

IDENTIFICACION E IMPORTANCIA POBLACIONAL DE LOS PETIRROJOS *ERITHACUS RUBECULA* LOCALES DURANTE LA INVERNADA EN EL SUR DE ESPAÑA

Javier PÉREZ-TRIS*¹, Roberto CARBONELL* & José Luis TELLERÍA*

RESUMEN.—*Identificación e importancia poblacional de los Petirrojos Erithacus rubecula locales durante la invernada en el sur de España.* En este trabajo desarrollamos un método para diferenciar a los Petirrojos locales de los migradores durante el invierno en el sur de España, con objeto de estimar su contribución relativa a la población invernante en el Campo de Gibraltar durante el invierno 1998-99. Considerando la variación en la longitud y fórmula alar entre dos poblaciones parcialmente migradoras (Álava y Guadarrama) y una sedentaria (Campo de Gibraltar), desarrollamos una función discriminante que nos permitió clasificar correctamente casi el 80% de los Petirrojos analizados ($n = 135$). La longitud alar (tercera primaria) fue el rasgo de mayor contribución a la diferenciación entre grupos. Utilizando este método, estimamos una proporción de Petirrojos locales en el área del Campo de Gibraltar en torno al 58% ($n = 134$). Esta proporción fue mucho más alta en los hábitats donde cría la especie (70% en bosques) que en los hábitats ocupados sólo durante la invernada (40% en matorrales), sugiriendo una ocupación diferencial de ambos ambientes por los Petirrojos foráneos y el desplazamiento de parte de la población local fuera de las áreas de cría durante el invierno.

Palabras clave: Análisis de funciones discriminantes, diferenciación morfológica, *Erithacus rubecula*, invernada, población migradora, población sedentaria, sur de España.

SUMMARY.—*Identification and numerical importance of local Robins Erithacus rubecula during winter in southern Spain.* Here we develop a method for differentiating between local and migratory Robins during winter in southern Spain, which we applied to estimate their relative proportion in the population wintering in the Campo de Gibraltar area (southern Spain) in 1998-99. To do so, we considered the variation in wing length and wing formula between two partially migratory populations (Álava area, northern Spain, and Guadarrama area, central Spain) and one sedentary population (Campo de Gibraltar). From these, we obtained a discriminant function (Tables 1 and 4) which allowed us to classify correctly almost 80% of the Robins measured ($n = 135$; Tables 2 and 3). Wing length (third primary) showed the highest contribution to between-group discrimination (Fig. 1). By using this method, we estimated that around 58% ($n = 134$) of the Robins wintering in the Campo de Gibraltar area in 1998-99 belonged to the sedentary population. This proportion was much larger in the breeding habitats of these local populations (70% in forests) than in the habitats that are occupied during the winter only (40% in scrublands), suggesting a differential occupation of both environments by foreign Robins and the displacement of part of the residents away from their breeding areas during the winter.

Key words: discriminant function analysis, *Erithacus rubecula*, migratory populations, morphological differentiation, sedentary populations, Southern Spain, wintering.

INTRODUCCION

El estudio de las posibles interacciones entre distintas poblaciones de una misma especie de ave cuando concurren en simpatria en las áreas de migración o de invernada es un tema de gran interés teórico y aplicado del que, sin embargo, se tiene escasa información (Ketterson & Nolan, 1983; Greenberg, 1986; Safriel, 1995; Sherry

& Holmes, 1996). Por ejemplo, y pese a su importancia como área de invernada, todavía se sabe poco sobre las diferencias en la selección de hábitat, rastreo de los recursos, interacciones territoriales, estrategias de acumulación de grasa, gregarismo, etc. entre los paseriformes migradores y los sedentarios en la región Mediterránea (véase, sin embargo, Finlayson, 1981; Cuadrado, 1994). Esto puede explicarse, en par-

* Departamento de Biología Animal I (Vertebrados). Facultad de Biología. Universidad Complutense. E-28040 Madrid, España.

¹ E-mail: jperez@eucmax.sim.ucm.es

TABLA 1

Función discriminante para la morfología alar de Petirrojos pertenecientes a poblaciones parcialmente migradoras y sedentarias, obtenida a partir de 135 individuos capturados en verano en tres localidades ibéricas (véase el texto para más detalles). Se muestran los coeficientes de la función, los coeficientes estandarizados, las correlaciones entre las variables y la función (dentro de grupos) y la significación de las contribuciones individuales de cada variable.

[Discriminant function for the wing size and wing formula of Robins captured during breeding either in an area where they are sedentary and in two areas (pooled) where they are partially migratory (n = 135). The figures shown are the function coefficients, the standardized coefficients, the pooled within-groups correlations between each variable and the discriminant function, and the significance of the individual contribution of each variable.]

	Coeficientes de la función [Function coefficients]	Coeficientes estandarizados [Standardized coefficients]	Correlaciones [Correlations]	P
Constante [Constant]	-42,846			
3ª Primaria [3 rd Primary]	0,776	1,022	0,802	<0,001
Distancia [Distance] P2	0,354	0,404	0,321	0,034
Distancia [Distance] P3	0,179	0,106	0,008	0,614
Distancia [Distance] P4	-1,401	-0,432	-0,057	0,019
Distancia [Distance] P5	-2,394	-0,271	0,055	0,157
Distancia [Distance] P6	0,461	0,335	0,216	0,128
Distancia [Distance] P7	-0,388	-0,348	0,210	0,288
Distancia [Distance] P8	0,895	0,842	0,283	0,063
Distancia [Distance] P9	-0,823	-0,795	0,236	0,111
Distancia [Distance] P10	-0,049	-0,054	0,183	0,884

te, porque la discriminación entre poblaciones locales e invernantes suele ser difícil cuando no presentan diferencias morfológicas obvias. Si, además, no es posible identificar a los individuos mediante el marcado previo en sus áreas de cría, se ha de recurrir a su diferenciación mediante métodos morfométricos o moleculares más o menos elaborados y/o costosos (por ejemplo, Summers *et al.*, 1988; Avise, 1994; Hobson, 1999).

En este trabajo desarrollamos, en primer lugar, un método de diferenciación morfométrica de los Petirrojos *Erithacus rubecula* nativos del Campo de Gibraltar (Cádiz) con respecto a los reproductores en las mesetas y montañas de la mitad norte de la península Ibérica. El área de Gibraltar alberga poblaciones reproductoras de Petirrojos que son mayoritariamente sedentarios (Alonso, 1980; Ceballos & Guimerá, 1992; datos propios inéditos). Por el contrario, la especie sufre en las mesetas y montañas ibéricas una drástica disminución de su abundancia du-

rante el invierno, abandonando muchas localidades de cría (Tellería *et al.*, 1999). Así, a pesar de la llegada de Petirrojos procedentes del centro y norte de Europa para pasar el invierno en las mesetas (Bueno, 1998), la abundancia de la especie en esa región disminuye de primavera a invierno en un 82%, mientras que aumenta en un 686% en las regiones más meridionales (algo que está claramente influido por la llegada de individuos migradores; Pérez-Tris & Tellería, en prep.). Por otro lado, el diferente comportamiento migrador de los Petirrojos ibéricos también se hace evidente a escala individual. Las recuperaciones de anillas muestran que la especie es sedentaria en el sur peninsular, como ponen de manifiesto las abundantes recapturas de Petirrojos en el mismo lugar tanto en primavera como en invierno. Pero también que su tenacidad en las áreas de cría (medida como el tiempo que pasan en ellas fuera de la estación reproductora) es allí mucho mayor que en las mesetas, lo que sugiere el movimiento de una

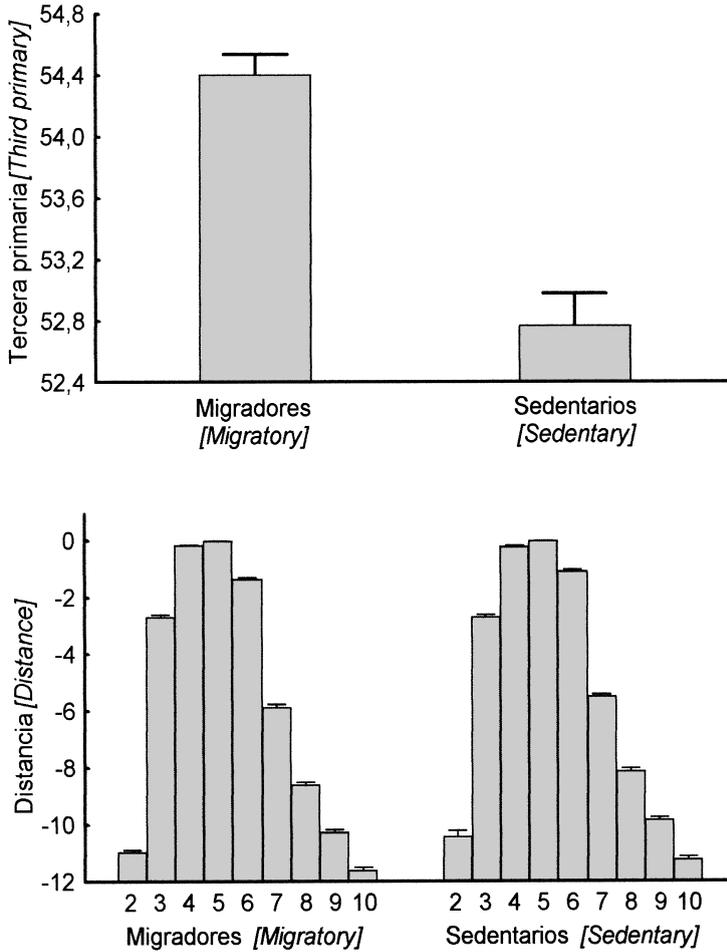


FIG. 1.—Diferencias entre los Petirrojos ibéricos migradores y sedentarios en la longitud de la tercera primaria y las distancias entre cada primaria y la punta del ala (distancias a las primarias, representadas con valores negativos para facilitar la apreciación de la forma del ala). Se muestran las medias en milímetros y sus errores estándar. Los tamaños muestrales se dan en la Tabla 2.

[Differences between migratory and sedentary Iberian Robins in the length of the third primary and in the distances between each primary and the wing tip (negative values are shown for ease of perception of wing shape). Bars are means (in millimeters) and whiskers are standard errors. Sample sizes are given in Table 2.]

parte considerable de los Petirrojos de la mitad norte peninsular (Pérez-Tris & Tellería, en prep.). Dado el carácter clinal de la morfología alar de esta especie y su relación con el comportamiento migrador de sus poblaciones (Cramp, 1988), puede predecirse la existencia de diferencias en la estructura del ala de los Petirrojos de ambas regiones que reflejen el desigual alcance de sus movimientos. Estas diferencias pueden ser útiles para diferenciarlos en

aquellas localidades donde coincidan en simpatría durante el invierno.

En segundo lugar, utilizaremos esta herramienta para valorar la contribución relativa de los Petirrojos locales a la población invernante en la comarca del Campo de Gibraltar. Ésta recibe durante el otoño grandes aportes de Petirrojos foráneos (Tellería, 1981) que aumentan tanto la abundancia como la variedad de ambientes ocupados por la especie (Arroyo & Te-

llería, 1983). No se sabe, sin embargo, si los individuos locales quedan acantonados en los bosques donde crían, tal vez amortiguando la entrada de los migradores, o si se mezclan con estos ampliando su distribución hacia los matorrales de la base de las montañas.

MATERIAL Y MÉTODOS

Durante los meses de junio y julio de 1997 y 1998 capturamos Petirrojos con redes japonesas en tres poblaciones reproductoras diferentes, dos de ellas situadas en la mitad norte de la península Ibérica (Álava, 620 m.s.n.m., 42°55'N, 2°29'O, en el norte de España, y Sierra de Guadarrama, 1100 m, 40°54'N, 3°53'O, en el Sistema Central) y la tercera en el Campo de Gibraltar (Sierra de Ojén, 250 m, 36°01'N, 5°36'O; para una descripción detallada de las áreas de estudio, véase Carbonell & Tellería, 1998). En total, se capturaron 135 individuos de los que 119 fueron jóvenes (34, 48 y 37 aves en Álava, Guadarrama y Ojén, respectivamente). Los 16 adultos fueron sexados de acuerdo con la presencia de placa incubadora y la forma de la protuberancia cloacal (Svensson, 1996). De estos, 9 (3/3/3) fueron machos y 7 (2/3/2) hembras. Medimos tanto la longitud del ala (cuerda máxima) como la tercera primaria de los individuos capturados, si bien seleccionamos ésta última para diferenciar a las poblaciones por ser más fácil de tomar y, por tanto, más repetible (Jenni & Winkler, 1989). Medimos también la distancia entre la punta del ala y cada una de las primarias (distancias a las primarias segunda a décima, numeradas por orden ascendente). Todas las medidas fueron tomadas con 0,5 mm de precisión (véase Svensson, 1996 para más detalles). Una vez completa la toma de datos, procedimos al anillamiento y liberación de los Petirrojos.

De acuerdo con nuestra hipótesis de partida, los Petirrojos de Álava y Guadarrama presentaron una tercera primaria significativamente mayor que los de la sierra de Ojén ($F_{2,132} = 22,70$; $P < 0,001$). Un test de Tukey demostró, además, que las dos primeras poblaciones no diferían significativamente entre sí ($P = 0,73$) mientras que sí que lo hacían con la de Ojén ($P < 0,001$ en ambos casos). Por esta razón, los individuos de las dos localidades norteñas fueron incluidos en un único grupo. Con estos Peti-

rojos realizamos un análisis de funciones discriminantes (Manly, 1994; StatSoft, 1996) para diferenciar a las aves de las mesetas (migradoras, desde ahora) de las del sur (sedentarias). Dado que las proporciones de jóvenes y de adultos de cada sexo fueron homogéneas en estos dos grupos ($\chi^2_2 = 0,04$; $P = 0,98$), se analizaron conjuntamente todos los individuos con el fin de obtener una función igualmente válida para todos los segmentos poblacionales. Todas las variables consideradas fueron incluidas en la función, a pesar de que algunas de ellas no contribuyesen significativamente a la discriminación entre grupos. Esta decisión de utilizar la función saturada se tomó por motivos prácticos, dado que es más sencillo (y por ello ofrece una mayor repetibilidad) medir la fórmula alar completa que medir sólo las distancias a algunas de las primarias por separado. Para examinar la validez de la función discriminante así obtenida, realizamos 50 repeticiones del análisis con pares de grupos de 67 y 68 individuos seleccionados al azar a partir de la muestra original, pero de forma que mantuviesen la misma proporción de migradores y sedentarios que ésta. En cada repetición, utilizamos una de las submuestras para generar una nueva función discriminante y la otra para comprobar su eficacia por medio del porcentaje de clasificaciones correctas. Para evitar sesgos debidos a la presencia de un Petirrojo migrador más en los grupos de 68 individuos, generamos de modo sistemático el mismo número de funciones con cada tamaño de submuestra. Una vez realizadas las 50 repeticiones, calculamos el porcentaje medio de clasificaciones correctas y su intervalo de confianza al 95%.

Una vez desarrollado el método de diferenciación, lo aplicamos para obtener la proporción de individuos sedentarios en el invierno de 1998-99 en el Campo de Gibraltar, así como la representación poblacional de los Petirrojos sedentarios y migradores en las áreas de cría de la especie y en aquéllas que sólo son ocupadas en invierno. Durante los meses de diciembre y enero capturamos Petirrojos con redes japonesas en nueve localidades diferentes. Cinco de ellas son lugares de cría (bosques de *Quercus suber* y *Q. canariensis*), mientras que las cuatro restantes sólo son ocupadas durante la invernada (matorrales de *Pistacia lentiscus*, *Olea europaea sylvestris*, etc.). Una vez clasificados los individuos capturados en invierno, es-

timamos la proporción de Petirrojos sedentarios en la población invernante en el área del Campo de Gibraltar, así como la importancia relativa de cada grupo en los hábitats de cría e invernada teniendo en cuenta el posible nivel de error cometido en la clasificación de los individuos.

RESULTADOS

El análisis de funciones discriminantes realizado con los Petirrojos capturados en verano proporcionó una función significativa (Lambda de Wilk = 0,66, aproximación de Rao: $F_{10,124} = 6,50$; $P < 0,001$; Tabla 1) que permitió clasificar correctamente al 79% de los individuos (Tabla 2). La longitud de la tercera primaria mostró la mayor contribución individual a la diferenciación entre grupos (Tabla 1). Alrededor del 35% de la variación en los valores discriminantes pudo ser explicada por las diferencias entre los migradores y los sedentarios, considerando todas las variables combinadas (correlación canónica: $r = 0,59$). La capacidad de clasificación de nuestra función discriminante fue homogénea tanto entre migradores y sedentarios ($\chi^2_{\text{Yates}} = 0,01$; $P = 0,92$; frecuencias en la Tabla 2), como entre clases de edad y sexos (un macho, dos hembras y 25 jóvenes fueron clasificados incorrectamente, $\chi^2_2 = 0,78$; $P = 0,68$), a pesar del conocido dimorfismo sexual del Petirrojo en longitud alar (Cuadrado,

1991; Madsen, 1997). Por otra parte, y considerando sólo los adultos, el porcentaje de clasificaciones correctas fue homogéneo entre machos y hembras (Test Exacto de Fisher, $P = 0,55$). Este resultado se mantuvo al considerar solamente los individuos capturados en el norte (seis machos y tres hembras correctamente clasificados; Test Exacto de Fisher, $P = 0,18$) y en el sur ($2/2$, $P = 0,99$). Las 50 repeticiones de análisis realizadas con grupos aleatorios proporcionaron un porcentaje medio de clasificaciones correctas del 77% (Tabla 3), muy próximo al obtenido utilizando la muestra completa. Teniendo en cuenta la menor potencia de estos análisis debida a la reducción a la mitad del tamaño muestral, este resultado confirma la validez de nuestro método.

Una vez desarrollada y examinada la función discriminante, clasificamos los Petirrojos capturados durante el invierno como migradores o sedentarios calculando sus valores de clasificación para cada grupo (Tabla 4). De un total de 134 Petirrojos capturados, cuatro fueron controles de individuos anillados en verano, que no fueron clasificados al tratarse de repeticiones. Utilizando los 130 restantes, obtuvimos un porcentaje de Petirrojos sedentarios en el área del Campo de Gibraltar del $57,91 \pm 10,71\%$ (media e intervalo de confianza al 95%; $n = 9$ localidades). Los Petirrojos clasificados como locales dominaron en los hábitats de cría (55 locales frente a 24 migradores), mientras que contribuyeron tanto como los clasificados como

TABLA 2

Matriz de clasificación proporcionada por la función discriminante detallada en la Tabla 1 (clasificaciones incorrectas en cursiva) y porcentajes de clasificaciones correctas.

[Classification matrix provided by the discriminant function detailed in Table 1 (incorrect classifications are indicated in italics) and percentage of correct classifications.]

	Clasificación observada [Observed classification] (n)	Clasificación esperada [Predicted classification]		% correctas [% correct]
		Migradores [Migratory]	Sedentarios [Sedentary]	
Petirrojos migradores <i>[Migratory Robins]</i>	93	73	20	78,49
Petirrojos sedentarios <i>[Sedentary Robins]</i>	42	8	34	80,95
Ambos grupos <i>[Both groups]</i>	135	81	54	79,26

TABLA 3

Porcentaje medio de clasificaciones correctas, con su error estándar e intervalos de confianza al 95%, obtenido tras realizar 50 repeticiones del análisis de funciones discriminantes descrito en la Tabla 1, con pares de grupos seleccionados al azar a partir de la muestra original (para más detalles véase el texto).

[Mean percentage of correct classifications, with standard errors and 95% confidence intervals, obtained after performing 50 discriminant function analyses as described in Table 1, but using pairs of groups randomly selected from the original sample.]

	Porcentaje observado de clasificaciones correctas [Observed percentage of correct classifications]		
	(n)	Media \pm se [Mean \pm se]	Intervalo de confianza al 95% [95% confidence interval]
Petirrojos migradores [Migratory Robins]	50	76,09 \pm 1,11	73,86 – 78,32
Petirrojos sedentarios [Sedentary Robins]	50	79,64 \pm 1,04	77,54 – 81,74
Ambos grupos [Both groups]	50	77,21 \pm 0,90	75,41 – 79,01

TABLA 4

Ecuaciones de clasificación utilizadas para diferenciar Petirrojos migradores y sedentarios, correspondientes a la función discriminante detallada en la Tabla 1. Los individuos se asignan al grupo para cuya ecuación dan un resultado mayor. Las ecuaciones se resuelven sumando la constante a los productos de multiplicar cada coeficiente por el valor de su correspondiente medida morfológica (StatSoft, 1996).

[Classification equations for both migratory and sedentary Robins, corresponding to the discriminant function described in Table 1. New individuals are assigned to the group for whose equation they give the highest result. Equations are solved by adding the value of the constant to the sum of products of each coefficient multiplied by its corresponding morphological trait (StatSoft, 1996).]

	Coeficientes [Coefficients]	
	Migradores [Migratory]	Sedentarios [Sedentary]
Constante [Constant]	-1.078,81	-1.013,56
3ª Primaria [3 rd Primary]	39,98	38,77
Distancia [Distance] P2	5,09	4,54
Distancia [Distance] P3	23,01	22,73
Distancia [Distance] P4	-53,94	-51,76
Distancia [Distance] P5	-93,34	-89,63
Distancia [Distance] P6	13,13	12,42
Distancia [Distance] P7	-12,16	-11,56
Distancia [Distance] P8	15,81	14,42
Distancia [Distance] P9	-33,22	-31,94
Distancia [Distance] P10	-11,50	-11,58

foráneos a la ocupación invernal de los matorrales de la periferia de la sierra (27 locales frente a 28 migradores). Dado que la función discriminante clasificó igualmente bien a migradores y sedentarios, es improbable que nues-

tra estima de la proporción global esté seriamente sesgada por errores de clasificación. Sin embargo, estos errores sí deben ser tenidos en cuenta al estudiar los patrones de ocupación de las áreas de cría y de invernada. Asumiendo

un 21% de errores en la clasificación de los individuos (Tabla 2), la representación de cada fracción poblacional en los matorrales se desvía significativamente de la que cabría esperar en ausencia de individuos sedentarios ($\chi^2_1 = 23,98$; $P < 0,001$). Sin embargo, la entrada de Petirrojos foráneos en las áreas de cría de los locales es sólo marginalmente superior que la que cabría esperar teniendo en cuenta el nivel de error de nuestra función discriminante ($\chi^2_1 = 3,67$; $P = 0,055$).

DISCUSIÓN

La utilidad del análisis discriminante para identificar individuos de diferentes grupos poblacionales en simpatria ha sido ya demostrada en otras ocasiones (Summers *et al.*, 1988; Pérez-Tris *et al.*, 1999). Su utilidad práctica radica en su capacidad para diferenciar, de manera inmediata, una gran cantidad de individuos, evaluando además el error que se puede cometer en su identificación. Esto permite evitar el uso de rasgos morfométricos aislados con elevado solapamiento entre grupos. En el caso del Petirrojo, por ejemplo, las diferencias descritas para la estructura y coloración del plumaje entre las distintas poblaciones europeas son solamente apreciables examinando extensas colecciones de ejemplares (Cramp, 1988; Svensson, 1996). De hecho, aunque existe un gradiente de acortamiento y de aumento de la redondez del ala hacia el sur, el solapamiento entre poblaciones hace imposible la utilización por separado de estos rasgos como criterios únicos de diferenciación (Fig. 2). Es probable que este solapamiento, acentuado en la península Ibérica, limite la capacidad discriminante de nuestro modelo (un 21% de clasificaciones erróneas). En cualquier caso, los Petirrojos de origen escandinavo y centroeuropeo que componen el grueso de la población invernante en el área de Gibraltar (Tellería, 1981; véase también Bueno, 1998), tienen rasgos de tipo migrador aun más exagerados que los del norte peninsular (Fig. 2; Cramp, 1988). Por esta razón, es previsible que estos Petirrojos foráneos sean más fácilmente discriminados por una función capaz de separar a las poblaciones ibéricas y que, como consecuencia, el nivel de error real se reduzca al aplicar el método durante el invierno. Aunque esta aseveración debiera ser confirmada por estu-

dios posteriores, entendemos que asumir un porcentaje de error del 21% durante el invierno es, cuando menos, una estrategia conservadora.

Aunque el porcentaje de Petirrojos no ibéricos invernantes en el sur peninsular puede variar considerablemente entre años (Herrera, 1998), los controles de Petirrojos locales durante el invierno (el 9,5% de los 42 marcados durante los dos veranos anteriores como reproductores en el Campo de Gibraltar), junto con el elevado número de individuos clasificados como residentes, apoyan el carácter sedentario de las poblaciones gaditanas y su elevada contribución al conjunto de la población invernante en aquellas áreas donde se encuentran presentes. El Petirrojo cría en los alcornocales y quejigales de las sierras del Campo de Gibraltar en densidades relativamente altas (15 aves/10 ha en la Sierra de Ojén; datos propios inéditos). Estas densidades aumentan durante el invierno, alcanzando valores medios de 17 aves/10 ha en los bosques de la sierra y de 15 aves/10 ha en los matorrales de la periferia (Arroyo & Tellería, 1983). A tenor de nuestros resultados, este incremento numérico y la colonización de los matorrales utilizados por la especie durante el invierno parecen deberse tanto al aporte masivo de individuos foráneos (Tellería, 1981) como al reclutamiento primaveral de la población local de Petirrojos y su posterior expansión hacia los matorrales de la periferia de las sierras, cuya calidad como área de invernada podría superar a la de los bosques dado que los frutos que consume la especie son más abundantes en esos ambientes (Herrera, 1981; Jordano, 1989). Sin embargo, el carácter territorial del Petirrojo durante el invierno parece estar más relacionado con la defensa de buenos refugios ante los depredadores que con el monopolio de zonas de alimentación (Cuadrado, 1997). Por esta razón, los bosques podrían ser preferidos por el Petirrojo como una zona de invernada más segura que los matorrales, dado que en aquéllos los frutos son también muy abundantes y, como en los matorrales, se mantienen disponibles durante todo el invierno (obs. pers.). En este caso, la tenacidad de los Petirrojos sedentarios en sus áreas de cría (lo que les facilitaría el mantenimiento de sus territorios frente a los migradores que fuesen llegando en otoño; Tobias, 1997), así como las habilidades competitivas de cada individuo independientes de su origen, favorecerían la ex-

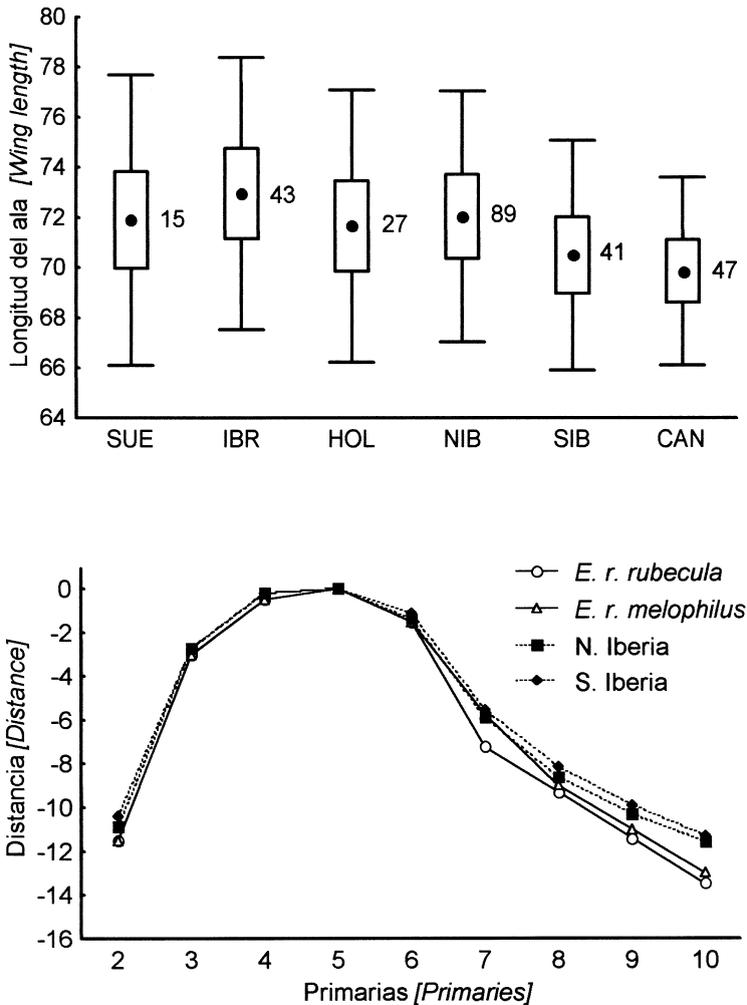


FIG. 2.—Arriba, variación en la longitud del ala de los Petirrojos en el Paleártico Occidental (medias, desviaciones típicas, rangos teóricos $[\bar{x} \pm 3 \text{ sd}]$ y tamaños muestrales; SUE, Suecia; IBR, islas Británicas; HOL, Holanda; NIB, norte ibérico; SIB, sur ibérico; CAN, islas Canarias). Abajo, variación entre las subespecies europeas y los Petirrojos ibéricos en la fórmula alar (distancias medias entre cada primaria y la punta del ala, con valor negativo). Los datos para las aves no ibéricas han sido obtenidos de Cramp (1988), interpolando los valores para la 8ª y 9ª primarias. Todas las medidas se dan en milímetros.

[Above, variation in wing length of Robins in the Western Palearctic (means, standard deviations, theoretical ranges $[\bar{x} \pm 3 \text{ sd}]$ and sample sizes. SUE, Sweden; IBR, British Islands; HOL, The Netherlands; NIB, Northern Iberia; SIB, Southern Iberia; CAN, Canary Islands). Below, variation among European subspecies and Iberian Robins in wing formula (mean distances between each primary and the wing tip, negative values). Data for non-Iberian Robins have been obtained from Cramp (1988), after interpolating the values for the 8th and the 9th primaries.]

clusión de los individuos migradores y de un porcentaje considerable de los sedentarios, que se verían abocados a ocupar los matorrales de la periferia de las sierras. En cualquier caso, si

el ocupar bosques o matorrales se tradujese en diferentes costes y beneficios para los Petirrojos, los patrones de distribución diferencial entre tipos de hábitat que se describen en este tra-

bajo podrían constituir un mecanismo de ajuste demográfico para la especie durante el invierno (Pulliam & Danielson, 1991; Sherry & Holmes, 1996; Rodenhouse *et al.*, 1997).

AGRADECIMIENTOS.—A Alvaro Ramírez por su ayuda en el trabajo de campo. Agradecemos a las Agencias de Medio Ambiente de la Diputación Foral de Alava, Comunidad Autónoma de Madrid y Junta de Andalucía la concesión de los permisos para capturar aves y a D. Carlos Masaveu Mora-Figueroa las facilidades para trabajar en la finca El Ojén. Mariano Cuadrado, Juan Carlos Senar y un revisor anónimo mejoraron sustancialmente una versión preliminar de este trabajo. Este trabajo ha sido financiado por los proyectos PB92-0238 y PB97-0325 del Ministerio de Educación y Cultura. Durante su desarrollo, J. P-T. disfrutó de una Beca Predoctoral de la Universidad Complutense de Madrid.

BIBLIOGRAFÍA

- ALONSO, J. 1980. *Avifauna del sur de Cádiz, Campo de Gibraltar y comarca de La Janda*. Tesis Doctoral. Universidad Complutense. Madrid.
- ARROYO, B. & TELLERÍA, J. L. 1983. La invernada de las aves en el área de Gibraltar. *Ardeola*, 30: 23-31.
- AVISE, J. C. 1994. *Molecular markers, natural history, and evolution*. Chapman & Hall. New York.
- BUENO, J. M. 1998. Migración e invernada de pequeños turdinos en la península Ibérica. V. Petirrojo (*Erithacus rubecula*). *Ardeola*, 45: 193-200.
- CARBONELL, R. & TELLERÍA, J. L. 1998. Selección y uso del hábitat por cinco poblaciones ibéricas de Curruca Capirota (*Sylvia atricapilla*). *Ardeola*, 45: 1-10.
- CEBALLOS, J. J. & GUIMERÁ, V. M. 1992. *Guía de las aves de Jerez y de la provincia de Cádiz. Atlas ornitológico de las especies nidificantes*. Biblioteca de Urbanismo y Cultura. Jerez.
- CRAMP, S. (Ed.). 1988. *The Birds of the Western Palearctic. Vol. V*. Oxford University Press. Oxford.
- CUADRADO, M. 1991. Wing length criteria for sex determination of Robins *Erithacus rubecula* wintering in southern Spain. *Ornis Svecica*, 1: 55-57.
- CUADRADO, M. 1994. Site-tenacity and life-time expectancy of resident and overwintering Blackcaps *Sylvia atricapilla* in the Mediterranean. *Ringing & Migration*, 15: 58-59.
- CUADRADO, M. 1997. Why are migrant Robins (*Erithacus rubecula*) territorial in winter? The importance of the anti-predatory behaviour. *Ethology, Ecology and Evolution*, 9: 77-88.
- FINLAYSON, J. C. 1981. Seasonal distribution, weights and fat of passerine migrants at Gibraltar. *Ibis*, 123: 88-95.
- GREENBERG, R. 1986. Competition in migrant birds in the nonbreeding season. *Current Ornithology*, 3: 281-307.
- HERRERA, C. M. 1981. Fruit food of Robins wintering in southern Spanish Mediterranean scrubland. *Bird Study*, 28: 115-122.
- HERRERA, C. M. 1998. Long-term dynamics of Mediterranean frugivorous birds and fleshy fruits: a 12-year study. *Ecological Monographs*, 68: 511-538.
- HOBSON, K. A. 1999. Tracing origins and migration of wildlife using stable isotopes: a review. *Oecologia*, 120: 314-326.
- JENNI, L. & WINKLER, R. 1989. The feather-length of small passerines: a measure for wing-length in live birds and museum skins. *Bird Study*, 36: 1-15.
- JORDANO, P. 1989. Variación de la dieta frugívora otoño-invernal del Petirrojo (*Erithacus rubecula*): efectos sobre la condición corporal. *Ardeola*, 36: 161-183.
- KETTERSON, E. D. & NOLAN, V. JR. 1983. The evolution of differential bird migration. *Current Ornithology*, 1: 357-402.
- MADSEN, V. 1997. Sex-determination of Continental European Robins *Erithacus r. rubecula*. *Bird Study*, 44: 239-244.
- MANLY, B. F. J. 1994. *Multivariate statistical methods. A primer. 2nd Edition*. Chapman & Hall. London.
- PÉREZ-TRIS, J., CARBONELL, R. & TELLERÍA, J. L. 1999. A method for differentiating between sedentary and migratory Blackcaps *Sylvia atricapilla* in wintering areas of Southern Iberia. *Bird Study*, 46: 299-304.
- PULLIAM, H. R. & DANIELSON, B. J. 1991. Sources, sinks, and habitat selection: a landscape perspective on population dynamics. *American Naturalist*, 137: 550-566.
- RODENHOUSE, H. R., SHERRY, T. W. & HOLMES, R. T. 1997. Site-dependent regulation of population size: a new synthesis. *Ecology*, 78: 2025-2042.
- SAFRIEL, U. N. 1995. The evolution of Palearctic migration – The case for southern ancestry. *Israel Journal of Zoology*, 41: 417-431.
- SHERRY, T. W. & HOLMES, R. T. 1996. Winter habitat quality, population limitation, and conservation of Neotropical-Nearctic migrant birds. *Ecology*, 77: 36-48.
- STATSOFT, INC. 1996. *STATISTICA for Windows (Computer program manual)*. StatSoft, Inc. Tulsa.
- SUMMERS, R. W., NICOLL, M., UNDERHILL, L. G. & PETERSEN, A. 1988. Methods for estimating the proportions of Icelandic and British Redshanks *Tringa totanus* in mixed populations wintering in British coasts. *Bird Study*, 35: 169-180.
- SVENSSON, L. 1996. *Guía para la Identificación de los Passeriformes Europeos*. Sociedad Española de Ornitología. Madrid.

- TELLERÍA, J. L. 1981. *La migración de las aves en el Estrecho de Gibraltar. Vol. II: Aves no planeadoras*. Ediciones de la Universidad Complutense. Madrid.
- TELLERÍA, J. L., ASENSIO, B. & DÍAZ, M. 1999. *Aves Ibéricas. Vol. II. Paseriformes*. J. M. Reyero. Madrid.
- TOBIAS, J. 1997. Asymmetric territorial contests in the European Robin: The role of settlement costs. *Animal Behaviour*, 54: 9-21.

[Recibido: 14-3-99]
[Aceptado: 10-12-99]