



Máster en Zoología

Evolución temporal de la biometría e índices de masa corporal en passeriformes del centro de la Península Ibérica.



- Trabajo Fin de Máster -

David González del Portillo

**Departamento de Biodiversidad, Ecología y Evolución
Facultad de Biología. Universidad Complutense de Madrid**

Convocatoria: septiembre 2018

El/La autor/a:

David González del Portillo

Fdo.: _____

El/La director/a:

José I. Aguirre de Miguel

Fdo.: _____
Depto. Biodiversidad, Ecología y Evolución
Facultad de Ciencias Biológicas, UCM

ANEXO I: DECLARACIÓN DE NO PLAGIO

D. David González del Portillo con NIF 53454172X, estudiante de Máster Universitario en Zoología en la Facultad de Ciencias Biológicas de la Universidad Complutense de Madrid en el curso 2017 -2018, como autor del trabajo de fin de máster titulado “Evolución temporal de la biometría e índices de masa corporal en passeriformes del centro de la Península Ibérica.” y presentado para la obtención del título correspondiente, cuyo tutor es: José I. Aguirre de Miguel

DECLARO QUE:

El trabajo de fin de máster que presento está elaborado por mí y es original. No copio, ni utilizo ideas, formulaciones, citas integrales e ilustraciones de cualquier obra, artículo, memoria, o documento (en versión impresa o electrónica), sin mencionar de forma clara y estricta su origen, tanto en el cuerpo del texto como en la bibliografía. Así mismo declaro que los datos son veraces y que no he hecho uso de información no autorizada de cualquier fuente escrita de otra persona o de cualquier otra fuente.

De igual manera, soy plenamente consciente de que el hecho de no respetar estos extremos es objeto de sanciones universitarias y/o de otro orden.

En Madrid, a 27 de Julio de 2018

Fdo.:

Esta DECLARACIÓN debe ser insertada en primera página de todos los trabajos fin de máster conducentes a la obtención del Título.

Índice

➤ Resumen / Palabras clave	3
➤ Abstract / Keywords	3
➤ Introducción	4
➤ Material y métodos	
○ Área de estudio	9
○ Toma de datos y variables analizadas	10
○ Base de datos y especies utilizadas	11
○ Métodos estadísticos	12
➤ Resultados	14
➤ Discusión	24
➤ Conclusiones	29
➤ Agradecimientos	30
➤ Bibliografía	31

Resumen

Como consecuencia del cambio climático la fenología de los organismos se ve afectada y con ella sus dinámicas poblacionales. La gran variedad de respuestas que presentan las especies frente a la alteración de las condiciones ambientales hace necesario el estudio individualizado de cada población para elaborar estrategias conservacionistas eficaces.

En el presente estudio analizamos la evolución de la biometría y de los índices de masa corporal de algunas poblaciones de paseriformes invernantes y residentes en el centro de la Península Ibérica. Los resultados indican que las especies residentes muestran variaciones en la biometría y en los índices corporales a lo largo de la serie temporal analizada frente a las especies migradoras que no presentan este patrón.

Palabras clave

Invernante, residente, tendencia poblacional, morfometría, regla de Bergmann, *Erithacus rubecula*, *Sylvia atricapilla*, *Phylloscopus collybita*, *Passer montanus*, *Passer domesticus*, *Parus major*, *Periparus ater*, *Lophophanes cristatus* y *Cyanistes caeruleus*.

Abstract

Due to the climate change the organism's phenology is affected and consequently their population dynamics. The great variety of responses that species show in the face of the changing ecological condition required an individualized study of each population in order to work out effective conservationist strategies.

In this study we analyzed the evolution of biometrics and scaled mass index of several populations of passerines wintering and breeding in the center of the Iberian Peninsula. Our results show that resident species exhibit biometric and body index variation over the temporal series under study; in contrast, we found that migratory species do not show such pattern.

Palabras clave

Wintering, resident, population trend, morphometric, Bergmann's rule, *Erithacus rubecula*, *Sylvia atricapilla*, *Phylloscopus collybita*, *Passer montanus*, *Passer domesticus*, *Parus major*, *Periparus ater*, *Lophophanes cristatus* and *Cyanistes caeruleus*.

Introducción

Los principales factores responsables de la alteración de los ecosistemas y pérdida de biodiversidad son el cambio climático y la modificación de los usos del suelo (Butchart *et al.*, 2010; Brambilla *et al.*, 2017). Uno de los elementos más relevantes en el contexto del cambio climático es el aumento de temperatura que implica en última instancia la modificación de la fenología y la asincronía de los eventos naturales tanto para especies animales como para vegetales (Crick *et al.*, 1997; Brown, Li, and Bhagabati, 1999; Parmesan and Yohe, 2003; Parmesan, 2006). Estos efectos han sido muy estudiados en las aves, demostrando sus consecuencias en el inicio de la reproducción (Crick *et al.*, 1997; Both *et al.*, 2004), cambios en el momento óptimo de cría (Reed *et al.*, 2013; Plard *et al.*, 2014; Phillimore *et al.*, 2016); y las respuestas de los organismos a dicha variación (que nos indican su capacidad de adaptación) (Both and te Marvelde, 2007; Ozgul *et al.*, 2010; Zimova, Mills, and Nowak, 2016); sin embargo, no todos estos parámetros se ven alterados por igual (Serreze and Francis, 2006; Visser, 2008; Both *et al.*, 2009).

Las especies residentes son más flexibles y muestran una mejor adaptación a los cambios ambientales; en el caso de las especies migradoras la capacidad de respuesta puede ser inferior, especialmente cuando se trata de migradoras de larga distancia (Both *et al.*, 2006; Usui *et al.*, 2017). Sus dinámicas poblacionales las hacen muy sensibles a los cambios tanto en la zona de invernada como de reproducción que, además, son muy difíciles de analizar para incluir todo su ciclo vital en los programas de conservación. Las zonas de invernada inicialmente no son áreas seleccionadas por los individuos en función de sus condiciones ambientales, sino que se encuentran programadas genéticamente como consecuencia de la historia evolutiva de la especie (Cody 1985; Hutto 1985); pero el punto exacto dentro de dicha región sí que es seleccionado por los ejemplares según parámetros bióticos y abióticos. Es esta pequeña capacidad de respuesta lo que les permite adaptarse al cambio climático (Price, 1981; Greenberg 1986). En el caso de los passeriformes americanos se ha comprobado que el área geográfica que ocupan en invierno está determinada por la temperatura de verano y por el proceso de muda puesto que cuando se retrasa también lo hace la migración (Morton and Morton, 1990; Joseph, 1996).

En cuanto a la variación entre individuos en la ocupación de los cuarteles de invernada vemos que es en función de la calidad de los ejemplares; aquellos de mayor calidad son los primeros en llegar y ocupar los mejores territorios. Estos individuos no cambian de parche de ocupación hasta que parten de regreso a la zona de cría puesto que encuentran todo lo que necesitan en él. En el caso de los individuos de peor calidad, en ocasiones deben buscar nuevos territorios cuando se agotan los recursos de aquellos en los que se encuentran (Salomonson and Balda, 1977; Brown, Strong and Stouffer, 2002; Somershoe, Beown and Poole, 2009; Latta and Faaborg, 2011). De cualquier forma, estos cambios en el área de distribución implican nuevas

situaciones donde las especies deben hacer frente a sus competidores y enemigos naturales (Chen *et al.*, 2011).

Para las especies sedentarias los cambios que implica el aumento de temperaturas sobre la vegetación tienen mayores consecuencias puesto que se encuentran más ligados a los recursos de la región geográfica; pero el conocimiento del hábitat es lo que les permite adaptarse puesto que son capaces de prever las consecuencias que tendrán dichas alteraciones (Ojeda, Marañón and Arroyo, 2000). Los resultados expuestos por investigadores como Vedder y colaboradores (2013) y Phillimore *et al.* (2016) muestran que, de continuar bajo este escenario de cambio climático, las especies residentes tendrán mayor capacidad de adaptarse a las nuevas condiciones ambientales gracias a su plasticidad.

Distintas poblaciones de páridos (concretamente *Cyanistes caeruleus* y *Parus major*) tanto en Reino Unido como en Suecia han demostrado ser capaces de responder de forma óptima al cambio climático, adelantando la reproducción al momento en que las condiciones ambientales eran las propicias (Phillimore *et al.*, 2016; Källander *et al.*, 2017). La modificación de los patrones en las especies residentes repercute negativamente sobre aquellas migradoras con las que comparten área de distribución, ya sea porque compiten por los recursos o por el espacio (Samplonius *et al.*, 2018).

El comportamiento migratorio está relacionado con la disponibilidad de recursos, alimento principalmente, en cada región durante momentos concretos del ciclo anual (H-Acevedo and Currie, 2003), sin embargo, hay otras hipótesis que nos permiten comprender mejor este fenómeno como la competencia con las especies residentes, los costes adscritos al proceso según la distancia recorrida, huida de las condiciones de invierno y conectividad en las zonas de cría (Newton, 2008; Dalby *et al.*, 2014; Somveille, Rodrigues and Manica, 2015).

El mayor riesgo para las especies migradoras es el cambio climático, especialmente para aquellas de latitudes templadas donde el incremento de temperatura de la superficie terrestre es mayor. Este aumento se traduce en un cambio en los cuarteles de cría que se ven desplazados hacia el norte en busca de las condiciones originales (Edelaar, Siepielski and Clobert, 2008), lo cual es debido a la falta de variabilidad genética o a la necesidad de un mayor tiempo evolutivo para adaptarse a las nuevas condiciones ambientales (Blows and Hoffmann, 2005). Este desplazamiento a nuevas áreas supone la introducción de genes en las poblaciones norteadas y por tanto trabas a la adaptación a climas locales; además conlleva costes y premisas: los individuos deben ser capaces de superar el viaje y de sobrevivir en zonas en las que no poseen información suficiente, dos características propias de las aves migradoras frente a las residentes (Møller, Rubolini and Lehikoinen, 2008; La Sorte, Butchart, Jetz, and Böhning-Gaese, 2014).

Las consecuencias sobre la reproducción son: si la temperatura aumenta, los inviernos son más suaves y los residentes comienzan la temporada de cría con una mejor condición física adelantando el proceso a la llegada de los migradores que se ven limitados por el desplazamiento desde los cuarteles de invernada; todo ello influido por el fotoperiodo de la región en la que se encuentren los individuos (Samplonius *et al.*, 2018).

La respuesta al cambio climático varía según la especie estudiada y la población en cuestión:

- i) La disponibilidad de alimento es crucial en los momentos clave del ciclo anual de las especies en los que aumenta la tasa metabólica. Según el recurso explotado cada especie se verá afectada en mayor o menor medida; además las poblaciones forestales sufrirán menos el cambio climático por el efecto tampón de este ecosistema (Visser and Both, 2005; Cormont *et al.*, 2011; Usui, Butchart and Phillimore, 2017).
- ii) Otro factor clave para entender la respuesta de las especies al cambio de condiciones ambientales es la longevidad de los individuos. Aquellas que vivan temporadas más largas pueden modificar su comportamiento y eficacia biológica actual con expectativas de mejorar su éxito reproductivo futuro, por el contrario las especies con poca esperanza de vida tienen menor capacidad de respuesta (Benton, Plaistow and Coulson; 2006).

Bergmann expuso la regla que lleva su nombre en 1847, ya que analizando dos especies homeotérmicas evolutivamente próximas pero que difieran en su tamaño, su área de distribución será diferente según dicha variable. Las especies de menor tamaño ocuparán los nichos ecológicos del sur, mientras que las de mayor tamaño los del norte. Posteriormente, la definición se modificó aplicándola no sólo para las especies sino también para razas o linajes dentro del mismo taxón. Desde finales del siglo XX, este postulado ha sido analizado en numerosos casos a distintos niveles taxonómicos y aunque es válida en la gran mayoría de los casos, existen excepciones en torno al 10-30% de los análisis (Bergmann, 1847; Mayr, 1956; Graves, 1991; Smith and Wettermark, 1995; Meiri and Dayan, 2003).

El patrón de la regla de Bergmann es debido a la capacidad de termorregulación de los individuos, de forma que los de menor tamaño no son capaces de sobrevivir en los climas fríos, frente a los de mayor tamaño (con menor relación entre superficie y volumen corporal) que se han adaptado a las condiciones del norte. Sin embargo, no es la única explicación posible: algunos autores creen que esta diferencia en el tamaño no es una adaptación a la temperatura sino a la migración que realizan huyendo de las condiciones del invierno; otra opción es que la variación intra e interespecífica no tenga las mismas causas, sino que para los individuos de la misma especie sea la escasez del recurso explotado en las regiones más frías y estacionales frente a las

diferencias entre especies sean consecuencia de la segregación de nichos (Blackburn, Gaston and Loder, 1999).

Para las especies reproductoras (tanto migradoras como residentes) los cambios en las condiciones ambientales y en las fuentes de alimento se traduce en dificultades en el proceso de cría, y por ende en una descendencia de peor calidad. Frente a dicha falta de alimento las especies muestran dos estrategias: comenzar a explotar un recurso nuevo disponible en el medio o invertir un mayor esfuerzo en la búsqueda de recurso original pero obteniendo el mismo resultado (Møller, Rubolini, and Lehikoinen, 2008; Jones and Cresswell, 2010; García-Navas and Sanz, 2011; Reed, Jenouvrier and Visser, 2013; Samplonius *et al.*, 2018).

De acuerdo con la bibliografía, de mantenerse este escenario de calentamiento global, las especies residentes se verán favorecidas y la migración se convertirá en un comportamiento minoritario (Samplonius *et al.*, 2018).

Una forma de estudiar las dinámicas poblacionales en su medio natural es mediante los índices corporales puesto que reflejan el grado en que los individuos se ven afectados. Como norma generalizada estos índices están cambiando en las últimas décadas para los passeriformes analizados: según diversos autores, el aumento de temperaturas se traduce en una disminución de masa corporal para los adultos y los juveniles (Aubry *et al.*, 2013; Paquette *et al.*, 2014; Krause *et al.*, 2016). Frente a estos resultados destacan aquellos estudios que demuestran que condiciones de mayor humedad se traducen en mejores índices corporales (Gardner *et al.*, 2016).

Sin embargo, al interpretar cambios en los índices corporales debemos tener en cuenta aspectos como el potencial genético, el comportamiento o la plasticidad (McLean, van der Jeugd and van de Pol, 2018).

Es importante analizar la condición corporal de los organismos puesto que nos informa de rasgos tan importantes como supervivencia (Blums *et al.*, 2005), reproducción (Bustnes, Erikstad and Bjorn, 2002), comportamiento (Bachman and Widemo, 1999) o el impacto de las actividades humanas sobre estos (Madsen and Riget, 2007). Los índices corporales miden las reservas energéticas de las que dispone el individuo, las cuales pueden ser cuantificadas en cantidad de grasa o de proteínas (Bromley and Jarvis, 1993; Battley *et al.*, 2000). Puesto que los requerimientos energéticos varían según la población, la edad, el sexo y otros factores externos al individuo es difícil encontrar un índice corporal universal que sirva para todos los casos (Labocha and Hayes, 2011).

La condición corporal es especialmente importante durante los inviernos, debido a las condiciones adversas con las que tienen que lidiar las especies y la disponibilidad de recursos (Newton, 2008). Si los inviernos son suaves la masa corporal de los ejemplares aumentará y el consumo de las reservas será menor (Alerstam, Hedenström and Akesson, 2003; Berthold,

Gwinner and Sonnenschein, 2003; Krams *et al.*, 2010). Además, no todos los individuos acumularán las mismas reservas, sino que únicamente aquellos que sean migradores de larga distancia cargarán con tal cantidad de grasa como para sobrevivir al desplazamiento (Broggi and Brotons, 2001; Brodin, 2007).

Nuestras hipótesis son dos: por un lado, predice un cambio en la composición poblacional, detectada a través de variaciones en la biometría analizada (ala, plumas de vuelo y medidas esqueléticas) puesto que el recorrido migratorio se reduce con el aumento de la temperatura y las áreas de invernada se desplazan hacia el norte; así mismo, pretendemos constatar cambios en las condiciones ambientales mediante el análisis de la condición física de los organismos estudiados.

Material y métodos

Área de estudio

El estudio se realizó en la Comunidad de Madrid, en 29 localidades de muestreo distintas, algunas de las cuales actúan como estaciones de esfuerzo constante (se anilla a intervalos de tiempo regulares empleando siempre las mismas técnicas a lo largo de los años (Bto.org, 2018)) desde hace más de dos décadas (Tabla 1).

Localidad	Coordenadas
Alcalá de Henares (Jardín Botánico)	40°30'18.70"N, 3°20'25.61"O
Atocha	
Parque del Retiro	40°25'15.78"N, 3°40'51.02"O
Real Jardín Botánico	40°24'43.37"N, 3°41'25.25"O
Boadilla del Monte	40°24'48.94"N, 3°51'53.64"O
Buitrago de Lozoya	40°59'30.92"N, 3°38'57.42"O
Casa de campo, Madrid	
Brinzal	40°24'54.79"N, 3°44'43.93"O
Encinar de San Pedro	40°25'38.21"N, 3°45'20.25"O
Lago	40°25'5.55"N, 3°43'49.61"O
Dehesa de la Golondrina, Navacerrada	40°43'20.95"N, 4° 1'27.31"O
El Escorial	40°34'55.67"N, 4° 7'50.48"O
El Pardo	40°31'25.40"N, 3°46'52.53"O
Fuenlabrada	40°17'19.62"N, 3°48'39.67"O
Garganta de los Montes	40°55'18.18"N, 3°41'29.74"O
La Cabrera	40°51'45.60"N, 3°37'19.25"O
La Navata	40°35'59.04"N, 3°59'2.25"O
Las Rozas de Madrid	
Finca El Garzo	40°32'8.19"N, 3°52'42.61"O
Los Peñascales	40°33'46.34"N, 3°53'59.06"O
Lozoyuela	40°55'31.42"N, 3°37'26.95"O
Meco	40°34'16.48"N, 3°18'41.44"O
Moncloa y Ciudad Universitaria, Madrid	
Parque del Oeste	40°26'3.64"N, 3°43'48.24"O
Jardín Botánico	40°26'47.06"N, 3°43'33.77"O
Dehesa de la Villa	40°27'17.70"N, 3°43'14.32"O
Olmeda de las Fuentes	40°21'38.31"N, 3°12'24.70"O
Parque Juan Carlos I, Madrid	40°27'37.07"N, 3°36'30.85"O
Pedrezuela	40°45'5.90"N, 3°35'46.54"O
Pinilla del Valle	40°55'45.79"N, 3°48'58.90"O
Rascafría	40°54'1.91"N, 3°51'58.45"O
San Sebastián de los Reyes	40°34'12.64"N, 3°38'5.28"O
Villaviciosa	40°22'16.27"N, 3°54'4.64"O

TABLA 1. Estaciones de anillamiento muestreadas y sus coordenadas.

Toma de datos y variables analizadas

Los datos fueron tomados en estaciones de anillamiento de aves desde 1995 hasta 2017, usando siempre la misma metodología con el objetivo de poder comparar los datos posteriormente. Para la captura de aves vivas, las redes japonesas (cuya luz de malla tiene 1.6 mm de lado) fueron colocadas al amanecer y se revisaron periódicamente 5 veces a intervalos de una hora. En ningún caso se usaron reclamos para evitar sesgos en las capturas de las especies y los grupos de edad o sexo. Los ejemplares se mantuvieron en colectores de tela con el fin de minimizar su estrés y el impacto negativo que pudiera suponer la actividad (Pinilla, 2000). Tras individualizar las aves con anillas con códigos alfanuméricos se tomaron los siguientes datos siempre que la especie en cuestión y la situación lo permitiera:

- Especie
- Edad: cuando fue posible, en función del patrón de muda que presente la especie en el momento de la captura.
- Sexo: durante todo el año si presenta dimorfismo sexual, o en época reproductora gracias al aspecto de la cloaca y la placa incubatriz. Los individuos se clasificaron como 1 si eran machos, 2 si eran hembras y 0 como indeterminados. Para incrementar el tamaño muestral, se incluyeron los individuos de sexo indeterminado (0) en los análisis.
- Modo: según el estado del ciclo fenológico en el que se encuentra la especie y su relación con las áreas de distribución, invernada y migración descritas para cada una de ellas.
- Cuerda máxima (ala): longitud máxima del ala cerrada. Se mide en milímetros (Imagen 1a).
- Tercera pluma primaria (F8): longitud de la pluma reminge más larga en la mayoría de las especies (nos proporciona información sobre el comportamiento migratorio del individuo). Se mide en milímetros (Imagen 1b y 1c).
- Tarso: medida ósea del tarso-metatarso de la pata del animal. Se mide en milímetros (Imagen 2).
- Peso: masa del individuo en gramos.

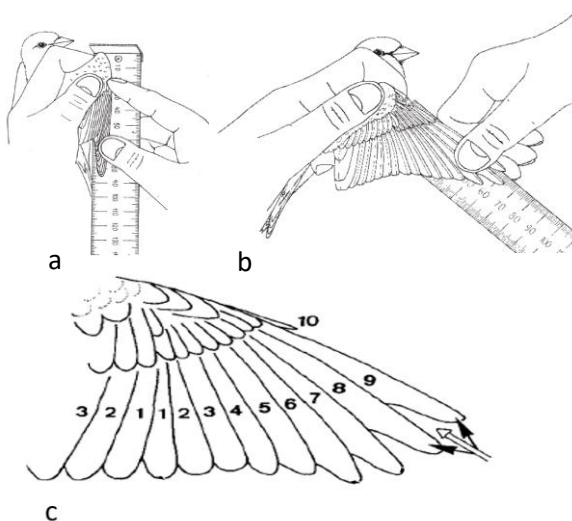


Imagen 1. a: Cuerda máxima; b (Pinilla, 2000) y c: F8 (Jenni and Winkler, 1989)

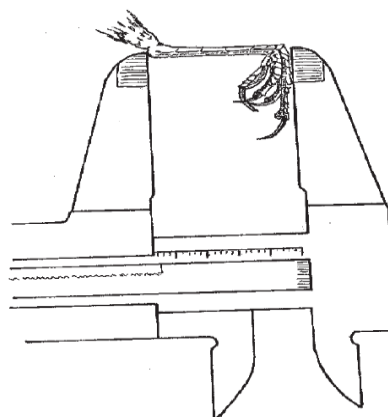


Imagen 2. Medida del tarso (Pinilla, 2000)

Con el fin de obtener la máxima información posible de las capturas se registraron otras variables (grasa, músculo, placa incubatriz, osificación craneal y ácaros), aunque no han sido tratadas en este trabajo. Todas las medidas fueron realizadas por personal cualificado y periódicamente estandarizado mediante pruebas de repetibilidad. Esto garantiza la posibilidad de incluir todas las medidas en una única agrupación considerándolas como tomadas por un único observador.

A partir de esos datos se creó una nueva variable que permitiera caracterizar el índice corporal de los individuos. Para ello se utilizó el peso y se corrigió con la medida del tarso. La metodología utilizada es la propuesta por Peig y colaboradores (2009):

$$SMI = M_x * \left(\frac{L_0}{L_x}\right)^{b_{SMA}}$$

donde el índice de masa corporal o SMI es calculado según las siguientes variables:

- M_x → Peso del individuo
- L_0 → Media del tarso de la población
- L_x → Medida del tarso del individuo
- b_{SMA} → Componente de escala estimado. Calculado a partir de la pendiente de la regresión del peso frente al tarso dividido entre el coeficiente de correlación de Pearson entre dichas variables.

Es importante corregir el peso por el tamaño esquelético puesto que los animales más grandes tendrían mayor masa como consecuencia de que su esqueleto y sus tejidos blandos son más pesados; sin esta corrección las aves de mayor talla se considerarían con un mayor índice corporal cuando la realidad no es así (Calder, 1984; Lindstrom *et al.*, 2000).

Además, se modificó la variable año para tratar la fecha según lo que consideramos como “temporada biológica”, es decir, los inviernos comenzaban el 1 de octubre de un año y terminaban el 1 de abril del año siguiente. Con esta transformación los años comenzarían en octubre y terminarían en el mismo mes del año siguiente. Esta consideración fue necesaria para que en los análisis no se tuvieran en cuenta dos ciclos invernantes a la vez; de no hacerlo así estaríamos analizando tres meses (enero, febrero y marzo) de un año calendario y tres meses (octubre, noviembre y diciembre) del otro año calendario distinto.

Base de datos y especies utilizadas

El cómputo total de datos disponibles es de 14.288 entradas, con un total de aves anilladas de 12.210 de 23 especies diferentes; el resto de los registros corresponden a recuperaciones de estas mismas aves, de las que sólo se ha tenido en cuenta una captura en cada una de las temporadas para evitar pseudoreplicación. Las especies seleccionadas fueron clasificadas como invernantes o reproductoras según su fenología. Las especies invernantes son:

- Petirrojo europeo: *Erithacus rubecula* (Linnaeus, 1758)
- Curruca capirotada: *Sylvia atricapilla* (Linnaeus, 1758)
- Mosquitero común: *Phylloscopus collybita* (Vieillot, 1817)

Debemos puntualizar que estas especies son parcialmente migradoras, es decir, no todas las poblaciones migran y a medida que nos acercamos al límite de área de distribución se reduce su desplazamiento. Para distinguir la estrategia de cada población existen Funciones morfométricas (MCFs) que permiten clasificarlas según su biometría, sin embargo, la mejor opción es mediante análisis genéticos por el gran error que cometen las funciones discriminantes (Pérez-Tris *et al.*, 2000; De La Hera *et al.*, 2017). En nuestro estudio no disponíamos de datos suficientes para hacer el estudio genético por lo que asumimos que todas las poblaciones tenían un área de distribución diferente en verano e invierno; de esta forma si existen individuos residentes pueden suponer un efecto tampón y enmascarar las diferencias, pero lo consideramos la mejor opción.

El resto de las especies analizadas se consideraron residentes al permanecer en la Península Ibérica todo el año sin mostrar diferencias en sus áreas de invernada y de cría:

- *Passer montanus* (Linnaeus, 1758)
- *Passer domesticus* (Linnaeus, 1758)
- *Parus major* (Linnaeus, 1758)
- *Periparus ater* (Linnaeus, 1758)
- *Lophophanes cristatus* (Linnaeus, 1758)
- *Cyanistes caeruleus* (Kaup, 1829)

Al estudiar la evolución de la biometría en residentes e invernantes podemos discernir si el comportamiento migratorio influye en la capacidad de adaptación de las especies.

Métodos estadísticos

Los análisis exploratorios realizados sobre la biometría mediante modelos lineales (GLM) no mostraron diferencias significativas entre las estaciones de muestreo utilizadas para cada una de las especies, por lo que podemos tratar todos los ejemplares como pertenecientes a la misma población. En algunas localidades encontramos baja significación, pero al interpretar este resultado observamos que era consecuencia de la falta de datos y no lo consideramos como una población independiente.

Para comprobar la evolución de las variables objeto de estudio y detectar cambios en el tamaño de las estructuras a lo largo del tiempo se realizaron modelos generales lineales (GLM), En total se realizaron 5 GLMs diferentes.

Modelo lineal 1: analiza si la variable en cuestión (ala, F8, tarso ó SMI) muestra diferencias entre periodos (verano/invierno) y entre sexos (macho/hembra/indeterminado). Si el resultado para ambas variables independientes es significativo continuamos con los modelos 2, 3, 4 y 5; si por el contrario el resultado no nos indica diferencias para alguna de las variables independientes, no la tenemos en cuenta en los siguientes modelos.

- Cuando el modelo no resulta significativo para el periodo o el sexo se realizó un análisis adicional excluyendo la variable sí significativa, siguiendo una metodología hacia atrás (*backward procedures*). Si en este nuevo modelo lineal aparece interacción con la variable seguimos con los siguientes.

Modelo lineal 2: analiza la variación entre los diferentes inviernos. Únicamente si el Modelo lineal 1 muestra significación para la época (verano o invierno).

Modelo lineal 3: analiza la variación entre los diferentes veranos. Únicamente si el modelo lineal 1 indica que existe diferencias entre veranos e inviernos.

Modelo lineal 4: analiza si hay diferencias entre los distintos años para los machos. Únicamente si el modelo 1 muestra diferencias entre machos y hembras.

Modelo lineal 5: analiza si existen diferencias significativas entre los distintos años para las hembras. Únicamente si el modelo 1 indica que existen diferencias entre sexos.

Los análisis fueron realizados con el programa *RStudio Desktop 1.1.453* y el paquete *RCommander*.

Resultados

ESPECIE	MODELO	ALA	F8	TARSO	SMI
<i>Erithacus rubecula</i>	M. 1	Verano + Sexo 1 (0.0000) + (0.0008)	Verano + Sexo 1 (0.0090) + (0.0328)	n. s.	Verano (0.0000)
	M. 2	n. s.	2016 (0.0470) 2017 (0.0367)	-	n. s.
	M. 3	2013 (0.0452)	n. s.	-	n. s.
	M. 4	n. s.	2010 (0.0419)	-	-
	M. 5	-	-	-	-
<i>Sylvia atricapilla</i>	M. 1	Verano +Sexo 1 + Sexo 2 (0.0000) + (0.0000) + (0.0000)	Verano +Sexo 1 + Sexo 2 (0.0000) + (0.0000) + (0.0000)	Sexo 2 (0.0011)	Verano + Sexo 1 + Sexo 2 (0.0000) + (0.0000) + (0.0000)
	M. 2	n. s.	2008 (0.456) 2009 (0.0371)	-	n. s.
	M. 3	2003 (0.0300)	n. s.	-	2004 (0.0347)
	M. 4	n. s.	n. s.	-	n. s.
	M. 5	n. s.	n. s.	n. s.	n. s.
<i>Phylloscopus collybita</i>	M. 1	n. s.	n. s.	n. s.	Verano (0.0000)
					Sexo 2 (0.0309)
	M. 2	-	-	-	2005 (0.0339)
	M. 3	-	-	-	2005 (0.0013)
	M. 4	-	-	-	-
M. 5	-	-	-	n. s.	

TABLA 2. Resultados de los análisis estadísticos para las especies migradoras. Modelos resultantes (por especie) y significación (entre paréntesis) de cada una de las variables contempladas. Abreviaturas: n.s.:no significativo; -: el modelo no se ha realizado al no obtener resultados significativos en los análisis previos.

En el caso del **petirrojo** (*E. rubecula*) encontramos diferencias significativas para el ala en el verano de 2013, sin embargo, el bajo nivel de significación con la interpretación de la tendencia global de la base de datos nos indica que no existe una variación lo suficientemente importante como para considerarla. La pluma de vuelo F8 muestra una variación significativa para los inviernos de 2016 y 2017 (Figura 1), así como para el año 2010 en el caso de los machos (Figura 2). Sin embargo, el patrón gráfico (Figura 1 y 2) permite desechar la existencia de una clara tendencia en las medidas biométricas del aparato de vuelo de los individuos analizados. Los análisis para el tarso y el SMI no mostraron ninguna variación significativa para esta especie en las poblaciones analizadas.

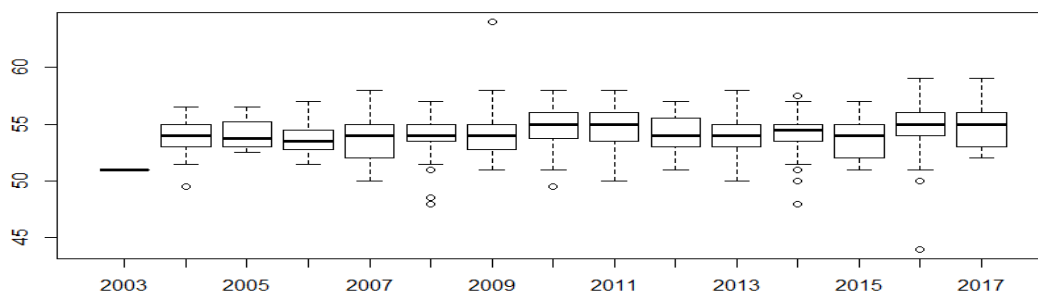


Figura 1. Tendencia biométrica de F8 a lo largo de los inviernos para *E. rubecula*

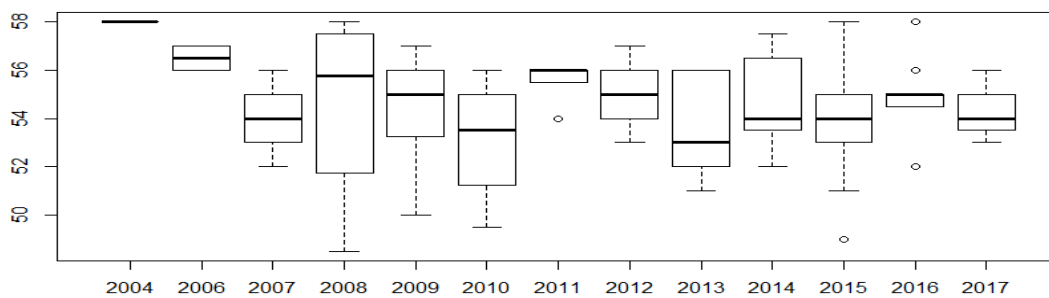


Figura 2. Tendencia biométrica de F8 para machos de *E. rubecula*

Para la **curruca capirotada** (*S. atricapilla*) tampoco encontramos tendencias en la biometría analizada. En el verano de 2003 el resultado del estadístico es significativo para las medidas de ala, pero debido a la presencia de un *outlayer* que modifica la media; en el verano de 2004 encontramos diferencias significativas para el índice de masa corporal (Figura 3), así como en 2008 y 2009 las diferencias para F8 en la población surgen durante los inviernos (Figura 4).

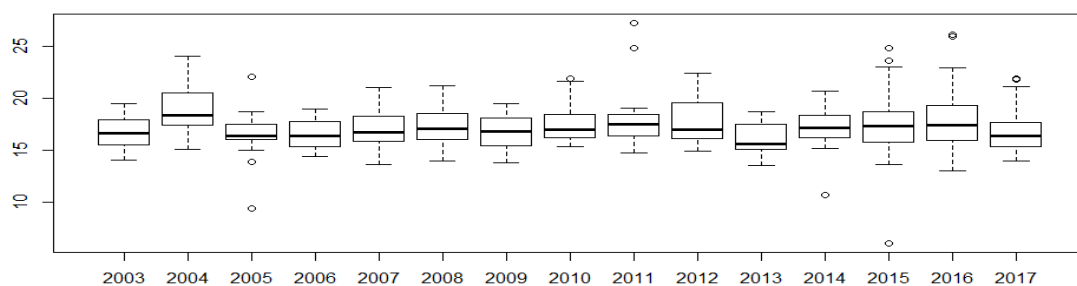


Figura 3. Tendencia del índice SMI para *S. atricapilla* a lo largo de los veranos

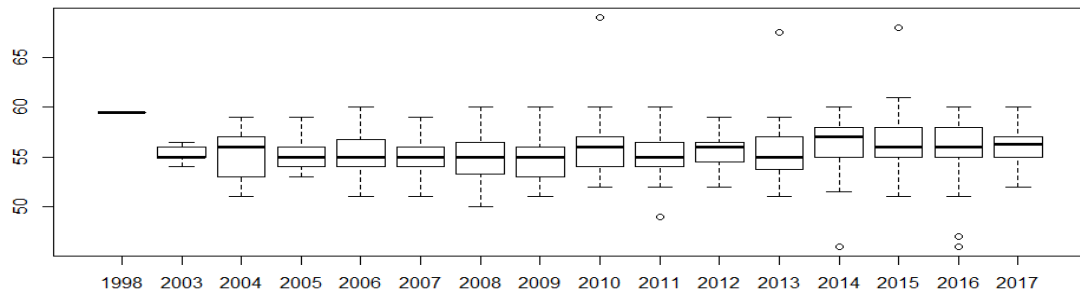


Figura 4. Tendencia biométrica de F8 para *S. atricapilla*

Para el **mosquitero común** (*P. collybita*) los análisis biométricos no son significativos, es decir, no encontramos tendencias a lo largo de la serie temporal; únicamente aparecen diferencias para el índice SMI para el invierno y el verano de 2005, pero son debidas al pequeño tamaño muestral durante esos periodos.

ESPECIE	MODELO	ALA	F8	TARSO	SMI
<i>Passer montanus</i>	M. 1	Verano + Sexo 1 + Sexo 2 (0.0000) + (0.0000) + (0.0000)	Verano + Sexo 1 + Sexo 2 (0.0000) + (0.0000) + (0.0000)	n. s. Sexo 1 (0.0434)	Verano + Sexo 1 + Sexo 2 (0.0000) + (0.0000) + (0.0000)
	M. 2	n. s.	2006 (0.0483)	-	n. s.
	M. 3	1998 (0.0336) 2004 (0.0270) 2009 (0.0074) 2011 (0.0209) 2012 (0.0198) 2014 (0.0001) 2015 (0.0004) 2016 (0.0038) 2017 (0.0117)	1999 (0.0094) 2004 (0.0034) 2005 (0.0001) 2006 (0.0003) 2007 (0.0177) 2008 (0.0137) 2009 (0.0001) 2011 (0.0022) 2012 (0.0051) 2014 (0.0000) 2015 (0.0000) 2016 (0.0002) 2017 (0.0011)	-	n. s.
	M. 4	2008 (0.0214) 2014 (0.0036)	2001 (0.0007) 2004 (0.0001) 2005 (0.0020) 2006 (0.0172) 2007 (0.0003) 2008 (0.0000) 2009 (0.0000) 2010 (0.0263) 2012 (0.0190) 2013 (0.0045) 2014 (0.0000) 2015 (0.0027) 2016 (0.0184) 2017 (0.0385)	-	2009 (0.0038)

	M. 5	2015 (0.0055)	2004 (0.0000) 2006 (0.0050) 2007 (0.0263) 2008 (0.0014) 2011 (0.0064) 2012 (0.0428) 2013 (0.0389) 2015 (0.0032)	-	2004 (0.0313) 2007 (0.0103) 2008 (0.0391) 2010 (0.0354) 2012 (0.0344) 2013 (0.0089) 2014 (0.0313) 2016 (0.0281)
<i>Passer domesticus</i>	M. 1	Verano + Sexo 1 + Sexo 2 (0.0000) + (0.0000) + (0.0000)	Sexo 1 + Sexo 2 (0.0000) + (0.0000)	n. s.	Verano + Sexo 1 + Sexo 2 (0.0000) + (0.0000) + (0.0000)
			Verano (0.0000)		
	M. 2	n. s.	n. s.	-	n. s.
	M. 3	1998 (0.0194) 2015 (0.0092)	1998 (0.0011) 2002 (0.0407) 2009 (0.0033) 2010 (0.0424) 2014 (0.0086) 2015 (0.0046) 2016 (0.0226)	-	n. s.
	M. 5	1998 (0.0166) 2002 (0.0085) 2006 (0.0283) 2009 (0.0291) 2010 (0.0306) 2014 (0.0138)	1998 (0.0006) 2002 (0.0003) 2016 (0.0457)	-	n. s.
<i>Parus major</i>	M. 1	Sexo 1+ Sexo 2 (0.0000) + (0.0000)	Verano + Sexo 1 + Sexo 2 (0.0020) + (0.0000) + (0.0008)	n. s.	Sexo 1 + Sexo 2 (0.0000) + (0.0000)

					Verano (0.0000)
	M. 2	-	n. s.	-	2012 (0.0062) 2013 (0.0017) 2014 (0.0331) 2016 (0.0195)
	M. 3	-	2001 (0.0443) 2004 (0.0001) 2005 (0.0233) 2006 (0.0222) 2008 (0.0205) 2015 (0.0406)	-	2006 (0.0157) 2010 (0.0058) 2011 (0.0309) 2012 (0.0068)
	M. 4	n. s.	2004 (0.0012) 2007 (0.0217) 2008 (0.0222) 2009 (0.0303) 2016 (0.0442) 2017 (0.0455)	-	2004 (0.0403) 2005 (0.0179) 2007 (0.0052) 2009 (0.0052) 2012 (0.0088) 2013 (0.0000) 2014 (0.0004) 2015 (0.0012) 2016 (0.0006) 2017 (0.0000)
	M. 5	n. s.	n. s.	-	n. s.
<i>Lophophanes cristatus</i>	M. 1	Verano + Sexo 1 (0.0321) + (0.0022)	Sexo 1 (0.0008)	n. s.	Verano + Sexo 1 (0.0000) + (0.0000)
	M. 2	n. s.	-	-	n. s.
	M. 3	n. s.	-	-	n. s.
	M. 4	n. s.	n. s.	-	n. s.
	M. 5	n. s.	n. s.	-	n. s.
<i>Periparus ater</i>	M. 1	Sexo 1 + Sexo 2 (0.0124) + (0.0313)	n. s.	Sexo 1 (0.0399)	Verano + Sexo 1 + Sexo 2 (0.0000) + (0.0012) + (0.0082)

			Sexo 1 (0.0371)		
	M. 2	-	-	n. s.	2003 (0.0000) 2004 (0.0000) 2005 (0.0000) 2006 (0.0000) 2007 (0.0000) 2008 (0.0000) 2009 (0.0000) 2010 (0.0000) 2011 (0.0000) 2012 (0.0000) 2013 (0.0000) 2014 (0.0000) 2015 (0.0000) 2016 (0.0000) 2017 (0.0001)
	M. 3	-	-	n. s.	2010 (0.0059)
	M. 4	n. s.	n. s.	2010 (0.0000)	2010 (0.0000)
	M. 5	2006 (0.0410)	-	-	2006 (0.0365)
<i>Cyanistes caeruleus</i>	M. 1	Verano + Sexo 1 + Sexo 2 (0.0000) + (0.0000) + (0.0001)	Sexo 1 + Sexo 2 (0.0000) + (0.0007)	Sexo 1 (0.0000)	Verano (0.0000)
	M. 2	n. s.	-	-	n. s.
	M. 3	n. s.	-	-	n. s.
	M. 4	n. s.	n. s.	n. s.	-
	M. 5	n. s.	n. s.	n. s.	-

TABLA 3. Resultados de los análisis estadísticos para las especies residentes. Modelos resultantes (por especie) y significación (entre paréntesis) de cada una de las variables contempladas. Abreviaturas: n.s.:no significativo; -: el modelo no se ha realizado al no obtener resultados significativos en los análisis previos.

Algunas de las especies residentes muestran tendencias que no fueron detectadas en las especies invernantes. Este es el caso del **gorrión molinero** (*P. montanus*) donde observamos una tendencia decreciente para la biometría del ala durante los veranos (Figura 5); para la pluma F8 la disminución es progresiva durante los veranos (Figura 6) tanto para machos como para hembras. El tarso no mostró una variación significativa en esta especie y en el índice SMI detectamos variación positiva a partir de 2004 en las hembras analizadas (Figura 7).

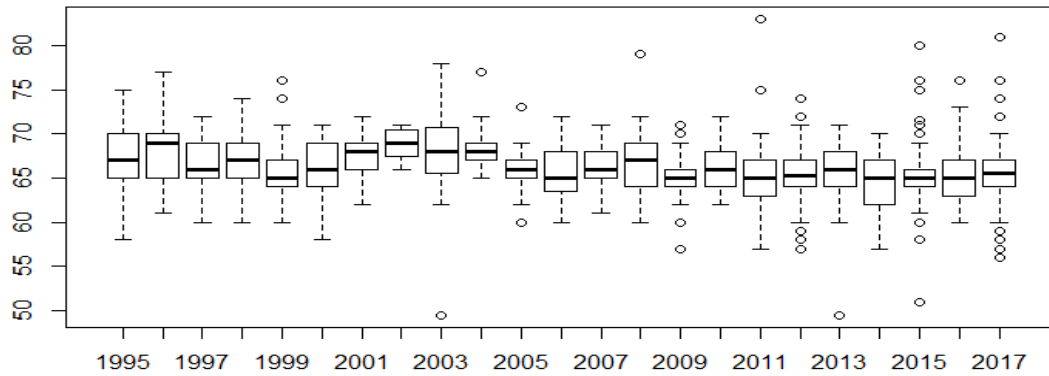


Figura 5. Tendencia biométrica del ala a lo largo de los veranos para *P. montanus*

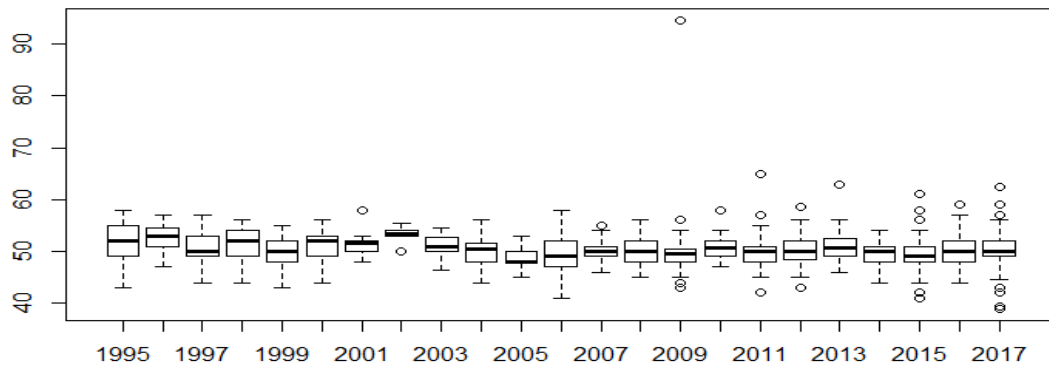


Figura 6. Tendencia biométrica de F8 a lo largo de los veranos para *P. montanus*

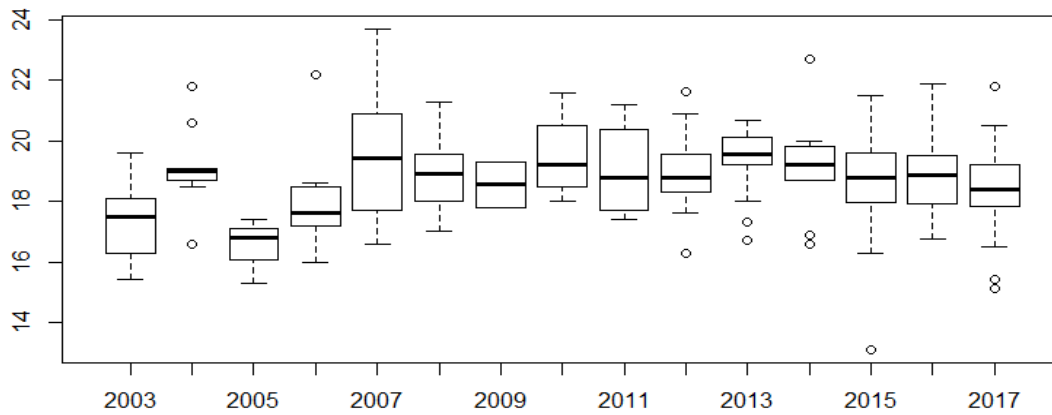


Figura 7. Tendencia del índice SMI para las hembras de *P. montanus*

Otra especie del mismo género, el **gorrión común** (*P. domesticus*) muestra resultados similares a los descritos para la anterior, con variaciones para ala en las hembras analizadas (Figura 8); la F8 muestra variaciones desde 1998 para los veranos (Figura 9); y para el índice corporal SMI los machos muestran variaciones puntuales en 2012, 2015 y 2016.

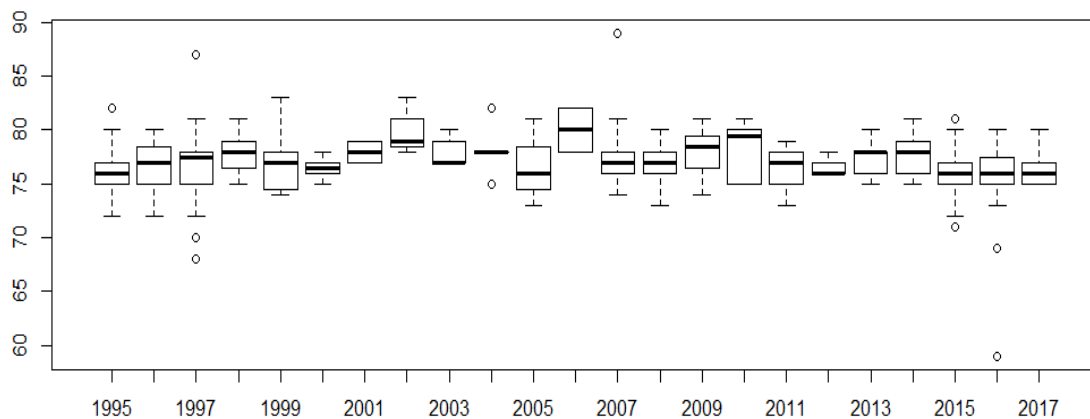


Figura 8. Tendencia biométrica del ala para hembras de *P. domesticus*

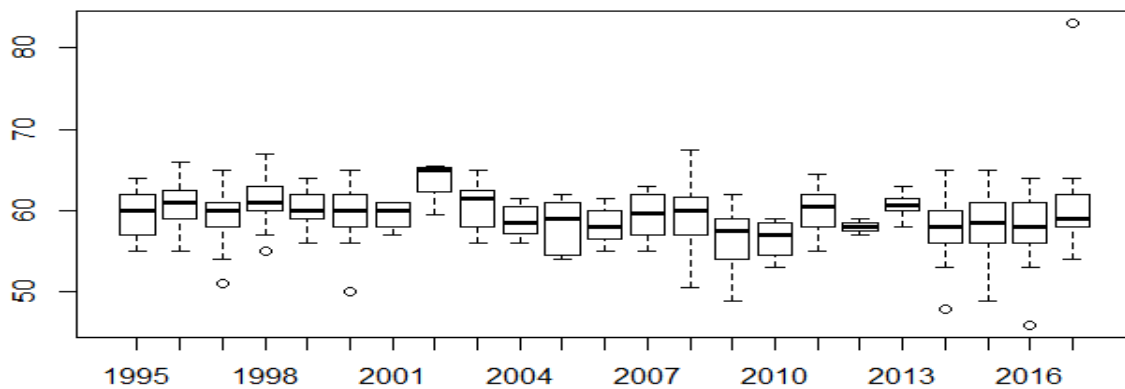


Figura 9. Tendencia biométrica de F8 a lo largo de los veranos para *P. domesticus*

En el caso de los **páridos** (*P. major*, *L. cristatus*, *P. ater* y *C. caeruleus*) ninguno muestra tendencias negativas para la biometría del ala; los análisis realizados para F8 muestran tendencias únicamente en el caso del carbonero común (tanto en veranos como en machos); y el tarso no presenta significación en ninguno de los grupos analizados. El índice de masa corporal muestra resultados significativos en dos especies: *P. major* y *P. ater*. En la primera la variación aparece para invierno, verano y machos (Figura 10); en la segunda la variación aparece durante los inviernos (Figura 11).

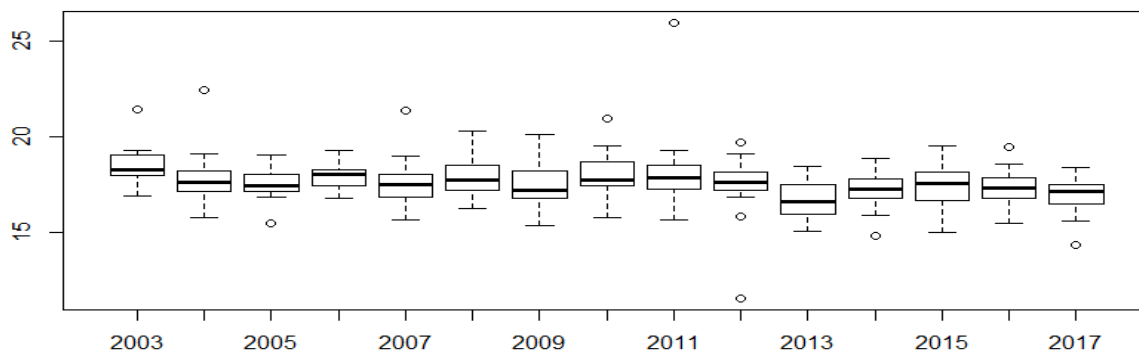


Figura 10. Variación del SMI para los machos de *P. major*

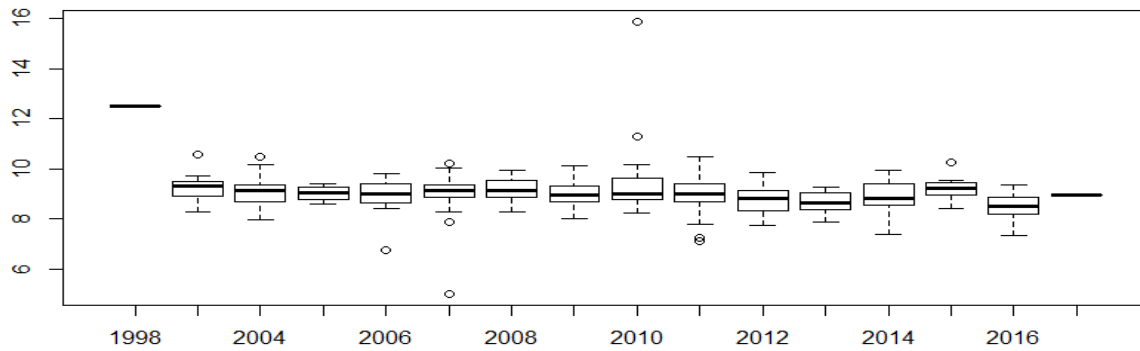


Figura 11. Variación del SMI a lo largo de los inviernos para *P. ater*

Los resultados estadísticamente significativos para las medidas biométricas indicados en las Tablas 2 y 3 pero no explicados posteriormente son aquellos que carecen de sentido biológico, es decir, que surgen como consecuencia de la escasez de los datos o *outlayers*. Por este motivo no han sido considerados posteriormente en la discusión.

Las diferencias detectadas en el modelo 1 entre el verano y el invierno nos proporcionan diferentes conclusiones según la fenología de la especie. En el caso de las especies invernantes la diferencia detectada nos indica que los ejemplares que capturamos durante el invierno no son los mismos que en verano, es decir, los cuarteles de cría de algunos ejemplares se encuentran en latitudes superiores. Por el contrario, en las especies residentes la composición de la población no cambia a lo largo del año pese al valor significativo observado; en este caso la diferencia detectada es debida al mayor desgaste de las plumas entre los pollos nacidos el año anterior frente al verano cuando todos los ejemplares tienen las plumas nuevas.

Discusión

Cada vez existen más evidencias del cambio climático y sus consecuencias sobre los organismos y sus estrategias vitales (Jones, Osborn and Briffa, 2001; Karl and Trenberth 2003; Hansen *et al.*, 2006; IPCC, 2014). El aumento de temperatura derivado de este proceso repercute sobre todos aquellos patrones biogeográficos que se encuentren determinados por la latitud y su consecuente variación de las condiciones ambientales, un ejemplo es la regla de *Bergmann* (1847). Debemos tener en cuenta que las tendencias detectadas no son extrapolables a toda el área de distribución de las especies puesto que dependen de factores locales que hacen que poblaciones separadas menos de 250 km muestren estrategias divergentes; además debemos ser cautos al explicar los cambios en biometría a corto plazo puesto que es poco probable que sean consecuencia del cambio climático (Collins *et al.*, 2016).

Los cambios detectados en los parámetros físicos estudiados pueden deberse a tres procesos independientes (Van Buskirk, Mulvihill and Leberman, 2010):

1. El plumaje que exhibe el animal en el momento de la captura, que puede variar (aunque ligeramente) con los procesos de muda y desgaste.
2. Cambios en la composición poblacional según el momento del año.
3. Una mortalidad diferencial según el tamaño durante el periodo de condiciones desfavorables.

Cuando las tendencias evolutivas difieren entre los sexos o únicamente las muestra uno de los dos, puede ser consecuencia de la selección sexual o porque la selección natural actúe de forma diferencial entre machos y hembras.

Para las especies migradoras estudiadas (*E. rubecula*, *S. atricapilla* y *P. collybita*) observamos que el tamaño del ala no cambia significativamente a lo largo de los años, lo que nos indica que las poblaciones mantienen su dinámica migratoria entre 1994 y 2017. Obtenemos la misma conclusión para la F8 y para el tarso.

Estos resultados coinciden con lo expuesto por algunos autores que han enfocado sus esfuerzos a analizar la relación entre la biometría de las poblaciones aviares y parámetros determinantes del cambio climático. Salewski y colaboradores (2010) obtuvieron los mismos resultados al analizar estas variables con paseriformes en Alemania durante un lapso superior al nuestro (1972-2006) y análisis posteriores indicaron que los cambios no eran significativos ni inter- ni intraespecíficamente (Salewski *et al.*, 2014).

En contraste con estos resultados destacan los estudios realizados con paseriformes homólogos en Norte América, los cuales sí que muestran una variación biométrica de sus estructuras. En Pensilvania y Connecticut las especies migradoras están disminuyendo sus

reservas de grasa y el tamaño de sus alas (Van Buskirk, Mulvihill and Leberman, 2010; McCoy, 2012); mientras que los estudios realizados en California señalan un aumento del tamaño corporal como consecuencia de modificaciones en el clima y la productividad del ecosistema (Goodman *et al.*, 2012).

Estas diferencias en las respuestas frente a las presiones ambientales son el motivo por el cual son necesarios más estudios que esclarezcan las tendencias. En el caso de los ejemplares de *E. rubecula* invernantes en el sur de la Península Ibérica su establecimiento está condicionado por la presencia y grado de conservación del matorral mediterráneo (Busse, 2001; Møller *et al.*, 2011). En estas poblaciones el cambio climático no está modificando la biometría de los animales; en su lugar afecta a la supervivencia tal y como indica Tellería (2015) con una reducción superior al 40% de la población.

Este declive es tan drástico por tratarse del límite del área de distribución de numerosas especies eurosiberianas (Peñuelas, Filella and Comas, 2002; Herrero and Zavala, 2015). Los cambios en la comunidad vegetal perjudican tanto a las especies migradoras como a las residentes, pero son las últimas las más perjudicadas (Pérez-Tris and Tellería, 2002b; Tellería, Ramírez and Pérez-Tris, 2005). Los resultados no son tan alarmantes para las poblaciones analizadas en este estudio, probablemente porque no se encuentran en el límite de su área de distribución, pero si las expectativas de cambio climático continúan como en la actualidad podemos usar la situación de poblaciones sureñas como predictores del resto.

El estudio de Collins *et al.* (2016) señala un aumento del tamaño del ala y una disminución de la grasa corporal en las últimas décadas para 20 especies de paseriformes (tanto residentes como migradores de corta distancia). En este caso sí que se detectó una correlación con la temperatura, pero el grado de asociación y la relación varió según el rasgo analizado, lo que nos indica que cada una de las medidas biométricas analizadas puede mostrar diferentes tendencias según la escala de estudio, la especie y factores ambientales a pequeña escala difíciles de tener en cuenta.

En el caso de las currucas capirotadas (*S. atricapilla*) del sur de la Península Ibérica observamos el mismo patrón que en los petirrojos, donde los individuos residentes tienen una talla esquelética superior lo que les permite ser dominantes dentro de la comunidad y ocupar las zonas con más recursos (Tobias, 1997; Pérez-Tris and Tellería, 2002b; Snell-Rood and Cristol, 2005).

Las aves migratorias de pequeño tamaño invernantes en la región del Mediterráneo, con la curruca capirotada entre ellas, han avanzado su llegada a las zonas de cría para compensar el adelantamiento de los procesos primaverales y el aumento de las poblaciones residentes (Møller, Rubolini and Lehikoinen, 2008; Saino *et al.*, 2010); frente a este comportamiento destacan los

migradores transaharianos los cuales no han modificado aún su fenología y muestran asincronías con los picos de alimento (Møller, Rubolini and Lehikoinen, 2008; Saino *et al.*, 2010; van Gils *et al.*, 2016).

S. atricapilla es una especie cuyos censos poblacionales están aumentando con cada vez más individuos reproductores y migradores (Vorisek *et al.*, 2008; Gyurácz and Bánhidi, 2008; Zaniewicz and Busse, 2010; Ozarowska, Zaniewicz and Meissner, 2018). En parte esto es consecuencia de la gran adaptabilidad que muestra esta especie lo que la permite hacer frente a cambios ambientales, antrópicos y modificar su distancia de migración (Yosef and Wineman, 2010; Kopiec and Ozarowska, 2012). Estas diferencias en la fenología de las migraciones tienen repercusiones sobre el fenotipo de las poblaciones (Pérez-Tris and Tellería, 2001), con el tamaño de las estructuras que capacitan el vuelo de mayor tamaño para los individuos migradores de larga distancia (Fiedler, 2005; Andrade *et al.*, 2015).

Nuestros datos no nos indican tendencias evidentes ni para las medidas biométricas ni para el índice corporal. En el caso de las poblaciones analizadas por Husby *et al.* (2011) sí demuestran ligeras tendencias en su tamaño corporal según lo predicho por la regla de *Bergmann*, esta disminución en el cuerpo de los individuos puede interpretarse como una respuesta al aumento de la temperatura entre otros factores. Las diferencias en los resultados descritos son consecuencia de la localización de las poblaciones, en función del área geográfica concreta las consecuencias del cambio climático son diferentes y en nuestra área de estudio, al no ser el límite del área de distribución, sus consecuencias se ven atenuadas.

La última especie invernante analizada, el mosquitero común o *P. collybita*, no muestra diferencias significativas entre años para la biometría o la condición corporal. Debemos tener en cuenta que esta especie tiene diferentes estrategias migratorias según la población y el sexo, donde las hembras se trasladan a latitudes inferiores que los machos (Catry *et al.*, 2005; Catry, Bearhop and Lecoq, 2007). El mosquitero común se caracteriza por la gran fidelidad de los adultos a sus regiones de invernada (Cresswell, 2014), quizá este es el principal motivo por el que no hemos detectado cambios ni en la morfometría ni en el índice corporal. Si temporada tras temporada regresan a la misma región geográfica la distancia que recorren y las condiciones con las que se encuentran son bastante similares.

Sin embargo, sí detectamos diferencias significativas para el índice corporal entre sexos, lo que coincide con los resultados de Catry y colaboradores (2007) en los que demostraron que las hembras se sitúan en regiones con mayor productividad, lo que les permite tener mayores reservas de grasa. Esto puede ser consecuencia del menor tamaño de las hembras, lo que hace que necesiten más grasa para sobrevivir (Nebel *et al.*, 2013).

También se han detectado diferencias intrasexuales según la población de mosquitero analizada, por ejemplo, los machos de regiones subsaharianas tenían valores de grasa y peso superiores que los individuos de la región Paleártica (Moreno-Opo *et al.*, 2015).

Estudios sobre especies residentes muestran que aumentos de temperatura durante el periodo estival resultan en alas más cortas y menor grasa corporal, aunque no todos los estudios llegan a esta conclusión (Van Buskirk, Mulvihill and Leberman, 2010; Collins *et al.*, 2016). El aumento de temperaturas durante invierno está asociado con las reservas de grasa para estas especies (Strong, 1986).

Las variaciones negativas detectadas para las estructuras alares en las especies residentes se encuentran en las especies de la familia *Passeridae* y en menor medida en el carbonero común para la tercera pluma primaria de vuelo. Al igual que ocurre con las especies con patrones migratorios, las residentes tienen respuestas heterogéneas a lo largo del tiempo según la especie y la región estudiada, con ejemplos que disminuyen su biometría (Monahan, 2008; Teplitsky *et al.*, 2008) y otros en los que aumenta (Guillemain *et al.*, 2005, Yom-Tov *et al.*, 2006).

Los cambios detectados para cualquiera de las variables analizadas son consecuencia de la acción conjunta de plasticidad y microevolución que reflejan presiones ambientales (Gienapp *et al.*, 2008) ya sean debidas al cambio climático o no. Estudios realizados en Norteamérica revelaron que el tamaño corporal (tanto las medidas del ala como las reservas de grasa) estaban negativamente correlacionadas con la temperatura del verano actual y del año anterior, lo que nos indica que puede ser provocado por dos causas: plasticidad o que la selección natural afecte de forma desigual a los individuos según el tamaño. Para diferenciar entre estas dos fuerzas que modifican el fenotipo de las poblaciones deberíamos comprobar si el cambio en la biometría se produce fuera de la época reproductora donde los individuos ya han alcanzado su tamaño definitivo y no tienen posibilidad de demostrar plasticidad (Van Buskirk, Mulvihill and Leberman, 2010).

El hecho de que cada verano las alas sean de menor tamaño, pero esta tendencia no se cumpla durante los inviernos, nos lleva a pensar que la selección natural actúa sobre las poblaciones eliminando a los individuos de menor tamaño y que pese a esto en cada etapa reproductiva continúan naciendo individuos más pequeños que la media. Este proceso ha sido estudiado en numerosas especies de aves (Lahti *et al.*, 1998; Conroy *et al.*, 2002).

La plasticidad en aves únicamente puede aparecer durante el periodo en que el individuo se encuentra en el nido o tras las mudas que realiza periódicamente (Pehrsson, 1987; Searcy *et al.*, 2004).

En los casos en los que la tendencia es muy acusada como ocurre para la F8 en el gorrión molinero, gorrión común y carbonero común puede ser debido a que la selección natural está actuando sobre estas especies como expone Van Bursky y sus colaboradores (2010).

Respecto a la cantidad de energía acumulada (representada en nuestro estudio dentro del índice SMI) podemos concluir que no existen cambios para las especies migradoras analizadas, lo que nos indica que la dinámica poblacional y la cantidad de recursos se mantiene constante. Estos resultados no se pueden extrapolar a todas las especies ni todas las poblaciones puesto que se trata de rasgos que varían inter e intraespecíficamente (Collins *et al.*, 2016).

Para las especies en las que apreciamos una disminución en el SMI (residentes) podemos interpretarlo desde dos puntos de vista: el endurecimiento de las condiciones ambientales implica una menor cantidad de recursos ambientales o un aumento de las condiciones en las que son necesarias dichas reservas (Teplitsky *et al.*, 2008); o bien, que debido al aumento de las condiciones favorables no es necesario acumular grasa (McNamara and Houston, 1990).

La masa corporal se encuentra bajo compromisos que la mantienen siempre dentro de un rango óptimo ya que individuos más pesados tienen mayores tasas de depredación a la par que las reservas energéticas son necesarias para la supervivencia. En el caso de las poblaciones inglesas de carbonero común su masa ha aumentado junto con la disminución poblacional de sus depredadores (Gosler *et al.*, 1998).

Yom-Tov (2001) demostró que el gorrión común disminuyó su masa corporal de forma progresiva desde 1950 a 1999; sin embargo, esta tendencia no es global como atesoran los estudios realizados para la misma especie en Norte América y Nueva Zelanda donde la masa se correlaciona positivamente con el aumento de las temperaturas que experimentamos en la actualidad (Selander and Johnston, 1967; Johnston and Selander, 1971; Baker, 1980; Lowther and Clink, 1992).

Hughes (2000) propone que aquellas especies con una tasa de generación corta y dinámicas poblacionales rápidas son capaces de responder a las presiones ambientales mediante la microevolución con mayor eficacia que aquellas que son más longevas.

En el caso del herrerillo común y herrerillo capuchino no se aprecian diferencias ni para las medidas biométricas ni para el índice SMI en el periodo estudiado. Esto concuerda con los estudios de Merilä y sus colaboradores (1999) donde se comprueba que los parámetros corporales del herrerillo común son rasgos genéticamente heredables, lo que nos indica que hay poca capacidad de plasticidad en función de las condiciones ambientales. Pese a esto, es curioso puesto que contradice lo encontrado en la mayoría de las especies analizadas donde hay una gran selección direccional durante el periodo de desarrollo en el nido (Atalo, Gustafsson and

Stahlbrandt, 1990; Hochachka and Smith, 1991; Lindén, Gustafsson and Pasrt, 1992; Thessing and Ekman, 1994).

Una de las especies analizadas que más varianza presenta en su SMI es el carbonero común y el carbonero garrapinos. Según la bibliografía el carbonero común puede perder hasta un 12% de su peso corporal en una única noche como consecuencia del frío (Hildén, 1977) y muestran una mayor tasa de alimentación en aquellos días con temperaturas bajas (Owen, 1954); resultados similares se han obtenido para otras especies de pequeños passeriformes (Kontogiannis, 1967; Kendeigh *et al.*, 1969; Ekman and Hake, 1990). Además, cuando las condiciones ambientales son impredecibles las reservas de grasa deben ser mayores puesto que el riesgo de morir por inanición es mayor (Lima, 1986; McNamara and Houston, 1987; 1990). Las tendencias negativas en cuanto a las reservas energéticas acumuladas para estas dos especies pueden ser consecuencia de un aumento de las temperaturas como expone Bednekoff y colaboradores (1994) o bien por una menor cantidad de alimento disponible en el ecosistema. Si bien es cierto que serían necesarios más análisis estadísticos teniendo en cuenta variables ambientales para poder llegar a una conclusión más exacta la segunda teoría expuesta es menos probable en el escenario de cambio climático al que hacemos frente en la actualidad.

Conclusiones

Las especies invernantes en el centro de la Península Ibérica (*E. rubecula*, *S. atricapilla* y *P. collybita*) no muestran tendencias significativas para las variables analizadas. Contrasta con estos resultados los obtenidos por otros autores para las poblaciones del sur, las cuales al encontrarse en el límite de su área de distribución son más vulnerables.

En el caso de las especies residentes los patrones observados son más acusados, sin embargo, al igual que ocurre con las migradoras, no todas muestran la misma tendencia. Los análisis mostraron variación en el aparato de vuelo y el índice corporal para el gorrión molinero (*P. montanus*), gorrión común (*P. domesticus*) y carbonero común (*P. major*). A la vista de estos resultados y de la bibliografía sobre el tema podemos concluir que estas variaciones pueden deberse a procesos de plasticidad fenotípica y evolutivos.

Las diferencias interpopulacionales en cuanto a las tendencias biométricas ponen de manifiesto la necesidad de realizar más estudios sobre la tendencia biométrica de las poblaciones desde un punto de vista monoespecífico y analizando regiones concretas durante lapsos temporales lo más largos posibles.

Agradecimientos

Finalizado este trabajo únicamente queda agradecer a todos aquellos que me han apoyado a lo largo de este tiempo, ya que sin su colaboración no habría sido capaz de concluirlo. En especial a mi tutor José I. Aguirre por dirigir mis ideas e infundirme ánimo en los momentos de mayor desesperación; al equipo de Enara Educación Ambiental por la cesión de los datos y el tiempo dedicado en mi formación; a todos los anilladores que a lo largo de estos años han contribuido en la toma de datos y, por último, pero no por ello menos importante, a mi familia por estar siempre ahí y darme la oportunidad de formarme como zoólogo.

Bibliografia

- Alatalo, R. V., Gustafsson, L. and Lundberg, A. (1990). Phenotypic selection on heritable size traits: environmental variance and genetic response. *American Naturalist* 135, 464-471.
- Alerstam, T., Hedenström, A. and Åkesson, S. (2003). Long-distance migration: evolution and determinants. *Oikos*, 103: 247-260.
- Andrade, P., Rodrigues, P., Lopes, R. J., Ramos, J. A., Tristão Da Cunha, R. and Gonçalves, D. (2015). Ecomorphological patterns in the blackcap *Sylvia atricapilla*: insular versus mainland populations. — *Bird Study* 62: 498–507.
- Aubry, L.M., Rockwell, R.F., Cooch, E.G., Brook, R.W., Mulder, C.P.H. and Koons, D.N. (2013); Climate change, phenology, and habitat degradation: drivers of gosling body condition and juvenile survival in lesser snow geese. *Global Change Biology*. 19(1):149-60. <https://doi.org/10.1111/gcb.12013> PMID: 23504727
- Bachman, G. and Widemo, F. (1999) Relationships between body composition, body size and alternative reproductive tactics in a lekking sandpiper, the ruff (*Philomachus pugnax*). *Funct Ecol* 13:411–416
- Baker, A. J. (1980) Morphometric differentiation in New Zealand populations of the house sparrow (*Passer domesticus*). *Evolution* 34 638-653
- Battley, P.F., Piersma, T., Dietz, M.W., Tang, S.X., Dekinga, A. and Hulsman, K. (2000) Empirical evidence for differential organ reductions during trans-oceanic bird flight. *Proc R Soc Lond B* 267:191–195
- Bednekoff, P., Biebach, H. and Krebs, J. (1994). Great Tit fat reserves under unpredictable temperatures. *Journal of Avian Biology*, 25(2), p.156.
- Benton, T.G., Plaistow, S.J. and Coulson, T.N. (2006) Complex population dynamics and complex causation: devils, details and demography. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* (273 (1591):1173-81. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3495> PMID: 16720388
- Bergmann, C. (1847) Ueber die Verhältnisse der Warmeökonomie der Thiere zu ihrer Grosse. *Göttinger Stud* 3:595–708
- Berteaux, D., Humphries, M.M., Krebs, C.J., Lima, M., McAdam, A.G. and Pettorelli, N. (2006); Constraints to projecting the effects of climate change on mammals. *Climate Research*. 32(2):151-8. <https://doi.org/10.3354/cr032151>
- Berthold, P., Gwinner, E. and Sonnenschein, E. (2003). *Avian Migration*. Springer-Verlag. Berlin.

- Blackburn, T.M., Gaston, K.J. and Loder, N. (1999) Geographic gradients in body size: a clarification of Bergmann's rule. *Divers Distrib* 5:165–174
- Blows, M.W. and Hoffmann, A.A. (2005) A reassessment of genetic limits to evolutionary change. *Ecology* 86: 1371-1384. doi:10.1890/04-1209.
- Blums, P., Nichols, J.D., Hines, J.E., Lindberg, M.S. and Mednis, A. (2005) Individual quality, survival variation and patterns of phenotypic selection on body condition and timing of nesting in birds. *Oecologia* 143:365–376
- Both, C., Bouwhuis, S., Lessells, C.M. and Visser, M.E. (2006) Climate change and population declines in a long-distance migratory bird. *Nature* 441: 81-83. doi:10.1038/nature04539. PubMed: 16672969.
- Both, C., and te Marvelde, L. (2007). Climate change and timing of avian breeding and migration throughout Europe. *Climate Research*, 35, 93 – 105. <https://doi.org/10.3354/cr00716>
- Both, C., Artemyev, A. V., Blaauw, B., Cowie, R. J., Dekhuijzen, A. J., Eeva, T., and Metcalfe, N. B. (2004). Large-scale geographical variation confirms that climate change causes birds to lay earlier. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 271, 1657–1662. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2770>
- Both, C., Turnhout, C. A. M. V., Bijlsma, R. G., Siepel, H., Strien, A. J. V., and Foppen, R. P. B. (2009). Avian population consequences of climate change are most severe for long-distance migrants in seasonal habitats. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 277, 1259–1266.
- Brambilla, M., Gustin, M., Vitulano, S., Falco, R., Bergero, V., Negri, I., Bogliani, G. and Celada, C. (2016). Sixty years of habitat decline: impact of land-cover changes in northern Italy on the decreasing ortolan bunting *Emberiza hortulana*. *Regional Environmental Change*, 17(2), pp.323-333.
- Brodin, A. (2007). Theoretical models of adaptive energy management in small wintering birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 362: 1857-1871.
- Broggi, J. and Brotons, L. (2001). Coal Tit fatstoring patterns during the non-breeding season: *Ardeola* 62(2), 2015, 237-253
- Bromley, R.G. and Jarvis, R.L. (1993) The energetics of migration and reproduction of dusky Canada geese. *Condor* 95:193–210

- Brown, D. R., Strong, C. and Stouffer, P. C. (2002). Demographic effects of habitat selection by Hermit Thrushes wintering in a pine plantation landscape. *J. Wildl. Manage.* 66:407–416.
- Brown, J. L., Li, S.H., and Bhagabati, N. (1999). Long-term trend toward earlier breeding in an American bird: A response to global warming? *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96, 5565–5569. <https://doi.org/10.1073/pnas.96.10.5565>
- Bto.org. (2018). About CES | BTO - British Trust for Ornithology. [Recurso online] Disponible en: <https://www.bto.org/volunteer-surveys/ringing/surveys/ces/about-ces> (Visitado: 31 Julio. 2018).
- Busse, P. (2001). European passerine migration system – what is known and what is lacking. *Ring* 23: 3–36.
- Bustnes JO, Erikstad KE, Bjorn TH (2002) Body condition and brood abandonment in common eiders breeding in the high Arctic. *Waterbirds* 25:63–66
- Butchart, S. H. M., Walpole, M., Collen, B., van Strien, A., Scharlemann, J. P. W., Almond, R. E. A. and Watson, R. (2010). Global biodiversity: Indicators of recent declines. *Science*, 328, 1164–1168.
- Calder, W.A. (1984) *Size, function, and life history*. Harvard University Press, Cambridge
- Catry, P., Bearhop, S. and Lecoq, M. (2007). Sex differences in settlement behaviour and condition of chiffchaffs *Phylloscopus collybita* at a wintering site in Portugal. Are females doing better? *Journal of Ornithology*, 148: 241-249.
- Catry, P., Lecoq, M., Araújo, A., Conway, G., Felgueiras, M., King, J. M. B., Rumsey, S., Salima, H. and Tenreiro, P. (2005). Differential migration of chiffchaffs *Phylloscopus collybita* and *P. Ibericus* in Europe and Africa. *Journal of Avian Biology*, 36: 184-190
- Chen, I.C., Hill, J.K., Ohlemüller, R., Roy, D.B. and Thomas, C.D. (2011) Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science*, 333(6045), 1024–1026.
- Cody, M. L. (1985). An introduction to habitat selection in birds. Pp. 4–46 in M. L. Cody, ed. *Habitat selection in birds*. Academic Press, New York, NY.
- Collins, M., Relyea, G., Blustein, E. and Badami, S. (2016). Heterogeneous changes in avian body size across and within species. *Journal of Ornithology*, 158(1), pp.39-52.
- Conroy, M. J. (2002). Analysis of individual- and time-specific covariate effects on survival of *Serinus serinus* in northeastern Spain. – *J. Appl. Stat.* 29: 125–142.

- Cormont, A., Vos, C.C., van Turnhout, C.A.M. and Foppen, R.P.B. (2011) Using life-history traits to explain bird population responses to changing weather variability. *Climate Research.*; 49(1):59-71. <https://doi.org/10.3354/cr01007>
- Cresswell, W. (2014). Migratory connectivity of Palaearctic-African migratory birds and their responses to environmental change: the serial residency hypothesis. *Ibis*, 156: 493-510.
- Crick, H. Q. P., Dudley, C., Glue, D. E., and Thomson, D. L. (1997). UK birds are laying eggs earlier. *Nature*, 388, 526. <https://doi.org/10.1038/41453>
- Dalby, L., McGill, B. J., Fox A. D., and Svenning, J.C. (2014). Seasonality drives global-scale diversity patterns in waterfowl (Anseriformes) via temporal niche exploitation. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 23:550–562.
- Edelaar, P., Siepielski, A.M. and Clobert, J. (2008) Matching habitat choice causes directed gene flow: A neglected dimension in evolution and ecology. *Evolution* 62: 2462-2472. doi:10.1111/j. 1558-5646.2008.00459.x. PubMed: 18637835.
- Ekman, J. B. and Hake, M. K. (1990). Monitoring starvation risk: adjustments of body reserves in greenfinches (*Carduelis chloris*) During periods of unpredictable foraging success. - *Behav. Ecol.* 1: 62-67.
- Fiedler, W. (2005): Ecomorphology of the external flight apparatus of Blackcaps (*Sylvia atricapilla*) with different migration behaviour. — *Annals New York Academy of Sciences* 1046: 253–263.
- García-Navas, V. and Sanz, J.J. (2011) The importance of a main dish: nestling diet and foraging behaviour in Mediterranean blue tits in relation to prey phenology. *Oecologia*, 165, 639–649.
- Gardner, J.L., Symonds, M.R.E., Joseph, L., Ikin, K., Stein, J. and Kruuk, L.E.B. (2016); Spatial variation in avian bill size is associated with humidity in summer among Australian passerines. *Climate Change Responses.* 3(1):11. <https://doi.org/10.1186/s40665-016-0026-z>
- Gienapp, P. (2008). Climate change and evolution: disentangling environmental and genetic responses. – *Mol. Ecol.* 17: 167–178.
- Goodman, R.E., Lebuhn, G., Seavy, N.E., Gardali, T. and Bluso-Demers, J.D. (2012). Avian body size changes and climate change: warming or increasing variability? *Global Change Biology.* 18(1):63-73. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02538.x>

- Gosler, A.G., Greenwood, J.J.D., Baker, J.K. and Davidson, N.C. (1998) The field determination of body size and condition in passerines: a report to the British Ringing Committee. *Bird Study* 45:92–103. doi:10.1080/00063659809461082
- Graves, G.R. (1991) Bergmann's rule near the equator: latitudinal differences in body size of an Andean passerine bird. *Proc Natl Acad Sci USA* 88:2322–2325
- Greenberg, R. (1986). Competition in migrant birds in the nonbreeding season. *Curr. Ornithol.* 3:281–307.
- Guillemain, M. (2005). Long-term climatic trend and body size variation in teal *Anas crecca*. – *Wildlife Biol.* 11: 81–88.
- Gyurácz, J. and Bánhidi, P. (2008): Dynamics and spatial distribution of migratory birds. Results of bird ringing Project of Tömörd Bird Observatory 1998–2007. — University of West Hungary, Szombathely.
- H-Acevedo, D., and D. J. Currie. (2003). Does climate determine broad-scale patterns of species richness? A test of the causal link by natural experiment *Glob. Ecol. Biogeogr.* 12:461–473.
- Hansen, J., Sato, M. and Ruedy, R. (2006) Global temperature change. *Proc Natl Acad Sci USA* 103:14288–14293. Doi:10.1073/pnas.0606291103
- Herrero, A. and Zavala, M.A. (2015). Los Bosques y la Biodiversidad Frente al Cambio Climático: Impactos, Vulnerabilidad y Adaptación en España. Documento de Síntesis. Madrid: Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente.
- Hildén, O. (1977). Weight loss of roosting great tits. – *Ornis Fennica* 54: 135-137. (In Finnish with English summary)
- Hochachka, W. M. and Smith, J. N. M. (1991). Determinants and consequences of nestling condition in song sparrows. *Journal of Animal Ecology* 60, 995-1008.
- Hughes, L. (2000). Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends Ecol. Evol.* 15, 56-61.
- Husby, A., Hille, S. M. and Visser, M. E. (2011): Testing mechanisms of Bergmann's rule: phenotypic decline but no genetic change in body size in three passerine bird populations. — *The American Naturalist* 178: 202–213.
- Hutto, R. L. (1985). Habitat selection by nonbreeding, migratory land birds. Pp. 455–473 in M. L. Cody, ed. *Habitat selection in birds*. Academic Press, New York, NY.
- IPCC (2014) *Climate change 2014: Impacts, adaptation, and vulnerability. Part A: global and sectoral aspects. Contribution of working group II to the fifth assessment report of*

the intergovernmental panel on climate change. Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, NY.

- Johnston, R. F. and Selander, R. K. (1971) Evolution in the house sparrow. II Adaptive differentiation in North American populations. *Evolution* 25, 1-28
- Jones, P.D., Osborn, T.J. and Briffa, K.R. (2001) The evolution of climate over the last millennium. *Science* (80) 292:662–667. Doi: 10.1126/science.1059126
- Jones, T., and Cresswell, W. (2010). The phenology mismatch hypothesis: Are declines of migrant birds linked to uneven global climate change? *Journal of Animal Ecology*, 79, 98–108.
- Joseph, L. (1996). Preliminary climatic overview of migration patterns in South American austral migrant passerines. *Ecotropica* 2:185–193.
- Källander, H., Hasselquist, D., Hedenström, A., Nord, A., Smith, H.G. and Nilsson, J.Å. (2017) Variation in laying date in relation to spring temperature in three species of tits (Paridae) and piedflycatchers *Ficedula hypoleuca* in southernmost Sweden. *Journal of Avian Biology*, 48, 83–90.
- Karl, T.R. and Trenberth, K.E. (2003) Modern global climate change. *Science* (80) 302:1719–1723. Doi: 10.1126/science.1090228
- Kendeigh, S., Kontogiannis, E., Mazac, A. and Roth, R. R. (1969). Environment and regulation of food intake by birds. - *Comp. Biochem. Physiol.* 31: 941-957.
- Kontogiannis, E. (1967). Day and night changes in body weight of the white-throated sparrow (*Zonotrichia albicollis*). - *Auk* 84: 390-395.
- Kopiec, K. and Ożarowska, A. (2012): The origin of blackcaps *Sylvia atricapilla* wintering on the British Isles. — *Ornis Fennica* 89: 254–263.
- Krams, I., Cirule, D., Suraka, V., Krama, T., Rantala, M. J. and Ramey, G. (2010). Fattening strategies of wintering great tits support the optimal body mass hypothesis under conditions of extremely low ambient temperature. *Functional Ecology*, 24:172-177.
- Krause, J.S., Pérez, J.H., Chmura, H.E., Sweet, S.K., Meddle, S.L. and Hunt, K.E. (2016); The effect of extreme spring weather on body condition and stress physiology in Lapland longspurs and white-crowned sparrows breeding in the Arctic. *General and Comparative Endocrinology*. 237:10-8. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2016.07.015> PMID: 27449342
- La Sorte, F. A., Butchart, S. H. M., Jetz, W., and Böhning-Gaese, K. (2014). Range-wide latitudinal and elevational temperature gradients for the world's terrestrial birds: Implications under global climate change. *PLoS ONE*, 9, e98361.

- Labocha, M. and Hayes, J. (2011). Morphometric indices of body condition in birds: a review. *Journal of Ornithology*, 153(1), pp.1-22.
- Lahti, K. (1998). Time and food dependence in willow tit Winter survival. – *Ecology* 79: 2904–2916.
- Latta, S. C., and J. Faaborg. (2011). Demographic and population responses of Cape May Warblers wintering in multiple habitats. *Ecology* 83:2502–2515.
- Lima, S. L. (1986). Predation risk and unpredictable feeding conditions: determinants of body mass in birds.- *Ecology* 67: 377-385.
- Lindén, M., Gustafsson, L. and Pasrt, T. (1992). Selection of fledging mass in the collared flycatcher and the great tit. *Ecology* 73, 336-343.
- Lindstrom, A., Kvist, A., Piersma, T., Dekinga, A. and Dietz, M.W. (2000) Avian pectoral muscle size rapidly tracks body mass changes during flight, fasting and fuelling. *J Exp Biol* 203:913–919
- Lowther, P. E. and Clink, C. L. (1992). House sparrow. In *The birds of North America*, no 12 (Ed. A. Poole, P. S)
- Lukas, Jenni and Winkler (1989) The feather-length of small passerines: a measurement for wing-length in live birds and museum skins, *Bird Study*, 36:1, 1-15, DOI: 10.1080/00063658909476996
- Madsen, J. and Riget, F. (2007) Do embedded shotgun pellets have a chronic effect on body condition of pink-footed geese? *J Wildl Manag* 71:1427–1430
- Mayr, E. (1956). Geographical character gradients and climatic adaptation. *Evolution* 10:105–108.
- Mccooy, D.E. (2012) Connecticut birds and climate change: Bergmann’s rule in the fourth dimension. *Northeast Nat* 19:323–334. Doi: 10.1656/045.019.0213
- McLean, N., van der Jeugd, H.P. and van de Pol, M. (2018) High intra-specific variation in avian body condition responses to climate limits generalisation across species. *PLoS ONE* 13(2): e0192401. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0192401>
- Mcnamara, J.M. and Houston, A.I. (1990) The value of fat reserves and the tradeoff between starvation and predation. *Acta Biotheor* 38:37–61
- Mcnamara, J. M. And Houston, A. I. (1987). Starvation and predation as factors limiting population size. - *Ecology* 68: 1515-1519.
- Meiri, S. and Dayan, T. (2003) On the validity of Bergmann’s rule. *J Biogeogr* 30:331–351

- Møller, A. P., Rubolini, D. and Lehikoinen, E. (2008): Populations of migratory bird species that did not show a phenological response to climate change are declining. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105:16195–16200.
- Møller, A.P., Garamszegi, L.Z., Peralta-Sanchez, J.M. and Soler, J.J. (2011). Migratory divides and their consequences for dispersal, population size and parasite–host interactions. *J. Evol. Biol.* 24: 1744–1755.
- Monahan, W. B. 2008. Wing microevolution in the house sparrow predicted by model of optimized wing loading. – *Condor* 110: 161–166.
- Moreno-Opo, R., Belamendia, G., Vera, P., Onrubia, A., Monteagudo, A. and Puente, J. (2015). Differential Migration in the Common Chiffchaff *Phylloscopus collybita*: Sub-Saharan Wintering Grounds Host More Adults and Females as Well as Birds of Larger Size and Better Physical Condition. *Ardeola*, 62(2), pp.237-253.
- Morton, G. A., and Morton, M. L. (1990). Dynamics of postnuptial molt in free-living mountain white-crowned sparrows. *Condor* 92:813–828.
- Nebel, S., Rogers, K. G., Minton, C. D. T. and Rogers, D. I. (2013). Is geographical variation in the size of Australian shorebirds consistent with hypotheses on differential migration? *Emu*, 113: 99-111.
- Newton, I. (2004); Population limitation in migrants. *Ibis*. 146(2):197-226. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2004.00293.x>
- Newton, I. (2008). *The Migration Ecology of Birds*. Academic Press. London.
- Ojeda, F., Marañón, T. and Arroyo, J. (2000). Plant diversity patterns in the Aljibe Mountains (south Spain): a comprehensive account. *Biodivers. Conserv.* 9: 1323–1343.
- Owen, D. E (1954). The winter weights of titmice. - *Ibis* 96: 299-309.
- Ozarowska, A., Zaniewicz, G. and Meissner, W. (2018): Spring arrival timing varies between the groups of blackcaps differing in wing length. *Ann. Zool. Fennici* 55: 45–54.
- Ozgul, A., Childs, D.Z., Oli, M.K., Armitage, K.B., Blumstein, D.T. and Olson, L.E. (2010); Coupled dynamics of body mass and population growth in response to environmental change. *Nature*. 466(7305):482-5. <https://doi.org/10.1038/nature09210> PMID: 20651690
- Paquette, S.R., Pelletier, F., Garant, D. and Bealisle, M. (2014); Severe recent decrease of adult body mass in a declining insectivorous bird population. *Proceedings of the Royal*

Society B: Biological Sciences. 281 (1786):20140649.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2014.0649> PMID: 24850929

- Parmesan and Yohe (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421:37-42. doi:10.1038/nature01286. PubMed: 12511946.
- Parmesan, C. (2006). Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37, 637–669. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100>
- Pehrsson (1987), Effects of body condition on molting in Mallards, *Condor* 89:329339.
- Peig, J. and Green, A. (2009). New perspectives for estimating body condition from mass/length data: the scaled mass index as an alternative method. *Oikos*, 118: 1883-1891.
- Peñuelas, J., Filella, I. and Comas, P. (2002). Changed plant and animal life cycles from 1952 to 2000 in the Mediterranean region. *Glob. Change Biol.* 8: 531–544.
- Pérez-Tris, J. and Tellería, J. L. (2001): Age-related variation in wing shape of migratory and sedentary blackcaps *Sylvia atricapilla*. — *Journal of Avian Biology* 32: 207–213.
- Perez-Tris, J. and Telleria, J.L. (2002b). Migratory and sedentary Blackcaps in sympatric non-breeding grounds: implications for the evolution of avian migration. *J. Anim. Ecol.* 71: 211– 224.
- Phillimore, A.B., Leech, D.I., Pearce-Higgins, J.W., and Hadfield, J.D. (2016). Passerines may be sufficiently plastic to track temperaturemediated shifts in optimum lay date. *Global Change Biology*, 22, 3259–3272. <https://doi.org/10.1111/gcb.13302>
- Pinilla, J. (2000). *Manual para el anillamiento científico de aves*. Madrid: SEO/birdlife.
- Plard, Gaillard, Coulson, Hewison, Delorme, Warnant, and Bonenfant (2014). Mismatch between birth date and vegetation phenology slows the demography of roe deer. *PLOS Biology*, 12, e1001828. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001828>
- Price, T. (1981). The ecology of the Greenish Warbler *Phylloscopus trochiloides* in its winter quarters. *The Ibis* 123:131–144.
- R Core Team (2018). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Reed, T.E., Jenouvrier, S. and Visser, M.E.(2013) Phenological mismatch strongly affects individual fitness but not population demography in a woodland passerine. *Journal of Animal Ecology*. 82(1):131-44. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2012.02020.x> PMID: 22862682

- Reed, T.E., Grøtan, V., Jenouvrier, S., Sæther, B.E., and Visser, M.E. (2013). Population growth in a wild bird is buffered against phenological mismatch. *Science*, 340, 488–491. <https://doi.org/10.1126/science.1232870>
- Saino, N., Ambrosini, R., Rubolini, D., von Hardenberg, J., Provenzale, A., Hüppop, K., Lehikoinen, E., Rainio, K., Romano, M. and Sokolov, L. (2010): Climate warming, ecological mismatch at arrival and population decline in migratory birds. — *Proceedings of the Royal Society of London B* 278: 835–842.
- Salewski, Hochachka and Fiedler (2010); Global warming and Bergmann's rule: do central European passerines adjust their body size to rising temperatures? *Oecologia*. 162(1):247-60. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1446-2> PMID: 19722109
- Salewski, V., Siebenrock, K.H. and Hochachka, W.M. (2014) Morphological change to birds over 120 years is not explained by thermal adaptation to climate change. *Plos One* 9:1–14. Doi:10.1371/journal.pone.0101927
- Salomonson, M. G., and Balda. (1977). Winter territoriality of Townsend's solitaires (*Myadestes townsendi*) in a Pinon- Juniper-Ponderosa pine ecotone. *Condor* 79:148–161.
- Samplonius, J., Bartošová, L., Burgess, M., Bushuev, A., Eeva, T., Ivankina, E., Kerimov, A., Krams, I., Laaksonen, T., Mägi, M., Mänd, R., Potti, J., Török, J., Trnka, M., Visser, M., Zang, H. and Both, C. (2018). Phenological sensitivity to climate change is higher in resident than in migrant bird populations among European cavity breeders. *Global Change Biology*, 24(8), pp.3780-3790.
- Searcy, W. A.(2004). Effects of early nutrition on growth rate and adult size in song sparrows *Melospiza melodia*. – *J. Avian Biol.* 35: 269–279.
- Selander, R. K. and Johnston, R. F. (1967) Evolution in the house sparrow. Intra-population variation in North America. *Condor* 99, 217-248.
- Serreze, M. C., and Francis, J. A. (2006). The Arctic amplification debate. *Climatic Change*, 76, 241–264. <https://doi.org/10.1007/s10584-005-9017-y>
- Smith, H. and Wettermark, K. (1995) Heritability of nestling growth in cross-fostered European starlings. *Genetics* 141, 657–665.
- Snell-Rood, E.C. and Cristol, D.A. (2005). Prior residence influences contest outcome in flocks of non-breeding birds. *Ethology* 111: 441–454
- Somershoe, S. G., C. R. D. Brown, and R. T. Poole. (2009). Winter site fidelity and over-winter site persistence of passerines in Florida. *Wilson J. Ornithol.* 121:119–125.

- Somveille, M., Rodrigues, A.S.L. and Manica, A. (2015). Why do birds migrate? A macroecological perspective. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 24:664–674.
- Strong, D.R. (1986) Density-vague population change. *Trends Ecol Evol* 1:39–42
- Tellería, J.L. (2015). The decline of a peripheral population of the European Robin *Erithacus rubecula*. *J. Avian Biol.* 45:159–166.
- Tellería, J.L., Ramírez, A. and Pérez-Tris, J. (2005). Conservation of seed-dispersing migrant birds in Mediterranean habitats: shedding light on patterns to preserve processes. *Biol. Cons.* 124: 493–502.
- Teplitsky, C., Mills, J.A. and Alho, J.S. (2008) Bergmann’s rule and climate change revisited: disentangling environmental and genetic responses in a wild bird population. *Proc Natl Acad Sci USA* 105:13492–13496
- Thessing, A. and Ekman, J. (1994). Selection on the genetical and environmental components of tarsus length in juvenile willow tits (*Parus montanus*). *Journal of Evolutionary Biology* 7, 713-726.
- Tobias, J. (1997). Asymmetric territorial contests in the European Robin: the role of settlement costs. *Anim. Behav.* 54: 9–21.
- Usui, T., Butchart, S.H.M. and Phillimore, A.B. (2017); Temporal shifts and temperature sensitivity of avian spring migratory phenology: a phylogenetic meta-analysis. Sheldon B, editor. *Journal of Animal Ecology.* 86 (2):250-61. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12612> PMID: 27859281
- Van Buskirk, J., Mulvihill, R.S. and Leberman, R.C. (2010); Declining body sizes in North American birds associated with climate change. *Oikos.* 119(6):1047-55. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.18349.x>
- Van Gils, Lisovski, Lok, Meissner, Ożarowska, de Fouw, Rakhimberdiev, Soloviev, Piersma, and Klaassen (2016): Body shrinkage due to Arctic warming reduces red knot fitness in tropical wintering range *Science* 352: 819–821.
- Vedder, O., Bouwhuis, S., and Sheldon, B.C. (2013) Quantitative assessment of the importance of phenotypic plasticity in adaptation to climate change in wild bird populations. *PLoS Biology*, 11, e1001605.
- Visser, M.E. and Both, C. (2005); Shifts in phenology due to global climate change: the need for a yardstick. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences.* 272(1581):2561-9. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3356> PMID: 16321776
- Visser, M. E. (2008). Keeping up with a warming world; assessing the rate of adaptation to climate change. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences,* 275, 649–659. <https://doi.org/10.1098/rspb.2007.0997>

- Vorisek, P., Gregory, R. D., van Strien, A. J. and Meyling, A. G. (2008): Population trends of 48 common terrestrial bird species in Europe: results from the Pan-European Common Bird Monitoring Scheme. — *Revista Catalana d'Ornitologia* 24: 4–14.
- Yom-Tov, Y., Yom-Tov, S., Wright, J., Thorne, C.J.R. and Du Feu, R. (2006); Recent changes in body weight and wing length among some British passerine birds. *Oikos*. 112(1):91-101. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2006.14183.x>
- Yom-Tov, Y. (2001). Global warming and body mass decline in Israeli passerine birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 268(1470), pp.947-952.
- Yosef, R. and Wineman, A. (2010): Differential stopover of blackcap (*Sylvia atricapilla*) by sex and age at Eilat, Israel. — *Journal of Arid Environments* 74: 360–367
- Zaniwicz and Busse. (2010): Like a phoenix from the ashes. — *The Ring* 32: 17–30.
- Zimova, M., Mills, L. S., and Nowak, J. J. (2016). High fitness costs of climate change-induced camouflage mismatch. *Ecology Letters*, 19, 299–307. <https://doi.org/10.1111/ele.12568>