

Carbonero garrapinos – *Periparus ater* (Linnaeus, 1758)

Vicente Polo

Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC)

Dirección actual:

Universidad Rey Juan Carlos, ESCET, Área Biodiversidad y Conservación, Tulipán S-N, Madrid 28933

Fecha de publicación: 9-04-2010

Versiones anteriores: 17-10-2005; 25-01-2007



© Juan Varela

Identificación y rasgos morfológicos

Es la especie de párido de menor tamaño de las cinco que habitan en la Península Ibérica (longitud: 11-12 cm; envergadura: 18-21 cm; peso: 9,7 g). Se distingue fácilmente de ellas por su capirote negro con marcada mancha blanca en la nuca, mejillas blancas y mentón y garganta negros. Las cobertoras alares superiores presentan bordes blancos que configuran doble franja alar blanca sobre fondo gris oliváceo.

Los individuos adultos tienen fino pico negro, cola gris-negrucza, algo más corta que en el resto de páridos, patas gris-azuladas, dorso gris oliváceo y partes inferiores blancas con tinte ocre en los flancos. Aunque existe diferenciación sexual en tamaño, machos y hembras son muy similares en aspecto y no pueden ser identificados sin ambigüedad, salvo en la fase reproductora (la hembra es la única que incuba), y modernamente mediante el uso de técnicas moleculares. Las hembras tienen la mancha negra de la garganta algo más pequeña y menos extendida en el pecho y las plumas escapulares y del manto suelen estar más claramente teñidas de gris-oliváceo que la mayoría de los machos. Los individuos juveniles están menos contrastados que los adultos, con colores oscuros más pardos y los claros con tintes más verde-amarillentos que grises. Los individuos adultos de primer año se diferencian levemente del resto de adultos en la Península Ibérica en que siguen conservando plumas juveniles en las cobertoras alares superiores más externas, contrastando la coloración verdosa de éstas con el patrón general gris-oliváceo de las plumas que sí han mudado (ver Cramp y Perrins 1993, para una información más detallada sobre variaciones geográficas).

Dimorfismo sexual

Los datos de poblaciones europeas (Cramp y Perrins 1993), procedentes de pieles de individuos previamente sexados y de individuos vivos de sexo conocido, muestran que los machos son aproximadamente un 2,5% mayores en tarso, ala y cola, y un 5% más pesados, pero no hay prácticamente diferencias en el tamaño del pico. En una muestra extraída de una población de la Sierra de Guadarrama (Madrid, datos inéditos por cortesía de J. J. Sanz, J. Moreno y M. M. Pancorbo), con individuos sexados por presencia (42 hembras) o ausencia (38 machos) de placa incubatriz durante el periodo reproductor, los machos reproductores superaron a sus parejas un 1,9% en longitud de tarso, 3,1% en longitud de ala, 5,7% en longitud de cola y 3,9% en peso, mientras que no hubo diferencias en longitud, anchura y altura del pico.

Biometría

Detalles biométricos pueden consultarse en Cramp y Perrins (1993). Seguidamente se presentan valores medios, desviación estandar (sd) y tamaño de la muestra (n) de individuos adultos de sexos mezclados procedentes de una población de la Estación Biológica de El Ventorrillo (Cercedilla, Madrid)

Longitud del pico (mm): 11,67, sd = 0,54, n = 97
Longitud del ala (mm): 62,78, sd = 1,73, n = 69
Longitud de la cola (mm): 48,62, sd = 2,31, n = 68
Longitud del tarso (mm): 17,33, sd = 0,54, n = 97
Envergadura alar (cm): 19,47, sd = 0,56, n = 45
Peso (g): 9,70, sd = 0,65, n = 97

También se han observado variaciones morfológicas en la misma población, dependientes de la edad de los individuos. Cuando se compararon los datos biométricos de 17 individuos adultos de primer año con los de 26 adultos de más de una año, ambos capturados en las mismas fechas y con sexos mezclados, los primeros presentaron plumas del ala más cortas, lo que afectó a la longitud del ala y a la envergadura, no observándose diferencias significativas en el resto de las medidas tomadas. Se proporcionan los resultados del test de la t de Student comparando las medidas biométricas de ambos grupos de edad (si $p < 0,05$, las diferencias son estadísticamente significativas; n.s. si las diferencias no alcanzan la significación).

Longitud del ala (mm):
Más de un año: 63,29, sd = 0,32

Primer año: 62,21, sd = 0,38
t = 2,19, p<0,05

Longitud de la cola (mm):
Más de un año: 48,00, sd = 0,33
Primer año: 47,41, sd = 0,46
t = 1,04, n.s.

Longitud del tarso (mm):
Más de un año: 17,58, sd = 0,11
Primer año: 17,37, sd = 0,11
t = 1,41, n.s.

Envergadura alar (cm):
Más de un año: 19,60, sd = 0,12
Primer año: 19,21, sd = 0,10
t = 2,51, p<0,05

Peso (g):
Más de un año: 9,64, sd = 0,11
Primer año: 9,53, sd = 0,15
t = 0,55, n.s.

Los datos de peso se refieren a valores ajustados al mediodía, de septiembre a febrero. Sin embargo, debe mencionarse aquí que el peso es una medida con una gran variabilidad estacional y diaria dentro del individuo, fundamentalmente debido a cambios en el contenido en grasa, con la hora del día (hasta un 10% de engorde al final de la tarde con respecto al inicio de la mañana), la fecha (sobre un 5% más pesados durante el otoño-invierno con respecto a la época más favorable de la primavera), así como de otros factores ecológicos, ambientales y de estado interno de los individuos (véase Polo 1999, para más información). Un análisis más detallado de las variaciones del peso se reserva para el apartado de ecología trófica.

Variación geográfica

Se trata de una especie politípica de amplia distribución paleártica. Se encuentra en Europa, Asia y Norte de África, llegando en latitud hasta los 68° de latitud N y en longitud desde el noroeste de Marruecos hasta el sur de la Península de Kamchatka. La extensa distribución, junto con el sedentarismo de gran número de sus poblaciones, determina su diversificación en hasta 12 variaciones subespecíficas en Europa, al este de los Urales, y el norte de África (ver Cramp y Perrins 1993 para más detalle). Hay una variación clinal norte-sur y este-oeste, tanto en talla como en coloración, a lo largo de su extensa área de distribución paleártica (Cramp y Perrins 1993).

La subespecie endémica en la Península Ibérica es *Periparus ater vieirae* Nicholson, 1906, que se tipificó sobre aves de Coimbra (Tait 1924). Esta subespecie también engloba a la variedad *P. a. cabrae* (Witherby 1928), más grande en tamaño y algo más pálida en el dorso, establecida a partir de ejemplares del centro de España (Cercedilla, Madrid). En el Pirineo también se encuentran ejemplares que se corresponden con la subespecie nominal centroeuropea *Parus ater ater* Linnaeus, 1758, algo más pequeña que la subespecie endémica peninsular.

La subespecie peninsular, *Periparus ater vieirae*, se distingue de las variedades europeas por su mayor tamaño, especialmente tarso, ala y longitud pico, y una mayor intensidad en el color gris oliváceo del dorso. A su vez, los escasos datos disponibles permiten observar una graduación geográfica dentro de la Península Ibérica, con incremento de la intensidad de color y leve descenso en talla a medida que nos desplazamos hacia el oeste. Las poblaciones del Centro de España son las de mayor tamaño y, aunque llegaron a estar separadas en la variedad *cabrae* (Witherby 1928), actualmente se agrupan dentro de la subespecie *vieirae*.

No se dispone de información sobre la variabilidad genética de las poblaciones españolas, pero en un reciente estudio Driesel y colaboradores (2004) han puesto de manifiesto un alto grado de diversidad genotípica en las poblaciones naturales centroeuropeas, hecho que esta en consonancia con el alto grado de adaptabilidad manifestado por la especie. Desde el punto de

vista evolutivo, el Carbonero Garrapinos comparte antepasados comunes de hace unos 2 millones de años con las demás especies del mismo género (ver Gill *et al.* 1989, Kvist *et al.* 1996, para una información más detallada sobre este punto).

Muda

No hay datos ibéricos.

Preferencias de hábitat

El Carbonero Garrapinos es una especie ligada a formaciones arbustivas complejas y maduras. Prefiere sobre todo bosques densos de coníferas de media y alta montaña (De Juana 1980). También es una especie común en bosques autóctonos caducifolios, como hayedos, abedulares y robledales (Tellería y Galarza 1990, Sánchez 1991, Carrascal 1985), así como en bosques replantados con especies foráneas, como los eucaliptales (Tellería y Galarza 1991). En un reciente estudio sobre selección de hábitats arbolados de la Península Ibérica, Carrascal y Díaz (2003) relacionaron la presencia-ausencia de la especie en cuadrículas UTM de 10x10 km con características biogeográficas de dichas cuadrículas, demostrando la preferencia de la especie por los bosques de coníferas de la región eurosiberiana (presencia en más del 90% de las cuadrículas correspondientes), a la vez que su escasez en bosques esclerófitos de encinar. Su presencia es también escasa en medios donde la cobertura de árboles y arbustos disminuye, como en las dehesas (Sánchez 1991).

Al ser un especialista de coníferas (véase el apartado de ecología trófica) ha sido una de las aves más favorecidas por la amplia campaña de reforestación, con especies como *Pinus radiata* y *P. sylvestris*, en gran parte de la Península Ibérica desde la década de los años 50 (Potti 1985a, Carrascal y Tellería 1990, Tellería y Galarza 1990, Pleguezuelos 1992). Como no depende tanto de la presencia de troncos viejos para construir sus nidos, como otras especies próximas (ver biología de la reproducción), es relativamente independiente de la cobertura arbórea y su presencia ya es manifiesta en los bosques de repoblación de más de 12 años (Potti 1985a y b, Carrascal 1985, Carrascal y Tellería 1985, Carrascal *et al.* 2002).

Presenta un amplio rango altitudinal con una selección muy marcada hacia altitudes medias y altas en las áreas alpinas y subalpinas (Carrascal y Díaz 2003). Prácticamente está ausente a la altura del mar en las Sierras Béticas (Alonso 1980), donde comienza a aparecer regularmente a partir de los 350 m, llega a ser una de las especies más numerosas del piso oromediterráneo (Obeso 1987a), alcanza los 2000 m en los bosques naturales de *P. sylvestris* (Lynes 1912) y llega hasta los 2400 m en las repoblaciones de la misma especie de conífera en la ladera sur de Sierra Nevada (Pleguezuelos 1992). Es precisamente en la región sur de la península donde la especie alcanza la máxima altitud de todo el oeste del Paleártico (Affre 1980; Schifferli 1980; Muntaner *et al.* 1984). En el Sistema Central vuelve a aparecer ligado a los bosques maduros de *P. sylvestris*, a una altitud media de 1600 m (Carrascal *et al.* 2002, Ramírez 2002). Por la vertiente atlántica alcanza densidades elevadas incluso en los pinares replantados costeros (Tellería y Galarza 1990).

A pesar de su marcada preferencia por los bosques de coníferas puede desplazarse durante el invierno a regiones más bajas y atemperadas, penetrando incluso en parques urbanos y jardines con cierta cobertura de coníferas (Palomino y Carrascal 2005). Se ha observado que su distribución y abundancia, al igual que la de otros especialistas forestales, depende en gran medida de la fragmentación y tipo de hábitat debidos al manejo humano (ver más detalles en Fernández-Juricic 2001, 2004), así como otros factores climatológicos que afectan a la búsqueda del alimento, como la velocidad del viento (Carrascal 1988) y la calidad de exposición al sol de los parches de vegetación, que favorecen la actividad y presencia de los artrópodos (Huertas y Díaz 2001). Para más detalles sobre sus patrones de distribución y abundancia durante el invierno en el Centro de España, consúltese [aquí](#).

Abundancia

Sus óptimos de abundancia, en torno a 20 aves/10 ha, se registran en pinares maduros de *Pinus sylvestris* con elevadas precipitaciones (De Juana 1980, Carrascal 1985, Carrascal *et al.* 2002). Sánchez (1991) proporciona el valor extremo de 42 aves/10 ha, medido durante el invierno del año 1987/88 en un pinar de la Sierra de Gredos. También se han observado densidades superiores a 10 aves/10 ha en bosques de *P. nigra*, *P. radiata*, *P. uncinata* y *Abies alba* del Pirineo, País Vasco y las Sierras de Cazorla (Purroy 1974, Spitz 1976, Obeso 1987a, Carrascal y Tellería 1990), así como en bosques mixtos caducifolios, fundamentalmente de haya (Spitz 1976, Álvarez 1989 y 1997). Su presencia disminuye, en torno o por debajo de 3 aves/10 ha, en encinares, robledales y abedulares (Guitián 1985, Carrascal y Tellería 1990, Carrascal *et al.* 2002), así como en bosques exóticos de eucaliptos (Tellería y Galarza 1991), donde *Parus ater*, consumado especialista en la explotación invernal de piñas e inflorescencias, parece mostrar una preadaptación para la explotar las semillas incluidas e las duras cápsulas de estos árboles.

Las repoblaciones de pinos llevadas a cabo de diversas regiones de España han propiciado incrementos poblacionales considerables. Entre estos cabe citar las más de 10.000 parejas reproductoras nidificantes en las provincias de Burgos (Román *et al.* 1996, Sanz-Zuasti y Velasco 1999) y Palencia (Jubete 1997).

Puede aparecer en ambientes humanizados ligados a unos requisitos mínimos de complejidad estructural de la vegetación y, sobre todo, a la presencia de coníferas. En un trabajo inédito sobre presencia de aves en ambientes urbanos de la vertiente sur de la Sierra del Guadarrama durante la primavera (Palomino y Carrascal 2005), el Carbonero Garrapinos aparece como una especie que evita dichos medios, ya que la densidad que alcanza en los mismo es de 3,6 aves/10 ha frente a la de 11,1 aves/10 ha obtenida en los bosques de *Pinus sylvestris* próximos. La probabilidad de aparición del *Parus ater* en el medio urbano es del 40% cuando la abundancia de coníferas que superan los 7 m de altura es de 15 pies/ ha y menos del 50% de la superficie se encuentra edificado.

Se ha observado un marcado incremento en la abundancia de la especie con las diferentes etapas de maduración en los pinares repoblados de *Pinus sylvestris* del centro de España (Potti 1985a) y de *Pinus radiata* en el norte de España (Carrascal y Tellería 1990). Considerando cinco valores en escala creciente de complejidad estructural de la vegetación y de desarrollo del arbolado, que van desde el brezal con plantones de pino al pinar maduro, las densidades se fueron incrementando según la secuencia, 0, 5, 8,2, 12,3 y 12,4 aves/10 ha, en el promedio de ambos estudios. El desarrollo de la vegetación leñosa provee con nuevos sustratos de alimentación y favorece el asentamiento de mayores efectivos. Los datos también indican un leve incremento de la abundancia del Carbonero Garrapinos en los pinares durante el invierno con respecto a los datos de la primavera, 17,3 *versus* 13,4 aves/10 ha (promedio de datos de invierno y primavera suministrados por Potti 1985a, Obeso 1987a, Tellería y Galarza 1990, Sánchez 1991), debido a la especialización del Carbonero Garrapinos a explotar la amplia oferta de piñones durante la época más restrictiva. Para más detalles sobre sus densidades durante el invierno en el Centro de España, consúltese [aquí](#).

Estatus de conservación y amenazas

Categoría Mundial IUCN (2009): Preocupación Menor LC (BirdLife Interantional, 2010).¹

Categoría España IUCN (2004): No Evaluado NE (Madroño *et al.*, 2004).¹

Está incluido dentro de la categoría SPEC 4, que incluye a las especies cuyas poblaciones están presentes principalmente en Europa y presentan un estatus de conservación favorable (Tucker y Heath 1994). Es una especie próspera y abundante en la Península Ibérica, aunque sus números pueden verse temporal y localmente mermados en las áreas montañosas que han sufrido incendios forestales recientes. Una estima conservadora de la población reproductora española se sitúa entre 1,7-5,2 millones de parejas (Purroy 1997), con una leve tendencia a la baja durante el periodo 1996-2001 (SEO/BirdLife 2002, Purroy *et al.* 2003). Ha sido una de las aves insectívoras forestales más favorecidas por la instalación de cajas nido llevadas a cabo por el ICONA durante la década de 1970 (Ceballos 1972, Brotons 2001).

Otras contribuciones. 1. Alfredo Salvador. 9-04-2010

Distribución

El Carbonero Garrapinos se encuentra ampliamente extendido por la Península Ibérica, llegando a ser una de las especies más representativas de las áreas boscosas y húmedas del eje cantabro-pirenaico (Tellería *et al.* 1999, Carrascal y Díaz 2003, Purroy *et al.* 2003), tanto en coníferas como en bosques mixtos caducifolios (Álvarez 1989 y 1997). Se encuentra asociado negativamente con la insolación anual, y positivamente con las precipitaciones y la presencia de bosques densos de conífera del norte de España, el Sistema Ibérico, las Sierras Béticas y el Sistema Central (Finlayson 1990, Tellería y Santos 1994), que constituyen su segundo gran bastión (Purroy *et al.* 2003). Es escaso en las provincias más suroccidentales de Badajoz, Sevilla y Cádiz, en la depresión del valle del Ebro y presenta poblaciones de poca entidad en escasos pinares de los Montes de Toledo. Falta en la provincia de Huelva (Purroy *et al.* 2003), así como en Baleares y en Canarias.

Voz

Los sonidos y llamadas del Carbonero Garrapinos son más claros y melódicos que los de las restantes especies del mismo género y muestran escasa variación geográfica con los datos disponibles. Como no se dispone de datos particulares de las poblaciones ibéricas se describe seguidamente el repertorio de sonidos recogido en Cramp y Perrins (1993) a partir de la variedad nominal centroeuropea *P. ater ater* (Goller 1987) y de la raza *P. ater britannicus*:

Canto: Rápida repetición de 2-3 motivos, a una tasa de 1,5-4 veces por segundo, y un rango de frecuencias dentro de cada motivo de 3-8 kHz (Goller 1987). Se ha observado un leve descenso del rango de frecuencias del motivo en las poblaciones del sur de Italia y en Córcega, 2,5-7 kHz, (Goller 1987), pero hasta que no se analicen los sonogramas de las poblaciones ibéricas no puede concluirse que esta tendencia sea un reflejo de una variación latitudinal más general. Los machos cantan regularmente durante todo el año, aunque esta actividad es más desarrollada durante la primavera. Los sonogramas analizados han revelado un repertorio individual de los machos de hasta 16 temas, en función de la época del año y de la actividad que estén desarrollando. Las funciones del canto incluyen la defensa del territorio frente a machos rivales, la atracción de las hembras y la sincronización de las actividades reproductoras entre las parejas (Goller 1987). Los cantos más complejos se han asociado al primero de estos contextos, posiblemente como un intento de un macho de acallar al macho oponente (Goller 1987). Las hembras tienen cantos similares, aunque menos fuertes y frecuentes que los de los machos. Suelen cantar durante la incubación y el cuidado de los pollos y cuando son molestadas o excitadas por la presencia de un macho intruso (Löhrl 1974).

Canto.

Llamadas de alarma: Son emitidas en los estados de excitación y peligro ante la presencia de un potencial depredador, como el Gavilán o el Arrendajo Común, cerca del nido o volando en las proximidades. Típicamente se compone de cortas emisiones, de 0,1-0,2 segundos de duración, de notas de frecuencia casi pura, en el rango 5-8 kHz, en secuencia variable y separadas por pausas de similar duración (Löhrl 1974).

Sincronización de grupo: Series de suaves y repetidos "si-sii" y un "tiui-tiui", a veces intercalados con frases del tipo "si-wit-wi-tit-tit", emitidos para permitir la sincronización de las actividades dentro del bando.

Llamadas de comportamiento sexual: Se compone de series de notas muy cortas en tiempo y altas en frecuencia (8 kHz), emitidas a una tasa de hasta 30 veces por segundo, que suenan como una especie de zumbido y se intercalan con notas más largas. Son emitidas por el macho cuando se aproxima para copular con la hembra (Goller 1987).

Movimientos

La subespecie nominal *P. ater ater* puede presentar movimientos migratorios de cierta entidad (ver Cramp y Perrins 1993, para mayor detalle). Aves anilladas en el centro de Europa han sido recogidas en Gran Bretaña, España e incluso Marruecos, tras recorrer 2500 km, en años donde las condiciones ambientales fueron especialmente adversas (Zink 1981). Sin embargo, la variedad endémica de la Península Ibérica, *P. ater vieirae*, es fundamentalmente sedentaria.

Esto no es obstáculo para que, durante periodos invernales en años muy desfavorables, algunos bandos familiares puedan realizar movimientos de pequeño y mediano alcance, denominados "movimientos irruptivos", que les llevan a atravesar extensas áreas deforestadas de varias decenas de kilómetros, hasta encontrar zonas boscosas más bajas donde las condiciones ambientales están más atemperadas (Bernis 1966, Tellería *et al.* 1999). No hay citas de paso o invernada de la especie por el Estrecho de Gibraltar (Tellería 1981).

El Carbonero Garrapinos está incluido en un grupo de poco más de una docena de aves típicamente irruptoras en el continente europeo (Bernis 1966), aunque sus movimientos son poco conocidos en la Península, en parte debido a la impredecibilidad de estos movimientos y al escaso conocimiento de las pautas ecológicas que los motivan. Lluís Brotons (2000a, b), en un estudio comparado sobre el género *Parus* que incluye datos sobre el Carbonero Garrapinos tomados en el Pirineo, comenta que son los elevados valores de fecundidad anual uno de los factores desencadenantes de los movimientos irruptivos. El Carbonero Garrapinos depende durante el invierno de la maduración de piñones de *Pinus* y de semillas de *Picea* (Bernis 1966, Obeso 1987). La producción anual de este tipo de semillas sigue largos ciclos de abundancia y escasez que no son fácilmente predecibles para especies de vida corta como *P. ater*. En años de amplia oferta invernal de semillas se mejora la condición de las aves para criar en la primavera siguiente y se disminuye la mortalidad de los pollos, con lo que puede asistirse a un sensible incremento del tamaño poblacional. Los sucesivos años de escasez de semillas obliga a las aves, juveniles en su mayoría (Cramp y Parrins 1993), a desplazarse a otras áreas para evadir una muerte segura por inanición. Es por esto que los movimientos irruptivos de *P. ater* están motivados por la conjunción de factores como la escasez de recursos, las elevadas densidades y las necesidades de renovación poblacional y de dispersión postgenerativa (véase Lack 1944, Bernis 1966, Obeso 1987a, para mayor detalle).

Ecología trófica

Uso del espacio

El Carbonero Garrapinos es una especie insectívora que emplea más del 90% del tiempo de búsqueda del alimento en la explotación de los diferentes componentes del sustrato arbóreo y, muy raramente, del suelo. Es, gracias a su pequeña talla, un ejemplo de adaptación a los segmentos más finos del hábitat forestal, donde se especializa en merodear entre acículas y ramas muy finas, sustratos de uso más dificultado para las especies de mayor talla (Polo y Carrascal 1999a). Por tanto, siguiendo la clasificación de May (1982), puede incluirse a la especie en el gremio de aves insectívoras de tronco, ramas y follaje. En un estudio sobre uso del espacio, llevado a cabo en el periodo primavera-verano en un bosque subalpino de *Pinus sylvestris* de la Sierra de Guadarrama (Carrascal 1984a), se observó que el tiempo destinado a alimentación en esta especie se reparte en un 98% en los árboles (5% en el tronco, 15% en ramas de más de 1cm de grosor, 23% en ramas finas y 55% en el follaje de acículas y en las piñas) y tan solo un 2% fuera de los mismos, utilizando las partes más altas del árbol, a una altura preferente de 8-16 metros sobre el suelo. Resultados parecidos se observaron durante el invierno en el mismo área (Moreno 1981) y en un estudio realizado en bosques fragmentados con una mezcla de componentes autóctonos y de repoblaciones de *Pinus radiata* del norte de la Península Ibérica (Carrascal y Tellería 1985), así como en un abetal pirenaico (Vila y Rodríguez-Teijeiro 1992a) y en un bosque mixto de *Pinus nigra* y sotobosque de *Quercus ilex* y *Juniperus* spp. en las Sierras de Cazorla y del Segura (Obeso 1987b). Además, el Carbonero Garrapinos sigue una rutina circadiana en los ritmos de uso del espacio y de la amplitud de nicho, forrajeando a menor altura y más cerca del tronco al mediodía que hacia el inicio del día o al final de la tarde y presentando más amplia variedad en los sustratos usados en las horas medianas (Vila y Rodríguez-Teijeiro 1992b, Vila *et al.* 1996). *P. ater* utiliza acículas y conos durante más del 60% del tiempo que emplea en actividades tróficas y 33% las ramas finas (Obeso 1987b), mostrando preferencia por zonas elevadas superiores a los 10 metros. La relativa estabilidad estacional en la oferta trófica de esos sustratos favorece su estrategia de especie residente en los medios forestales (Carrascal 1984b, Herrera 1978).

Alimentación

Su dieta es mixta y presenta acusadas variaciones estacionales (Guitián 1984 y 1985, Obeso 1987b). Se alimenta sobre todo de pequeños invertebrados durante la primavera y el verano, pasando a depender de materia vegetal durante las épocas más restrictivas del otoño y el invierno, cuando los insectos escasean (ver revisión de Senar y Borrás 2004). El orden decreciente de importancia de la ingesta de invertebrados es: dípteros, coleópteros, lepidópteros y arañas, y en menor medida: áfidos, larvas, homópteros y hormigas (Guitián 1984, Obeso 1987a). González-Cano (1981) ha observado aumentos estacionales de la densidad de individuos en torno a concentraciones elevadas de nidos de 'procesionaria del pino' en una repoblación de *Pinus nigra* del este peninsular, pasando a constituir estas más del 60% de su ingesta diaria. El tamaño preferido de las presas está comprendido en el rango de 2-4 mm (Guitián 1984). El porcentaje de material vegetal del total de la ingesta pasa del 18,2% en verano al 61,7% en invierno (Obeso 1987b; ver Guitián 1984 para un resultado similar), y se debe fundamentalmente a piñones y en menor medida a bellotas, semillas de gramíneas y otras semillas indeterminadas (ver Herrera *et al.* 1994 para mayor detalle). Los piñones son la base fundamental de su supervivencia durante el invierno, llegando a constituir cerca del 60% del volumen de la dieta diaria de enero a comienzos de abril (Herrera 1984, Obeso 1987b), momento en el que los bosques de coníferas producen altos picos de productividad interanual. Las semillas contienen una elevada concentración de lípidos y es importante para el mantenimiento del elevado consumo metabólico durante el invierno (Guitián 1984, Fuentes 1994), sin embargo, el alimento proteico derivado de la ingesta de artrópodos es vital tanto para el crecimiento de los pollos como para la posterior fase de muda de los adultos (Obeso 1987b, Monros *et al.* 1997).

Brotons y colaboradores (1998) han analizado el efecto de la contaminación ambiental ácida sobre el comportamiento de búsqueda de alimento de tres especies forestales, entre ellas el Carbonero Garrapinos. Realizan puntos de muestreo en áreas boscosas próximas a una central térmica por combustión de carbón y en una zonas libres de contaminación. Sus resultados mostraron un descenso en la densidad de homópteros y arácnidos entre los resquicios de las acículas y ramas finas, un descenso de la cobertura vegetal y, paralelamente, un cambio en el comportamiento de búsqueda del alimento de *P. ater*. Los individuos disminuyeron su tasa de picoteo e incrementaron el tiempo de vigilancia, resultados explicados, en parte, por un incremento de la posibilidad de sufrir ataques por depredadores ante el descenso de cobertura debida al efecto de la contaminación ácida.

Es un ave de extremada agilidad, fácil de observar adoptando posturas "acrobáticas" en los extremos de ramas finas y grupos de acículas. En un estudio realizado por Carrascal y Tellería (1985) se midió la postura del Carbonero Garrapinos cuando buscaba el alimento, observándosele un 53,5% de las veces en posición horizontal, un 33,4% en posición colgante y un 13,1% en postura vertical (ver Moreno 1981 para un resultado similar). Esta peculiar postura colgante es una consecuencia combinada de la especialización de la especie a alimentarse en las acículas y las piñas y a un conjunto de adaptaciones ecomorfológicas (Moreno y Carrascal 1993a), entre las que su reducido peso corporal juega un papel preponderante. *P. ater* presenta una peculiar morfología de la pata, en particular, una corta longitud de los huesos y un retrasado punto de inserción del músculo flexor del tarsometatarso (Moreno y Carrascal 1993a), que le faculta para adoptar una cómoda postura colgante, imposible para la mayoría de especies. La morfología esquelética del Carbonero Garrapinos ha sido comparada con la de otras especies del mismo género para establecer los patrones ecomorfológicos que tratan de explicar la amplia variabilidad de uso de las distintas especies de la postura colgada (Carrascal *et al.* 1990 y 1994, Moreno y Carrascal 1993b). Según estos estudios, el Carbonero Garrapinos presenta, junto con el Carbonero Común, capacidad intermedia para colgarse entre el Herrerillo Común (el que más se cuelga) y el Herrerillo Capuchino (el que menos lo hace), lo que se refleja en diferencias en la morfología respectiva de sus patas. Barluenga y colaboradores (2001) han apuntado que la menor capacidad de permanecer colgado del Herrerillo Capuchino con respecto al Carbonero Garrapinos debe reflejarse en un mayor engorde diario del primero para afrontar su peor acceso a los recursos alimentarios durante el periodo restrictivo del invierno; sin embargo, otros datos del porcentaje de ganancia diaria de peso con respecto al inicio de la mañana, tomados durante el invierno en el mismo área de estudio, han arrojado resultados contrarios (6.9% para el Herrerillo Capuchino, Polo y Carrascal 1997; 8.9% para el Carbonero Garrapinos, Polo 1999).

Barbosa y colaboradores (2000) indican que los individuos menos pesados utilizan más frecuentemente la postura de alimentación colgada que los más pesados y explican esta diferencia por una merma en la capacidad de colgarse con el peso. Sin embargo, dado que el grado de dominancia se correlaciona con la talla corporal en esta especie (Brotons 1999, V. Polo datos no publicados), y que un estudio experimental no ha arrojado diferencias en el tiempo máximo que los individuos pueden permanecer colgados entre el inicio de la mañana y tras un 8% de ganancia de peso al final de la tarde (L. M. Carrascal y V. Polo, datos no publicados), los resultados de Barbosa y colaboradores (2000) podrían ser explicados si los individuos dominantes (más grandes y pesados) fuerzan a los subordinados (más livianos) a buscar el alimento explotando los sustratos más costosos (i.e., colgantes) desde un punto de vista energético.

Almacenamiento de alimento

El Carbonero Garrapinos construye diariamente almacenes externos de alimento (Brotons y Haftorn 1999, Brotons 2000a), una adaptación conductual, típica de especies residentes, que le permite sobrevivir durante las fases más duras del invierno, cuando el alimento se vuelve más escaso e impredecible y los gastos de termorregulación se disparan (ver revisión de Senar y Borrás 2004 para más detalle). Esta estrategia le permite estabilizar los aportes energéticos sin necesidad de acarrear cantidades elevadas de grasa corporal, que aumentarían las demandas energéticas en movilidad, les obligaría a buscar más alimento y aumentaría el riesgo a ser depredados. En este punto, destacan los trabajos realizados por Lluís Brotons sobre el papel de variables como la estacionalidad, la dominancia, el sexo, la edad, el estatus de residencia y la presencia de conespecíficos en los patrones de almacenamiento de una población pirenaica durante el otoño y el invierno. Los Carboneros Garrapinos almacenan, sobre todo piñones, en el tronco (30% de ocasiones) y las ramas gruesas (50% de observaciones), a una altura media y baja sobre el suelo, que son las zonas de menor uso y, por tanto, menos expuestas a posibles robos por competidores (Brotons y Haftorn 1999, Brotons 2000a). Hay acusadas variaciones geográficas en los patrones de almacenamiento (Brotons y Haftorn 1999), que pueden ser explicadas por diferencias poblacionales en las presiones de competencia entre individuos y en los condicionantes ambientales de oferta de alimento. La localización de los almacenes no es al azar sino que usan en un 95% de las ocasiones las partes inferiores y laterales de las ramas y tan solo un 5% de las veces las partes superiores, más visitadas por conespecíficos y más propensas a ser cubiertas por la nieve y heladas (Brotons y Haftorn 1999, Brotons 1997a).

Un estudio sobre variación estacional en la tasa de almacenamiento, en una población del Pirineo, mostró un incremento de dicha tasa hasta alcanzar un máximo en noviembre (hasta 6 piñones/10 min), con un posterior descenso hacia la primavera (Brotons 2000a). No aparecieron diferencias sexuales en la capacidad de almacenamiento. Los almacenes se realizan preferentemente dentro de un radio de 5 m del centro geométrico del área de campeo, cuando no hay competidores observando (Brotons 2000a). Los adultos residentes utilizan lugares más protegidos frente a robo y a inclemencias del tiempo, situados en las partes más interiores del árbol, mientras que los juveniles y los adultos transeúntes se ven forzados a almacenar en lugares más vulnerables (zonas externas y elevadas del árbol) en los extremos del día (Brotons 2000a). Brotons (2000a) no observó un claro patrón horario en el ritmo de almacenamiento (pero ver, sin embargo, el modelo propuesto por McNamara *et al.* 1990 para un patrón horario en los ritmos de almacenamiento/recuperación). Barbosa y colaboradores (2000), en una población residente en un bosque de coníferas del centro de España, encuentran que la capacidad de almacenamiento de los individuos subordinados solo se encuentra mermada con respecto a la de los dominantes cuando estos se hallan presentes.

Rutinas diarias de engorde

La ingesta total en el día es del orden de 2 g en peso seco (que suponen una energía de 55 kJ) para individuos mantenidos en cautividad con acceso no restringido al alimento (Polo y Bautista 2002; ver Moreno 1981, para un balance diario similar medido con agua doblemente marcada en individuos libres). Esta ingesta tiene que hacer frente a la energía necesaria para mantener las actividades rutinarias durante el día más el incremento de unos 0,8 g de reservas de grasa,

usados en termorregulación durante el periodo inactivo de la noche. El balance de actividades llevadas a cabo por el Carbonero Garrapinos depende, como en cualquier ave pequeña, de la adecuada gestión de sus reservas energéticas, fundamentalmente grasa subcutánea. A este respecto, Polo y Carrascal (1998) han mostrado una relación entre la condición física de los individuos durante el invierno y la capacidad de regenerar plumas perdidas en la cola con un experimento de campo con 22 individuos de la Sierra de Guadarrama (Madrid). A todos los individuos les fueron retiradas las quintas plumas rectrices y se les mantuvo en grandes aviarios al aire libre con acceso *ad libitum* al alimento, por un periodo de unos dos meses (un mes para el inicio de la regeneración y otro para el crecimiento de la pluma), hasta su regeneración, en su caso. Los 8 individuos que no regeneraron las plumas en este periodo mostraron una condición corporal inferior, medida como el peso corporal corregido por la longitud del tarso-metatarso, que los 14 que si las repusieron. En estos últimos, el par de plumas de la cola crecidas durante la época restrictiva del invierno fue de menor tamaño y mostró mayor grado de asimetría que el par de plumas crecidas en la muda normal a finales del verano.

El engorde diario viene determinado por unas reglas mucho más complejas de lo que pudiera parecer a simple vista (Polo 1999, Polo y Bautista 2006a), en el que las pequeñas aves se encuentran enfrentadas a un constante compromiso entre el riesgo de perecer de inanición, cuando sus reservas de grasa son bajas, y el de ser capturadas por un depredador o gastar demasiada energía para desplazarse, cuando acarrean pesos excesivos. Polo y Bautista (2004, 2006a) determinan que la forma de la trayectoria de engorde con la hora del día debe ser exponencial cuando el factor dominante al que se enfrentan las aves es el riesgo a sufrir depredación (figura 1a), y decelerada cuando el factor dominante es el riesgo a perecer de inanición (i.e., con rápidos incrementos del peso al comienzo de la mañana, cuando sus reservas son más bajas, Polo y Bautista 2006b; ver figura 1b). En general, ambos factores están presentes, aunque su importancia relativa va cambiando con el transcurso del día, lo que determina formas peculiares en las trayectorias de engorde, caracterizadas por rápidos engordes al inicio de la mañana y al final de la tarde y pequeñas variaciones del peso hacia el mediodía (Polo y Bautista 2004, 2006a; ver figura 1c). En un trabajo de campo, con 522 capturas/recapturas de 18 individuos procedentes de una población invernante en un bosque de *Pinus sylvestris* de la Sierra de Guadarrama (Polo 1999), y en un experimento con 12 individuos mantenidos con fotoperiodo de 9h de luz y alimento *ad libitum* (Polo 1999), se observó: 1) que durante la noche los individuos gastan gran parte de sus reservas (8,9% de descenso de peso con respecto al peso al final de la tarde, rango 7-11%) para mantener la temperatura corporal y que estas reservas se recuperan durante el día siguiente; 2) que el gasto nocturno es tanto mayor cuanto mayor es el nivel de reservas al inicio de la noche y cuanto más peso se gana durante el día anterior; y 3) que tras primera media hora de la mañana, la forma en la que los Carboneros Garrapinos ganan peso es mayoritariamente acelerada.

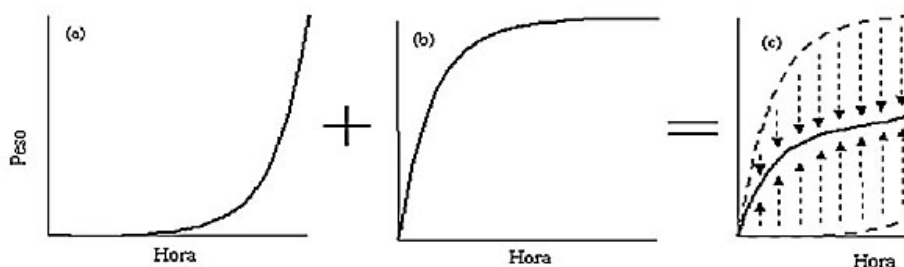


Figura 1. Engorde diario del Carbonero garrapinos en función del riesgo de depredación (a) y del riesgo a perecer de inanición (b); la importancia relativa de ambos factores va cambiando con el transcurso del día, lo que determina rápidos engordes al inicio de la mañana y al final de la tarde y pequeñas variaciones del peso hacia el mediodía.

Dos experimentos de laboratorio con oferta variable de alimento, el primero con 8 *P. ater* aislados sometidos a fotoperiodo de 9,5h de luz (Polo y Bautista 2006b), y el segundo con 4

bandos de 4 individuos sometidos al mismo fotoperiodo (Polo y Bautista 2000), pusieron a prueba alguna de las predicciones de un modelo general de Polo y Bautista (2006a) sobre estrategias diarias de engorde. Los resultados confirmaron que el Carbonero Garrapinos anticipa el proceso de adquisición de las reservas de grasa a las primeras horas del día y reduce su movilidad cuando se enfrenta a alimento escaso o impredecible (Polo y Bautista 2006b) y que los individuos más subordinados del bando, al ser desplazados por los dominantes de las fuentes directas de alimento, presentan mayores fluctuaciones de su nivel de reservas, con lo que tienen que afrontar mayor riesgo de perecer de inanición que los dominantes (Polo y Bautista 2000). Sin embargo, aun queda por demostrar en que medida este segundo resultado pueda ser aplicado a condiciones de libertad, pues los individuos subordinados podrían compensar el acceso reducido a las fuentes directas de alimento con un mayor conocimiento de su entorno y un mayor acceso a nuevas fuentes de alimento. Además, *P. ater* tiene la facultad de recuperarse rápidamente de drásticas reducciones en el acceso al alimento de duración limitada. Así, en un experimento con 12 individuos aislados se comprobó que la pérdida de peso tras 1h de ayuno hacia el mediodía (rango 0,2–0,3g) fue recuperada en la hora siguiente cuando el acceso al alimento fue *ad libitum*, lo que implica tasas de ganancia de peso tan elevadas como 0,65g/h (Carrascal y Polo 1999).

El elevado coste de la actividad de vuelo tiene un efecto directo sobre la regulación del peso corporal en las pequeñas aves. En un trabajo de campo, con 259 capturas/recapturas de 17 *P. ater* en la Sierra de Guadarrama (Madrid), se estudió el efecto de un descenso irreversible del 5-7% en superficie alar (mediante la retirada de la 7ª primaria) sobre el peso corporal (Carrascal y Polo 2006). Un segundo experimento, con 9 individuos mantenidos en grandes aviarios al aire libre y alimento *ad libitum*, permitió analizar el efecto de una manipulación reversible de la misma magnitud (uniendo y liberando las primarias 6ª y 7ª) sobre el peso, el acceso a las fuentes de alimento y la actividad de vuelo (Carrascal y Polo 2006). Tanto el trabajo de campo como el experimento mostraron un despreciable efecto de la reducción de superficie alar sobre el peso promedio en la población. Sin embargo, cuando se analizó el efecto separadamente en los individuos, se observó que la manipulación provocó un descenso del peso directamente proporcional a la talla del ave (en el trabajo de campo) y un descenso de la actividad de vuelo, pero no del peso, directamente proporcional al tamaño de las alas, corregida por el peso corporal. Son pues los individuos de mayor talla y los de alas más pequeñas para su talla los que tienen que afrontar mayores costes debidos a la actividad de vuelo. Estos resultados apoyan la existencia de un efecto conductual en los procesos de regulación del peso debido a los costes energéticos de vuelo. En otro experimento Polo y Carrascal (1999b) pusieron a examen una predicción funcional, según la cual el grado de asimetría entre plumas derecha e izquierda del ala debe ser inferior a la observada entre las plumas de la cola, ya que generar plumas muy simétricas es costoso y son las plumas del ala las que más directamente afectan a la aerodinámica del vuelo. Los resultados, en 21 individuos capturados en una población de la Sierra de Guadarrama (Madrid), confirmaron una mayor asimetría de las 5ª plumas rectrices (0,2 mm en diferencia absoluta entre pluma derecha e izquierda) que de las 7ª primarias del ala (0,1 mm). Como un resultado adicional, se comprobó la ausencia de correlación entre el grado de asimetría en la pluma del ala y de la cola dentro de un mismo individuo, lo que es una prueba en contra del grado de simetría como un indicador de calidad individual.

El estatus de residencia y otras variables como la fecha y la temperatura también afectan a los patrones diarios de ganancia del peso del Carbonero garrapinos. El promedio diario de peso corporal se incrementa con el avance hacia el invierno, a una tasa de 0,03g/10 días (Polo 1999), y con el descenso de la temperatura ambiente, a razón de 0,023g/°C (Polo 1999, Broggi y Brotons 2001). Los resultados de un trabajo de campo en una población invernante en un bosque de coníferas del este de Pirineos mostró un incremento del grosor de los paquetes subcutáneos de grasa en los individuos transeúntes con respecto a los adultos residentes (Broggi y Brotons 2001). Esto es debido a que los individuos transeúntes tienen un menor acceso a las fuentes de alimento y, como consecuencia, incrementan sus reservas de grasa para hacer frente a un riesgo incrementado a sufrir inanición (Broggi y Brotons 2001).

La temperatura y el nivel de reservas son dos factores importantes para la regulación de la pérdida de peso durante la noche cuyos efectos están asociados en condiciones naturales. Para investigar si la temperatura ambiental actúa como un factor proximal en la regulación del peso corporal durante la noche, se diseñó un experimento en cautividad en el que se manipuló

la temperatura ambiental. La pérdida de masa corporal dependió del nivel de peso al anochecer y de la ganancia de peso el día anterior. Las mayores tasas de pérdida de peso durante la noche tuvieron lugar cuando las aves terminaron el periodo diurno del día anterior con los niveles de reserva más altos obtenidos después de elevadas tasas diurnas de incremento de peso. Sin embargo, cambios impredecibles en la temperatura ambiental no tuvieron influencia en la pérdida de peso durante la noche, lo que sugiere que las aves intentan mantener sus reservas dentro de márgenes estrechos cuando la temperatura ambiental es impredecible (Polo y Carrascal, 2008).¹

Los carboneros garrapinos invernantes muestran patrones de ganancia de peso en los que las poblaciones meridionales (centro de España), con días más largos, tienen una mayor tendencia a retrasar la ganancia de peso hasta el final del día que los de poblaciones septentrionales (Escocia). Este patrón no es fijo pues responde bajo condiciones experimentales al fotoperiodo, lo que sugiere que las aves ajustan sus reservas energéticas en función de factores intrínsecos y extrínsecos (Polo et al., 2007).¹

Otras contribuciones: 1. Alfredo Salvador. 9-04-2010

Biología de la reproducción

Cronología: El modelo reproductivo es bien conocido (ver Cramp y Perrins 1993, para una información general sobre la especie), aunque se dispone de menos información sobre las poblaciones ibéricas (ver Sanz *et al.* 1993, para un estudio sobre 75 parejas de Carbonero Garrapinos nidificando en cajas nido en un bosque montano de *Pinus sylvestris* del centro de España; ver también Blondel 1985, Fidalgo 1990). La fecha de inicio de la puesta viene condicionada por la realización o no de una segunda puesta (Sanz *et al.* 1993): mediados de abril en las parejas con doble puesta y hacia finales de abril en aquellas parejas con puesta única. Las segundas puestas se iniciaron hacia finales de mayo o la primera semana de junio (Sanz *et al.* 1993). Este dato sobre fecha de inicio de puesta para la población del centro de España cuadra perfectamente con la variación latitudinal observada en el Paleártico (Cramp y Perrins 1993), más tardía cuando más septentrional. Aproximadamente un 60% de las parejas inició una segunda puesta según datos de Blondel (1985) para el sur de Francia, pero esa proporción desciende al 21,3% en el estudio de Sanz y colaboradores (1993) para el centro de España. Brotons (1999) proporciona datos próximos a los de Blondel (1985) para poblaciones del Pirineo. Habitualmente transcurren 40–45 días en la fecha de inicio de puesta entre primeras y segundas puestas (Sanz *et al.* 1993).

Nidificación y puesta: El Carbonero Garrapinos presenta sistema de emparejamiento monógamo, pero la construcción del nido la realiza casi exclusivamente la hembra. Construye sus nidos preferentemente en oquedades del tronco, suelo, taludes (Cordero 1983) y huecos entre las rocas de viejos muros, pero también se adapta con facilidad a criar en cajas nido (Brotons 2001), mostrando preferencia por las cajas situadas a unos 9 m del suelo (ver Cramp y Perrins 1993 para mayor detalle). Los nidos tienen forma de copa y se construyen a base de musgo con un tapizado de pelo, lana, pelusas, telas de araña y algunas plumas. El tiempo de construcción es muy variable, 4–26 días, dependiendo de condicionantes ambientales y ecológicos.

Los huevos son blancos, subelípticos (15,6×11,9 mm, para datos centroeuropeos), con una amplia variación en la presencia y el tamaño de manchas dispersas, pardo rojizas, hacia el polo más grueso. El tamaño de puesta presenta amplia variabilidad geográfica, anual, estacional (ver Sanz *et al.* 1993, para un descenso del tamaño de puesta con la fecha de puesta) y de hábitat (ver Cramp y Perrins 1993, para un mayor tamaño de puesta en bosques de *Pinus sylvestris* y para detalles concretos sobre variabilidad geográfica). Sanz y colaboradores (1993) también demuestran un descenso del tamaño de puesta en las segundas puestas para datos recogidos en un bosque de *Pinus sylvestris* del centro de España:

Parejas con puesta sencilla (n = 49).
puesta = 7,76 huevos, sd = 0,54.

Parejas con doble puesta (n = 13).
primera puesta = 8,08, sd = 1,19.
segunda puesta = 7,15, sd = 0,80.

Brotans (1999) utiliza datos propios de una población de Carbonero Garrapinos del Pirineo, junto con otros datos recogidos sobre la especie y sobre otras especies del género *Parus* en el Paleártico, para establecer que la fecundidad (i.e., tamaño de puesta y proporción de parejas que realizan dos puestas) es más elevada en especies que como el Carbonero Garrapinos presenta baja territorialidad invernal.

Incubación, madurez y supervivencia: La incubación la realiza exclusivamente la hembra en 13–15 días, tanto en primeras como en segundas puestas (media = 13,81 días, sd = 0,98, n = 72; Sanz *et al.* 1993). El cuidado y ceba de los pollos en el nido y el cuidado de los volantones se realiza por ambos progenitores. Los pollos abandonan el nido con 18–21 días (J. J. Sanz, datos no publicados). Los machos contribuyen a la ceba de los pollos en el nido y al cuidado de los volantones. El éxito de eclosión es muy elevado, superando el 90%, tanto en primeras como en segundas puestas (Sanz *et al.* 1993). El éxito reproductor, medido como pollos que vuelan con respecto al número de huevos, desciende en las segundas puestas:

Primeras puestas: 90,26%, sd = 17,86, n = 61.

Segundas puestas: 70,19, sd = 30,03, n = 13.

Este elevado éxito reproductor es el esperado en especies de vida corta (3-4 años) que invierten mucho en la reproducción presente a expensas de la reproducción futura (ver el caso del Herrerillo Común en el modelo de Moreno *et al.* 2003 para un mayor detalle). Valores parecidos de éxito reproductivo, en torno al 60-65%, han sido obtenidos en poblaciones del Pirineo (L. Brotans, datos no publicados). En un estudio llevado a cabo en un bosque montano del Pirineo (Brotans y Broggi 2003), identifican al tarso de los volantones como una variable positivamente correlacionada con la tasa de reclutamiento de los pollos y con la probabilidad de asentamiento de los individuos como reproductores en el área de estudio. Los individuos maduran pronto y empiezan a criar a partir de su primer año de vida. Sobre un total de 25 individuos anillados en una parcela de bosque de *Pinus sylvestris* de la Sierra del Guadarrama (Madrid) 17 fueron detectados en el siguiente periodo otoño-invernal (Carrascal y Polo en prensa).

Interacciones entre especies

El Carbonero Garrapinos selecciona pequeños agujeros para nidificar, incluso en taludes del terreno (Cordero 1983), no accesibles por las especies competidoras. Por idéntica razón, el uso que hace de cajas nido puede verse reducido cuando las especies competidoras están presentes (ver Montes y Armesto 1985, Brotans 2001, para más detalle). Durante el otoño e invierno forma bandos mixtos con otras especies de páridos (ver revisión de Senar y Borrás 2004), que recorren el bosque en busca de alimento y para beneficiarse de una mayor facilidad en la detección de depredadores (Bautista *et al.* 2001; ver Lima 1990, para mayor detalle a este respecto). Sin embargo, al ser la especie más subordinada del bando, se ve relegado a alimentarse en los lugares más expuestos y en las posturas más costosas para evitar la competencia con las especies más dominantes (ver uso del espacio para mayor información). Carrascal (1984a) ya observó un desplazamiento del uso del espacio en *P. ater* desde las ramas de grosor media hasta las ramas finas y el follaje en un estudio de avifauna de un bosque subalpino de *Pinus sylvestris* de la Sierra de Guadarrama (Madrid), que compara el periodo reproductor con el final del verano. Este hecho vino asociado con un sensible incremento de la densidad de los individuos a final del verano. Durante el invierno puede incrementarse considerablemente el solapamiento de las dietas de *P. ater* con *P. cristatus* cuando se hallan en presencia de un recurso superabundante como son los piñones (Moreno 1981, Obeso 1987b).

Estrategias antidepredatorias

Se dispone de pocos estudios en la Península Ibérica, tanto en la especie descrita como en otras especies, acerca de las estrategias de los individuos para afrontar el riesgo a sufrir depredación. En un trabajo de campo, Mozetich y Carrascal (1995) analizan la influencia del nicho espacial sobre el comportamiento de vigilancia de *P. ater*, en un bosque montano de *Pinus sylvestris* de la Sierra de Guadarrama (Madrid) durante el invierno. Los autores establecieron puntos artificiales de alimentación a diferente distancia a la cobertura vegetal

para simular dos riesgos de depredación. Los individuos usaron menos los alimentadores separados de la cobertura, que suponen un alto riesgo a sufrir depredación, e incrementaron la proporción de las secuencias largas de vigilancia cuando estuvieron en ellos. Carrascal y Moreno (1992) investigan, mediante el acceso a fuentes adicionales de alimento, la relación entre el nicho espacial y el patrón de vigilancia de la especie, comparándola con otras especies forestales. Concluyen que *Parus ater*, que busca su alimento en los sustratos de vegetación más densa, muestra la mayor frecuencia entre vigilancias, cada una de ellas de duración más corta, mientras que las especies como el Trepador Azul que buscan su alimento en troncos y ramas gruesas presentan menos vigilancias pero de duración más larga. Carrascal y Polo (1999) realizan un experimento de campo en grandes aviarios, situados en la misma parcela del trabajo anterior, para analizar si el peso de los individuos de un bando invernal desciende, tal como predicen los modelos teóricos disponibles (e.g., McNamara y Houston 1990), cuando se ven sometidos a un incremento en la presencia y/o en la agresión de los depredadores. La reducción del peso facilitaría la maniobrabilidad a la hora de evadir a los depredadores. Sin embargo, los resultados mostraron un escaso descenso del peso corporal con el incremento del riesgo de depredación (media = 2,6%, se = 0,64, n = 12). Este resultado, junto con la carencia de efecto del coste de vuelo sobre el peso obtenida en un experimento de manipulación de la superficie alar (ver Carrascal y Polo en prensa), sugieren una alta resistencia al descenso de los niveles de reserva y, por tanto, una mayor complejidad de los procesos de gestión del peso predichos por la teoría disponible, durante la época más restrictiva del invierno. Bautista y Lane (2000) analizan, mediante un experimento de laboratorio, la respuesta de 8 individuos cuando se les somete durante la noche a voces procedentes de un depredador (Cárabo) y de un control (Chotacabras). Los individuos fueron sometidos a 14 llamadas (una por hora) durante la noche, tratando de simular un entorno natural. Los resultados mostraron un incremento del peso al final de la tarde, pero no al inicio de la mañana, en el día siguiente al que escucharon las llamadas nocturnas del depredador con respecto al peso encontrado cuando las llamadas procedieron del ave nocturna no depredadora (media = 0,24g, se = 0,17, n = 8). Esta respuesta satisface la necesidad de incrementar las reservas nocturnas cuando se prevé un aumento del estado de vigilia y, por tanto, del gasto metabólico con respecto al reposo, para evitar el ser capturado por un depredador nocturno y no comprometer el nivel de reservas al inicio de la mañana (Bautista y Lane 2000). Rodríguez y colaboradores (2001) estudian la influencia de la presión de depredación, la visibilidad y la variación espacial en la cobertura vegetal y el tamaño del grupo en el comportamiento antidepredatorio de varias especies forestales del género *Parus*. Sus resultados indican que estas pequeñas aves tratan de evitar los espacios abiertos en los bordes de vegetación en condiciones de baja luminosidad y en las fases crepusculares. El grado de cohesión entre el grupo se incrementa a la hora de cruzar regiones de baja cobertura, que suponen riesgo más elevado a sufrir depredación (Rodríguez *et al.* 2001).

Depredadores

Por su pequeño tamaño y sus hábitos forestales es presa común de aves rapaces medianas y de pequeño tamaño, tanto diurnas (e.g., Gavilán) como crepusculares (e.g., Cárabo, ver Bautista y Lane 2000 y el Mochuelo Chico, ver Rodríguez *et al.* 2001).

Se ha encontrado entre las presas del aguililla calzada (*Hieraaetus pennatus*) (1 ejemplar de un total de 1.105 presas) (García-Dios, 2006).¹

Los pollos y huevos son también depredados por otras especies de aves (e.g., Arrendajo Común), mamíferos y reptiles.

Parásitos y patógenos

Hay muy pocos datos sobre prevalencia de parásitos internos y externos en la especie, lo que impide extraer conclusiones generales acerca de las posibles variaciones poblacionales, estacionales u ontogenéticas en la presencia de parásitos y menos aun sobre las variables que explican la presencia de parásitos y los efectos de la intensidad de infección sobre la historia de vida y la condición de los individuos. Merino y colaboradores (1997) analizaron la presencia de parásitos sanguíneos en una muestra de individuos adultos pertenecientes a 16 especies de

paseriformes del centro de España. Seis de los siete *P. ater* analizados (recogidos en un bosque montano de coníferas de la Sierra de Guadarrama durante el invierno) resultaron infectados, conteniendo todos ellos hematozoos del género *Leucocytozon* y dos de ellos de *Tripanosoma*. Rodríguez y colaboradores (1989) han estudiado las características morfológicas de los ácaros nasales de la especie *Ptilonyssus pari*, procedentes de una muestra de *P. ater* recogidos en Granada. Sin embargo no presentan datos sobre la frecuencia e intensidad del número de parásitos en los individuos y sobre su estado de salud.

Otras contribuciones: 1: Alfredo Salvador. 25-01-2007

Actividad

No hay datos ibéricos.

Dominio vital

No hay datos ibéricos.

Patrón social y comportamiento

Organización social: El patrón social del Carbonero Garrapinos fuera del periodo reproductor es poco conocida en Europa y menos aun en la Península Ibérica. Lluís Brotons (1997b, 1999 y 2000c) ha estudiado la estructura social de una población invernante en un bosque montano de coníferas del este del Pirineo. Es la especie de párido más sociable y las interacciones agonísticas observadas son leves desplazamientos o, a lo sumo, cortas persecuciones en las zonas de alimentación (ver Cramp y Perrins 1993 para más detalles). Sus datos confirman el gregarismo de la especie fuera del periodo reproductor. Los individuos adultos forman pequeños bandos estables (mayoritariamente 1-3 individuos), que explotan áreas del bosque próximas a sus territorios de cría, en las que toleran la presencia de individuos flotantes (Brotons 2000c). Los individuos juveniles, por contra, se mueven en grupos inestables (Brotons 1997c), sensiblemente mayores (>10 individuos; Brotons informa de un grupo de hasta 100 individuos), por áreas más grandes que puede solaparse con la de varios adultos. La organización social de los individuos juveniles no es clara y parece tratarse en su mayoría de individuos transeúntes que pueden ser ocasionalmente reunidos por individuos adultos (Brotons 1999), por las indudables ventajas de defensa frente a depredadores y de búsqueda de alimento que reporta. Esta disposición más laxa de los movimientos de los juveniles favorecería la búsqueda de vacantes en los territorios con vistas a incrementar sus futuras expectativas de reproducción (Brotons 1999).

Brotons y Herrando (2003) han comprobado que variaciones locales de la oferta de alimento determinan cambios locales en la estructura social del Carbonero Garrapinos. En un estudio otoño-invernal realizado en un bosque de coníferas del Pirineo, observaron que el tamaño de los grupos sociales de *P. ater*, pero no es número de estos grupos, se incrementaba hacia los bordes del bosque. Este resultado estuvo asociado con un sensible incremento del número de piñas en los árboles del borde con respecto a los del interior. Sin embargo, esta preferencia por los bordes, más productivos, alcanza un compromiso en los momentos de baja visibilidad cuando el riesgo de sufrir depredación se incrementa. En estos casos la cohesión de grupo se incrementa para compensar este riesgo (Rodríguez *et al.* 2001).

Lluís Brotons (1999) ha estudiado el sistema de señalización del estatus de dominancia de los individuos dentro del bando (ver también Brotons y Haftorn 1998). Analizan si el tamaño del babero negro es utilizado como un indicador honesto del estatus de los individuos, encaminado a reducir la intensidad de las interacciones agonísticas dentro del grupo. Para ello trabajan con la variación natural y realizan un experimento en el que manipulan al alza el tamaño del babero. Sus resultados indican el que el tamaño del babero no se asocia con la jerarquía de dominancia cuando se trabaja con individuos que tienen conocimiento previo unos sobre otros. Sin embargo, cuando los individuos no se conocen, usan el tamaño del babero como un indicador previo de la posible capacidad del competidor al objeto de disminuir los conflictos (Brotons y Haftorn 1998).

Comportamiento sexual: Se dispone de escasos datos sobre comportamiento sexual en la Península Ibérica (Blondel 1985, Fidalgo 1990; ver Cramp y Parrins 1993 para una información

general, y el apartado de biología de reproducción para datos concretos a este respecto). Durante la época de reproducción son solitarios, monógamos y defienden territorios de unos 50-100 m de radio (ver Brotons 1999 para áreas de campeo similares en adultos residentes fuera del periodo reproductor), aunque son menos territoriales que las demás especies de páridos. Al tratarse de una especie de vida corta (típicamente 3-4 años; V. Polo, estimas de recaptura de adultos, datos no publicados) empiezan a criar en el primer año de vida. En muchos casos las parejas se mantienen juntas durante varios años, vinculadas al mismo área de cría. El nido es construido por la hembra, que es la que incuba los huevos. La alimentación de los pollos la realizan ambos progenitores, siendo arañas, áfidos, y en menor medida pequeñas orugas, las presas más frecuentemente recolectadas (Monros *et al.* 1997). El tamaño de las presas que los adultos llevan al nido es menor que en otros *Parus* spp. (media = 4.7 mm, sd = 4.1, n = 906; Monros *et al.* 1997).

Bibliografía

- Affre, G. L. (1980). Distribution altitudinale des oiseaux dans l'est des Pyrénées françaises. *L'Oiseaux et R. F. O.*, 50: 1-22.
- Alonso, J. (1980). *Avifauna del sur de Cádiz, Campo de Gibraltar y comarca de la Janda*. Tesis doctoral. Universidad Complutense. Madrid.
- Álvarez, A. (1989). Avifauna de los pisos de vegetación de la cordillera cantábrica. Tesis doctoral. Universidad de León. León.
- Álvarez, A. (1997). Carbonero garrapinos (*Parus ater*). En: F. J. Purroy (Coord.). *Atlas de las Aves de España (1975-1995)*, pp. 448-449. Lynx Ediciones, Barcelona.
- Barbosa, A., Barluenga, M., Moreno, E. (2000). Effects of body mass on the foraging behaviour of subordinate Coal Tits *Parus ater*. *Ibis*, 142: 428-434.
- Barluenga, M., Barbosa, A., Moreno, E. (2001). Differences in daily mass gain between subordinate species are explained by differences in ecological plasticity. *Ecoscience*, 8: 437-440.
- Bautista, L. M., Lane, S. J. (2000). Coal tits increase evening body mass in response to tawny owl calls. *Acta Ethologica*, 2: 105-110.
- Bautista, L. M., Martin, B., Martinez, L., Mayo, C. (2001). Risk-sensitive foraging in coal tits. *Behaviour*, 138: 69-83.
- Bernis, F. (1966). *Migración en aves. Tratado teórico práctico*. Publicaciones de la Sociedad Española de Ornitología, Madrid.
- BirdLife International (2010). *Parus ater*. En: *IUCN Red List of Threatened Species*. Version 2010.1. <www.iucnredlist.org>
- Blondel, J. (1985). Breeding strategies of Blue Tit and Coal Tit (*Parus*) in mainland and island mediterranean habitats: a comparison. *Journal of Animal Ecology*, 54: 531-556.
- Broggi, J., Brotons, L. (2001). Coal Tit fat-storing patterns during the non-breeding season: the role of resident status. *Journal of Avian Biology*, 32: 333-337.
- Brotons, L. (1997a). Changes in foraging behaviour of the coal tit *Parus ater* due to snow cover. *Ardea*, 85: 249-257.
- Brotons, L. (1997b). Notes on the social status of the coal tit *Parus ater* and the crested tit *Parus cristatus* in the Pyrenees. *Butlletí del Grup Català d'Anellament*, 14: 69-72.
- Brotons, L. (1997c). Home range and winter spacing of the coal tit (*Parus ater*) in the Pyrenees: the impact of food hoarding. *Advances in Ethology*, 32: 306.

Brotons, L. (1998). Status signalling in the coal tit (*Parus ater*): the role of previous knowledge of individuals. *Etologia*, 6: 49-52.

Brotons, L. (1999). *Winter ecology of tits (Paridae) in boreal and subalpine forests: social organisation and the role of food hoarding*. Ph. D. thesis. Universitat de Barcelona.

Brotons, L. (2000a). Individual food-hoarding decision in a nonterritorial coal tit population: the role of social context. *Animal Behaviour*, 60: 395-402.

Brotons, L. (2000b). Winter territoriality and irruptive behavior in the paridae. *Auk*, 117: 807-811.

Brotons, L. (2000c). Winter spacing and non-breeding social system of the coal tit *Parus ater* in a subalpine forest. *Ibis*, 142: 657-667.

Brotons, L. (2001). Use of nest-boxes by the coal tit *Parus ater*: a comparison with natural cavities. *Butlletí del Grup Català d'Anellament*, 16: 9-15.

Brotons, L., Broggi, J. (2003). Influence of morphology on winter residence and recruitment in juvenile coal tits (*Parus ater*) after the post-fledging period. *Ecoscience*, 10: 273-282.

Brotons, L., Haftorn, S. (1999). Geographic variation of the storing behaviour in the coal tit *Parus ater*: the role of winter residency and environmental conditions. *Ibis*, 141: 587-595.

Brotons, L., Herrando, S. (2003). Effect of increased food abundance near forest edges on flocking patterns of coal tit *Parus ater* winter groups in mountain coniferous forests. *Bird Study*, 50: 106-111.

Brotons, L., Magrans, M., Ferrus, L., Nadal, J. (1998). Direct and indirect effects of pollution on the foraging behaviour of forest passerines during the breeding season. *Canadian Journal of Zoology*, 76: 556-565.

Carrascal, L. M. (1984a). Cambios en el uso del espacio en un gremio de aves durante el periodo primavera-verano. *Ardeola*, 31: 47-60.

Carrascal, L. M. (1984b). Organización espacial y temporal de la comunidad de aves de un bosque subalpino de *Pinus sylvestris* del Sistema Central (Sierra de Guadarrama). Tesis de Licenciatura. Universidad Complutense, Madrid.

Carrascal, L. M. (1985). Selección de hábitat en un grupo de aves forestales del Península Ibérica: importancia de la estructura de la vegetación y competencia interespecífica. *Doñana Acta Vertebrata*, 12: 75-92.

Carrascal, L. M. (1988). Influencia del viento en el comportamiento de búsqueda del alimento en un grupo de aves insectívoras forestales. *Miscellanea Zoológica*, 10: 277-285.

Carrascal, L. M., Díaz, L. (2003) Asociación entre distribución continental y regional. Análisis con la avifauna forestal y de medios arbolados de la Península Ibérica. *Graellsia*, 59: 179-207.

Carrascal, L. M., Moreno, E. (1992). Scanning behaviour and spatial niche. *Journal fuer Ornithologie*, 133: 73-77.

Carrascal, L. M., Moreno, E., Tellería J. L. (1990). Ecomorphological relationships in a group of insectivorous birds of temperate forests in winter. *Holarctic Ecology*, 13: 105-111.

Carrascal, L. M., Moreno, E., Valido, A. (1994). Morphological evolution and changes in foraging behaviour of island and mainland populations of Blue Tit (*Parus caeruleus*) – a test of convergence and ecomorphological hypotheses. *Evolutionary Ecology*, 8: 25-35.

Carrascal, L. M., Palomino, D., Lobo, J. M. (2002). Patrones de preferencia de hábitat y de distribución y de abundancia invernal de aves en el centro de España. Análisis y predicción de efecto de factores ecológicos. *Animal Biodiversity and Conservation*, 25: 7-40.

Carrascal, L. M., Polo, V. (1999). Coal tits, *Parus ater*, lose weight in response to chases by predators. *Animal Behaviour*, 58: 281-285.

- Carrascal, L. M., Polo, V. (2006). Effects of wing area reduction on winter body mass and foraging behaviour in coal tits: field and aviary experiments. *Animal Behaviour*, 72 (3): 663-672.
- 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.
- Carrascal, L. M., Tellería, J. L. (1990). Impacto de las repoblaciones de *Pinus radiata* sobre la avifauna forestal del norte de España. *Ardeola*, 37: 247-266.
- Ceballos, P. (1972). Protección de las aves insectívoras. *Memorias de la Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 25: 1-61.
- Cordero, P. J. (1983). *Las aves del Maresme. Catálogo estatus y fenología*. Universitat de Barcelona.
- Cramp, S., Perrins, C. M. (1993). *The Birds of the Western Palearctic*. Vol. VII. Oxford University Press, Oxford.
- De Juana, E. (1980). *Atlas ornitológico de la Rioja*. Instituto de Estudios Riojanos. Logroño.
- Driesel, S., Bachmann, L., Stauss, M., Segelbacher, G., Flach, D., Tomiuk, J. Kompf, J. (2004). High variability of esterase loci in natural populations of *Parus major*, *P-caeruleus*, and *P-ater*. *Biochemical Genetics*, 42: 109-119.
- Fernandez-Juricic, E. (2001). Density-dependent habitat selection of corridors in a fragmented landscape. *Ibis*, 143: 278-287.
- Fernandez-Juricic, E. (2004). Spatial and temporal analysis of the distribution of forest specialists in an urban-fragmented landscape (Madrid, Spain): Implications for local and regional bird conservation. *Landscape and Urban Planning*, 69: 17-32.
- Fidalgo, L. (1990). Breeding patterns of the Coal Tit *Parus ater* and the Great Tit *Parus major* in Pine stands in Portugal. En: *Population biology of passerine birds, an integrated approach*. Blondel, J., Gosler, A., Lebreton, J. D., McCleery, R. (Eds.). pp. 55-64. Springer-Verlag. Berlín.
- Finlayson, C. (1990). The distribution of the coal tit *Parus ater* in southern Spain. *Alectoris*, 7: 86-87.
- Fuentes, M. (1994). Diets of fruit-eating birds: what are the causes of interspecific differences? *Oecologia*, 97: 134-142.
- García-Dios, I. S. (2006). Dieta del aguililla calzada en el sur de Ávila: importancia de los passeriformes. *Ardeola*, 53 (1): 39-54.
- Gill, F. B., Funk, D. H., Silverin, B. (1989). Protein relationships among titmice (*Parus*). *Wilson Bulletin*, 101: 182-197.
- Goller, F. (1987). The song of the Coal Tit (*Parus ater*). Description and communicative function. *Journal fur Ornithologie*, 128: 291-310.
- Gonzalez-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.
- Gutián, J. (1984). *Ecología de una comunidad de Passeriformes en un bosque montano de la Cordillera Cantábrica Occidental*. Tesis doctoral, Universidad de Santiago.
- Gutián, J. (1985). Datos sobre el régimen alimenticio de los passeriformes de un bosque montano de la cordillera cantábrica occidental. *Ardeola*, 32: 155-172.
- Haftorn, S. (1995). *Parus* song repertoires and the Beau-Geste hipótesis. *Journal fur Ornithologie*, 136: 279-283.
- Herrera, C. M. (1978). Ecological correlates of residence and non-residence in a Mediterranean passerine bird community. *Journal of Animal Ecology*, 47: 871-890.

- Herrera, C. M. (1984). A study of avian frugivores, bird-dispersed plants and their interaction in Mediterranean scrublands. *Ecological Monographs*, 54: 1-23.
- Herrera, C. M., Jordano, P., López-Soria, L., Amat, J. A. (1994). Recruitment of a mast-fruited, bird-dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecological Monographs*, 64: 315-344.
- Huertas, D. L., Díaz, J. A. (2001). Winter habitat selection by a montane forest bird. *Canadian Journal of Zoology*, 79: 279-284.
- Jubete, F. (1997). *Atlas de aves nidificantes de la provincia de Palencia*. Asociación de Naturalistas Palentinos. Palencia.
- Kvist, L., Ruokonen, M., Orell, M., Lumme, J. (1996). Evolutionary patterns and phylogeny of tits and chickadees (genus *Parus*) based on the sequence of the mitochondrial cytochrome b gene. *Ornis Fennica*, 73: 145-156.
- Lack, D. (1944). The problem of partial migration. *British Birds*, 37: 122-143.
- Lima, S. L. (1990). The influence of models on the interpretation of vigilance. En: *Interpretation and Explanation in the Study of Animal Behavior: Vol. 2. Explanation, Evolution and Adaptation*. Beckoff, M., Jarnieson, D. (Eds.), pp. 246-267. Westview Press. Colorado.
- Löhrl, H. (1974). Die Tannenmeise. *Neve Brehm-Bücherei*. Vol. 172. Ziemsen, Wittenberg Lutherstadt, 110 pp.
- Lynes, M (1912). Bird-notes in two Andalusian Sierras. *Ibis*, 1912: 454-489.
- Madroño, A., González, C., Atienza, J. C. (Eds.) (2004). *Libro Rojo de Las Aves de España*. Dirección General para la Biodiversidad - Seo/BirdLife, Madrid.
- May, P. G. (1982). Secondary succession and breeding bird community structure: patterns of resource utilization. *Oecologia*, 55: 208-216.
- McNamara, J. M., Houston, A. I. (1990). The value of fat reserves and the tradeoff between starvation and predation. *Acta Biotheoretica*, 38: 37-61.
- McNamara, J. M., Houston, A. I., Krebs, J. R. (1990). Why hoard? The economics of food storing in tits, *Parus* spp. *Behavioral Ecology*, 1: 12-23.
- Merino, S., Potti, J., Fargallo, J. (1997). Blood parasites of passerine birds from Central Spain. *Journal of Wildlife Diseases*, 33: 638-641.
- Monros, J. S., Lacort, P., Iglesias, J. D., Gil-Delgado, J. A. (1997). Nestling diet of coal tits (*Parus ater*) and great tits (*P. major*) in a pine forest (*Pinus sylvestris*) of eastern Spain. *Ardeola*, 44: 239-241.
- Montes, R. M., Armesto, J. J. (1985). Posible competencia entre *Parus ater* y *Parus cristatus* por el lugar de nidificación. *Doñana Acta Vertebrata*, 12: 332-333.
- Moreno, E., Carrascal. L. M. (1993a). Ecomorphological patterns of aerial feeding in oscines (Passeriformes: Passeri). *Biological Journal of the Linnean Society*, 50: 147-465.
- Moreno, E., Carrascal. L. M. (1993b). Leg morphology and feeding postures in four *Parus* species: an experimental ecomorphological approach. *Ecology*, 74: 2037-2044.
- Moreno, J. (1981). Feeding niches of woodland birds in a montane coniferous forest in central Spain during winter. *Ornis Scandinavica*, 12: 148-159.
- Moreno, J., Polo, V., Sanz, J. J., de León, A., Mínguez, E., Veiga, J. P. (2003). The relationship between population means and variances in reproductive success: implications of life history and ecology. *Evolutionary Ecology Research*, 5: 1223-1237.
- Mozetich, I. M., Carrascal, L. M. (1995). The influence of the foraging niche on the behavioural response to increased predation risk in tree-gleaning birds. *Ardeola*, 42: 49-56.

- Muntaner, J., Ferrer, X., Martínez-Vilalta, A. (1984). *Atlas des ocells nidificants de Catalunya i Andorra*. Ketres. Barcelona.
- Obeso, J. R. (1987a). Comunidades de passeriformes en bosques mixtos de altitudes medias de la Sierra de Cazorla. *Ardeola*, 34: 37-59.
- Obeso, J. R. (1987b). Uso del espacio y alimentación de los *Parus* spp. en bosques mixtos de la Sierra de Cazorla. *Ardeola*, 34: 61-77.
- Palomino, D., Carrascal, L. M. (2005). Urban influence on birds at a regional scale: A case study with the avifauna of northern Madrid province. doi:10.1016/j.landurbplan. 2005.04.003.
- Pleguezuelos, J, M. (1992). *Avifauna nidificante de las Sierras Béticas Orientales y Depresiones de Guadix, Baza y Granada. Su cartografiado*. Servicio de Publicaciones, Universidad de Granada, Granada.
- Polo, V. (1999). *Factores que determinan el ciclo diario de ganancia de peso en una población invernal de Carboneros Garrapinos (Parus ater)*. Tesis Doctoral. Universidad Complutense.
- Polo, V., Bautista, L. M. (2002). Daily body mass regulation in dominance-structured coal tit (*Parus ater*) flocks in response to variable food access: a laboratory study. *Behavioral Ecology*, 13: 696-704.
- Polo, V., Bautista, L. M. (2004). Estrategias para administrar las reservas de grasa. Cambios diarios en el peso de las aves pequeñas. *Quercus*, 222: 50-53.
- Polo, V., Bautista, L. M. (2006a). Daily routines of body mass gain in birds: I. An exponential model. *Animal Behaviour*, 72 (3): 503-516.
- Polo, V., Bautista, L. M. (2006b). Daily routines of body mass gain in birds: II. An experiment with reduced food availability. *Animal Behaviour*, 72 (3): 517-522.
- Polo, V., Carrascal, L. M. (1998). Relacion entre la condicion fisica invernal y la capacidad de regenerar plumas en el carbonero garrapinos (*Parus ater*). *Ardeola*, 45: 201-211.
- Polo, V., Carrascal, L. M. (1999a). Shaping the body *distribution* of Passeriformes: habitat use and body mass are evolutionarily and ecologically related. *Journal of Animal Ecology*, 68: 324-337.
- Polo, V., Carrascal, L. M. (1999b). Ptilochronology and fluctuating asymmetry in tail and wing feathers in coal tits *Parus ater*. *Ardeola*, 1999, 46: 195-204.
- Polo, V., Carrascal, L. M. (2008). Nocturnal body mass loss in coal tits *Periparus ater*: the combined effects of ambient temperature and body reserves. *Acta Zoologica Sinica*, 54 (4): 615-621.
- Polo, V., Carrascal, L. M., Metcalfe, N. B. (2007). The effects of latitude and day length on fattening strategies of wintering coal tits *Periparus ater* (L.): a field study and aviary experiment. *Journal of Animal Ecology*, 76 (5): 866-872.
- Potti, J. (1985a). La sucesión de las comunidades de aves en los pinares repoblados de *Pinus sylvestris* del Macizo de Ayllón (Sistema Central). *Ardeola*, 32: 253-277.
- Potti, J. (1985b). *Las comunidades de aves del Macizo de Ayllón*. Tesis Doctoral, Universidad Complutense de Madrid.
- Purroy, F. J. (1974). Contribución al conocimiento ornitológico de los pinares pirenaicos. *Ardeola*, 20: 245-261.
- Purroy, F. J. (1997). Avifauna nidificante en hayedos, quejigales y encinares del Pirineo. *Boletín de la Estación Central de Ecología*, 11: 93-103.

Purroy, F. J., Álvarez, Á., Purroy, J. (2003). Carbonero garrapinos (*Parus ater*). En, R. Martí y J. C. del Moral (Eds.): *Atlas de las Aves reproductoras de España*, pp. 512-513. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-Sociedad Española de Ornitología, Madrid.

Ramírez, Á. (2002). Carbonero garrapinos (*Parus ater*). En: J. C. Del Moral, B. Molina, J. De la Puente y J. Pérez-Tris (Eds.). *Atlas de las Aves Invernantes de Madrid 1999-2001*, pp. 260-261. SEO-Monticola y Comunidad de Madrid, Madrid.

Rodríguez, A., Andren, H., Jansson, G. (2001). Habitat-mediated predation risk and decision making of small birds at forest edges. *Oikos*, 95: 383-396.

Rodríguez, M. B., Ubeda, J. M., Guevara, D. C., Ariza, C. (1989). Acaros del genero *Ptilonyssus* Berlese y Trouessart, 1889 (Mesostigmata: Rhinonyssidae) parasitos de fosas nasales de passeriformes españoles. 6. *Ptilonyssus pari* Fain y Hyland, 1963 y *Ptilonyssus chloris* (Fain 1962). *Revista Iberica de Parasitología*, 49: 151-156.

Román, J., Román, F., Ansola, L. M., Palma, C., Ventosa, R. (1996). *Atlas de aves nidificantes de la provincia de Burgos*. Caja de Ahorros del Círculo Católico (Ed.). Burgos.

Sánchez, A. (1991). Estructura estacional de las comunidades de aves en la Sierra de Gredos. *Ardeola*, 38: 207-231.

Sanz, J. J., Moreno, J., Pancorbo, M. M. (1993). The significance of double broods in the Coal Tit *Parus ater* breeding in a montane coniferous forest in central Spain. *Ardeola*, 40: 155-161.

Sanz-Zuasti, J., Velasco, T. (1999). *Guía de las aves de Castilla y León*. Sánchez, C. (Ed.). Medina del Campo.

Schifferli, A. (1980). *Atlas des Oiseaux nicheurs de Suisse*. Station Ornith. suis. de Sempach. Sempach.

Senar, J. C., Borrás, A. (2004). Sobrevivir al invierno: estrategias de las aves invernantes en la Península Ibérica. *Ardeola*, 51: 133-168.

SEO/BirdLife. (2002). *Tendencias de las poblaciones de aves comunes en España (1996-2001)*. Programa SACRE. Informe 2001. SEO/BirdLife, Madrid.

Spitz, F. (1976). Ecología de las agrupaciones de Passeriformes forestales en el Pirineo Oriental. *Ardeola*, 23: 27-40.

Tait, W. C. (1924). *The Birds of Portugal*. Witherby, H. F., Witherby, G. (Eds.). William Brendon and Son, Ltd, Plymouth.

Tellería J. L. (1981). *La migración de las aves en el Estrecho de Gibraltar. Volumen II: Aves no planeadoras*. Universidad Complutense, Madrid.

Tellería, J. L., Asensio, B., Díaz, M. (1999). *Aves ibéricas II. Paseriformes*. J. M. Reyero (Ed.). Madrid.

Tellería, J. L., Galarza, A. (1990). Avifauna y paisaje en el norte de España: efecto de las repoblaciones con árboles exóticos. *Ardeola*, 37: 229-245.

Tellería, J. L., Galarza, A. (1991). Avifauna invernante en un eucaliptal del norte de España. *Ardeola*, 32: 239-247.

Tellería, J. L., Santos, T. (1994). Factors involved in the distribution of forest birds in the Iberian Peninsula. *Bird Study*, 41: 161-169.

Tucker, G. M., Heath, M. F. (1994). *Birds In Europe: Their Conservation Status*. BirdLife International, Cambridge, UK.

Vila, C., Rodríguez-Teijeiro, J. D. (1992a). Uso del habitat por un grupo de passeriformes en un abetal pirenaico; caracterización y variación estacional. *Historia Animalium*, 1: 99-108.

Polo, V. (2010). Carbonero garrapinos – *Periparus ater*. En: Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Salvador, A., Bautista, L. M. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. <http://www.vertebradosibericos.org/>

Vila, C., Rodríguez-Teijeiro, J. D. (1992b). Resource partitioning in forest passerines: the temporal dimension. *Ardea*, 80: 383-388

Vila, C., Rodríguez-Teijeiro, J. D., Oliva, F. (1996). Diurnal cycles in microhabitat use by forest passerines: consequences for community structure. *Ibis*, 138: 308-314.

Witherby, H. F. (1928). On the birds of Central Spain, with some notes on those of South-East Spain. *Ibis*, 4: 358-436.

Zink, G. (1981). Der Zug europäischer Singvögel. Vol.3. Möggingen.

Revisiones: 25-01-2007; 9-04-2010