

PATRONES GENERALES DE LA DISTRIBUCION INVERNAL DE PASSERIFORMES EN LA PENINSULA IBERICA

Tomás SANTOS*
José Luis TELLERIA*

INTRODUCCIÓN

La importancia de la Península Ibérica en el sistema migratorio del Paleártico Occidental es un hecho destacado desde hace tiempo por MOREAU (1953, 1956) y posteriormente por BERNIS (1960, 1966-1971), quien demostró la significación de este sector del Mediterráneo como cuartel invernal para numerosos migrantes presaharianos. Sin embargo, no toda la Península constituye un territorio invernal homogéneo para las aves, que presentan patrones de distribución y abundancia muy variados según regiones y grupos de especies, como lo han corroborado los estudios migratológicos basados en el material de anillamiento (BERNIS, 1963, 1966-1971; SANTOS, 1982; TELLERIA y SANTOS, 1982; ASENSIO, 1984). Estas diferencias están igualmente ilustradas por una serie de trabajos de carácter local que han ido apareciendo en los últimos años y que abordan el problema de la invernada con un enfoque específico y trófico (HERRERA, 1979, 1981a, 1982a, 1983; JORDANO y HERRERA, 1981), o mediante el estudio de las comunidades invernales (PURROY, 1975, 1977; MUÑOZ-COBO y PURROY, 1980; TELLERIA, 1983a, 1983b; ARROYO y TELLERIA, 1984; GUITIAN, 1984) o su comparación con otras «facies» estacionales de las mismas (HERRERA Y SORIGUER, 1979; HERRERA, 1980; LUIS y PURROY, 1980; SANTOS y SUÁREZ, 1983; SANTOS *et al.* 1983).

Aunque estas investigaciones permiten esbozar un marco general para los distintos patrones de invernada encontrados, falta todavía una aproximación sintética al problema (véase, no obstante, TELLERIA y SANTOS, *en prensa*), precisamente en un momento en que el grado de conciencia sobre la necesidad de planificar eficazmente las estrategias de conservación y protección de la avifauna migrante e invernante exige una comprensión adecuada de los mecanismos implicados en los cuadros de invernada conocidos (Convenio de Bonn, 1976; KUMARI, 1979; GROMADZKI, 1980). En este contexto, los Passeriformes constituyen, gracias a su abundancia, riqueza en especies y ocupación ubicua de los hábitats, un material ideal para estudiar los patrones de invernada de las aves terrestres.

Teniendo en cuenta los antecedentes citados y una serie de datos inéditos propios, en el presente trabajo se perfilan los rasgos generales de la invernada de

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

Passeriformes en la Península Ibérica, en un intento de dar una visión sintética de la misma. Salvo afirmación expresa en sentido contrario, el término invernada se emplea en sentido amplio, refiriéndose al conjunto de los residentes más los invernantes (véase, por ejemplo, HERRERA, 1980).

MATERIAL Y MÉTODOS

Se seleccionaron los datos de 20 comunidades invernales de Passeriformes (véase Apéndice) correspondientes a dos grupos de medios naturales y con una estructura de hábitat claramente diferente (bosques y matorrales) y un tercer grupo representativo de los medios agrícolas, donde se consideraron cultivos herbáceos (secanos cerealistas) y cultivos arbolados (campaña y olivares). Las localidades geográficas se disponen a lo largo de un gradiente (Fig. 1) donde se encuentran representados los principales pisos bioclimáticos de la Península Ibérica (OZENDA *et al.* 1979; RIVAS-MARTÍNEZ, 1981).

El número de estudios tenidos en cuenta es bastante restringido sobre el total de los posibles, lo que se justifica por partida doble. En primer lugar, los utilizables en principio constituyen un conjunto de datos enormemente heterogéneo por lo que se refiere a los métodos y a los tamaños de muestra. En segundo término, algunos están dispersos por buena parte de la geografía peninsular, ilustrando, dada la cantidad de matices bioclimáticos del área, situaciones más o menos concretas representadas por una muestra muy exigua y cuya inclusión significaría «meter ruido» en un estudio de gradientes general y orientativo, lo que, en definitiva, se estima que permite el caudal de los datos

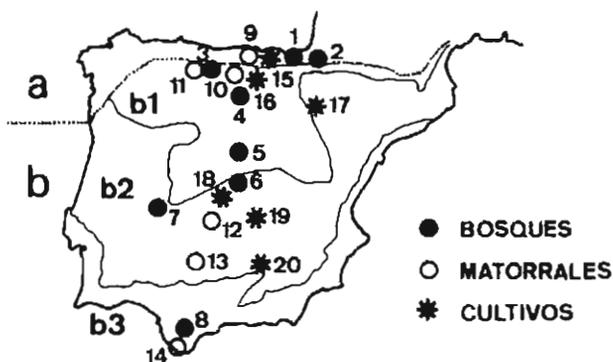


FIG. 1.—Distribución de las localidades de estudio en los principales pisos bioclimáticos de la Península Ibérica; a y b: regiones eurosiberiana y mediterránea; b1, b2 y b3 señalan los pisos bioclimáticos supra, meso y termomediterráneos respectivamente.

[Location of studied localities in the main bioclimatic levels of the Iberian Peninsula; a and b: Eurosiberian and Mediterranean regions; b1, b2 and b3: supramediterranean, mesomediterranean and thermomediterranean bioclimatic levels.]

actuales. Con el fin de solventar estas dificultades y manejar parámetros de comunidad con el menor sesgo posible, se buscó un máximo de homogeneidad en cuanto al tamaño de muestra y el método de censo, de manera que todas las comunidades fueron censadas por el método del taxiado y 15 de ellas de acuerdo con el protocolo recomendado por TELLERIA *et al.* (1983); 11 de las 20 muestras tienen un tamaño de 50 a 100 hectáreas, 7 de 20 a 50 y 2 tienen 114 y 119 respectivamente.

Los parámetros utilizados para caracterizar las comunidades fueron: D (densidad, como número de individuos por 10 hectáreas de superficie), EMR (tasa de energía metabólica, calculada de acuerdo con las ecuaciones de KENDEIGH *et al.*, 1977, y los pesos aportados por BLONDEL, 1969, completados con los de JARVINEN y VAISANEN, 1977, PINOWSKI y KENDEIGH, 1977, y datos inéditos propios) y H' (diversidad, medida mediante el índice de Shannon-Weaver). Se calculó además una medida de diversidad de biomasa (H'Bm) de las comunidades, clasificando los pesos de las especies en clases de 5 gramos y procediendo a calcular las densidades correspondientes a cada clase; sobre estas últimas cifras se estimó la diversidad mediante el índice de Shannon-Weaver. Sobre la base del significado biológico de los diferentes modelos de abundancia encontrados en los agrupamientos de especies (véase la revisión de MAY, 1975), se elaboraron las curvas de abundancia de las comunidades.

La influencia de las condiciones climáticas se ha estudiado explorando las relaciones de D, H' y H'Bm con la precipitación (P) y la temperatura (T) mediante el coeficiente de correlación de Pearson, para lo cual hubo que transformar los valores de D, T y P con vistas a la normalización de los mismos (véase ELLIOT, 1971); los valores de EMR no se utilizaron en razón de su fuerte correlación con los de D ($p < 0,001$ para cada uno de los tres grupos de medios, para los bosques más los matorrales y para todo el conjunto).

Para valorar la influencia conjunta de P y T sobre la estructura de las comunidades se halló la correlación múltiple de estas dos variables climáticas con D, H' y H'Bm, así como las correspondientes correlaciones parciales (DOMENECH, 1977). De acuerdo con los ritmos fenológicos y de productividad de la vegetación en las regiones mediterránea y eurosiberiana (LAUTENSACH, 1967; MOONEY *et al.* 1974; TAYLOR, 1974; véase también el primer párrafo de la discusión), se eligieron los valores medios de enero para T y la media de los valores medios de octubre, noviembre y diciembre para P (los datos se tomaron de ELÍAS y RUIZ, 1977). P y T se comportan como estadísticos independientes para la muestra tomada ($r = -0,005$).

RESULTADOS Y ANÁLISIS

En el Apéndice se exponen los rasgos fundamentales de la estructura de las comunidades, así como su correspondencia con los pisos bioclimáticos y los valores de P y T que las caracterizan climáticamente; los resultados de las

TABLA I

Valores de las correlaciones entre los parámetros estructurales de las comunidades (D, H' y H'Bm) y las variables climáticas consideradas (T y P). A: bosques, B: matorrales, C: cultivos [Pearson's correlation coefficients between the parameters of the communities (D, H' and H'Bm) and the climatic variables (T and P). A: woodlands, B: shrublands, C: cultivations]

A	r_{D-T} : 0,722 *	r_{D-P} : 0,077 n.s.	A-B	$r_{D,TP}$: 0,0706 *
B	r_{D-T} : 0,855 *	r_{D-P} : -0,216 n.s.		$r_{DT,P}$: 0,706 **
C	r_{D-T} : 0,351 n.s.	r_{D-P} : 0,043 n.s.		$r_{DP,T}$: 0,085 n.s.
A-B	r_{D-T} : 0,704 **	r_{D-P} : -0,029 n.s.	A-B-C	$r_{D,TP}$: 0,668 **
A-B-C	r_{D-T} : 0,609 **	r_{D-P} : -0,279 n.s.		$r_{DT,P}$: 0,632 **
				$r_{DP,T}$: -0,347 n.s.
A	$r_{H'-T}$: 0,885 **	$r_{H'-P}$: -0,016 n.s.	A-B	$r_{H',TP}$: 0,590 n.s.
B	$r_{H'-T}$: 0,867 *	$r_{H'-P}$: -0,095 n.s.		$r_{HT,P}$: 0,585 *
C	$r_{H'-T}$: 0,493 n.s.	$r_{H'-P}$: 0,835 *		$r_{HT,T}$: 0,198 n.s.
A-B	$r_{H'-T}$: 0,567 *	$r_{H'-P}$: 0,090 n.s.	A-B-C	$r_{H',TP}$: 0,655 **
A-B-C	$r_{H'-T}$: 0,561 **	$r_{H'-P}$: 0,336 n.s.		$r_{HT,P}$: 0,597 **
				$r_{HT,T}$: 0,409 *
A	$r_{H'Bm-T}$: 0,655 *	$r_{H'Bm-P}$: -0,518 n.s.	A-B	$r_{H'Bm,TP}$: 0,541 n.s.
B	$r_{H'Bm-T}$: 0,813 *	$r_{H'Bm-P}$: -0,220 n.s.		$r_{H'BmT,P}$: 0,522 n.s.
C	$r_{H'Bm-T}$: -0,244 n.s.	$r_{H'Bm-P}$: -0,060 n.s.		$r_{H'BmP,T}$: -0,118 n.s.
A-B	$r_{H'Bm-T}$: 0,532 *	$r_{H'Bm-P}$: -0,167 n.s.	A-B-C	$r_{H'Bm,TP}$: 0,536 n.s.
A-B-C	$r_{H'Bm-T}$: 0,473 *	$r_{H'Bm-P}$: -0,256 n.s.		$r_{H'BmT,P}$: 0,487 *
				$r_{H'BmP,T}$: -0,287 n.s.

correlaciones halladas figuran en la tabla I. Los valores de los cultivos hay que enjuiciarlos en el contexto de la peculiar estructura y origen de la disponibilidad trófica en estos medios artificiales, que forman un conjunto muy heterogéneo para ambos aspectos.

Las correlaciones entre D y T son positivas y significativas, menos para el caso de los cultivos, pero no entre D y P, hecho que viene también corroborado por los bajos valores y la falta de significación estadística de las correlaciones parciales entre D y P. H', y en menor medida H'Bm, sigue tendencias similares, si bien deben interpretarse en un sentido más orientativo debido a las diferencias de tamaño de muestra entre comunidades y a la dependencia de H' de la riqueza de especies (véase MAY, 1975).

La relación encontrada entre D y T (Figs. 2 y 3) se ordena bajo la forma de un gradiente en que T disminuye al pasar de los pisos eurosiberianos costeros y colinos al supramediterráneo de la submeseta norte, para aumentar a continuación progresivamente según se avanza hacia el sur (véase detalles en RIVAS-MARTÍNEZ, 1981). EMR y H' también se ajustan a este gradiente, al tiempo que las comunidades se hacen más equilibradas, aspecto que puede apreciarse igualmente en las correspondientes curvas de abundancia (Fig. 4). Como era de esperar (MAY, 1975), éstas tienden a ser geométricas en los medios de estructura más simple, pasando a distribuciones más uniformes en los más desarrollados, pero además se observa una respuesta clara al gradiente térmico, de forma que

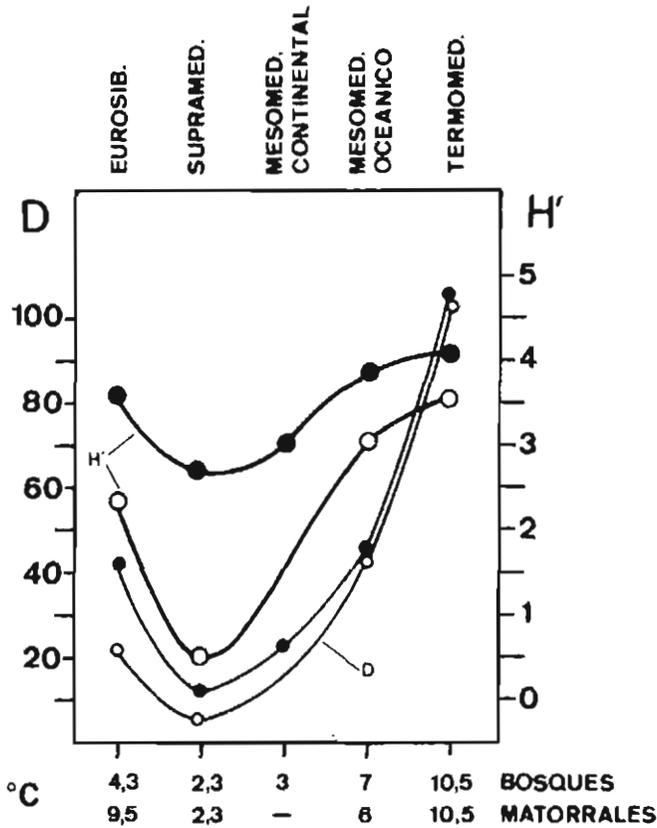


FIG. 2.—Tendencias seguidas por la densidad (D) y la diversidad (H') en cinco pisos bioclimáticos diferentes; las temperaturas corresponden a la media de las temperaturas medias de enero de las localidades representadas en cada uno de estos pisos (véase el apartado de métodos y el Apéndice); los valores de D y H' también son medios. Los símbolos como en la figura 1.

[Trends of density (D) and diversity (H') in five different bioclimatic levels. Temperatures (in centigrade scale) are the mean of the mean temperatures during January in the localities on each level (see methods and Appendix); so, D and H' are characterized by mean values. The signs like figure 1.]

hacia el sur las curvas corresponden en general a un modelo lognormal, mostrando una tendencia a disminuir su pendiente, que se correlaciona negativamente con T (Fig. 5).

DISCUSIÓN

Estos resultados pueden interpretarse en el contexto de la estacionalidad de las dos grandes regiones bioclimáticas ibéricas y sus consecuencias sobre la

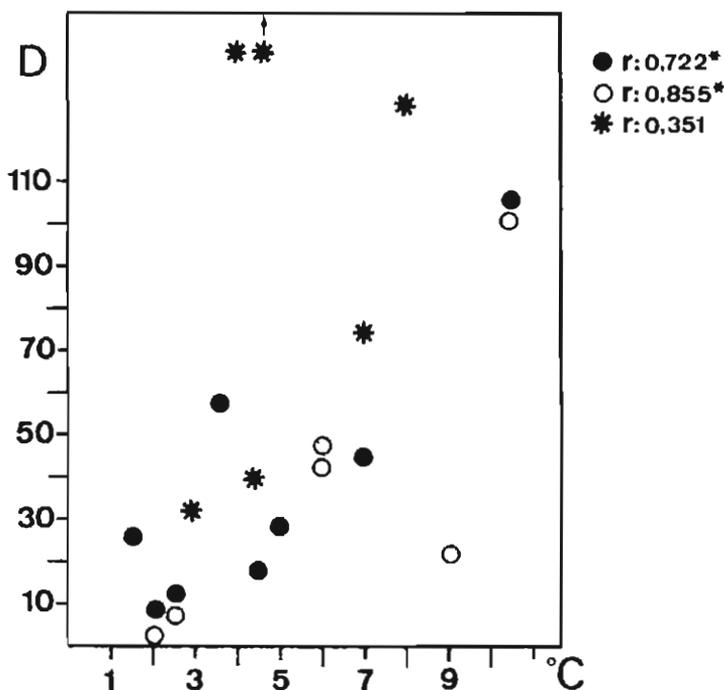


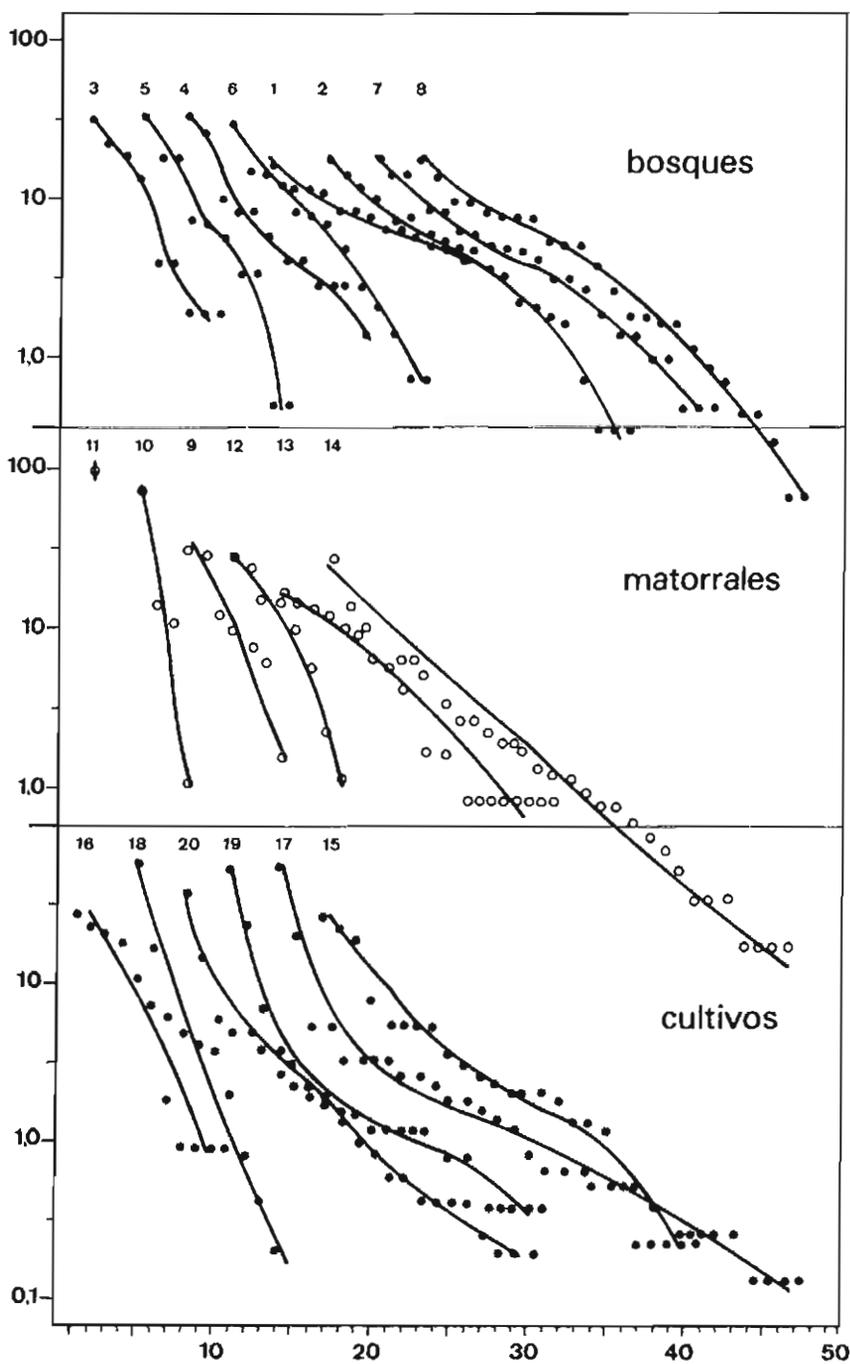
FIG. 3.—Correlación entre la densidad (D) y la temperatura (T) en los tres grupos de comunidades estudiados.

[Density and temperature correlation in the three studied groups of communities.]

productividad invernal, que, en último término, va a decidir sus potencialidades como cuarteles de invernada. En la región eurosiberiana la productividad está básicamente limitada por los efectos de la temperatura, de forma que los valores invernales de este parámetro determinan el nivel y la duración de la actividad vegetativa (LAUTENSACH, 1967; TAYLOR, 1974), que puede durar hasta más de 50 semanas en las costas del norte y oeste de la Península, disminuyendo drásticamente con la altura (LAUTENSACH, 1967). En el mundo mediterráneo, las precipitaciones son el principal factor implicado en la actividad invernal de la vegetación (MOONEY *et al.* 1974; MOONEY, 1981), mientras que las temperaturas no constituyen, en principio, un límite importante a la productividad; sin embargo, el territorio mediterráneo ibérico es un verdadero mosaico bioclimáti-

FIG. 4.—Curvas de abundancia de las comunidades estudiadas. En ordenadas, escala logarítmica decimal de la importancia relativa de cada especie (en porcentajes); en abscisas, secuencia de especies por orden de abundancia.

[Communities abundance-rank diagrams. In ordinates: species relative importance percentage (decimal logarithm scale); in abscissas: sequence of species ordered by rank importance.]



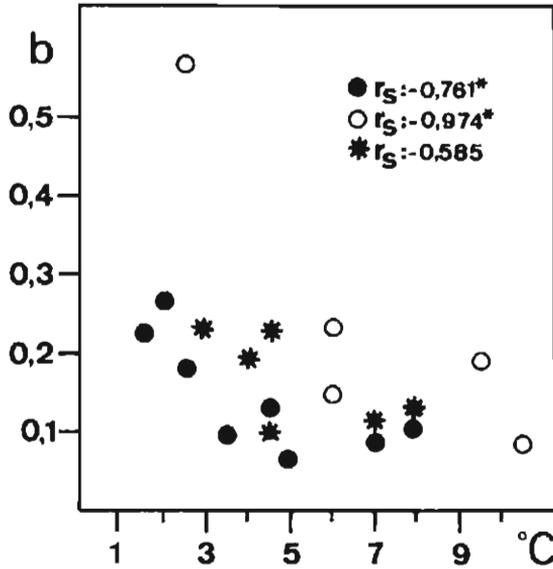


FIG. 5.—Correlación entre la pendiente de las curvas de abundancia (b) de las comunidades y la temperatura de las correspondientes localidades de estudio.
[Correlation between the slope of the community abundance-rank diagrams (b) and the temperature of the respective studied localities.]

co donde se dan cita una gran diversidad de condiciones térmicas que tienen efectos también muy variados sobre la productividad vegetal durante la estación fría (RIVAS-MARTÍNEZ, 1981), de manera que, por ejemplo, en los sectores más crudos del piso mesomediterráneo y en el supramediterráneo y niveles superiores las bajas temperaturas medias invernales afectan de forma decisiva a la actividad vegetal, hasta el punto de que las circunstancias bioclimáticas se asemejan a las encontradas en los niveles eurosiberianos fríos.

Una vez admitido el papel de las lluvias de otoño-invierno como desencadenante primario de los fenómenos de productividad invernal en la región mediterránea, y la regularidad de este fenómeno, se podría proponer la hipótesis de que la temperatura es un buen indicador del grado de disponibilidad trófica y de la capacidad de soporte de invernantes en diferentes territorios de la Península Ibérica, matizando el papel de las precipitaciones en los sectores mediterráneos.

Las tendencias encontradas a lo largo del gradiente bioclimático considerado apoyan este orden de cosas. El descenso de D y EMR al pasar al piso supramediterráneo responde a lo esperado y puede encuadrarse en un contexto geográfico-climático similar y mucho más amplio, donde el papel de la temperatura sobre la invernada de Passeriformes es un hecho establecido. En efecto, toda la Europa atlántica representa un cuartel invernal bastante parecido

al norte de Iberia, donde las áreas de invernada de bastantes poblaciones de presaharianos se sitúan, hasta una latitud que corresponde a la de los Países Bajos, en las regiones costeras y bajas, de fuerte matiz oceánico e inviernos suaves, y en la mitad sur de las Islas Británicas (véase, por ejemplo, ASHMOLE, 1962; DAVIS, 1966; GROMADZKI y KANIA, 1976; LANGSLOW, 1979; LEACH, 1981); en este territorio los efectos negativos de las bajas temperaturas sobre la disponibilidad trófica, y de rechazo sobre estas poblaciones de invernantes, están suficientemente documentados (véase revisión en ELKINS, 1983). Los patrones de distribución y abundancia en el tramo norte del gradiente estudiado de algunos presaharianos típicos (TELLERIA y SANTOS, 1982) y de las comunidades de Passeriformes más extendidas (TELLERIA, 1983a) reflejan igualmente estos hechos.

Hacia el sur, las comunidades de bosques y matorrales se van haciendo progresivamente más densas, alcanzando su máximo en el piso termomediterráneo tras diferenciarse un sector mesomediterráneo más térmico, de influencia oceánica, en el interior del cuadrante suroccidental ibérico (Figs. 1 y 2). Las diferencias entre las comunidades de los medios naturales termomediterráneos y las correspondientes al tramo eurosiberiano templado señalan que aquel territorio es el óptimo para la invernada de Passeriformes en Iberia, óptimo que podría explicarse en razón de una mayor productividad (véase, por ejemplo, NILSSON, 1979, 1984; BOCK, 1982; GRZYBOWSKI, 1982, para las relaciones entre la disponibilidad trófica y la densidad de las poblaciones y comunidades aviares durante el invierno, y a NEWTON, 1981, para una revisión general sobre el tema), pero también de una mayor diversidad de los recursos tróficos disponibles, lo que explicaría los valores obtenidos de $H'Bm$, que sigue en líneas generales el gradiente de termicidad, ajustándose a una correlación positiva entre la diversidad de especies y/o tamaños del alimento (MACARTHUR, 1972; DUNNING y BROWN, 1982; THOMPSON y LAWTON, 1983). Aunque no existen pruebas directas de una mayor diversidad trófica en el área considerada, se sabe que ésta es muy alta, ya que a los fenómenos generales de actividad vegetativa se añade la fructificación de numerosas especies con frutos muy ricos en grasas (HERRERA, 1982b, 1983) y la actividad y disponibilidad de insectos manifiesta unos niveles mínimos (HERRERA, 1981b; FINLAYSON, 1981), de modo que los invernantes pueden mantener una dieta mixta, y de hecho numerosas especies originalmente insectívoras derivan hacia una alimentación frugívora (HERRERA, 1981a, 1982a, 1983; JORDANO y HERRERA, 1981). Las tendencias seguidas por las distribuciones de abundancia apoyan de lleno esta interpretación, ya que las curvas lognormales indican precisamente la acción simultánea de varios factores sobre conjuntos heterogéneos de especies (MAY, 1975).

La atenuación progresiva de las diferencias en la estructura de las comunidades de bosques y matorrales (Apéndice, Fig. 2) a lo largo del gradiente bioclimático constituye un hecho sumamente interesante, que puede interpretarse en el contexto del efecto diferencial del clima mediterráneo sobre la productividad de formaciones vegetales con diferente desarrollo (MOONEY y

KUMMEROW, 1981). Cuanto más sencillo es un medio, más intensamente acusa los efectos estacionales del clima y mayor es su productividad invernal con relación al período anterior del ciclo anual (sequía), de manera que mayor es su capacidad de acogida de aves invernantes foráneas (véase HERRERA, 1978a, 1978b). Las consecuencias de este fenómeno, evidenciadas ya por ARROYO y TELLERIA (1984) en el área de Gibraltar, se hacen más claras al interpretarlas en un ámbito geográfico más amplio, contribuyendo a destacar en mayor medida el especial significado del cuadrante suroccidental de Iberia para la invernada de Passeriformes.

Por último, y a pesar de que constituyen una muestra demasiado corta y selectiva, merece la pena resaltar las altas densidades arrojadas por los cultivos independientemente de su situación bioclimática, lo que sin duda tiene que ver con la naturaleza artificial de los mismos y las consecuencias que de ello se derivan desde un punto de vista trófico (véase TELLERIA y SANTOS, *en prensa*), apuntando la importancia de este tipo de medios en la recepción de una serie de especies invernantes de alimentación granívora y frugívora.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Luis M.^a Carrascal la ayuda prestada en el tratamiento de los datos. Las críticas de Carlos M. Herrera y de un revisor anónimo mejoraron sustancialmente el manuscrito original.

RESUMEN

En este trabajo se analizan los rasgos generales de la invernada de Passeriformes en la Península Ibérica, con objeto de hacer una aproximación global a la misma y explicar los diferentes patrones de abundancia encontrados a través de la geografía peninsular. Se tomaron los datos de veinte comunidades (bosques, matorrales y cultivos) distribuidas a lo largo de un gradiente representativo de los principales pisos bioclimáticos de las regiones eurosiberiana y mediterránea; la influencia de las condiciones climáticas se analizó estudiando las relaciones de la estructura de la comunidad con las precipitaciones otoñales y las temperaturas medias de enero.

Se ha encontrado una correlación positiva entre la densidad y la temperatura para las comunidades invernantes en medios naturales (bosques y matorrales), de modo que éstas pueden ordenarse según un gradiente NNE-SSW con valores mínimos de densidad en el piso supramediterráneo de la submeseta norte y máximos en los sectores mesomediterráneos oceánicos y niveles termomediterráneos del cuadrante suroccidental de Iberia, que aparece por tanto como el óptimo para la invernada de Passeriformes en el territorio estudiado.

Estas diferencias se explican en función de los ciclos de productividad de las regiones mediterránea y eurosiberiana. De acuerdo con el distinto papel que la temperatura y la precipitación juegan en estos dos ciclos, y una vez admitida la importancia de las lluvias de otoño-invierno como desencadenantes primarios de los fenómenos de productividad invernal en el área mediterránea, se propone la hipótesis de que la temperatura puede tomarse como un índice representativo del grado de disponibilidad trófica y de la capacidad de acogida de invernantes en diferentes comarcas ibéricas, matizando el papel de las precipitaciones en la región mediterránea.

Finalmente se apunta el papel de los cultivos en la recepción de importantes contingentes de invernantes.

PALABRAS CLAVE: avifauna invernante; distribución geográfica; gradientes climáticos; *Passeriformes*; Península Ibérica.

SUMMARY

Winter distribution of Passeriformes in the Iberian Peninsula. General patterns

This paper deals with the general features of the wintering of Passeriformes in the Iberian Peninsula in order to obtain a synthetic view of the different abundance patterns. We analyzed the data of twenty communities (woodlands, shrublands and cultivations) arranged through a latitudinal gradient encompassing the main bioclimatic levels of the Eurosiberian and Mediterranean regions. The influence of the climatic conditions was analyzed studying the relationships of the community structure with the autumn precipitations and the mean temperatures of January.

Positive and significant correlations between density and temperature have been found in the communities wintering in natural habitats (woodlands and shrublands). These communities are arranged through a NNE-SSW gradient with the lowest densities in the supramediterranean level and the greatest ones in the oceanic mesomediterranean areas and the thermomediterranean levels of the southwest of Iberia. Thus, this territory is the most favourable as winter ground.

These different densities are explained according to the seasonal productivity of the Mediterranean and Eurosiberian regions. Considering the peculiar role that both temperature and precipitation have in these cycles of productivity, we suggest that the temperature is a representative index of the levels of food and subsequently of the carrying capacity of wintering birds in different Iberian areas, diversifying the role of precipitations in the Mediterranean region; in this region, the rains of autumn-winter are the primary factor explaining the characteristics of the winter productivity.

Finally, we indicate the importance of the cultivations as wintering habitats for bird populations.

KEY WORDS: climatic gradients; geographical distribution; Iberian Peninsula; *Passeriformes*; wintering avifauna.

BIBLIOGRAFIA

- ARROYO, B. & TELLERIA, J. L. (1984). La invernada de aves en el área de Gibraltar (Cádiz, España). *Ardeola*, 30: 23-31.
- ASENSIO, B. (1984). *Migración de aves fringílicas (Fringillidae) a base de resultados de anillamientos*. Tesis doctoral. Universidad Complutense. Madrid.
- ASHMOLE, M. J. (1962). The migration of European thrushes: a comparative study based on ringing recoveries. *Ibis* 104: 314-316, 522-559.
- BERNIS, F. (1960). Migración, problema agrícola y captura del Estornino Pinto (*Sturnus vulgaris*). *Ardeola*, 6: 11-110.
- (1963). Sobre migración de nuestros passeriformes transaharianos. *Ardeola*, 8: 41-119.
- (1966-1971). *Aves migradoras ibéricas*. S.E.O. Madrid.
- BLONDEL, J. (1969). *Synécologie des passereaux résidents et migrants dans le Midi Méditerranéen Français*. C.R.D.P. Marseille.
- BOCK, C. E. (1982). Factors influencing winter distribution and abundance of Townsend's solitaire. *Wilson Bull.* 94: 297-302.
- CARRASCAL, L. M. (en prensa). Caracterización ecológica y biogeográfica de la avifauna de un macizo montañoso vizcaíno (País Vasco). *Munibe*.
- DAVIS, P. (1966). The movements of Pied Wagtails as shown by ringing. *Bird Study*, 13: 147-162.
- DOMENECH, J. M. (1977). *Bioestadística*. Herder. Barcelona.
- DUNNING, J. B. & BROWN, J. H. (1982). Summer rainfall and winter Sparrow densities: a test of the food limitation hypothesis. *Auk*, 99: 123-129.
- ELÍAS, F. & RUIZ, L. (1977). *Agroclimatología de España*. I.N.I.A., Cuaderno núm. 7. Madrid.
- ELKINS, N. (1983). *Weather and bird behaviour*. T & AD Poyser Ltd. London.
- ELLIOTT, J. M. (1971). Some methods for the statistical analysis of samples of benthic invertebrates. Freshwater Biological Association. *Scientific Publication No. 25*. London.
- FINLAYSON, J. C. (1981). Seasonal distribution, weights and fat of passerine migrants at Gibraltar. *Ibis* 123: 88-95.

- GROMADZKI, M. (Ed.) (1980). Proceedings of the «Second Inter. Conf. on the study and conservation of the migratory birds of the Baltic Basin» (Sopot, 25-29 October, 1977). *Acta Orn.* 17.
- GROMADZKI, M. & KANIA, W. (1976). Bird-ringing results in Poland. Migrations of the Starling, *Sturnus vulgaris* L. *Acta Orn.* 15: 279-321.
- GRZYBOWSKI, J. A. (1982). Population structure in grassland bird communities during winter. *Condor*, 84: 137-152.
- GUITIAN, J. (1984). Sobre la importancia del acebo (*Ilex aquifolium* L.) en la ecología de la comunidad invernal de passeriformes en la Cordillera Cantábrica Occidental. *Ardeola*, 30: 65-76.
- HERRERA, C. M. (1978a). Ecological correlates of residence and non-residence in a mediterranean passerine bird community. *J. Anim. Ecol.*, 47: 871-890.
- (1978b). On the breeding distribution pattern of European migrant birds: MacArthur's theme reexamined. *Auk*, 95: 496-509.
- (1979). Datos sobre la dieta invernal del Colirrojo Tizón (*Phoenicurus ochruros*) en encinares de Andalucía Occidental. *Doñana Acta Vertebrata*, 5: 61-71.
- (1980). Evolución estacional de las comunidades de Passeriformes en dos encinares de Andalucía Occidental. *Ardeola*, 25: 143-180.
- (1981a). Fruit food of Robins wintering in southern Spanish Mediterranean scrubland. *Bird Study*, 28: 115-122.
- (1981b). Composición y estructura de dos comunidades mediterráneas de Passeriformes. *Doñana Acta Vertebrata*, 7, 4 (núm. especial): 1-340.
- (1982a). Datos sobre la dieta frugívora del Mirlo (*Turdus merula*) en dos localidades del sur de España. *Doñana Acta Vertebrata*, 8: 306-310.
- (1982b). Seasonal variation in the quality of fruits and diffuse coevolution between plants and avian dispersers. *Ecology*, 63: 773-785.
- (1983). Coevolución de plantas y frugívoros: la invernada mediterránea de algunos passeriformes. *Alytes*, 1: 177-190.
- HERRERA, C. M. & SORIGUER, R. C. (1979). Composición de las comunidades de Passeriformes en dos biotopos de Sierra Morena Occidental. *Doñana Acta Vertebrata*, 4: 127-138.
- JARVINEN, O. & VAISANEN, R. A. (1977). *Constants and formulae for analysing line transect data*. Helsinki.
- JORDANO, P. & HERRERA, C. M. (1981). The frugivorous diet of Blackcap populations *Sylvia atricapilla* wintering in southern Spain. *Ibis*, 123: 502-507.
- KENDEIGH, S. C.; DOL'NIK, V. R. & GAVRILOV, V. M. (1977). Avian Energetics. *Granivorous birds in ecosystems* (Ed. por J. Pinowski & S. C. Kendeigh), págs. 129-204. Cambridge Univ. Press. Cambridge.
- KUMARI, E. (1979). On the study and conservation of the resources of migratory birds in the Baltic Basin. *Ring*, 100: 41-43.
- LANGSLOW, D. R. (1979). Movements of blackcaps ringed in Britain and Ireland. *Bird Study*, 26: 239-252.
- LAUTENSACH, H. (1967). *Geografía de España y Portugal*. Vicens-Vives. Barcelona.
- LEACH, I. H. (1981). Wintering Blackcaps in Britain and Ireland. *Bird Study*, 28: 5-14.
- LUIS, E. & PURROY, F. J. (1980). Evolución estacional de las comunidades de aves en la isla de Cabrera (Balears). *Studia Oecologica*, 1: 181-223.
- MACARTHUR, R. H. (1972). *Geographical Ecology*. Harper & Row. New York.
- MAY, R. M. (1975). Patterns of species abundance and diversity. *Ecology and evolution of communities* (Ed. por M. L. Cody & J. M. Diamond), págs. 81-120. Belknap Press. Cambridge.
- MOONEY, H. A. (1981). Primary production in Mediterranean region. *Ecosystems of the World 11. Mediterranean-type shrublands* (Ed. por F. di Castri, D. W. Goodall & R. L. Specht), págs. 249-255. Elsevier Scient. Publ. Comp. Amsterdam.
- & KUMMEROW, J. (1981). Phenological development of plants in Mediterranean-climate regions. *Idem*, págs. 303-307.
- MOONEY, H. A.; PARSONS, D. J. & KUMMEROW, J. (1974). Plant development in Mediterranean climates. *Ecological studies, Vol. 8. Phenology and seasonality modeling* (Ed. por H. Lieth), págs. 255-267.

- MOREAU, R. E. (1953). Migration in the Mediterranean area. *Ibis*, 95: 329-364.
- (1956). The Iberian peninsula and migration. *Bird Study*, 3: 1-25.
- MUÑOZ-COBO, J. & PURROY, F. J. (1980). Wintering bird communities in the olive plantations of Spain. *Proc. IV Int. Conf. Bird Census Work* (Ed. H. Oelke), págs. 185-189.
- NEWTON, I. (1981). The role of food in limiting bird numbers. *The integrated study of bird populations* (Ed. por H. Klomp & J. W. Woldendorp), págs. 11-30. Elsevier. Amsterdam.
- NILSSON, S. (1979). Seed density, cover, predation and the distribution of birds in a beech wood in Southern Sweden. *Ibis*, 121: 177-185.
- (1984). The relation between the beech mast crop and the wintering of Brambling, *Fringilla montifringilla*, and Woodpigeon, *Columba palumbus*, in south Sweden. *Var Fagelvård*, 43: 135-136.
- OZENDA, P.; NOIRFALISE, A. & TRAUTMANN, W. (1979). *Carte de la Végétation des états membres du Conseil de l'Europe*. Conseil de l'Europe. Strasbourg.
- PINOWSKI, J. & KENDEIGH, S. C. (Ed.) (1977). *Granivorous birds in ecosystems*. Cambridge Univ. Press. Cambridge.
- PURROY, F. J. (1975). Evolución anual de la avifauna de un bosque mixto de coníferas y frondosas en Navarra. *Ardeola*, 21: 669-697.
- (1977). Avifauna nidificante e invernante del robledal atlántico de *Quercus sessiliflora*. *Ardeola*, 22: 85-96.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S. (1981). Les étages bioclimatiques de la végétation de la Péninsule Ibérique. *Actas III Congr. Optima. Anales Jardin Bot. Madrid*, 37: 251-268.
- SANTOS, T. (1982). *Migración e invernada de zorzales y mirlos (género Turdus) en la Península Ibérica*. Ed. Univ. Complutense. Madrid.
- SANTOS, T. & SUÁREZ, F. (1983). The bird communities of the heathlands of Palencia. The effects of coniferous plantations. *Proceed. VII Int. Conf. Bird Census Work*, León, sep. 1981 (Ed. F. J. Purroy), págs. 172-179.
- SANTOS, T.; SUÁREZ, F. & TELLERIA, J. L. (1983). The bird communities of the Spanish Juniper Woodland (*Juniperus thurifera* L.). *Idem*, págs. 79-88.
- SUÁREZ, F. & MUÑOZ-COBO, J. (1984). Comunidades de aves invernantes en cuatro medios diferentes de la provincia de Córdoba. *Doñana Acta Vertebrata*, 11: 45-63.
- SUÁREZ, F. & SANTOS, T. (*en prensa*). Estructura y estacionalidad de las comunidades de aves de un rebollar (*Quercus pyrenaica* Willd.) de la Submeseta Norte. *Folia Vertebrata*.
- TAYLOR, F. G. (1974). Phenodynamics of production in a mesic deciduous forest. *Ecological studies*, vol. 8. *Phenology and seasonality modeling*. (Ed. por H. Lieth), págs. 237-254. Springer-Verlag. New York.
- TELLERIA, J. L. (1983a). La distribución invernal de las aves en el País Vasco Atlántico. *Munibe*, 35: 93-100.
- (1983b). La invernada de las aves en los bosques montanos del País Vasco atlántico. *Munibe*, 35: 101-108.
- TELLERIA, J. L. & SANTOS, T. (1982). Las áreas de invernada de zorzales y mirlos (género *Turdus*) en el País Vasco. *Munibe*, 34: 361-365.
- (*en prensa*). Bird wintering in Spain. An introductory review. *Proc. First Conf. on Birds Wintering in the Mediterranean Regions*. Aulla, Italia, febr. 1984.
- TELLERIA, J. L.; SANTOS, T. & SUÁREZ, F. (1983). The use of line transects in the study of Iberian habitats. Advantages and drawbacks. *Proc. VII Int. Conf. Bird Census Work*, León, sep. 1981 (Ed. F. J. Purroy), págs. 70-78.
- THOMPSON, P. M. & LAWTON, J. H. (1983). Seed size diversity, bird species diversity and interspecific competition. *Ornis Scand.*, 14: 327-336.

APÉNDICE

Rasgos generales de las comunidades estudiadas
[General features of the studied communities]

	Referencias	Piso bioclimático	T	P	D	EMR	H'	H'Bm
A) Bosques (<i>Woodlands</i>)								
1. Hayedo (<i>Fagus sylvatica</i>)	TELLERÍA (1983b)	Eurosiberiano colino	5	157,3	25,9	388,7	3,58	1,73
2. Robledal (<i>Quercus petraea</i>)	PURROY (1977)	Eurosiberiano colino	3,5	206	57,7	1.076	3,72	2,27
3. Rebollar (<i>Q. pyrenaica</i>)	SUÁREZ y SANTOS (en prensa)	Supramediterráneo	2	143	9,7	178	2,53	2,0
4. Sabinar (<i>Juniperus thurifera</i>)	SANTOS et al. (1983)	Supramediterráneo	2,5	94	13,6	345	2,95	2,21
5. Pinar (<i>Pinus sylvestris</i>)	Autores (inédito)	Supramediterráneo	1,5	113	26,2	420,3	2,64	1,48
6. Encinar (<i>Q. rotundifolia</i>)	Autores (inédito)	Mesomediterráneo continental	4,5	83,5	17,2	315,7	3,09	2,19
7. Dehesa (<i>Q. rotundifolia</i>)	Autores (inédito)	Mesomediterráneo oceánico	7	66,8	45	1.233,5	3,87	3,14
8. Alcornocal (<i>Q. suber</i>)	ARROYO y TELLERÍA (1984)	Termomediterráneo	10,5	112,4	108,6	2.215	3,92	2,49
B) Matorrales (<i>Shrublands</i>)								
9. Landa (<i>Erica, Ulex</i>)	CARRASCAL (en prensa)	Eurosiberiano colino	9,5	121	20,6	363,3	2,37	1,65
10. Páramo (<i>Erica, Arctostaphylos</i>)	Autores (inédito)	Supramediterráneo	2,5	55	8,7	267	1,09	1,09
11. Páramo (<i>Erica, Calluna</i>)	SANTOS y SUÁREZ (1983)	Supramediterráneo	2	143	1,1	22,8	0,0	0,0
12. Maquis (<i>Arbustus, Daphne, Cistus</i>)	Autores (inédito)	Mesomediterráneo oceánico	6	73	46,2	889,8	2,68	1,79
13. Acebuchar (<i>Olea, Pistacia</i>)	SUÁREZ y MUÑOZ-COBO (1984)	Mesomediterráneo oceánico	6	89,3	43,1	914,5	3,53	2,51
14. Matorral (<i>Pistacia, Cistus</i>)	ARROYO y TELLERÍA (1984)	Termomediterráneo	10,5	112,4	103,5	2.257,4	3,61	2,33
C) Cultivos (<i>Cultivations</i>)								
15. Campiña atlántica (<i>Farmlands</i>)	Autores (inédito)	Eurosiberiano colino	7	180,3	71,5	1.551,4	3,66	2,18
16. Cereales de secano (<i>grain fields</i>)	Autores (inédito)	Supramediterráneo	3	50,8	33,6	940	2,75	2,44
17. Olivar (<i>Olea europea</i>)	MUÑOZ-COBO y PURROY (1981)	Mesomediterráneo	4,5	48,2	158,7	5.000,7	3,13	2,62
18. Cereales de secano (<i>grain fields</i>)	Autores (inédito)	Mesomediterráneo continental	4,7	36,3	38,8	1.171,4	2,0	1,86
19. Olivar (<i>Olea europea</i>)	MUÑOZ-COBO y PURROY (1981)	Mesomediterráneo continental	4	45,5	144,7	4.657,2	2,69	2,45
20. Olivar (<i>Olea europea</i>)	MUÑOZ-COBO y PURROY (1981)	Mesomediterráneo continental	8	60,3	128,5	3.393,8	3,10	2,38