte et al., 2010b).

El éxito de eclosión puede verse afectado por diversos factores:

- 1) Variación interanual: Álvarez y Barba (2011) encuentran variación interanual en el éxito de eclosión en Sagunto, siendo mayor en 2006 que en 2007. En cambio, Barba et al. (1994) no la encuentran para la misma población en los años 1988, 1989 y 1990.
- 2) Composición vegetal: Dentro de un bosque heterogéneo, el éxito de eclosión es mayor en cajas-nido rodeadas por Pino carrasco (89,93 %, ET = 2,41) que las rodeadas por Pino piñonero (82,78 %, ET = 3,87; Atiénzar et al., 2010).
- 3) Madurez y estructura de la vegetación: Conforme el hábitat es más maduro y menos denso, la probabilidad de que el nido sea depredado durante la incubación aumenta y el éxito de eclosión disminuye (Atiénzar et al., 2010).
- 4) Temperatura: En la población de Sagunto, el éxito de eclosión se ve afectado negativamente por las temperaturas durante el periodo de puesta de los huevos (Barba et al., 2007).
- 5) Características del nido: Los nidos de mayor calidad manipulados experimentalmente (mayor proporción de material en el nido capaz de mantener una temperatura adecuada) tienen mayor éxito de eclosión (Álvarez y Barba, 2009). El éxito de eclosión aumenta con el peso de musgo de los nidos en Sagunto (Álvarez et al., 2012).
- 6) Relación genética parental: La heterocigosidad en un solo locus (Ase 18) explica una gran proporción de la variación de caracteres asociados con la eficacia biológica. Se ha encontrado una relación negativa entre relación genética parental y éxito de nacimientos y la heterocigosidad maternal estaba asociada con el tamaño de los pollos (García-Navas et al., 2014)¹.

Número de pollos que vuela por nido (volanderos)

En Sagunto, el número medio de pollos que vuela por nido en 2006 es de 6,73 (DT = 1,49, n = 22 nidos) y en 2007 de 6,60 (DT = 1,65, n = 10 nidos; Álvarez y Barba, 2011). En este lugar, desde 1992 hasta 2009, se observa que el número de volanderos mejora con la edad de los padres hasta los 3-4 años y disminuye progresivamente a edades más avanzadas (Betancourt et al., 2010, ver excepción en Belda, 1996). En Mata de Quiaios el número medio de pollos que vuelan por nido en primeras puestas es de 3,70 (DT = 1,58) y en Mata do Urso es de 5,12 (DT = 1,86) entre los años 2003 y 2010. (Costa et al., 2012). En Leiria el número medio de volanderos de primeras puestas desde 2001 hasta 2004 es de 5,4 (DT = 0,1, n = 4 años) y en Apostiça de 6,0 (DT = 0,5, n = 4 años; datos estimados de la Figura 2 en Pimentel y Nilsson, 2007a). En un rebollar, el número medio de volanderos de primeras puestas fue de 7,4 (DT = 0,69, n = 32 nidos, años 1984 y 1985; Pascual, 1985). El número medio de volanderos producidos en las segundas puestas es de 5,8 (DT = 1,71; Sanz, 1998). En Leiria desde 2001 hasta 2004 es de 4,7 (DT = 0,59, n = 4 años) y en Apostiça de 2,7 (DT = 0,51, n = 4 años) siendo significativamente mayor en la primera (datos estimados a partir de la Figura 5 en Pimentel y Nilsson, 2007a). En Mata de Quiaios es de 4,17 (DT = 1,31) y en Mata do Urso de 4,95 (DT = 1,49) desde 2003 hasta 2009 (Costa et al., 2011). El número de volanderos producidos en segundas puestas es menor que en primeras puestas en Leiria y en Apostiça (Pimentel y Nilsson, 2007a). En una de las tres áreas de estudio de Leiria, hay una fase de irrupción de larvas de procesionaria del pino *Thaumetopoea pityocampa* durante el verano que favorece el incremento del número de volanderos en segundas puestas (Pimentel y Nilsson, 2009). Analizando las primeras y segundas puestas juntas, el número de volanderos producidos por puesta disminuye significativamente con la fecha de eclosión en Apostiça, pero no en Leiria (Pimentel y Nilsson, 2007a). El número medio de volanderos producidos a lo largo de toda la estación reproductora por una pareja reproductora exitosa en Leiria es de 8,32 (ET = 0,39, n = 81 nidos) y en Apostiça de 7,66 (ET = 0,24, n = 142 nidos), siendo significativamente mayor en la primera (Pimentel y Nilsson, 2007a). En Mata do Urso el número de pollos decrece con la fecha de puesta considerando los años desde 2003 hasta 2009 (Costa et al., 2011), y aumenta con el tamaño de puesta en 2009 (Costa et al., 2012). Considerando todos los nidos, Iglesias (1996; Tabla 7) muestra que existieron variaciones interanuales del número de pollos supervivientes por nido, siendo mayor en 1993 respecto al resto de años, y no encontrando diferencias entre áreas de estudio. Excluyendo los nidos depredados, el análisis de los datos correspondientes a 1993 no mostró variaciones de este parámetro entre áreas de estudio

(Tabla 7). El número medio de pollos que vuelan por nido para cada hábitat no presenta variaciones entre años. En ninguno de los hábitats estudiados encuentra diferencias respecto al número medio de pollos que vuelan por nido, ni que la proporción de pollos que vuelan por nido de crezca significativamente a medida que avanza la estación (Tabla 8).

Tabla 7. Valores medios del número de pollos supervivientes por nido considerando y excluyendo la depredación para distintas localidades españolas.

Localidad	Años	Considerando depredación	Excluyendo depredación	Referencias
		Número medio de pollos supervivientes/nido	Número medio de pollos supervivientes/nido	
Riudabella	1993-94	1,86 (DT = 1,93, n = 2 años)	3,87 (DT = 2,08, n = 2 años)	Iglesias, 1996
El Títllar	1993-94-95	2,02 (DT = 2,84, n = 3 años)	6,50 (DT = 0,94, n = 3 años)	Iglesias, 1996
Pitarque	1991-95	3,4 (DT = 3,4, n = 114)		Belda, 1996
Monte Poblet	1989-92	2,04 (DT = 2,8, n = 24)		Belda, 1996
La Pena	1992-95	3,3 (DT = 2,7, n = 35)		Belda, 1996

Tanto considerando todas las puestas, como sólo las puestas exitosas (en las que vuela al menos un pollo), en Sierra Morena durante tres años consecutivos, en el pinar se producen más pollos por puesta que en el encinar (Tabla 8; Maicas y Fernández, 1996). En el pinar, los nidos tempranos producen más pollos que los tardíos (Tabla 7), no encontrándose estas diferencias en el encinar. En cambio, en el encinar de Font Roja vuelan más pollos (media = 5,71, ET = 0,32) que en el pinar de Sierra Mariola (media = 5,09, ET = 0,73; Atiénzar et al., 2010).

Tabla 8. Efecto del tipo de hábitat y de la estacionalidad sobre los parámetros reproductivos del Carbonero común.

Fuente de variación	Parámetros reproductivos	Población del pinar	Población del encinar	p-valor
Hábitat	Pollos	5,43 ± 1,79 (n = 59)	3,90 ± 1,74 (n = 28)	< 0,001
Estacionalidad	Pollos tempranos	5,60 ± 1,88 (n = 42)	4,00 ± 1,93 (n = 22)	< 0,01
Estacionalidad	Pollos tardíos	4,65 ± 1,62 (n = 17)	3,67 ± 1,03 (n = 6)	NS

Éxito de vuelo

Definido como el porcentaje de pollos que vuelan respecto a los pollos que han nacido (Álvarez y Barba, 2008; Atiénzar et al., 2010). El éxito de vuelo medio para la población de Sagunto fue de 68,51% (DT = 14,57, n = 22) en 2006 y de 71,11% (DT = 13,78, n = 10) en 2007 (Álvarez y Barba, 2011). En Mata de Quiaios el éxito de vuelo fue de 80,62% (DT = 0,25, n = 20) y en Mata do Urso de 83,84% (DT = 0,9, n = 15; Costa et al., 2005).

Los factores que pueden afectar a este parámetro son:

-Variación estacional: No se observa ningún patrón en la variación estacional de la fracción de pollos supervivientes sobre el tamaño de puesta (Iglesias, 1996).

-Características del nido: El éxito de vuelo es mayor en las cajas situadas experimentalmente a mayor altura que en las de menor altura (Gil-Delgado y Barba, 1987). Además, el éxito de vuelo aumenta con el tamaño global del nido (Álvarez y Barba, 2011).

-Características de los padres: El éxito de vuelo es mayor en nidos atendidos por machos con menor longitud de tarso en 2006 y 2007 (Álvarez y Barba, 2011), y con una mayor probabilidad de infección por *Haemoproteus* (Norte et al., 2009b).

-Fecha de vuelo: Las parejas que criaron en nidos retrasados experimentalmente tuvieron un éxito de vuelo más bajo que los que lo hicieron tempranamente (Barba et al., 1995).

Éxito reproductor

Definido como el porcentaje de pollos que vuelan respecto a los huevos puestos (Álvarez y Barba, 2008; Atiénzar et al., 2010). En la Tabla 9 se muestran los diferentes valores medios del éxito reproductor en distintas poblaciones ibéricas.

Tabla 9. Resumen de los diferentes hábitats donde se han calculado los valores medios del éxito reproductor a nivel nacional. *medias calculadas sobre los valores transformados (arcoseno de la raíz cuadrada; Zar, 1996).

Localidad	Hábitat	Año	Éxito reproductor medio (%)	Referencias
Pitarque	quejigal	1991-95	48 (DT = 40, n = 113)	Belda, 1996
Monte Poblet	encinar	1989-92	33 (DT = 40, n = 24)	Belda, 1996
La Pena	pinar	1992-95	54 (DT = 40, n = 35)	Belda, 1996
Sagunto	naranjal	1985-86	28 (n = 11 nidos naturales)	Gil-Delgado y Barba, 1987
Sagunto	naranjal	1994	75 (DT = 15, n = 7)	Monrós et al., 1998
Sagunto	naranjal	2006	67,39* (DT = 15,14, n = 22)	Álvarez y Barba, 2011
Sagunto	naranjal	2007	61,99* (DT = 13,19, n = 10)	Álvarez y Barba, 2011
Valdeyerno	robleal	2005	85,82 (DT = 7,56, n = 12 cajas ocupadas)	Sanz et al., 2010
Bermú	pinar	2005	87,69 (DT = 30,3, n = 7 cajas ocupadas)	Sanz et al., 2010
Camino del Mesto	pinar	2005	77,6 (DT = 25,7, n = 9 cajas ocupadas)	Sanz et al., 2010
Camino del Cejo	pinar	2005	90,58 (DT = 90,58, n = 8 cajas ocupadas)	Sanz et al., 2010
Mata de Quiaios	pinar	2003-10	65 (DT = 25)	Costa et al., 2012
Mata do Urso	pinar	2003-10	71 (DT = 24)	Costa et al., 2012

Varios factores pueden afectar al éxito reproductor:

-1) Variación interanual: En Sagunto hubo variación interanual en tres años de estudio: 81% (1988, n = 19 nidos), 56% (1989, n = 11 nidos) y 77% (1990, n = 9 nidos; Barba et al., 1994). En cambio, no se encontraron variaciones interanuales entre los tres hábitats estudiados (quejigal, encinar y pinar) por Belda (1996).

-2) Variación entre hábitats: No se conoce efecto alguno del hábitat sobre el éxito reproductor (Belda, 1996; Sanz et al., 2010).

-3) Disponibilidad de alimento: El éxito reproductor de las aves está relacionado con la abundancia de alimento (polillas y orugas; Barba et al., 2004; Atiénzar, 2009), y pese a que la dieta de los pollos en Sagunto es relativamente "rara" (ver apartado de *Dieta*), el éxito reproductor es elevado. En Sagunto los pollos de las primeras puestas más tempranas se alimentan de orugas y alcanzan un éxito reproductor elevado. Los pollos de primeras puestas más tardías se alimentan principalmente de polillas del Gusano gris *Peridroma saucia*, y también alcanzan un éxito reproductor elevado. Sin embargo, los pollos de segundas puestas son alimentados con polillas de varias especies, pero el éxito reproductor es bajo (Barba et al., 2004).

Por otra parte, es importante que el periodo de máxima demanda de alimento por parte de los pollos coincida aproximadamente con la máxima abundancia de alimento en el hábitat (p. ej. Perrins, 1991). Hay varios trabajos en España en los que se ha estudiado esta posible sincronización (Barba, 1991; Belda, 1996; Iglesias, 1996; Atiénzar, 2009), pero no se han analizado sus posibles consecuencias en el éxito reproductor tal y como lo definimos en ese apartado.

-4) Características y ubicación del nido: La tasa de éxito, que es una combinación de los éxitos de eclosión, de vuelo y de reproducción, aumenta al aumentar el tamaño del nido (Álvarez y Barba, 2008). La altura a la que está situada la entrada del hueco de un nido natural afecta positivamente al éxito reproductor (Gil-Delgado y Barba, 1987).

-5) Características del individuo: Hembras grandes muestran un éxito reproductor mayor (Álvarez y Barba, 2008).

Supervivencia juvenil

La probabilidad de reclutamiento (supervivencia de un individuo desde que sale del nido hasta su primer año de vida) aumenta con el peso adquirido al abandonar el nido. Otro de los factores que parece afectar a dicha probabilidad es la fecha de eclosión (Monrós et al., 2002b). Sin embargo, estudios posteriores muestran que la variable importante, además del peso de los pollos, es la temperatura ambiental durante el periodo de estancia en el nido: la supervivencia aumenta si la temperatura es menor (Greño et al., 2008). El tamaño de puesta parece también influir en dicha supervivencia, disminuyendo para puestas aumentadas de manera experimental (Atiénzar, 2009).

Senescencia

La senescencia es un declive de las capacidades fisiológicas de los individuos con la edad, afectando a su capacidad reproductora y/o a su probabilidad de supervivencia, y limitando, por tanto, su eficacia biológica (Nussey et al., 2008; Ricklefs, 2008). Este proceso, en una población mediterránea (Sagunto), parece iniciarse a partir de los 4-5 años de edad ($n = 2200$ individuos; Betancourt et al., 2010).

Interacciones entre especies

Un estudio reciente muestra competencia por el tipo de alimento dado el elevado solapamiento de dieta observado entre el Carbonero común y dos especies afines, el Herrerillo capuchino *Lophophanes cristatus* y el Carbonero garrapinos *Periparus ater* ($Cô = 0,83$; siendo $Cô =$ Índice de solapamiento de nicho, $Cô = 1$ significa solapamiento completo, y; $Cô = 0$ no hay solapamiento, Atiénzar et al., 2013). Existe, igualmente, competencia con otras especies menos afines, como con el Trepador azul *Sitta europaea*. Este es un fuerte competidor por el alimento, dado que en el 100% de las interacciones hostiles entre dicha especie y el Carbonero común, ésta última ha salido perjudicada (Carrascal y Moreno, 1992).

En pinares mediterráneos del este peninsular, *P. major* prefiere nidificar en sitios con vegetación no madura, *P. ater* en sitios con vegetación madura y *L. cristatus* prefiere estadios intermedios. Además, *L. cristatus* nidifica antes que las otras especies, que se solapan entre sí (Atiénzar et al., 2013)¹.

La competencia también afecta al tamaño de presa elegida durante el periodo reproductor debido al solapamiento con las especies anteriormente mencionadas. El solapamiento para la combinación Carbonero común-Herrerillo capuchino es casi completo ($Cô = 0,93$), disminuyendo para la combinación Carbonero común-Carbonero garrapinos ($Cô = 0,78$). En base a la principal presa, las orugas, se ha encontrado que no existe diferencia en la longitud de las orugas capturadas por adultos de Carbonero común y Herrerillo capuchino durante la ceba a los pollos. Por lo tanto, la competencia en relación al tamaño de presa parece ser intensa (Atiénzar et al., 2013). Se ha observado que en coexistencia con el Herrerillo capuchino, el Carbonero común desplaza y estrecha su nicho de búsqueda de alimento (Herrera, 1978, ver Fig. 3 en Atiénzar et al., 2013). A pesar de eso, el Carbonero común es más agresivo y, por lo tanto, el Herrerillo, para minimizar dicha competencia, adelanta su reproducción dos semanas (Atiénzar et al., 2013).

Hay reparto de recursos tróficos entre *Cyanistes caeruleus* y *Parus major*. *C. caeruleus* alimenta sus pollos con el doble de larvas de Tortricidae que *P. major*. Por otro lado, *P. major* muestra preferencia por larvas de Noctuidae y consume también larvas de Lasiocampidae, un recurso no utilizado por *C. caeruleus* (García-Navas et al., 2013)¹.

La disponibilidad de agujeros, los cuales son necesarios para la reproducción, es otro factor por el que el Carbonero común compite con otras especies, o con individuos de la misma especie (p. ej. Gorrión común *Passer domesticus*; Escobar y Gil-Delgado, 1983; Barba y Gil-Delgado, 1990b; Atiénzar, 2009). De hecho, los adultos de Gorrión común ocupaban incluso cajas nido con nidos ya acabados o con pollos. En este último caso, arrojaban los pollos al exterior (Atiénzar, F., obs. pers.). La competencia puede reducirse instalando cajas-nido, aunque

también puede favorecer la entrada de nuevos competidores como lo observado en la población de Sagunto con la entrada del Gorrión común en las cajas-nido (Barba y Gil-Delgado, 1990b). En los parques naturales de Font Roja y Sierra de Mariola (Alcoy, Alicante), el Chochín *Troglodytes troglodytes* no compite tanto por el alimento sino por las cajas-nido como puede observarse en la Figura 16

(Atiénzar et al., 2010a).



Figura 16. Caja-nido ocupada por Chochín. © F. Atiénzar

En Sagunto, se ha constatado también la competencia con mamíferos a la hora de ocupar cajas-nido, como la Rata negra *Rattus rattus* y el Lirón careto (Gil-Delgado et al., 2006; Figura 17).



Figura 17. Caja-nido con un nido de Lirón careto en Sagunto. © E. Barba

Fruto de esa competencia fue un incremento del número de cajas ocupadas por la Rata negra y el Gorrión común en detrimento de los carboneros (Barba y Gil-Delgado, 1990b). Actualmente, el mayor competidor por los agujeros en este ambiente es el Lirón careto *Eliomys quercinus*, que ocupa las cajas-nido vacías u ocupadas por el Carbonero común (Atiénzar, F., obs. pers.).

El parasitismo de puesta entre *Cyanistes caeruleus* y *Parus major* parece ser una respuesta a la escasez de sitios de nidificación, según un estudio realizado en robledales de Toledo. Cuanto mayor fue la ocupación de cajas nido, mayor fue la prevalencia de puestas mixtas. Se ha encontrado una prevalencia del 3%, que se eleva al 7,2% en pequeños bosques, siendo el parasitismo similar entre ambas especies. El comportamiento de parasitismo fue diferente entre especies, pues *C. caeruleus* depositó uno o dos huevos en la puesta de la otra especie mientras que *P. major* usurpó los nidos de *C. caeruleus*, manteniendo al menos un huevo de la otra especie (Barrientos et al., 2015)¹.

Depredadores

Los depredadores sobre la especie son mamíferos, como la Garduña *Martes foina* (Atiénzar et al., 2010b), la Comadreja *Mustela nivalis* (Sanz, 2000), o la Rata negra (Barba y Gil-Delgado,

1990b), reptiles (Culebra bastarda *Malpolon monspessulanus* y Culebra de escalera *Rhinechis scalaris*; Gutiérrez, 1994; Monrós, 1997; Atiénzar et al., 2010b), y otras especies de aves (Gorrion común *Passer domesticus* en Barba y Gil-Delgado, 1990b; Pico picapinos *Dendrocopos major* en Potti y Merino, 1994; Gavilán *Accipiter nisus* en Mañosa y Oro, 1991; Halcón peregrino *Falco peregrinus* en Zuberogoitia, 2005 y Azor *Accipiter gentilis* en Mañosa, 1991). Desde 1999, la población de Lirón careto ha aumentado en los naranjales valencianos, lo que le ha convertido en un nuevo depredador para la especie en dicho ecosistema (Gil-Delgado et al., 2006; Gil-Delgado et al., 2009, Figura 18).



Figura 18. Lirón careto dentro de una caja-nido en el naranjal de Sagunto. © F. Atiénzar

La depredación es una de las causas más importantes de mortalidad de la especie durante el periodo reproductor en cajas nido (Atiénzar et al., 2010b). Ocurre principalmente en nidos con presencia de pollos. Para un estudio realizado en Font Roja, Sierra de Mariola y Sagunto, se construyó una estructura metálica que sirvió para estudiar la dieta (ver apartado Dieta), pero que a su vez ayudó en varias ocasiones a que las zarpas de mamíferos no alcanzaran a los pollos (Figura 19). La demanda de alimento por parte de éstos (ver apartado *Frecuencia de ceba*) obliga a los padres a incrementar sus visitas al nido (1 visita/2 minutos; Atiénzar et al., 2009; Barba et al., 2009), facilitando la detección del nido por parte de los depredadores. De hecho, se ha encontrado un porcentaje de depredación de nidos del 64% en bosque de carrasca, y un 54% en bosque de pino. En otras localizaciones, el porcentaje es menor: en Pitarque el 31,2%, en Monte Poblet el 46,2%, y en el Pinar de la Pena el 27,8%. Aunque estas cifras son mínimas, porque hay un grupo de nidos en los que se desconocen las causas de mortalidad de los pollos (Belda, 1996).



Figura 19. Caja-nido depredada por mamífero. La estructura metálica hizo que el mamífero abriera la caja-nido por el techo. © F. Atiénzar

La depredación sobre individuos adultos ocurre durante la incubación o durante los primeros días de eclosión de los huevos, y se debe principalmente a mamíferos nocturnos, como la Garduña o el Lirón careto (Atiénzar, F., obs. pers.). El tipo de estructura vegetal parece influir en la depredación. La depredación observada en bosques de carrascas y de pinos en Alcoy ha sido menor en aquellos territorios en torno a cajas-nido rodeadas de vegetación inmadura y densa (Atiénzar, 2009). De hecho, se ha encontrado que las hembras de carbonero más coloridas prefieren elegir cajas-nido en zonas densas de vegetación independientemente de la coloración del macho (Atiénzar, 2009). Otro ejemplo en el que la vegetación es importante desde el punto de vista de la depredación aparece cuando el depredador también es aéreo, como el Gavilán. De hecho, durante el invierno, los carboneros tienden a alimentarse en zonas más protegidas (interior del bosque) que en zonas abiertas, más expuestas a la depredación por gavilanes (Galván y Sanz, 2009).

Parásitos y patógenos

Varias son las especies de parásitos identificadas en la especie. Por ejemplo, *Leucocytozoon* sp. parásito sanguíneo (endoparásito) encontrado en pollos de Carbonero común, principalmente en bosques maduros de pino donde las condiciones de humedad permiten la reproducción de su transmisor (Sánchez et al., 2007). Moscas del género *Culicoides* (Diptera: Ceratopogonidae) transmiten a los Carboneros parásitos sanguíneos de los géneros *Haemoproteus* y *Plasmodium* (Martínez de la Puente et al., 2011). En una población de Carbonero común (Choupal, Coimbra) se han observado efectos negativos de la infección por hemoparásitos sobre la condición fisiológica y los parámetros reproductores (Norte et al., 2009b).

En relación a ectoparásitos, la especie encontrada es la *Proctophyllodes stylifer* (Arachnida: Acari: Astigmata) localizado en las plumas de aves adultas (Galván y Sanz, 2006; Galván et al., 2008). La presencia elevada de dichos ectoparásitos causa un efecto negativo en el éxito reproductor de la especie. Sin embargo, la presencia moderada de ectoparásitos en las plumas puede beneficiar al ave dado que se alimentan del exceso de cera producida por la glándula uropigial. Un exceso de ceras puede provocar una pérdida de calor por parte del plumaje. De hecho, la abundancia de ectoparásitos se ha relacionado positivamente con el tamaño de la glándula uropigial (Galván y Sanz, 2006; Galván et al., 2008). En la cavidad nasal se ha encontrado un ácaro parásito de la especie *Ptilonyssus pari* (Rodríguez et al., 1989).

Se han encontrado en carboneros ibéricos las garrapatas *Ixodes arboricola*, *Ixodes frontalis*, *Ixodes ricinus*, *Haemaphysalis punctata* e *Hyalomma* sp. (Cordero del Campillo et al., 1994; Norte et al., 2012, 2015)¹.

También se ha citado en España *Philopterus communis* (Phthiraptera) (Cordero del Campillo et al., 1994)¹.

Actividad

Mace (1989) realizó un estudio comparativo sobre el comportamiento de los machos a lo largo del día, durante la época de cría, en tres localidades europeas [Aracena (Huelva, España), Wytham (Inglaterra) y Turku (Finlandia)]. Se observó que las aves dedican más tiempo al descanso, y se retiran antes a dormir en relación al anochecer, cuanto más al norte (es decir, tienen más “tiempo libre” en lugares donde hay más horas de luz al día). El tiempo dedicado a la búsqueda de alimento aumentó al aumentar las horas de luz hacia el norte, pero no de forma proporcional. La distribución de actividades a lo largo del día fue similar en los tres sitios: mayor actividad de canto y menor de alimentación a primeras y últimas horas del día, con el tiempo de descanso repartido de forma más o menos homogénea.

Durante el periodo de incubación las hembras de una población de Sagunto (Comunidad Valenciana) están activas en promedio desde 7 min después de amanecer hasta 44 min antes de anochecer. La duración de actividad durante el día dura unas 12,5 h, dedicando 11,5 h al descanso nocturno. Las hembras dejan el nido una media de 23 veces durante el día, durando los periodos de incubación 26 min de media y los descansos 12 min. En conjunto, las hembras permanecen sobre los huevos el 67% de su periodo diario de actividad y fuera del nido el 33%.

Según progresa el periodo de incubación, la duración de los descansos es menor (Alvarez y Barba, 2014c)¹.

Dominio vital

No hay datos ibero-baleares.

Comportamiento

Patrón social

Durante el periodo otoño-invierno, la especie suele ir en grupos mono y heteroespecíficos reducidos con especies afines como el Herrerillo capuchino *Lophophanes cristatus*, y otras no tan afines como el Mosquitero común *Phylloscopus collybita* (Herrera, 1979), aunque hay poblaciones en las que no se forman estos bandos (Yavin, 1987, en Cramp y Perrins, 1993). En un encinar *Quercus ilex* de Huelva, el Carbonero común aparece en un 48% de los bandos observados, con una media de 1,65 individuos por bando Herrera (1979). La formación de estos grupos, con presencia de otros congéneres menos competitivos (subordinados) como el Carbonero garrapinos *Periparus ater* y el Herrerillo capuchino, permiten al Carbonero común aumentar el tiempo de alimentación disminuyendo el de vigilancia (Carrascal y Moreno, 1992). Estos autores lo han demostrado utilizando comederos artificiales, observando que el Carbonero común pasa de los 23 segundos dedicados a la vigilancia cuando va en solitario, hasta los 9 cuando va con otros de la misma especie o próxima (ej. Herrerillo común *Cyanistes caeruleus*). El porcentaje de tiempo de alimentación se reduce cuando come junto con una especie dominante, como el Trepador azul *Sitta europaea* (Carrascal y Moreno, 1992).

Los bandos suelen ser estables (p. ej., Ekman, 1989; Mattysen, 1990), y se establecen jerarquías, de modo que el orden de dominancia es: machos adultos > machos jóvenes > hembras adultas > hembras jóvenes (Carrascal et al., 1998). Los individuos dominantes tienen en general una mejor condición física (grosor del músculo pectoral), y reponen con más facilidad plumas perdidas (Carrascal et al., 1998). Barluenga et al. (2000) confirman esta organización jerárquica en una población del centro de España, clasificando los individuos en dominantes, subdominantes y subordinados en función de las interacciones entre pares de individuos. Los machos adultos fueron los individuos más dominantes, siendo las hembras juveniles los más subordinados. En general, los individuos dominantes fueron más grandes y pesados (ver también Carrascal et al., 1998), pero las diferencias morfológicas entre clases sociales desaparecen al eliminar el efecto del sexo, lo que sugiere que es el sexo el principal factor responsable de la dominancia social. Puede detectarse cierto comportamiento territorial de los machos durante el otoño (Dhondt, 1971).

Diversos trabajos muestran el valor de la coloración en diferentes zonas como señales hacia otros individuos en interacciones agonísticas. Así, se sabe que los carboneros, cuando se enfrentan a otros individuos de su especie, dirigen sus ataques a la mancha blanca de las mejillas, creando irregularidades de color negro debido a la pérdida de las plumas blancas (Ferns y Hinsley, 2004). Galván y Sanz (2009) han demostrado experimentalmente que la "pureza" del color blanco de las mejillas es una señal de dominancia. Por otro lado, diversos trabajos también han mostrado que individuos con una mayor banda negra en el pecho son más agresivos, dominantes sobre los que tienen bandas de menor tamaño (Senar, 2006; Quesada y Senar, 2007; Galván y Alonso-Álvarez, 2008), que esta señal es muy repetible dentro de los individuos de un año a otro (Senar y Quesada, 2006), y que es heredable (Quesada y Senar, 2009).

En general, la producción de plumas pigmentadas es costosa, bien sea porque los pigmentos deben obtenerse de la dieta, bien porque su producción implique compromisos metabólicos, por ejemplo, reduciendo la protección contra el estrés oxidativo (Alonso-Álvarez et al., 2008; Galván y Alonso-Álvarez, 2008). En esta línea, Galván (2010) ha mostrado que la coloración general del plumaje está relacionada con la condición corporal del individuo, de modo que los machos con mejor condición corporal tienen una coloración con mayor contribución relativa de la reflectancia a longitudes de onda corta en relación a las de onda larga. El blanco de las mejillas, el negro de pileo y banda ventral, el amarillo del vientre, y el verdoso del dorso

contribuyen de manera especial al conjunto. Otros trabajos han examinado el valor indicador de algunas zonas concretas del plumaje. Así, Senar et al. (2003, 2008) han encontrado relaciones positivas entre la condición de los individuos y la coloración amarilla del pecho, en concreto con el valor de saturación. Por otro lado, el valor del tono está muy relacionado con la cantidad de pigmentos, sobre todo luteína, en las plumas, un indicador de la capacidad del individuo para incluir este pigmento, procedente fundamentalmente de las orugas (Slagsvold y Lifjeld, 1985), en la dieta (Senar et al., 2008). El tono también está relacionado con la anchura de las barras de crecimiento de las plumas de la cola (Senar et al., 2003), una medida de la eficiencia en la búsqueda de alimento.

Otros comportamientos

Los Carboneros comunes pueden dormir en huecos, cavidades, cajas-nido, etc. durante los meses más fríos, mientras que durante los meses con temperaturas más altas duermen entre la vegetación, aunque las hembras con huevos y pollos pequeños pasan la noche en los nidos (Hinde, 1952).

Otras contribuciones. 1. Alfredo Salvador. 12-04-2016

Bibliografía

- Alonso, J. A., Purroy, F. J. (1979). La avifauna de los parques de Madrid. *Naturalia hispanica*, 18.
- Alonso-Álvarez, C., Pérez-Rodríguez, L., Mateo, R., Chastel, O, Viñuela, J. (2008). The oxidation handicap hypothesis and the carotenoid allocation trade-off. *Journal of Evolutionary Biology*, 21: 1789-1797.
- Álvarez, A. (2009). Avifauna reproductora de Campoo. Pp. 5-44. En: Excmo. Ayuntamiento de Reinosa (Ed.). *Cuadernos de Campoo*. Época II. Año II. Número 4.
- Álvarez, E. (2007). Calidad del nido, ¿buen seguro de vida? Informe de la ayuda a la investigación concedida por SEO/BirdLife (Madrid).
- Álvarez, E., Barba, E. (2008). Nest quality in relation to adult bird condition and its impact on reproduction in Great tits. *Acta Ornithologica*, 43: 3-9.
- Álvarez, E., Barba, E. (2009). ¿Cómo afecta la calidad del nido *per se* al proceso de incubación?: una aproximación experimental. *Revista Catalana d'Ornitologia*, 25: 11-18.
- Álvarez, E., Barba, E. (2011). Nest characteristics and reproductive performance in Great tits *Parus major*. *Ardeola*, 58: 125-136.
- Alvarez, E., Barba, E. (2014a). Incubation and hatching periods in a Mediterranean Great Tit *Parus major* population. *Bird Study*, 61 (2): 152-161.
- Alvarez, E., Barba, E. (2014b). Behavioural responses of great tits to experimental manipulation of nest temperature during incubation. *Ornis Fennica*, 91 (4): 220-230.
- Alvarez, E., Barba, E. (2014c). Within and between population variations of incubation rhythm of great tits *Parus major*. *Behaviour*, 151 (12-13): 1827-1845.
- Alvarez, 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., Encabo, S. I., Barba, E. (2005). Keeping pace with global warming: long-term changes in laying dates of Great tits in eastern Spain. Póster presentado en el 5th Meeting of the European Ornithologists' Union. Estrasburgo.
- Álvarez, E., Encabo, S. I., Barba, E. (2006). Climate change moves Mediterranean Great tit breeding season two weeks forward in 18 years. Póster presentado en el 24th International Ornithological Congress. Hamburgo.

Andreu, J., Álvarez, E., Barba, E. (2005). Exploring the effects of a large-scale change in irrigation system in orange plantations over Great tit breeding performance. Póster presentado en el 5th Meeting of the European Ornithologists' Union. Estrasburgo (Francia).

Andreu, J., Barba, E. (2006). Breeding dispersal of Great tits *Parus major* in a homogeneous habitat: effects of sex, age, and mating status. *Ardea*, 94: 45-58.

Antón, M., Herrando, S., Quesada, J. (2009). Do nest-boxes encourage the recovery of bird populations after fire? A field experiment with tits in a Mediterranean forest. *Revista Catalana d'Ornitologia*, 25: 1-10.

Aparicio, A., Sanmartí, R. (2004). Mallerenga carbonera *Parus major*. En: Estrada, J., Pedrochi, V., Brotons, L., Herrando, S. (Eds.) *Atlas dels ocells nidificants de Catalunya 1999-2002*. Institut Català d'Ornitologia / Lynx Edicions. Barcelona.

Araújo, M. B., Guilhaumon, F., Rodrigues Neto, D., Pozo Ortego, I., Gómez Calmaestra, R. (2011). *Impactos, vulnerabilidad y adaptación de la biodiversidad española frente al cambio climático*. 2. Fauna de vertebrados. Dirección general de medio Natural y Política Forestal. Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino, Madrid. 640 pp.

Arnal, G., Monrós, J. S. (2012). Carbonero común. *Parus major*. Pp. 464-465. En: Del Moral, J. C., Molina, B., Bermejo, A., Palomino, D. (Eds.). *Atlas de las aves en invierno en España 2007-2010*. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente-SEO/BirdLife, Madrid.

Atiénzar, F. (2009). *Feeding and breeding ecology of three insectivorous birds in Mediterranean ecosystems*. Tesis doctoral. Universitat de València. València.

Atiénzar, F., Andreu, J., Álvarez, E., Barba, E. (2009). An improved type of wire cage for the study of parental feeding behaviour in hole-nesting passerines. *Catalan Journal of Ornithology*, 25: 26-31.

Atiénzar, F., Belda, E. J. Greño, J. L. (2010a). Comparación en los materiales utilizados en la construcción del nido y de los parámetros reproductores en el chochín *Troglodytes troglodytes* en la Font Roja y en la Sierra de Mariola. *Iberis*, 8: 17-22.

Atiénzar, F., Belda, E. J., Barba, E. (2013). Coexistence of Mediterranean tits: A multidimensional approach. *Ecoscience*, 20 (1): 40-47.

Atiénzar, F., Visser, M. E., Greño, J. L., Holleman, J. M., Belda, E. J., Barba, E. (2010). Across and within-forest effects on breeding success in Mediterranean Great tits *Parus major*. *Ardea*, 98: 77-89.

Bairlein, F. (1995). Manual of field methods. European-African songbird migration network. Institut für Vogelforschung, Wilhelmshaven.

Barba, E. (1991). *Ecología de reproducción del Carbonero común Parus major en el naranjal valenciano*. Tesis Doctoral, Universidad de Valencia. Valencia.

Barba, E. (2007). Titting in orange plantations: from happiness to trouble. Comunicación oral presentada en: Hole-breeding Passerines Meeting. Bialowieza (Poland).

Barba, E., Atiénzar, F., Marín, M., Monrós, J. S., Gil-Delgado, J. A. (2009). Patterns of nestling provisioning by a single-prey loader bird, Great tit *Parus major*. *Bird Study*, 56: 187-197.

Barba, E., Encabo, S. I., Álvarez, E. (2007). Temperature-related changes in Mediterranean Great tit breeding season and (lack of) consequences in breeding performance. Póster presentado en la *Hole-breeding Passerines Conference*. Bialowieza (Polonia).

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). 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. (1990b). Competition for nest boxes among four vertebrate species: an experimental study in orange groves. *Ecography*, 13: 183-186.
- 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., López, J. A. (1989). La alimentación de los pollos de Carbonero común (*Parus major*) en el naranjal valenciano. *Ardeola*, 36: 83-87.
- Barba, E., Gil-Delgado, J. A., Monrós, J. S. (1993). Factors affecting nestling growth in the Great tit *Parus major*. *Ardeola*, 40: 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: 642-651.
- Barba, E., Gil-Delgado, J. A., Monrós, J. S. (2004). Relationship between chick diet and breeding performance of Great tits in a caterpillar-poor environment. pp. 233-238. En: Van Emden, H. F. y Rothschild, M. (eds.) *Insect and bird interactions*. Intercept, Cambridge.
- Barba, E., López, J. A. (1990). Altura de nidificación del Carbonero común *Parus major* en el naranjal: preferencias, limitaciones del medio, y relaciones interespecíficas. *Doñana, Acta Vertebrata*, 17: 49-55.
- Barba, E., López, J. A., Gil-Delgado, J. A. (1996). Prey preparation by adult Great tits feeding nestlings. *Ibis*, 138: 532-538.
- Barbosa, A., Moreno, E. (2002). Sex differences in T-cell-mediated immune response in Great tits *Parus major*. *Avian Science*, 2: 99-102.
- Barluenga, M., Barbosa, A., Moreno, E. (2000). Social relationships due to sex, age and morphology in Great tits *Parus major* wintering in a mountainous habitat of central Spain. *Ardeola*, 47: 19-27.
- Barrientos, R., Bueno-Enciso, J., Serrano-Davies, E., Sanz, J. J. (2015). Facultative interspecific brood parasitism in tits: a last resort to coping with nest-hole shortage. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 69 (10): 1603-1615.
- Batllo, X., Uribe, F. (1988). Aves nidificantes de los jardines de Barcelona. *Miscellanea zoológica*, 12: 283-293.
- Baucells, J. (1990). Freqüència de postes mixtes en el gènere *Parus*. *Butlletí del Grup Català d'Anellament*, 7: 13-17.
- Belda, E. J. (1996). *Estrategias de vida del Carbonero común Parus major y del Herrerillo común P. caeruleus en el área Mediterránea*. Tesis Doctoral, Universidad de Valencia. Valencia.
- Belda, E. J., Barba, E., Gil-Delgado, J. A., Iglesias, D. J., López, G. M., Monrós, J. S. (1998). Laying date and clutch size of Great tits *Parus major* in the Mediterranean region: a comparison of four habitat types. *Journal of Ornithology*, 139: 269-276.
- Betancourt, Z., Álvarez, E., Andreu, J., Monrós, J.S., Barba, E. (2010). Envejeciendo...pero tarde. Póster presentado en el XIII Congreso Nacional y X Iberoamericano de Etología. Instituto de Investigación en Recursos Cinegéticos (IREC). Ciudad Real.
- BirdLife International (2012). *Parus major*. En: *IUCN Red List of Threatened Species*. Version 2012.2. <www.iucnredlist.org>.
- Björklund, M., Ruiz, I., Senar, J. C. (2010). Genetic differentiation in the urban habitat: the Great tit (*Parus major*) of the parks of Barcelona city. *Biological Journal of the Linnean Society*, 99: 9-19.
- Broggi, J., Senar, J. C. (2009). Brighter Great tit parents build bigger nests. *Ibis*, 151: 588-591.

Bueno-Enciso, J., Ferrer, E. S., Barrientos, R., Serrano-Davies, E., Sanz, J. J. (2016). Habitat fragmentation influences nestling growth in Mediterranean blue and great tits. *Acta Oecologica*, 70: 129-137.

Bueno-Enciso, J., Núñez-Escribano, D., Sanz, J. J. (2015). Cultural transmission and its possible effect on urban acoustic adaptation of the great tit *Parus major*. *Animal Biodiversity and Conservation*, 38 (2): 221-231.

Cantó, J. L. (2008). *Rastros, huellas y señales de la fauna mediterránea*. Editado por J. L. Cantó y Caja Mediterráneo. Alcoy.

Carrascal, L. M., Alonso, C. L. (2006). Habitat use under latent predation risk. A case study with wintering forest birds. *Oikos*, 112: 51-62.

Carrascal, L. M., Moreno, E. (1992). Proximal costs and benefits of heterospecific social foraging in Great tit *Parus major*. *Canadian Journal of Zoology*, 70: 1947-1952.

Carrascal de la Puente, L. M., Palomino Nantón, D. (2008). *Las aves comunes reproductoras en España. Población en 2004-2006*. SEO/Birdlife, Madrid. 202 pp.

Carrascal, L. M., Senar, J. C., Mozetich, I., Uribe, F., Domenech, J. (1998). Interaction between environmental stress, body condition, nutritional status, and dominance in Great tits. *Auk*, 115: 727-738.

Carrascal, L. M., Seoane, J., Villén-Pérez, S. (2012). Temperature and food constraints in wintering birds - an experimental approach in montane Mediterranean oakwoods. *Community Ecology*, 13 (2): 221-229.

Carrascal, L. M., Tellería, J. L. (1985). Estudio multidimensional del uso del espacio en un grupo de aves insectívoras forestales durante el invierno. *Ardeola*, 32: 95-113.

Carvalho, F., Mira, A. (2011). Comparing annual vertebrate road kills over two time periods, 9 years apart: a case study in mediterranean farmland. *European Journal of Wildlife Research*, 57: 157-174.

Cordero del Campillo, M., Castañón Ordóñez, L., Reguera Feo, A. (1994). *Índice- catálogo de zooparásitos ibéricos*. Segunda edición. Secretariado de publicaciones, Universidad de León. 650 pp.

Costa, R. A., Eeva, T., Eira, C., Vaqueiro, J., Vingada, J. V. (2011). Effects of air pollution from pulp and paper industry on breeding success of Great tit in maritime pine forests. *Écoscience*, 18: 115-123.

Costa, R. A., Eeva, T., Eira, C., Vaqueiro, J., Vingada, J. V. (2012). Assessing heavy metal pollution using Great tits (*Parus major*): feathers and excrements from nestlings and adults. *Environmental Monitoring and Assessment*. DOI 10.1007/s10661-012-2949-6.

Costa, R. A., Eeva, T., Eira, C., Vaqueiro, J., Vingada, J. V. (2013). Assessing heavy metal pollution using Great Tits (*Parus major*): feathers and excrements from nestlings and adults. *Environmental Monitoring and Assessment*, 185 (6): 5339-5344.

Costa, R. A., Eeva, T., Eira, C., Vaqueiro, J., Vingada, J. V. (2012). Trace elements in faeces of Great tit nestlings in relation to breeding performance in Coastal areas in Central Portugal. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 63: 594-600.

Costa, R. A., Petronilho, J. M. S., Vingada, J. V. (2005). Breeding biology of the Great tit in two maritime pine forests in the region of Figueira da Foz (Beira Litoral, Portugal). *Wildlife Biology in Practice*, 1: 33-40.

Cramp, S., Perrins, C. M. (Eds.) (1993) *Handbook of the Birds of Europe the Middle East and North Africa. The Birds of the western Palearctic*. Volume VII. Flycatchers to Shrikes. Oxford University Press, Oxford.

Da Silva, L. P., Alves, J., da Silva, A. A., Ramos, J. A., Fonseca, C. (2012). Variation in the abundance and reproductive characteristics of Great Tits *Parus major* in forest and monoculture plantations. *Acta Ornithologica*, 47 (2): 147-155.

De la Hera, I., Unanue, A., Aguirre, I. (2009). Efectos del área, edad y cobertura de la vegetación sobre la riqueza de especies de aves reproductoras en los parques urbanos de Vitoria-Gasteiz. *Munibe (Ciencias Naturales-Natur Zientziak)*, 57: 195-206.

De la Peña Leiva, R., Llama Palacios, O. (1997). *Mortalidad de aves en un tramo de línea de ferrocarril*. SEO/BirdLife. 32 pp.

De la Puente, J., Yanes, M. (1995). Tasas de depredación en nido de paseriformes ibéricos nidificantes por encima del suelo. *Ardeola*, 42: 139-146.

Del Val, E., Quesada, J., Senar, J. C. (2010). Age-related differences in a carotenoid-based coloration trait are due to within-individual changes in Great tits *Parus major*. *Ardea*, 98: 179-184.

Dhondt, A. A. (1971). Some factors influencing territory in the Great tit, *Parus major* L. *Gerfaut*, 61: 125-135.

Díaz, L. (2006). Influences of forest type and forest structure on bird communities on oak and pine woodlands in Spain. *Forest Ecology and Management*, 223: 54-65.

Díaz, M. (2003). *Parus major* Linnaeus, 1758. Pp: 516-517. En: Martí, R. y Del Moral, J.C. 2003. *Atlas de las Aves Reproductoras de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-Sociedad Española de Ornitología. Madrid.

Díaz, M., Illera, J. C., Atienza, J. C. (1998). Food resource matching by foraging tits *Parus* spp. during spring-summer in a Mediterranean mixed forest: evidence for an ideal free distribution. *Ibis*, 140: 654-660.

Dickinson, E. C. (2003). *The Howard and Moore complete checklist of the birds of the world*. 3ª ed. Helm, London.

Eck, S., Piechocki, R. (1977). Eine Kontakzone zwischen den *bokharensis*-Subspezies und den *major*-Subspezies der Kohlmeise, *Parus major*, in der Südwest-Mongolei. *Annalen für Ornithologie*, 1: 127-136.

Eeva, T., Hakkarainen, H., Laaksonen, T. (2006). Environmental pollution has sex-dependent effects on local survival. *Biology Letters*, 2: 298-300.

Eeva, T., Lehikoinen E. (2010). Polluted environment and cold weather induce laying gaps in Great and Pied flycatcher. *Oecologia*, 162: 533-539.

Eeva, T., Ryoma, M., Riihimaki, J. (2005). Pollution-related changes in diets of two insectivorous passerines. *Oecologia*, 145: 629-639.

Ekman, J. (1989). Ecology of non-breeding social systems of *Parus*. *Wilson Bulletin*, 101: 263-288.

Encabo, S. I., Barba, E., Gil-Delgado, J. A., Monrós, J. S. (2001b). Fitness consequences of egg shape variation: a study on two passerines and comments on the optimal egg shape model. *Ornis Fennica*, 78: 83-92.

Encabo, S. I., Monrós, J. S., Barba, E. (2001a). Egg size variation in a Mediterranean Great tit *Parus major* population. *Ardeola*, 48: 63-70.

Escobar, J. V., Gil-Delgado, J. A. (1983). Gorrión común *Passer domesticus* y Carbonero común *Parus major*: una predicción al entrar en competencia. *Alytes*, 1: 401-410.

Espinosa, A., Serrano, J. A., Montori, A. (2012). Incidencia de los atropellos sobre la fauna vertebrada en el Valle de El Paular. LIC "Cuenca del río Lozoya y Sierra Norte". *Munibe*, 60: 209-236.

- Estrada, J., Pedrocchi V., Brotons, Ll., Herrando, S. (Eds.). (2004). *Atlas dels ocells nidificants de Catalunya 1999-2002*. Institut Català d'Ornitologia (ICO). Lynx Edicions, Barcelona.
- Fernández, J., Cabezuelo, P. (1993). Efecto de varios plaguicidas utilizados en la encina sobre la fauna avícola terrestre. *Boletín de Sanidad Vegetal. Plagas*, 19: 687-705.
- Fernández-Juricic, E. (2000). *Efectos de la fragmentación forestal sobre poblaciones y comunidades de aves en un ambiente urbano*. Tesis Doctoral, Universidad Complutense de Madrid. Madrid.
- Ferns, P. N., Hinsley, S. A. (2004). Immaculate tits: head plumage pattern as an indicator of quality in birds. *Animal Behaviour*, 67: 261-272.
- Figuerola, J., Senar, J. C. (2005). Seasonal changes in carotenoid- and melanin-based plumage coloration in the Great tit *Parus major*. *Ibis*, 147: 797-802.
- Galván, I. (2010). Plumage coloration can be perceived as a multiple condition-dependent signal by Great tits *Parus major*. *Ibis*, 152: 359-367.
- Galván, I. (2011). Feather microstructure predicts size and colour intensity of a melanin-based plumage signal. *Journal of Avian Biology*, 42 (6): 473-479.
- Galván, I., Alonso-Álvarez, C. (2008). An intracellular antioxidant determines the expression of a melanin-based signal in a bird. *PLoS ONE*, 3: 1-7.
- Galván, I., Barba, E., Piculo, R., Cantó, J. L., Cortés, V., Monrós, J. S., Atiénzar, F., Proctor, H. (2008). Feather mites and birds: an interaction mediated by uropygial gland size? *Journal of Evolutionary Biology*, 21: 133-144.
- Galván, I., Sanz, J. J. (2008). The cheek plumage patch is an amplifier of dominance in Great tits. *Biology Letters*, 4: 12-15.
- Galván, I., Sanz, J. J. (2006) Feather mite abundance increases with uropygial gland size and plumage yellowness in Great tits *Parus major*. *Ibis*, 148: 687-697.
- Galván, I., Sanz, J. J. (2009). Cheek plumage uniformity as a social status signal in Great tits. *Annales Zoologici Fennici*, 46: 271-282.
- Gamero, A., Senar, J. C., Hohtola, E., Nilsson, J. A., Broggi, J. (2015). Population differences in the structure and coloration of great tit contour feathers. *Biological Journal of the Linnean Society*, 114 (1): 82-91.
- García, J. (1983). Mallerenga carbonera. Pp 239-240. En: Muntaner, J., Ferrer, X., Martínez-Vilalta, A. (Eds.) *Atlas dels ocells nidificants de Catalunya i Andorra*. Ketres, Barcelona.
- García-Navas, V., Cáliz-Campal, C., Ferrer, E. S., Sanz, J. J., Ortego, J. (2014). Heterozygosity at a single locus explains a large proportion of variation in two fitness-related traits in great tits: a general or a local effect? *Journal of Evolutionary Biology*, 27 (12): 2807-2819.
- García-Navas, V., Ferrer, E. S., Cáliz-Campal, C., Bueno-Enciso, J., Barrientos, R., Sanz, J. J., Ortego, J. (2015). Spatiotemporal and genetic contingency of extrapair behaviour in a songbird. *Animal Behaviour*, 106: 157-169.
- 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.
- Gibb, J. A. (1950). The breeding biology of Great and Blue titmice. *Ibis*, 92: 507-539.
- Gil-Delgado, J. A. (1983). Breeding bird community in orange groves. *Proceedings VII International Congress of Bird Census IBCC and V Meeting EOAC*, 100-106.
- Gil-Delgado, J. A., Barba, E. (1987). Aves nidificantes en huecos de los naranjos. *Mediterránea Serie Biológica*, 9: 29-40.

- Gil-Delgado, J. A., López, G., Barba, E. (1992). Breeding ecology of the Blue tit *Parus caeruleus* in eastern Spain: a comparison with other localities with special reference to Corsica. *Ornis Scandinavica*, 23: 444-450.
- Gil-Delgado, J.A., Cabaret, P., Declercq, S., Gómez, J., Sánchez, I. (2006). Winter reproduction of *Eliomys quercinus* (Rodentia) in the orange groves of Sagunto (Valencia, Spain). *Mammalia*, 70: 76-79.
- Gil-Delgado, J.A., Tamarit, R., Viñals, A., Gómez, J., Vives-Ferrándiz, C. (2009). Depredación sobre nidos, aves adultas y mamíferos por el Lirón careto *Eliomys quercinus*. *Galemys*, 21: 3-11.
- Giraudeau, M., Barceló, M., Senar, J. C. (2014). Nutritional status does not explain the increase of carotenoid-based coloration associated with age in Great Tits *Parus major*. *Journal of Ornithology*, 155 (4): 1063-1066.
- Glutz von Blotzheim, U. N., Bauer, K. M. (1993). *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Band 13/I. Passeriformes (4. teil). Muscicapidae-Paridae. Aula Verlag, Wiesbaden.
- Gompertz, T. (1961). The vocabulary of the Great tit. *British Birds*, 54: 369-394, 409-418.
- González, E., de Eulate, J. A. (1974). Avance sobre resultados obtenidos en nidales artificiales en el Valle de Jaizubia. *Munibe*, 26: 79-92.
- González Cano, J. M. (1981). Predación de 'Procesionaria del pino' por vertebrados en la zona de Mora de Rubielos (Teruel). *Boletín de la Estación Central de Ecología*, 10: 53-77.
- González-Prieto, S., Villarino, A., Freán, M. M. (1993). Mortalidad de vertebrados por atropello en una carretera nacional del NO de España. *Ecología*, 7: 375-389.
- Gosler, A. G. (1993). *The Great tit*. Hamlyn, London.
- Gosler, A. G., Clement, P. (2007). Family Paridae (Tits and Chickadees). Pp. 662-750. En: Del Hoyo, J., Elliot, A., Christie, D. A. (Eds.) *Handbook of the Birds of the World*, Vol. 12., Lynx, Barcelona.
- Greño, J. L., Belda, E., 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: 41-49.
- Guitián, J. (1985). Datos sobre el régimen alimenticio de los paseriformes de un bosque montano de la cordillera cantábrica occidental. *Ardeola*, 32: 155-172.
- Gutiérrez, R. (1994). Predació de niu de Mallerenga carbonera *Parus major* per Serp verda *Mapolon monspessulanus*. *Butlletí del Grup Català d'Anellament*, 11: 69-70.
- Harrap, S., Quinn, D. (1996). *Tits, nuthatches and treecreepers*. Helm, London.
- Herrera, C. M. (1978). Evolución estacional de las comunidades de Passeriformes en dos encinares de Andalucía Oriental. *Ardeola*, 25: 143-180.
- Herrera, C. M. (1978). Niche-shift in the genus *Parus* in southern Spain. *Ibis*, 120: 236-240.
- Herrera, C. M. (1979). Ecological aspects of heterospecific flocks formation in a Mediterranean passerine bird community. *Oikos*, 33: 85-96.
- Hill, G. E., McGraw, K. J. (2006). *Bird coloration. Volume I: Mechanisms and measurements*. Harvard Univ. Press, Cambridge.
- Hinde, R. A. (1952). The behaviour of the Great tit (*Parus major*) and some other related species. *Behaviour*, Supplement 2.
- Hiraldó, F. (1973). *Parus major* nidificando en noviembre. *Ardeola*, 19: 35-36.

Hunter, M. L., Krebs, J. R. (1979). Geographical variation in the song of the Great tit, *Parus major*, in relation to ecological factors. *Journal of Animal Ecology*, 48: 759-785.

ICO. (2012). SIOC: servidor d'informació ornitològica de Catalunya. ICO, Barcelona. <http://www.sioc.cat>

Iglesias, D. J. (1996). *Efecto de la abundancia de alimento sobre los parámetros reproductores de los páridos en un encinar valenciano*. Tesis Doctoral, Universidad de Valencia. Valencia.

Jovani, R., Sol, D. (2000). Per que les mallerengues utilitzen les caixes niu durant l'hivern? Pp. 87-89. En: Llimona, F., Espelta, J. M., Guix, J. C., Mateos, E., Rodríguez-Teijeiro, J. D. (Eds.). *Jornades sobre la Recerca en els sistemes naturals de Collserola: aplicació a la gestió del Parc*. Consorci Parc de Collserola, Barcelona.

Kaiser, A. (1993). A new multi-category classification of subcutaneous fat deposits of songbirds. *Journal of Field Ornithology*, 62: 246-255.

Kluijver, H. N. (1951). The population ecology of the Great tit, *Parus m. major* L. *Ardea*, 39: 1-135.

Krebs, J. R. (1977). Song and territory in the Great tit *Parus major*. Pp 47-62. En: Stonehouse, B., Perrins, C. M. (Eds.) *Evolutionary ecology*. Macmillan, London.

Kvist, L., Martens, J., Higuchi, H., Nazarenko, A. A., Valchuk, O. P., Orell, M. (2003). Evolution and genetic structure of the Great tit (*Parus major*) complex. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 270: 1447-1454.

Kvist, L., Ruokonen, M., Lumme, J., Orell, M. (1999). The colonization history and present-day population structure of the European Great tit (*Parus major major*). *Heredity*, 82: 495-502.

Lambrechts, M. M., Adriaensen, F., Ardia, D. R., Artemyev, A. V., Atiénzar, F., Bañbura, J., Barba, E., Bouvier, J.-C., Camprodon, J., Cooper, C. B., Dawson, R. D., Eens, M., Eeva, T., Faivre, B., Garamszegi, L. Z., Goodenough, A. E., Gosler, A. G., Grégoire, A., Griffith, S. C., Gustafsson, L., Johnson, L. S., Kania, W., Keiřs, O., Llambias, P. E., Mainwaring, M. C., Mänd, R., Massa, B., Mazgajski, T. D., Møller, A. P., Moreno, J., Naef-Daenzer, B., Nilsson, J.-Å., Norte, A. C., Orell, M., Otter, K. A., Park, C. R., Perrins, C. M., Pinowski, J., Porkert, J., Potti, J., Remes, V., Richner, H., Rytönen, S., Shiao, M.-T., Silverin, B., Slagsvold, T., Smith, H. G., Sorace, A., Stenning, M. J., Stewart, I., Thompson, C. F., Tryjanowski, P., Török, J., Van Noordwijk, A. J., Winkler, D. W., Ziane, N. (2010). The design of artificial nestboxes for the study of secondary hole-nesting birds: a review of methodological inconsistencies and potential biases. *Acta Ornithologica*, 45: 1-26.

Lehtonen, L. (1983). The changing song patterns of the Great tit *Parus major*. *Ornis Fennica*, 60: 16-21.

Llacuna, S., Gorriç, A., Sampera, C., Nadal, J. (1995). Metal accumulation in three species of passerine birds (*Emberiza cia*, *Parus major*, and *Turdus merula*) subjected to air pollution from a coal-fired power plant. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 28: 298-303.

López-Iborra, G., Quesada, J. (2011). Mallerenga carbonera *Parus major*. En: Herrando, S., Brotons, L., Estrada, J., Guallar, S., Anton, M. (Eds.). *Atles dels ocells de Catalunya a l'Hivern 2006-2009*. Institut Català d'Ornitologia (ICO). Lynx Edicions, Barcelona.

Mace, R. (1989). A comparison of Great tits (*Parus major*) use of time in different day-lengths at three European sites. *Journal of Animal Ecology*, 58: 143-151.

Maicas, R., Fernández, J. (1996). Breeding patterns of the Great tits *Parus major* in a pine plantation and a Holm oak forest in a Mediterranean region (southern Spain). *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, 51: 341-357.

Makatsch, W. (1976). *Die Eier der Vögel Europas*. vol. 2. Neuman Verlag, Leipzig.

Mañosa, S. (1991). *Biología trófica, ús de l'hàbitat de la reproducció de l'astor (Accipiter gentilis Linnaeus, 1758) a la Segarra*. Tesis doctoral. Universitat de Barcelona. Barcelona.

Mañosa, S., Oro, D. (1991). Contribución al conocimiento de la dieta del Gavilán *Accipiter nisus* en la comarca de la Segarra (Cataluña) durante el periodo reproductor. *Ardeola*, 38: 289-296.

Martens, J. (1996). Vocalizations and speciation of Palearctic birds. Pp 221-240. In: Kroodsma, D. E., Miller, E. H. (Eds.) *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*. Cornell University Press. Ithaca, NY.

Martínez de la Puente, J., Martínez, J., Rivero de Aguilar, J., Herrero, J., Merino, S. (2011). On the specificity of avian blood parasites: revealing specific and generalist relationships between haemosporidians and biting midges. *Molecular Ecology*, 20: 3275-3287.

Matthysen, E. (1990). Nonbreeding social organization in *Parus*. Pp. 209-249. En: Power, D. M. (Ed.). *Current Ornithology*, vol. 17. Plenum Press, New York.

Møller, A. P., Biard, C., Blount, J. D., Houston, D. C., Ninni, P., Saino, N., Surai, P. F. (2000). Carotenoid-dependent signals: indicators of foraging efficiency, immunocompetence or detoxification ability? *Avian and Poultry Biology Reviews*, 11: 137-159.

Monrós, J. S. (1997). *El dominio vital y algunos aspectos de la ecología de la Culebra bastarda *Malpolon monspessulanus* en los naranjales*. Tesis Doctoral, Universidad de Valencia. Valencia.

Monrós, J. S., Belda, E. J., Barba, E. (1998). Delays of the hatching dates in Great tits *Parus major*. Effects on breeding performance. *Ardea*, 86: 213-220.

Monrós, J. S., Belda, E. J., Barba, E. (2002b). Post-fledging survival of individual Great tits: the effect of hatching date and fledging mass. *Oikos*, 99: 481-488.

Monrós, J. S., Encabo, S. I., Barba, E. (2002a). Variación del peso de los pollos de Carbonero común *Parus major* tras abandonar el nido. *Revista de Anillamiento*, 9-10: 53-55.

Monrós, J. S., Gómez, J., Encabo, S. I., Bradt, S., Barba, E., Gil-Delgado, J. A. (1999). Open nesting in Great tits *Parus major*. *Ardeola*, 46: 89-91.

Monrós, J. S., Lacort, P., Iglesias, J. D., Gil-Delgado, J. A. (1997). Nestling diet of Coal tits *Parus ater* and Great tits *Parus major* in a pine forest *Pinus sylvestris* of eastern Spain. *Ardeola*, 44: 239-241.

Moreno, E., Barbosa, A., Carrascal, L. M. (1997). Should congruence between intra- and interspecific ecomorphological relationships be expected? A case study with the Great tit, *Parus major*. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 264: 533-539.

Moreno, E., Carrascal, L. M. (1993). Leg morphology and feeding postures in four *Parus* species: an experimental ecomorphological approach: *Ecology*, 74: 2037-2044.

Moreno-Rueda, G. (2002-2003). Selección de cajas-nido por aves insectívoras en Sierra Nevada. *Zoologica Baetica*, 13/14: 131-138.

Mullarney, K., Svensson, L., Zettström, D., Grant, P. (2003). *Guía de aves. La guía de campo de aves de España y de Europa más completa*. Ediciones Omega, Barcelona.

Nilsson, J.-Å., Granbom, M., Råberg, L. (2007). Does the strength of an immune response reflect its energetic cost? *Journal of Avian Biology*, 38: 488-494.

Norte, A. C., Araujo, P. M., Sampaio, H. L., Sousa, J. P., Ramos, J. A. (2009). Haematozoa infections in a Great tit *Parus major* population in central Portugal: relationships with breeding effort and health. *Ibis*, 151: 677-688.

Norte, A. C., da Silva, L. P., Tenreiro, P. J. Q., Felgueiras, M. S., Araujo, P. M., Lopes, P. B., Matos, C., Rosa, A., Ferreira, P. J. S. G., Encarnacao, P., Rocha, A., Escudero, R., Anda, P., Norte, A. C., Lopes de Carvalho, I., Ramos, J. A., Goncalves, M., Gern, L., Nuncio, M. S.

- (2012). Diversity and seasonal patterns of ticks parasitizing wild birds in western Portugal. *Experimental and Applied Acarology*, 58 (3): 327-339.
- Norte, A. C., da Silva, L. P., Tenreiro, P. J. Q., Felgueiras, M. S., Araujo, P. M., Lopes, P. B., Matos, C., Rosa, A., Ferreira, P. J. S. G., Encarnacao, P., Rocha, A., Escudero, R., Anda, P., Nuncio, M. S., Lopes de Carvalho, I. (2015). Patterns of tick infestation and their *Borrelia burgdorferi* s.l. infection in wild birds in Portugal. *Ticks and Tick-borne Diseases*, 6 (6): 743-750.
- Norte, A. C., Lopes de Carvalho, I., Ramos, J. A., Goncalves, M., Gern, L., Nuncio, M. S. (2012). Diversity and seasonal patterns of ticks parasitizing wild birds in western Portugal. *Experimental and Applied Acarology*, 58 (3): 327-339.
- Norte, A. C., Ramos, J. A., Araújo, P. M., Sousa, J. P., Sheldon, B. C. (2008b). Health-state variables and enzymatic biomarkers as survival predictors in nestling Great tits (*Parus major*): Effects of environmental conditions. *Auk*, 125: 943-952.
- Norte, A. C., Ramos, J. A., Sampaio, H. I., Sousa, J. P., Sheldon, B. C. (2010a). Physiological condition and breeding performance of the Great tit. *The Condor*, 112: 79-86.
- Norte, A. C., Ramos, J. A., Sousa, J. P., Sheldon, B. C. (2009a). Variation of adult Great tit *Parus major* body condition and blood parameters in relation to sex, age, year and season. *Journal of Ornithology*, 150: 651-660.
- Norte, A. C., Sheldon, B. C., Sousa, J. P., Ramos, J. A. (2008a). Repeatability and method-dependent variation of blood parameters in wild-caught Great tits *Parus major*. *Acta Ornithologica*, 43: 65-75.
- Norte, A. C., Sheldon, B. C., Sousa, J. P., Tavares, P. C., Pereira, M. E., Duarte, A. C., Ramos, J. A. (2010b). Are Great Tits (*Parus major*) inhabiting the vicinity of a pulp mill healthy? Impacts on physiology and breeding performance. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 59: 502-512.
- Nussey, D. H., Coulson, T., Festa-Bianchet, M., Gaillard, J.-M. (2008). Measuring senescence in wild animal populations: towards a longitudinal approach. *Functional Ecology*, 22: 393-406.
- Obeso, J. R. (1987). Uso del espacio y alimentación de los *Parus* spp. en bosques mixtos de la Sierra de Cazorla. *Ardeola*, 34: 61-77.
- Päckert, M., Martens, J. (2008). Taxonomic pitfalls in tits – comments on the Paridae chapter of the Handbook of the Birds of the World. *Ibis*, 150: 829-831.
- Päckert, M., Martens, J., Eck, S., Nazarenko, A. A., Valchuck, O. P., Petri, B., Veith, M. (2005). The Great tit (*Parus major*) – a misclassified ring species. *Biological Journal of the Linnean Society*, 86: 153-174.
- Pagani-Núñez, E., Hernández-Gómez, S., Riyahi, S., Senar, J. C. (2014). Year-round preference for spiders by Mediterranean great tits *Parus major*. *Ardeola*, 61 (2): 257-267.
- 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.
- Pagani-Núñez, E., Senar, J. C. (2013). One hour of sampling is enough: Great Tit *Parus major* parents feed their nestlings consistently across time. *Acta Ornithologica*, 48 (2): 194-200.
- Pagani-Núñez, E., Senar, J. C. (2014). Are colorful males of great tits *Parus major* better parents? Parental investment is a matter of quality. *Acta Oecologica*, 55: 23-28.
- Pagani-Núñez, E., Valls, M., Senar, J. C. (2015). Diet specialization in a generalist population: the case of breeding great tits *Parus major* in the Mediterranean area. *Oecologia*, 179 (3): 629-640.
- Pascual, J. A. (1985). Ocupación de cajas anideras en montes de rebollo (*Quercus pyrenaica*, Willd) de la provincia de Salamanca. *Boletín Estación Central de Ecología*, 14: 35-46.

- Pedrochi, C. (1973). Estudios en bosques de coníferas del Pirineo Central. Serie A: pinar con acebo de San Juan de la Peña. 2) "Utilización de métodos de cuadrícula al estudio de la densidad de nidificación de aves". *Pirineos*, 109: 73-77.
- Pérez de Ana, J. M. (2001). Estudio comparativo de siete modelos de cajas nidaderas. *Quercus*, 181: 16-120.
- Perrins, C. M. (1979). *British Tits*. Collins, London.
- Perrins, C. M. (1991). Tits and their caterpillar food supply. *Ibis*, 133 (Suppl.): 49-54.
- Pimentel, C. (2004). Pine processionary moth (*Thaumetopoea pityocampa*) and Great tit (*Parus major*) in Portugal. PhD Dissertations, FCT – UNL, Portugal.
- Pimentel, C., Nilsson, J. A. (2007a). Breeding patterns of Great tits (*Parus major*) in pine forests along the Portuguese west coast. *Journal of Ornithology*, 148: 59-68.
- Pimentel, C., Nilsson, J. A. (2007b). Response of Great tits *Parus major* to an irruption of a Pine Processionary Moth *Thaumetopoea pityocampa* population with a shifted phenology. *Ardea*, 95: 191-199.
- Pimentel, C., Nilsson, J-A. (2009). Response of passerine birds to an irruption of Pine Processionary Moth *Thaumetopoea pityocampa* population with a shifted phenology. *Ardeola*, 56: 189-203.
- PMVC (2003). *Mortalidad de vertebrados en carreteras. Proyecto provisional de seguimiento de la mortalidad de vertebrados en carreteras (PMVC). Doc. Téc. Conserv. nº 4*. Sociedad para la Conservación de los Vertebrados, Madrid. 346 pp.
- Ponce, C., de la Puente, J., Calleja, J. A., Díaz, A. (2005). Muda postjuvenil de Carbonero común (*Parus major*), Herrerillo común (*P. caeruleus*) y Carbonero garrapinos (*P. ater*) en el centro peninsular. *Revista de anillamiento*, 15: 21-29.
- Potti, J., Merino, S. (1994). Depredación sobre algunas aves insectívoras en cajas-nido. Algunas implicaciones para el manejo y conservación de sus poblaciones y el diseño de los nidales. *Ecología*, 8: 445-452.
- Pulido, F. J. P., Díaz, M. (1992). Relaciones entre estructura de la vegetación y comunidades de aves nidificantes en las dehesas: influencia del manejo humano. *Ardeola*, 39: 63-72.
- Purroy, F. J. (Coord.) (1997). *Atlas de las aves de España (1975-1995)*. SEO/BirdLife. Lynx Editions, Barcelona.
- Quesada, J. (2007). *Evolución de la coloración del plumaje basada en señales múltiples*. Tesis Doctoral, Museu de Ciències Natural de Barcelona i Universitat de Barcelona. Barcelona.
- Quesada, J., Senar, J. C. (2007). The role of melanin- and carotenoid-based plumage coloration in nest defence in the Great tit. *Ethology*, 113: 640-647.
- Quesada, J., Senar, J. C. (2009). Cross-fostering experiments to compare carotenoid-and melanin-based plumage traits and long-term parental effects in post-moulted Great tits. *Behaviour*, 146: 1235-1251.
- Ricklefs, R. E. (2008). The evolutionary ecology of senescence. *Functional Ecology*, 22: 379-392.
- Robles, H., Ciudad, C., Matthysen, E. (2012). Responses to experimental reduction and increase of cavities by a secondary cavity-nesting bird community in cavity-rich Pyrenean oak forests. *Forest Ecology and Management*, 277: 46-53.
- Rodríguez, M. B., Úbeda, J. M., Guevara, D. C., Ariza, C. (1989). Ácaros del género *Ptilonyssus* Berlese y Trouessart, 1889 (Mesostigmata: Rhinonyssidae) parásitos de fosas nasales de passeriformes españoles. 6. *Ptilonyssus pari* Fain y Hyland, 1963 y *Ptilonyssus chloris* (Fain 1962). *Revista Ibérica de Parasitología*, 49: 151-156.

- Rodríguez, S., Álvarez, E., Barba, E. (2013). Temperaturas bajas en el nido limitan el crecimiento de los pollos: Un estudio experimental con el Carbonero común. *Revista de Anillamiento*, 31-32: 39-48.
- Royama, T. (1966). A reinterpretation of courtship feeding. *Bird Study*, 13: 116-129.
- Sáez-Royuela, R. (1990). *La guía de Incafo de las aves de la península ibérica y Baleares*. Incafo, Madrid.
- Salaberria, C., Gil, D. (2010). Increase in song frequency in response to urban noise in the Great tit *Parus major* as shown by data from the Madrid (Spain) city noise map. *Ardeola*, 57: 3-11.
- Sánchez, S., Cuervo, J. J., Moreno, E. (2007). Does habitat structure affect body condition of nestlings? A case study with woodland Great tits *Parus major*. *Acta Ornithologica*, 42: 200-204.
- 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. (1998). Effects of geographic location and habitat on breeding parameters of Great tits. *Auk*, 115: 1034-1051.
- Sanz, J. J. (2000). *Cajas-nido para aves insectívoras forestales*. Colección Naturaleza y Medio Ambiente. Caja Segovia.
- Sanz, J. J. (2001). Experimentally increased insectivorous bird density results in a reduction of caterpillar density and leaf damage to Pyrenean oak. *Ecological Research*, 16: 387-394.
- Sanz, J. J. (2002). Climate change and breeding parameters of Great and Blue throughout the western Palearctic. *Global Change Biology*, 8: 409-422.
- Sanz, J. J., García-Navas, V., Ruiz-Peinado, J. V. (2010). Effect of habitat type and nest-site characteristics on the breeding performance of Great and Blue tits (*Parus major* and *P. caeruleus*) in a Mediterranean landscape. *Ornis Fennica*, 87: 41-51.
- Senar, J. C. (2006). Bird colors as intrasexual signals of aggression and dominance. Pp. 125-193. En: Hill, G. E., McGraw, K. J. (Eds.). *Bird Coloration. 2. Function and Evolution*. Harvard University Press, Cambridge.
- Senar, J. C., Conroy, M. J., Quesada, J., Mateos-González, F. (2014). Selection based on the size of the black tie of the great tit may be reversed in urban habitats. *Ecology and Evolution*, 4 (13): 2625-2632.
- Senar, J. C., Figuerola, J., Domènech, J. (2003). Plumage coloration and nutritional condition in the Great tit *Parus major*: the roles of carotenoids and melanins differ. *Naturwissenschaften*, 90: 234-237.
- Senar, J. C., Moller, A. P., Ruiz, I., Negro, J. J., Broggi, J., Hohtola, E. (2010). Specific appetite for carotenoids in a colorful bird. *PLoS ONE*, 5: 1-4.
- Senar, J. C., Negro, J. J., Quesada, J., Ruiz, I., Garrido, J. (2008). Two pieces of information in a single trait? The yellow breast of the Great tit (*Parus major*) reflects both pigment acquisition and body condition. *Behaviour*, 145: 1195-1210.
- Senar, J. C., Quesada, J. (2006). Absolute and relative signals: a comparison between melanin- and carotenoid-based patches. *Behaviour*, 143: 589-595.
- SEO/BirdLife. (2002). *Tendencias de las poblaciones de aves comunes en España (1996-2001)*. Programa SACRE. Informe 2001. SEO/BirdLife. Madrid.
- Slagsvold, T., Lifjeld, J. T. (1985). Variation in plumage colour of the Great tit *Parus major* in relation to habitat, season and food. *Journal of Zoology*, 206: 321-328.

- Svensson, L. (1998). *Guía para la identificación de los paseriformes europeos*. Sociedad Española de Ornitología, Madrid.
- Tella, J. L., Lemus, J. A., Carrete, M., Blanco, G. (2008). The PHA test reflects acquired T-cell mediated immunocompetence in birds. *Ecological Immunology*, 3: 1-9.
- Tellería, J. L., Asensio, B., Díaz, M. (1999). *Aves Ibéricas. II Paseriformes*. J. M. Reyero Ed., Madrid.
- Tellería, J. L., Santos, T. (1994). Factors involved in the distribution of forest birds in the Iberian Peninsula. *Bird Study*, 41: 161-169.
- Tomás, G., Barba, E., Merino, S., Martínez, J. (2012). Clutch size and egg volume in Great tits (*Parus major*) increase under low intensity electromagnetic fields: A long-term field study. *Environmental Research*, 118: 40-46.
- Tornè-Noguera, A., Pagani-Núñez, E., Senar, J. C. (2013). Great Tit (*Parus major*) breath rate in response to handling stress: urban and forest birds differ. *Journal of Ornithology*, 155 (1): 315-318.
- Tschirren, B., Fitze, P. S., Richner, H. (2003). Sexual dimorphism in susceptibility to parasites and cell-mediated immunity in Great tit nestlings. *Journal of Animal Ecology*, 72: 839-845.
- Van den Steen, E., Pinxten, R., Jaspers, V. L. B., Covaci, A., Barba, E., Carere, C., Cichoń, 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: 310-317.
- Villén-Pérez, S., Carrascal, L. M. (2014). Woodland Mediterranean birds can resist a dry extreme cold wave. *Current Zoology*, 60 (4): 429-437.
- Zar, J. H. (1996). *Biostatistical analysis*. Third edition. Prentice Hall, New Jersey.
- Zuberogoitia, I. (2005). Halcón peregrino – *Falco peregrinus*. En: *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles*. Carrascal, L. M., Salvador, A. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. <http://www.vertebradosibericos.org/>