

LA SEGREGACION ESPACIAL DE LOS TURDIDOS (TURDIDAE) EN EL SISTEMA CENTRAL

José Luis TELLERÍA*

Jaime POTTI**

INTRODUCCION

Las montañas son excelentes objetivos de estudio ornitológico al permitir analizar en un reducido espacio los factores que inciden en la distribución de grupos de aves de origen y preferencias ecológicas diversas (NOON, 1981). Este hecho es especialmente significativo en el caso de las montañas mediterráneas dado que, en razón de la disyunción boreoalpina (MOREAU, 1954), se configuran como auténticas áreas relictas (UDVARDY, 1969) para numerosas aves de distribución más norteña (BERNIS, 1955; VOOUS, 1960; BLONDEL, 1978; DE JUANA, 1980). Por esta razón, es posible encontrar en una zona reducida formas congénéricas —similares en morfología y comportamiento— de areal diferente cuya segregación espacial puede ser interesante de estudiar desde la óptica de su teórica tendencia a comportarse como unidades ecológicas (KARR y JAMES, 1975; no obstante, ver entre otros GRANT y ABBOT, 1980, y WIENS, 1982).

En este estudio describimos los rasgos generales de la distribución espacial de la familia *Turdidae* (VOOUS, 1977) en las sierras de Guadarrama y Ayllón (Sistema Central, España), donde se reproducen catorce especies distribuidas en siete géneros (*Saxicola*, *Oenanthe*, *Monticola*, *Phoenicurus*, *Erithacus*, *Luscinia* y *Turdus*).

MATERIAL Y METODOS

El método de muestreo utilizado fue el de las estaciones de escucha cualitativa (BLONDEL, 1977) efectuado mediante registros de 20 minutos de duración. Se realizó un muestreo estratificado sobre las formaciones vegetales de mayor significado ornitológico dada su distribución altitudinal, extensión, estructura y relaciones seriales. De esta forma, se analizaron 747 localidades distribuidas a lo largo del gradiente altitudinal de las sierras de Guadarrama y Ayllón (700-2.400 m.s.n.m.). La distribución de dichas muestras, efectuadas en las primaveras de 1976 a 1982, así como los rasgos botánicos y altitudinales más destacados de los pisos de vegetación de las sierras estudiadas, queda expuesta

* Cátedra de Zoología (Vertebrados). Facultad de Biología. Universidad Complutense. 28040 Madrid.

** Departamento de Zoología. Facultad de Ciencias. Universidad de Alcalá de Henares. Alcalá de Henares (Madrid).

TABLA I

Características botánicas de los medios estudiados y número de muestras (n)
Botanical features of studied habitats and number of bird samples (n)

PISO MESOMEDITERRANEO (hasta 1.000 m.s.n.m.)

- A) Campos de cereales (*Triticum*, *Avena*, etc.) n=76
- B) Sotos (*Populus*, *Salix*, etc.) n=46
- C) Encinares (*Quercus rotundifolia*) n=52
- D) Jarales basales (*Cistus ladaniferus*) n=69
- E) Pastizal-Tomillares (*Thymus*, *Lavandula*, etc.) n=27

PISO SUPRAMEDITERRANEO (entre 1.000 y 1.700 m.s.n.m.)

- F) Fresnedas (*Fraxinus angustifolia*) n=47
- G) Robledales (*Quercus pyrenaica*) n=126
- H) Jarales montanos (*Cistus laurifolius*) n=79
- I) Brezales (*Erica aragonensis*) n=76

PISO OROMEDITERRANEO (más de 1.700 m.s.n.m.)

- J) Pinares (*Pinus sylvestris*) n=115
- K) Piornales (*Cytisus purgans*) n=34

en la Tabla I. Más detalles sobre los rasgos ambientales y botánicos de los pisos de vegetación del área estudiada pueden encontrarse en RIVAS-MARTINEZ (1963, 1981 y 1982) y OZENDA *et al.* (1979).

En cada localidad se registró, además de la incidencia de las diversas especies, la altitud sobre el nivel del mar y la estructura de la vegetación mediante un sencillo índice (1: medios herbáceos, caméfitos, etc.; 2: medios arbustivos; 3: medios forestales). Ordenando los datos según la estructura de la vegetación y calculando el baricentro (DAGET, 1977) de dicha distribución es posible expresar sintéticamente las preferencias fisionómicas de las especies. Tanto para esta distribución como para los resultados concernientes a la ocupación de los medios, se calculó la amplitud de habitat mediante el índice $AH=e^{H^*}$ (PIELOU, 1969).

Los resultados se ordenaron según intervalos altitudinales (200 m.) con el fin de establecer las gráficas de distribución altitudinal de las diferentes especies (ver TERBORGH, 1971). En este estudio se han elaborado dos grupos de gráficas altitudinales, correspondientes a los matorrales (*Cistus*, *Erica*, *Cytisus*) y a los bosques (*Q. rotundifolia*, *Q. pyrenaica* y *P. sylvestris*), eliminando del análisis aquellas formaciones vegetales de características estructurales singulares y distribución altitudinal discontinua.

Por último, y con el fin de establecer de forma sintética las características generales de distribución de las diferentes especies de Tóridos en esta zona se realizó un análisis factorial (AF) (ver BHATTACHARYYA, 1981) sobre las frecuencias transformadas logarítmicamente [$x'=\ln(x+1)$] de la matriz de distribución de las especies por medios. Los resultados obtenidos en los factores I y II fueron rotados por el método VARIMAX (ver CALVO, 1982).

TABLA II

Distribución de las frecuencias de aparición de las diferentes especies en los medios considerados (símbolos en la Tabla I); AHF: Amplitud de hábitat; AHE: Amplitud de hábitat estructural; BE: Baricentro estructural.
Frequential profiles of Turdidae species according to the habitats sampled (symbols in Table I); AHF: Habitat breadth; AHE: structural habitat breadth; BE: structural barycenter.

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	AHF	AHE	BE
<i>Turdus merula</i> (TM)	2,63	89,13	40,38	73,92	11,11	76,60	94,44	65,82	53,95	87,83	26,47	9,1	2,2	2,5
<i>Turdus viscivorus</i> (TV)		4,35	5,77	11,59	3,70	8,51	36,51	3,80	3,95	63,48	11,76	5,8	1,8	2,8
<i>Turdus philomelos</i> (TPH)							4,76			2,61		1,9	1,0	3,0
<i>Luscinia megarhynchos</i> (LM)	1,32	95,65	51,92	46,38	7,41	97,87	22,22	5,44	5,26			6,1	2,3	2,5
<i>Luscinia svecica</i> (LS)									3,95		44,12	1,3	1,0	2,0
<i>Erithacus rubecula</i> (ER)		56,52	7,69	2,90		46,81	83,33	30,38	38,16	46,96		6,4	1,8	2,7
<i>Saxicola torquata</i> (ST)	3,95	2,17	3,85	26,09	29,63	10,64	6,35	70,89	25,00		8,82	6,3	2,2	1,9
<i>Saxicola rubetra</i> (SR)							2,38					1,0	1,0	3,0
<i>Oenanthe oenanthe</i> (OO)	11,84				11,11			6,33	39,47		52,94	3,8	1,9	1,6
<i>Oenanthe hispanica</i> (OH)	14,47		5,77	66,67	44,44	2,13	2,38	50,63	9,20			4,9	2,2	1,7
<i>Monticola saxatilis</i> (MSX)				2,90	3,70			8,86	19,74		20,59	3,9	1,3	1,9
<i>Monticola solitarius</i> (MSO)				2,90				2,53				2,0	1,0	2,0
<i>Phoenicurus ochruros</i> (PO)								6,33	15,79	2,61	14,71	3,4	1,0	2,0
<i>Phoenicurus phoenicurus</i> (PP)							0,79			2,61		1,7	1,0	3,0

RESULTADOS Y ANALISIS

En la Tabla II se expone la distribución de las frecuencias de incidencia de las especies en los medios seleccionados, así como los valores de las amplitudes de habitat y baricentro estructural alcanzado por las diferentes aves. En la Figura 1, por otro lado, se representa la distribución de dichas especies en el espacio delimitado por los tres primeros factores del AF (ver Tabla III).

TABLA III

Números-peso de los medios considerados en el análisis factorial
Factor loadings obtained in the habitat factorial analysis

<i>Factor</i> $\Sigma \% \sigma^2$ $\% \sigma^2$	<i>I</i>	<i>II</i>	<i>III</i>
Autovalor	45,136 45,136 4,965	67,444 22,306 2,454	78,796 11,352 1,249
Cereal	-0,070	0,894	0,124
Soto	0,957	-0,116	0,148
Encinar	0,877	0,019	0,359
Jaral basal	0,666	0,509	0,396
Fresneda	0,957	-0,086	0,214
Robledal	0,803	0,099	-0,260
Jaral montano	0,667	0,577	0,148
Brezal	0,566	0,431	-0,485
Pastizal	0,099	0,866	0,312
Pinar	0,703	-0,084	-0,461
Piornal	-0,051	0,301	-0,495

Los resultados del AF nos permiten interpretar los grandes rasgos que contribuyen a segregar a las especies estudiadas en el área y medios considerados. Los factores I y II explican la segregación de las especies en función de la cobertura de los medios, ya que —como puede verse en la Tabla III— marcan una distribución antagónica entre los medios más simples (cereal y tomillar, así como los aclarados piornales cumbreños) en el factor II y los más complejos (bosques) en el factor I, quedando los matorrales en una posición intermedia. El factor III parece diferenciar a las especies en función de un gradiente altitudinal (o bioclimático) al separar los cuatro medios más altos (independientemente de su estructura) de las formaciones típicas de los niveles inferiores. Este último factor contribuye a segregar de forma especialmente clara a las aves ligadas a los medios más simples que, junto con los Túrpidos de preferencias forestales más acentuadas, definen los tres grupos de especies delimitados en la Fig. 1.

Analizando la distribución más pormenorizada de los grupos de especies y, como puede constatarse en la Tabla II y en la mencionada Fig. 1, hay géneros ligados exclusivamente a uno u otro de los extremos del gradiente estructural descrito, como es el caso de *Turdus* (aunque *T. merula*, haciendo alarde de su conocida adaptabilidad —ver DYRCZ, 1969— incide abundantemente en medios

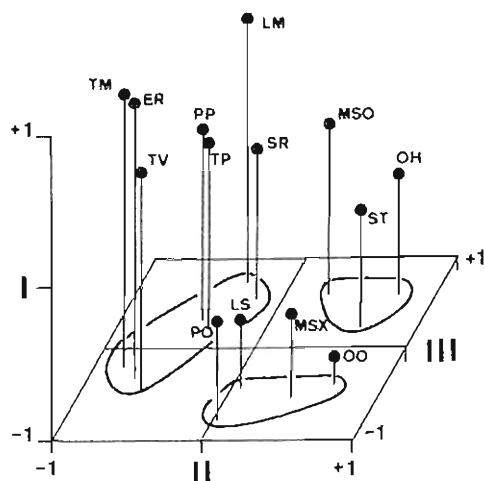


FIG. 1.—Situación de las especies en el espacio definido por los tres factores de la Tabla III. Símbolos como en la Tabla II.

Turdid species position on the space determined by the three factors of Table III. Symbols as in Table II.

arbustivos), *Oenanthe* y *Monticola* (que se establece sobre afloramientos rocosos que surgen en las abruptas zonas donde normalmente se instalan los matorrales). Otros géneros (*Phoenicurus* y *Saxicola*) o grupos de especies íntimamente ligados, como los géneros *Luscinia* y *Erithacus* (ver PETERS, 1964, y VOOUS, 1977), presentan, sin embargo, una selección estructural del habitat más variada. Las dos especies menos abundantes de los dos primeros géneros (*P. phoenicurus* y *S. rubetra*) ocupan medios forestales más o menos degradados, como es el caso de la Tarabilla Norteña (asentada en los rodales de pasto húmedo de los robledales de estas sierras, donde también incide *S. torquata*), mientras que sus respectivos congéneres prefieren medios despejados. La distribución del grupo *Luscinia-Erithacus* demuestra como *L. svecica* ocupa únicamente los matorrales de alta montaña de estas sierras (ver CORLEY SMITH y BERNIS, 1956), mientras que *L. megarhynchos* y *E. rubecula* encuentran su óptimo en los medios forestales. La segregación de estas dos especies, por otro lado, parece clara si atendemos a su desigual distribución altitudinal (Tabla II y factor III de la Fig. 1). Por último, resulta llamativa la segregación en altura de las especies ligadas a los medios menos desarrollados, que contribuye a separar a los dos géneros aquerenciados de forma exclusiva en este tipo de formaciones. Tal y como puede verse, *O. hispanica* y *M. solitarius* ocupan las zonas inferiores, mientras que *O. oenanthe* y *M. saxatilis* se asientan en niveles superiores. A estos dos grupos pueden añadirseles, respectivamente, *S. torquata* y *L. svecica* que presentan, por tanto, una aparente complementaridad en su distribución

—y *P. ochruros*, ligado a las zonas altas— por la abundancia de crestas rocosas existente en las mismas.

Sin embargo, dicho análisis —que evidencia patrones específicos de distribución similares a los descritos en otras montañas mediterráneas (AFFRE y AFFRE, 1980; DE JUANA, 1980) y que demuestra la existencia de una clara segregación en la mayoría de las formas congénéricas (sólo el género *Turdus* no se segrega en base a estos criterios)— no matiza por sí mismo otros importantes aspectos determinantes de la distribución de las especies en estas sierras. En la Fig. 2 se representa la distribución altitudinal de las aves estudiadas en los dos tipos estructurales de medios considerados. Un primer análisis comparativo de

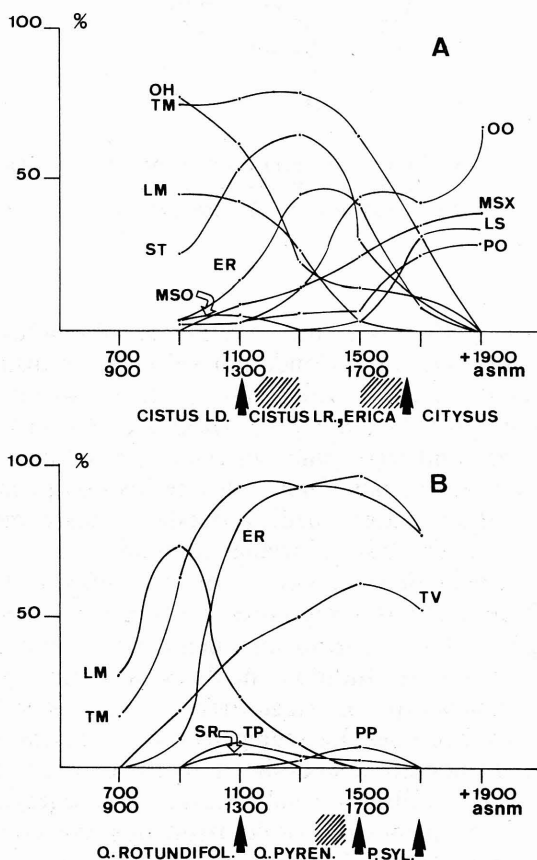


FIG. 2.—Distribución de las especies de Túrvidos a lo largo del gradiente altitudinal delimitado por los matorrales (A) y bosques (B) del Sistema Central. Flechas: ecotonos; superficie rayada: zonas de ecotonía.

Distribution of *Turdid* species along the elevational gradients defined by shrublands (A) and forests (B) of the Sistema Central mountains. Arrows: ecotones; hatched area: ecotony zones.

dichas distribuciones destaca el comentado desigual comportamiento de ambos tipos de formaciones, pues a partir del piso supramediterráneo, especialmente, se asiste en los matorrales a una marcada sustitución altitudinal de especies que, sin embargo, se presenta muy atenuada en los bosques. Sí, siguiendo a TERBORGH (1971), ajustamos los diferentes tipos de distribuciones altitudinales en ambos sustratos a los tres modelos definidos por este autor, las diferencias se matizan. En ningún caso, pese a la concurrencia de especies próximas morfológica y ecológicamente, nos encontramos con distribuciones que puedan interpretarse a la luz del modelo basado en la exclusión competitiva entre formas próximas (importante, sin embargo, en montañas tropicales, ver TERBORGH, 1971, y DIAMOND, 1972). La mayoría de las especies se ajustan bien al modelo basado en la presunta existencia de gradientes altitudinales físicos y biológicos (en nuestro caso delimitados por los pisos bioclimáticos) a los que, paralelamente, responden las aves, por lo que en muchas localidades pueden convivir formas próximas (ver Fig. 2). Resulta llamativa la aparente incapacidad de los medios forestales supra y oromediterráneos para generar gradientes que segreguen a las diferentes especies de Túrpidos que los ocupan. Estas (*T. viscivorus*, *T. merula* y *E. rubecula*) presentan, sin embargo, una distribución altitudinal limitada por la acción de un ecotono (tercer modelo de TERBORGH, 1971). Se trata del abrupto cambio ligado a la desaparición del bosque por encima de los 1.900 m., nivel al que no logran colonizar los matorrales. Igualmente, es posible observar un efecto ecotónico en la sustitución de *E. rubecula* por *L. svecica* en los matorrales a partir del límite superior del piso supramediterráneo. Esta relativa ineficacia de los ecotonos (definidos en los dos tipos estructurales de vegetación), dentro del contexto general de la distribución altitudinal del grupo estudiado, es llamativa, pues no se ajusta a los resultados obtenidos por ABLE y NOON (1976) sobre túrdidos norteamericanos. Estos autores observaron que la compartimentación altitudinal de más de la mitad de las especies analizadas venía condicionada por dichas discontinuidades florísticas.

DISCUSION

Los resultados expuestos en el apartado anterior permiten indicar que la segregación espacial de la mayoría de las formas congénéricas de túrdidos del Sistema Central tiene lugar gracias a las diferencias en sus preferencias estructurales de habitat o en su distribución altitudinal, estrategia a la que parecen ajustarse con frecuencia las aves de áreas con bajas densidades de especies (ver revisión de NOON, 1981).

El análisis de la distribución altitudinal nos ayuda a comprender mejor el papel de la competencia interespecífica que, por lo menos en lo que a las formas congénéricas se refiere, no parece ser un factor fundamental en la distribución de los Túrpidos por estas sierras, pues, como ya hemos indicado, la secuencia de

especies se ajusta al modelo de los gradientes altitudinales de TERBORGH (1971). Según este modelo (Fig. 2), las especies se distribuyen mayoritariamente de forma ajena tanto a los ecotonos como a la distribución del resto de las especies, por lo que las formas congénéricas presentan áreas más o menos amplias de solapamiento. De hecho, y como han señalado ABLE y NOON (1976), este tipo de distribución es congruente con el modelo de FRETWELL (1972), donde se postula la inoperancia de la competencia como factor modulador de la distribución de las aves nidificantes en medios estacionales. En este sentido, WIENS (1977) ha sugerido que en medios fuertemente estacionales, como es el caso de estas montañas, la escasez de recursos en ciertas épocas (por ejemplo, el invierno) puede favorecer un mayor solapamiento en la época de reproducción, al mantener a las poblaciones residentes a densidades muy por debajo de la capacidad de soporte del medio. RABENOLD (1979), por otra parte, ha mostrado cómo estos procesos pueden propiciar incrementos de diversidad en las comunidades reproductoras, de forma contraria a la clásica relación entre estabilidad y diversidad (KLOPPER y MACARTHUR, 1960; KARR, 1976). El elevado porcentaje de migrantes y los modelos estacionales de diversidad en las comunidades estudiadas por nosotros (*datos inéditos*) apuntan también en esta dirección.

La importancia de los gradientes bioclimáticos ligados a la altitud, como inductores de la distribución de los túrdidos en las sierras de Guadarrama y Ayllón constituye un hecho inédito en las montañas estudiadas hasta la fecha (TERBORGH, 1971; DIAMOND, 1972; ABLE y NOON, 1976). Este rasgo tal vez pueda explicarse en función del carácter insular de estas montañas mediterráneas que propicia, en cada uno de sus pisos superiores el asentamiento de especies de aves norteñas de distribución disyunta. Dentro de este contexto, el desigual comportamiento de las aves ligadas a matorrales o bosques pudiera interpretarse como una consecuencia de la incidencia diferencial de los agentes climáticos ligados a la altitud (ver LEBRETON y BROYER, 1981) y de sus pertinentes consecuencias biológicas, ya que los medios forestales son capaces de generar un microclima que modula y atempera las condiciones climáticas generales (ver, por ejemplo, PESSON, 1974). Por otro lado, la ineficacia de los ecotonos en este grupo pudiera relacionarse con su relativa independencia de las características específicas de las formaciones vegetales, dado que son aves que cazan en el suelo los invertebrados que componen su dieta primaveral (ver SIMMS, 1978). Otros grupos, como por ejemplo páridos y fringílidos, sí presentan en estas sierras distribución condicionada por los tipos de bosques (TELLERIA y POTTI, *inédito*).

En consecuencia, podemos concluir que hay una amplia segregación espacial de los túrdidos del Sistema Central que viene determinada por su adaptación a diferentes tipos estructurales de vegetación o a gradientes bioclimáticos ajenos a los límites estrictos impuestos por los ecotonos y en donde no parece tener importancia la exclusión competitiva entre formas congénéricas como fuerza generadora de dicha distribución (ver revisión de SIMBERLOFF, 1982).

AGRADECIMIENTOS

A L. M. Carrascal por la ayuda prestada en la elaboración de los datos.

RESUMEN

En este trabajo se analizan las características de la distribución de siete géneros de la familia *Turdidae* en las sierras de Guadarrama y Ayllón (Sistema Central, España). Con este fin, se realizaron 747 estaciones de escucha cualitativa distribuidas en once medios representativos de dichas montañas (Tabla I), situados a lo largo de todo el gradiente altitudinal delimitado por las mismas (700-2.400 m.s.n.m.). Los resultados quedan expuestos en la Tabla II, donde también se incluyen índices de amplitud estructural y de habitat. Con el fin de sintetizar la información se realizó un análisis factorial sobre los resultados de la distribución por habitats expuestos en la Tabla II. Dicho análisis demuestra que las formas congénéricas tienden a segregarse en función de la estructura de la vegetación y la altitud (Tabla III y Fig. 1).

Un segundo análisis, centrado en la evolución de la frecuencia de aparición de las especies a lo largo de los gradientes de distribución altitudinal continua (bosques de encinas, melojos y pino albar, y matorrales de *Cistus*, *Erica* y *Cytisus*) permite observar la existencia de distribuciones altitudinales acordes con el modelo de los gradientes de Terborgh (1971) (ver Fig. 2). Estos patrones de distribución altitudinal evidencian la poca importancia de los ecotonos y de la exclusión competitiva como determinantes de la distribución del grupo en estas montañas, pese a que en otros gradientes —e incluso en esta misma familia— han demostrado tener una importancia relevante.

SUMMARY

*The spatial segregation of chats and thrushes (Turdidae)
in the Sistema Central Mountains (Spain)*

This paper investigates the patterns of distribution by seven genera of chats and thrushes (*Turdidae*) along the elevational gradient (700-2.400 m.a.s.l.) of the Sistema Central mountains (Spain). The breeding birds in the eleven most extensive habitats (Table I) were censused by the frequential sampling method in 747 plots, yielding relative estimates of abundance and several indices of habitat and structural occupancy over the gradient (Table II). A Factorial Analysis performed on these data demonstrates that segregation of congeneric species in the group is achieved by means both of vegetation structure and altitude (Table III, Fig. 1).

A second analysis centered on the evolution of the specific densities along two different continuous altitudinal gradients (forests of Holm oaks, Pyrenean oaks and Scot pines and shrublands of *Cistus*, *Erica* and *Cytisus*, respectively) shows the existence of altitudinal distributions consistent with Terborgh's (1971) model of distributions over gradients determined by physical and biological factors (Fig. 2). These patterns suggest the scarce importance of ecotones and competitive exclusion as determinants of the turdids distributions in these mountains even though both causes have been implicated to operate in other gradients (and in a related American guild). Results are interpreted in the light of the insular nature of these mountains for northern turdid species and of current views on the ecological relevance of competition in seasonal environments.

BIBLIOGRAFIA

- ABLE, K. P. & NOON, B. R. (1976). Avian community structure along elevational gradients in the northeastern United States. *Oecologia*, 26: 275-294.
AFFRE, G. & AFFRE, L. (1980). Distribution altitudinale des oiseaux dans l'est des Pyrénées françaises. *L'Oiseau et R.F.O.*, 50: 1-22.

- BERNIS, F. (1955). An ecological view of Spanish avifauna with reference to the Nordic and Alpine birds. *Acta XI Congr. Int. Orn.* 1954: 417-423.
- BHATTACHARYA, E. (1981). Theory and methods of factor analysis and principal components. *The use of Multivariate Statistics in Studies of Wildlife Habitat* (Ed. por D. E. Capen). Págs. 72-79. USDA Forest Service.
- BLONDEL, J. (1977). The diagnosis of bird communities by means of frequential sampling. *Pol. Ecol. Stud.* 3(4): 19-26.
- (1978). L'avifaune du Mont Ventoux. Essai de synthèse biogéographique et écologique. *Terre et Vie*, 32, Suppl. 1: 111-145.
- CALVO, F. (1982). *Estadística aplicada*. Ed. Deusto, Bilbao.
- CORLEY SMITH, G. T. H. & BERNIS, F. (1956). Sobre el Pechiazul (*Luscinia svecica cyaneola*) y especialmente su población ibérica. *Ardeola*, 8: 115-125.
- DAGET, Ph. (1977). Ordination des profils écologiques. *Naturalia monspeliensis*. Ser. Bot. 26: 109-128.
- DE JUANA, E. (1980). *Atlas Ornitológico de La Rioja*. Instituto de Estudios Riojanos. Logroño.
- DIAMOND, J. M. (1972). *The Avifauna of the Eastern Highlands of New Guinea*. Nuttall Ornithology Club. Cambridge, Mass.
- DYRCZ, A. (1969). The ecology of the Song Thrush (*Turdus philomelos*) and Blackbird (*Turdus merula*) during their breeding season in an area of joint occurrence. *Ekol. Pol. Ser. A*. 17: 735-793.
- FRETWELL, S. D. (1972). *Populations in a Seasonal Environment*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- GRANT, P. R. & ABBOTT, I. (1980). Interspecific competition, island biogeography and null hypotheses. *Evolution*, 34: 332-341.
- KARR, J. R. (1976). Seasonality, resource availability, and community diversity in tropical bird communities. *Am. Nat.* 110: 973-994.
- & JAMES, F. C. (1975). Ecomorphological configurations and convergent evolution. p.: 258-291 de M. L. Cody y J. M. Diamond (ed.): *Ecology and evolution of communities*. Belknap Press, Cambridge, Massachusetts.
- KLOPPER, P. & MACARTHUR, R. H. (1960). Niche size and faunal diversity. *Am. Nat.* 94: 293-300.
- LEBRETON, P. & BROYER, J. (1981). Contribution à l'étude des relations avifaune/altitude. I. Au niveau de la région Rhone-Alpes. *L'Oiseau et R.F.O.* 51: 265-286.
- MOREAU, R. E. (1954). The main vicissitudes of the European avifauna since the Pliocene. *Ibis*, 96: 411-431.
- NOON, B. R. (1981). The distribution of an avian guild along a temperate elevational gradient: the importance and expression of competition. *Ecol. Monogr.* 51: 105-124.
- OZENDA, P., NOIRFALAISE, A. & TRAUTMANN, W. (1979). *Carte de la Végétation de états membres de Conseil de l'Europe*. Conseil de l'Europe. Strasbourg.
- PESSON, P. (1974). *Ecologie forestière. La forêt: son climat, son sol, ses arbres, sa faune*. Gauthier-Villars. Paris.
- PETERS, P. (1974). *Check-list of Birds of the World 10*. Mus. Comp. Zool. Cambridge, Mass.
- PIELOU, E. C. (1969). *An Introduction to Mathematical Ecology*. Wiley-Interscience. New York.
- RABENOLD, K. N. (1979). A reversed latitudinal diversity gradient in avian communities of eastern deciduous forests. *Am. Nat.* 114: 275-286.
- RIVAS-MARTINEZ, S. (1963). Estudio de la vegetación y flora de las sierras de Guadarrama y Gredos. *Anal. Inst. Bot. A. J. Cavanilles*, 21: 1-325.
- (1981). Les étages bioclimatiques de la végétation de la Péninsule Ibérique. *Anales Jard. Bot. Madrid*, 37: 251-268.
- (1982). *Mapa de las series de vegetación de la provincia de Madrid*. Diputación de Madrid. Madrid.
- SIMBERLOFF, D. (1982). The status of competition theory in ecology. *Ann. Zool. Fennici*, 19: 241-253.
- SIMMS, E. (1978). *British Thrushes*. Collins. London.
- TERBORGH, J. (1971). Distribution on environmental gradients: theory and a preliminary interpreta-

- tion of distributional patterns in the avifauna of the Cordillera Vilcacamba, Perú. *Ecology*, 51: 23-40.
- UDVARDY, M. D. F. (1969). *Dynamic Zoogeography*. Van Nostrand-Reinhold. London.
- VOOUS, K. H. (1960). *Atlas of European Birds*. Nelson. London.
- (1977). List of recent holarctic bird species (Passerines). *Ibis*, 119: 223-250 y 376-406.
- WIENS, J. A. (1977). On competition and variable environments. *Amer. Sci.* 65: 590-597.
- (1982). On size ratios and sequences in ecological communities: are there no rules? *Ann. Zool. Fennici*, 19: 297-308.

[Recibido: 6.6.1984]