

SOBREVIVIR AL INVIERNO: ESTRATEGIAS DE LAS AVES INVERNANTES EN LA PENÍNSULA IBÉRICA



Juan Carlos SENAR*¹ & Antoni BORRAS*

SUMMARY.—*Surviving to winter: strategies of wintering birds in the Iberian Peninsula.*

Aims: Climatic conditions during the winter are typically harsher for birds, which have to counteract deteriorating weather by different physiological or behavioural adaptations, or simply by moving to other areas of milder weather (e.g. migrating). The aim of this paper is to review the different adaptations and strategies of birds for surviving the winter, with a special emphasis on the peninsular winter quarters, one of the most suitable geographic areas for the reception of a very important contingent of birds from the western Palaearctic. This suitability is the result of its southern geographic situation which provides a milder climate, of the canalising of the main presaharian migratory routes, and of its topographic variety, diverse landscape and heterogeneity of environments.

Results and Conclusions: Key variables explaining the winter distribution of birds in Iberian Peninsula are altitude, vegetation structure and geographic location. Parameters describing land bird communities (density, richness and diversity) can equally be predicted by the same variables. Aquatic environments are affected by the basin in which they are located and by rainfall patterns, which in turn determine the levels of grouping of the different contingents of birds. In order to offset the higher energetic requirements of winter, birds have developed different adaptations: increase the size of fat reserves, store food, increase metabolic rate, and develop different specialized behaviours. The Iberian Peninsula offers a wide range of trophic possibilities: herbs, seeds, bulbs, tubers and rhizomes; fruits, berries and acorns; pine seeds and other arboreal food resources, and invertebrates. In aquatic environments, there are important vegetable resources, aquatic invertebrates and fishes. Finally, the same wintering birds may appear as an important food resource for raptors. Human life and its consequences (garbage and rubbish dumps, fish farms, etc.) have favoured changes in the feeding habits of several species. The exploitation of all these natural resources may give rise to different patterns of spatial use. One of the behavioural strategies most common during winter is the aggregation of individuals in flocks, albeit that some species may hold territorial patterns. Winter flocking entails different costs and benefits, which may be compensated by different strategies such as the formation of heterospecific groups, communal roosting, the establishment of social hierarchies, or the share-out of space by the different classes. Wintering contingents may fluctuate greatly from year to year because of phenomena such as thermal movements, irruptions and altitudinal movements. Winter may have important consequences on the evolutionary patterns of different species, either because some species may pair in this period, or because of the strong selection pressures exerted on them because of the harder weather conditions. Therefore, the consequences of what may happen in winter do not only affect this season, and its study may be of great relevance to the understanding of the whole natural and life history of the different species.

Key words: winter, review, survival, adaptations, Iberian Peninsula

RESUMEN.—*Sobrevivir al invierno: estrategias de las aves invernantes en la península Ibérica.*

Objetivos: El invierno se caracteriza por un endurecimiento de las condiciones climáticas que las aves pueden contrarrestar mediante diversas adaptaciones fisiológicas o conductuales, o simplemente desplazándose a zonas de ambiente más benigno y templado (v.g. migrando). El objetivo de este artículo es revisar las distintas adaptaciones y estrategias de las aves para sobrevivir al invierno, con especial énfasis en el cuartel de invernada peninsular, una de las áreas geográficas más idóneas para acoger a un importante contingente de las aves del Paleártico occidental. Esta idoneidad es resultado de su estratégica situación meridional con su clima benigno, de canalizar a las principales rutas migratorias presaharianas, y de su variedad topográfica, diversidad paisajística y heterogeneidad de medios.

Resultados y Conclusiones: Las variables que mayormente explican la distribución invernal de las aves en la península Ibérica son la altitud, la estructura de la vegetación y la situación geográfica. Parámetros que describen las comunidades orníticas terrestres (densidad, riqueza y diversidad), pueden ser igualmente predichos por estas mismas variables. Los ambientes acuáticos están a su vez condicionados por la cuenca en que se localicen y por los regímenes de precipitaciones, que determinan los niveles de agrupación de los distintos con-

* Museu de Ciències Naturals, P.º Picasso s/n, Parc Ciutadella, E-08003 Barcelona, España.

¹ Autor para la correspondencia. e-mail: jcsenar@mail.bcn.es

tingentes de aves. A fin de compensar los mayores requerimientos energéticos del invierno, las aves han desarrollado distintas adaptaciones: aumentan el tamaño de las reservas de grasa, almacenan alimento, aumentan la tasa metabólica, y desarrollan distintos comportamientos especializados. La península ofrece un amplio abanico de posibilidades tróficas: hierbas, semillas, bulbos, tubérculos y rizomas; frutos, bayas y bellotas; piñones y otros recursos arbóreos; e invertebrados, en lo que respecta a los ambientes terrestres. En los ambientes acuáticos cabe destacar los recursos vegetales, invertebrados acuáticos y la ictiofauna. Finalmente las propias aves invernantes constituyen un recurso importante para las aves de presa. La influencia humana (basureros, piscifactorías, muladares, etc.) se deja notar en los cambios de hábitos alimentarios de varias especies. El aprovechamiento de estos recursos puede dar lugar a distintos patrones de utilización del espacio. Una de las estrategias más utilizadas durante el invierno consiste en la agregación de individuos en bandos, si bien otras especies siguen manteniendo patrones territoriales. La sociabilización invernal comporta distintos costes y beneficios, que son compensados con diversas estrategias, como los grupos heteroespecíficos, los dormitorios comunales, la organización en jerarquías sociales, o la repartición del espacio entre clases. La presencia de efectivos invernantes puede variar mucho entre años, debido a fenómenos como las fugas térmicas, las irrupciones y los movimientos altitudinales. El invierno puede tener importantes consecuencias en los patrones evolutivos de las distintas especies, tanto porque muchas aves se aparean ya en esta estación, como por las fuertes presiones de selección a que se ven sometidas en los cuarteles de invernada por la mayor rigurosidad de esta estación. Tenemos por tanto que las consecuencias de lo que suceda durante el invierno no se limitan solamente a este periodo, y de aquí la importancia de su estudio.

Palabras clave: invierno, revisión, supervivencia, adaptaciones, Península Ibérica.

INTRODUCCIÓN

Una característica inherente a las latitudes templadas es la alternancia de estaciones, con los consiguientes cambios climáticos y las fluctuaciones en la abundancia y tipos de recursos disponibles. Con la llegada del invierno las temperaturas bajan de forma considerable, el agua se puede helar, la nieve puede limitar el acceso al alimento, las plantas y los insectos entran en una fase de pausa o letargia. Estos distintos factores afectan a las aves, de forma indirecta, de dos maneras: 1) cuando el animal no puede metabolizar sus reservas a suficiente velocidad para cubrir las demandas de producción de calor, esto se traduce en una hipotermia (efecto interno), y 2) cuando las condiciones se muestran tan adversas que imposibilitan que el animal consiga las reservas energéticas suficientes para cubrir esta demanda, esto se traduce en que los animales mueran de hambre (efecto externo) (Newton, 1998). Las condiciones meteorológicas adversas pueden además afectar a las aves de forma directa, como por ejemplo en el caso de una fuerte tormenta que llega a empapar el plumaje de pequeños paseriformes causando su muerte, o una repentina helada que atrapa a las aves zancudas mientras duermen sobre la superficie del agua.

Al igual que sucede en otros ambientes rigurosos (Dean, 2004), las aves pueden contrarrestar las condiciones adversas del invierno

mediante diversas adaptaciones fisiológicas o conductuales, o simplemente desplazándose a zonas de ambiente más benigno y templado (v.g., migrando, fugas de tempero o desplazamientos en altura; Herrera, 1981). La península Ibérica ya fue destacada hace tiempo (Bernis, 1966; Moreau, 1972) como una de las áreas geográficas idóneas para acoger a un importante contingente de las aves del Paleártico occidental. Esta idoneidad es el resultado de que en la península confluyen varios factores clave: su situación meridional le confiere unas condiciones climáticas benignas, que así mismo favorecen la presencia en invierno de importantes recursos tróficos predecibles; geográficamente canaliza a través de ella a varias de las rutas migratorias presaharianas más importantes; por otro lado, topográficamente muy variada, la península alberga una elevada diversidad paisajística y heterogeneidad de medios, idónea para acoger a una gran cantidad de especies que precisan de un elevado parcheado ambiental (Tellería, 1988a). Como respuesta a la acusada estacionalidad de las zonas septentrionales y centrales de la región Paleártica, buena parte de los dos tercios de las 600 especies nidificantes del oeste de dicha región optan por desplazarse en movimientos migratorios o divagantes durante el invierno hacia el sur del Paleártico. Una gran parte de estas aves serán acogidas en invierno, por la geografía peninsular ibérica. El tercio restante lo constituyen los



llamados migrantes transaharianos (Moreau, 1972), que utilizan los recursos de la península sólo en migración. Difícil es estimar en cifras la gran cuantía de aves que acoge el territorio peninsular en invierno, pero a modo orientativo cabe solo considerar las recientes estimaciones de un millón y medio de aves acuáticas (Martí & Del Moral, 2002) y más de cinco millones de Palomas Torcaces *Columba palumbus* (De Juana, 1988).

El objetivo de este artículo es revisar las distintas adaptaciones y estrategias de las aves para sobrevivir al invierno, con especial énfasis en el cuartel de invernada peninsular. En el curso de los 50 años de ornitología ibérica, una mayoría de los estudios ornitológicos se centraron en la migración o los aspectos relacionados con la época reproductora, dejando de lado, especialmente en aves no acuáticas, este importante periodo del ciclo vital que es la invernada. Los últimos 25 años, sin embargo, han sido definitivos para el conocimiento de los patrones generales de la invernada peninsular y de los patrones particulares de las principales especies, tarea llevada a cabo, mayoritariamente por ornitólogos españoles, con un gran esfuerzo y tenacidad, y que ha conducido a unos conocimientos muy satisfactorios sobre este periodo del ciclo vital. Cronológicamente, a partir de principios de los ochenta se presta atención a los aspectos de alimentación de las aves en invierno, especialmente en el sur peninsular (Herrera, 1983a, 1984a, 1984b; Jordano, 1985; Grethert *et al.*, 2001). A partir de la segunda mitad de esta década ven la luz los primeros trabajos sintéticos sobre patrones de invernada (Santos & Tellería, 1985; Carrascal & Tellería, 1985; Tellería & Santos, 1986; Tellería *et al.*, 1988; Santos *et al.*, 1988; Tellería, 1988a), sobre comunidades de aves invernantes (Carrascal, 1988), y los primeros trabajos sobre la emblemática Grulla (Alonso *et al.*, 1984 1985, 1987; Alonso & Alonso, 1988), lo que dará pie a que diversos investigadores y grupos españoles incidan posteriormente tanto en el estudio de comunidades y patrones de distribución y las variables que los explican, como sobre la biología de las distintas especies que habitan la península en ese período, trabajos sobre los que se basa esta revisión y que servirán para ejemplificar los distintos temas presentados en ella.

Las condiciones invernales pueden tener una poderosa influencia tanto en comunidades ale-

jadas en el tiempo como en el espacio (Cody, 1985; Newton, 1998). Se abre así la posibilidad de que las poblaciones de aves migradoras sean reguladas por las condiciones de los cuarteles de invernada, siendo pues, este periodo una fase muy crítica dentro del ciclo anual de la población (Herrera, 1981). Factores que incidan negativamente sobre las poblaciones invernantes (y de migradores) como la destrucción del hábitat y el deterioro climático o la exposición a los residuos tóxicos, pueden tener un efecto importante y substancial sobre las poblaciones de aves en su área de nidificación en otros sectores del Paleártico, quedando afectado así el tamaño de su fracción migrante por sucesos que ocurren fuera del área local considerada (Herrera, 1981, 1988a). Tenemos por tanto que las consecuencias de lo que suceda durante el invierno no se limitan solamente en este periodo, y de aquí la importancia de su estudio.

ENCONTRAR UN LUGAR DONDE INVERNAR

La península Ibérica, por su latitud y por los efectos combinados del Mediterráneo y del Atlántico, presenta toda una serie de peculiaridades que la hacen en invierno, idónea para acoger a importantes contingentes de aves (Tellería, 1988a). Sin embargo, la llegada del invierno es causa de importantes variaciones en la adecuación de los distintos hábitats y ecosistemas para el mantenimiento de estas poblaciones.

Grandes patrones ambientales de distribución de la avifauna terrestre invernal

Los parámetros climáticos actúan de forma diferencial sobre la presencia, la abundancia y la diversidad de aves según el ecosistema considerado. De este modo, los patrones geográficos de distribución de abundancia y diversidad de las aves varían en relación con los ambientes fisiográficos y bioclimáticos peninsulares: los valores más altos para estos parámetros corresponden a la región mediterránea (termo- y mesomediterránea), reduciéndose estos en los ambientes continentales fríos (piso supramediterráneo) y en los pisos eurosiberianos, supra-mediterráneo y crioromediterráneo, estos dos últimos condicionados por la mayor crudeza

de las condiciones ambientales dominadas por la alta innivación y las heladas «(Santos & Tellería, 1985; Tellería, 1988b).

En las áreas más frías y continentales del sector supramediterráneo dominan los cultivos cerealistas de secano, siendo las especies dominantes los passeriformes granívoros (fringílicos y embercizados). En las áreas agrícolas, además de la cobertura de los cultivos labrados, la abundancia de las precipitaciones cobra mayor relevancia que las temperaturas, ya que éstas juegan un papel determinante en el aumento de la productividad de estos medios antropogenizados, afectando también a las plantas arvenses y ruderales que rebrotan por el efecto de las lluvias, además de hacer accesibles los numerosos bancos edáficos de semillas. En consonancia a la abundancia de passeriformes, muchas rapaces disponen de un buen recurso en estas zonas, especialmente las ornitófagas como el Esmerejón *Falco columbarius* y el Milano Real *Milvus milvus*, especialmente en las cuencas del Duero y del Ebro (De Juana *et al.*, 1988).

La región eurosiberiana se muestra en general menos productiva, con predominio invernal del reposo vegetativo. Los pisos montanos son abandonados debido a la innivación y a la adversidad térmica (Santos & Tellería, 1985; Tellería & Santos, 1985, 1986; Tellería *et al.*, 1988). Unas pocas plantas ofrecen frutos en el piso colino, cuanto más cerca esté de la suavidad de la influencia oceánica, donde este atemperamiento facilita la mayor actividad de los invertebrados y el asentamiento de las comunidades de passeriformes omnívoros e insectívoros. Así en los ecosistemas forestales y de matorrales, en los que la mayoría de las aves que las habitan son insectívoras, es la temperatura el principal factor causante de la variación de la presencia y abundancia de las aves (Tellería & Santos, 1986). En los territorios meso y termomediterráneo del sur y suroeste, con una acusada producción primaria favorecida por la termicidad de estas zonas, el monte mediterráneo arbustivo autóctono, por un lado, y la dehesa y olivar asistidos por el hombre (que mantiene su elevada productividad), por el otro, propician el asentamiento de las aves frugívoro-insectívoras (curruacas, zorzales, Petirrojo *Eritacus rubecula*, estorninos, etc.), junto con las grandes cantidades de Palomas Torcares y Grullas Comunes *Grus grus*. Numerosos árboles y arbustos fructifican en otoño-invierno en estas

áreas, que se muestran tan favorables a las aves frugívoras. De este modo, estas aves hallan su óptimo de distribución en los ambientes mediterráneos, haciéndose más escasas en los ambientes submediterráneos y típicamente eurosiberianos, por lo que se puede afirmar que el patrón de distribución de abundancia y diversidad de las aves frugívoras es similar al de la distribución de las propias plantas productoras de frutos en la península Ibérica. Las variaciones interanuales de producción de frutos que se dan en el parcheado ambiental, se ha visto que no pueden ser predichas por las aves invernantes, por lo que éstas no pueden ajustar sus efectivos a tales fluctuaciones (Herrera, 1988b). Fuera de los ambientes forestales, y dentro de estos mismos ambientes, los pastizales también congregan una gran cantidad de Avefrías Europeas *Vanellus vanellus* y Chorlitos Dorados Europeos *Pluvialis apricaria* (De Juana, 1988). En lo que se refiere a la distribución, las rapaces forestales, las de hábitos acuáticos o las rupícolas son las que en invierno, menos se desplazan de sus territorios de cría (De Juana *et al.*, 1988; Díaz *et al.*, 1996a). Las más generalistas o de espacios abiertos o parcheados, tienden a ocupar medios más abiertos e incluso a desarrollar comportamientos antropófilos en el sentido de desarrollar hábitos carroñeros en vertederos y acercarse a cazar en los alrededores de habitaciones humanas (Díaz *et al.*, 1996a). Cabe distinguir en las áreas cerealistas dos rapaces ornitófagas extrapirenaicas, especializadas en dos tipos de tamaño de presa y forma de captura: los Esmerejones, todos de origen nórdico, que invernan principalmente en áreas cerealistas llanas como la meseta norte, Aragón, Extremadura y en menor cuantía en Andalucía (Suñer & Viñuela, 1991), aunque en ciertas zonas de Cataluña han tenido lugar invernadas regulares (Borras & Junyent, 1993); y los Halcones Peregrinos *Falco peregrinus* invernantes nórdicos que ocupan también estas áreas cerealistas, si bien en conjunto se hallan más repartidos por la geografía peninsular (Díaz *et al.*, 1996a).

Variables ecológicas que determinan la distribución de la avifauna invernante

Recientemente Carrascal *et al.* (2002), analizando una amplia área geográfica (centro pe-



ninsular) con una elevada heterogeneidad en el espacio, lo que conlleva una gran variabilidad fisiográfica, climatológica y de estructura y productividad de la vegetación, distinguen tres variables sintéticas que permiten predecir la distribución y la abundancia de la avifauna invernante:

1. Altitud. La altitud es la variable que mejor determina las preferencias de hábitat de las especies y la estructura de sus comunidades: el incremento en el estrés térmico ambiental por el aumento de altitud dificulta la termorregulación, que influye negativamente en la condición física de los invernantes, de modo que la abundancia de las aves disminuye al aumentar la altitud. Paralelamente, ese estrés térmico ambiental puede limitar el acceso al alimento, que igualmente conlleva una disminución de la riqueza y la diversidad de las especies con la altura. En las áreas montañosas de la región templada, episodios puntuales de marcada severidad ambiental pueden vaciar dichas áreas de residentes (Carrascal, 1988) provocando trashumancias o migraciones altitudinales de la avifauna subalpina y orófila (v.g.: Gorrión Alpino *Montifringilla nivalis*, Acentor Alpino *Prunella collaris*). También la altitud puede explicar que, al aumentar ésta disminuya la oferta y la diversidad de las fuentes de alimento disponible (menos invertebrados para los insectívoros y menor cuantía y diversidad de cultivos disponibles con la altura para los granívoros) con lo que se aprecia también una disminución altimétrica de la densidad y riqueza de especies de aves.

2. Estructura de la vegetación. Otro de los factores que mejor explica la riqueza, la diversidad de especies y la abundancia de las aves, es la complejidad estructural y el volumen de la vegetación (Carrascal *et al.*, 2002), tal y como tradicionalmente ha sido utilizado en ecología en este mismo sentido para comunidades reproductoras: el aumento del desarrollo vertical y del volumen de la vegetación tiene un efecto positivo sobre la densidad total de aves. La presencia de ríos, arroyos y zonas palustres o encharcadas en las áreas de invernada desempeñan un papel relevante como lugares de descanso y refugio para las aves que se alimentan en los espacios agrícolas (v.g., trigueros, escribanos, pinzones y jilgueros), así como actuando de bosques isla para los invernantes que manifiestan marcadas preferencias de hábitat

por formaciones arboladas (v.g., petirrojos, chochines, currucas y carboneros). Además en estas áreas se diversifican mucho las fuentes de alimento, tanto la disponibilidad de insectos y otros invertebrados como de plantas productoras de semillas y de frutos.

3. Situación geográfica. La localización geográfica de las localidades, debido a su asociación con los gradientes de variación climática típicos de la península, puede desempeñar también un papel importante en la presencia de las distintas especies y en las características de sus comunidades, que se añade a los efectos de la altitud y el hábitat (vease Carrascal *et al.*, 2002).

Variación en los parámetros que definen a las comunidades orníticas terrestres invernantes

Como ya se ha indicado, los trabajos realizados a partir de los años ochenta por los ornitólogos españoles han aportado mucha información de primera mano sobre los parámetros y las principales variables que influyen y caracterizan a las comunidades de aves invernantes ibéricas. Más recientemente, el trabajo de Carrascal *et al.* (2002), aunque referido al sector central de la península, aporta valiosa información que permite una cierta extrapolación a otras áreas peninsulares, para las cuales aún no se han realizado trabajos tan detallados. Basándose en estos trabajos se presenta a continuación una síntesis de los principales parámetros caracterizadores de las comunidades de aves invernantes y de las variables que los influyen.

1. Densidad de las aves. En general, la densidad disminuye con la latitud, existiendo un cierto patrón cuadrático, con menores valores en el centro peninsular (L. M. Carrascal, *obs. pers.*). La altura hipsométrica es también una variable importante, siendo la densidad de aves mayor en los rangos medios que en los extremos altimétricos. La otra variable a considerar se refiere a las comunidades vegetales, siendo el volumen de vegetación y el desarrollo vertical de la misma los dos factores más incidentes. Las mayores densidades acostumbra darse en áreas con superficies encharcadas con vegetación palustre o cruzadas por corrientes fluviales, las cuales van acompañadas de sotos y bosques galería, con abundancia de especies caducifolias. Los paisajes agrícolas que con-

tienen estos elementos referidos a la presencia de agua, también tienden a aumentar la densidad de las comunidades orníticas. Las menores densidades de aves se dan en áreas de pastizales, prados y matorrales subalpinos (piornales, enebrales, etc.) y altimontanos (brezales, jarales, bojares, etc.). La densidad también es menor en bosques jóvenes de repoblación y en los límites superiores del bosque de algunas formaciones vegetales (v.g., bosques de *Quercus pyrenaica* en el sistema Central, Carrascal *et al.*, 2002). La densidad puede adicionalmente aumentar en localidades con mayor radiación incidente, ya que la reducción del gasto metabólico que conlleva (Huertas & Díaz, 2001; Carrascal *et al.*, 2004), las convierte en más favorables para las aves.

2. Riqueza. En general la riqueza, definida como el número de especies, se correlaciona positivamente con la complejidad estructural del hábitat y negativamente con la altitud. La riqueza sigue una pauta muy similar a la descrita para la densidad, siendo menor en paisajes de vegetación herbácea, en comunidades de matorrales montanos y subalpinos, en bosques de repoblación, y el límite del arbolado en las comunidades arbóreas subalpinas y oromediterráneas. Las zonas parcheadas como las dehesas bien desarrolladas y las campiñas con un mosaico de cultivos aumentan la riqueza de sus comunidades así como las áreas más hidrófilas en las que existan humedales o corrientes superficiales que acrecienten la implantación de sotos, bosques de ribera y comunidades palustres.

3. Diversidad. La diversidad de especies invernantes (que mide el número de especies y el equirreparto de individuos entre las mismas en la comunidad), varía negativamente con la altitud, siendo los ambientes altos y las áreas culminantes de las montañas en invierno las menos diversas. Los ambientes con cobertura herbácea son poco diversos, así como los matorrales montanos y subalpinos, y las dehesas de matorral bajo y ralo en cotas bajas. De los medios antropogenizados, los campos de cultivos extensivos cerealistas son los menos diversos. Las comunidades vegetales más estructuradas, aunque de variada organización y fisonomía de la vegetación, proporcionan en general unos valores más altos de diversidad. Así comunidades tan distintas como encinares, sotos fluviales y dehesas con porte arbóreo, po-

seen valores de diversidad elevados. La latitud también influye sobre éste parámetro, puesto que más hacia el sur, los pastizales más húmedos y ciertas comunidades arbustivas como los retamares y las áreas rocosas son más diversos que en latitudes superiores.

Grandes patrones de distribución de aves acuáticas en invierno

Uno de los principales valores de la península son los humedales de los que se encuentran muchas tipologías de hábitat, lo que repercute en la biodiversidad de sus comunidades (vease Martí & Del Moral, 2002; para una descripción exhaustiva de los distintos y variados tipos de hábitats acuáticos peninsulares). En los ambientes acuáticos, aunque en general las condiciones de las áreas palustres están sujetas a una cierta predecibilidad de carácter estacional, éstas están sometidas también a una cierta inestabilidad generada por variaciones interanuales y espaciales (Santos & Tellería, 1985; Tellería *et al.*, 1988). Las precipitaciones de otoño-invierno determinan la permanencia del agua en las zonas palustres y los cambios del nivel de inundación que afectan la profundidad de las mismas. Las aves acuáticas y las ribereñas se ven forzadas a agruparse en unos pocos enclaves húmedos debido al continuo deterioro que las áreas palustres sufren en la península. Patos, fochas, somormujos, limícolas, garzas, rálidas, gaviotas, rapaces (v.g., Aguilucho Lagunero Occidental *Circus aeruginosus*) y Flamenco Común *Phoenicopterus ruber* padecen este problema de extrema agregación invernal (Martí & Del Moral, 2002). Las comunidades invernantes de anátidas se caracterizan por la gran abundancia de unas pocas especies y la reducida presencia de las demás. Las anátidas invernantes se ven afectadas por la variabilidad interanual de precipitaciones y el nivel de inundación de las zonas palustres (Amat, 1980, 1984a, 1984b; Amat & Ferrer, 1988) reaccionan mejor ante esta variabilidad, con cambios interanuales menos pronunciados, las especies que poseen nichos ecológicos más amplios y mayor amplitud ecológica (mayor valencia ecológica), ya sea utilizando hábitats alternativos (movilidad) o bien diversificando los métodos de alimentación durante los períodos adversos. Las espe-

cies menos plásticas presentan una mayor variación en su abundancia. Los patos de superficie *Anas* spp. no son tan exigentes en las áreas de alimentación, siendo el Ánade Azulón *Anas platyrhynchos* la especie con una mayor diversidad de pautas de comportamiento alimenticio y menor preferencia de hábitat (Dolz-García & Gómez-López, 1988). Los patos nadadores (*Aythya* spp., *Netta* spp.) son más exigentes a la hora de buscar alimento, puesto que tienen unos requerimientos de humedales con mayor profundidad, que no todas las áreas palustres presentan.

En los limícolas, las marcadas diferencias en morfologías estructurales y de formas de búsqueda de alimento (Barbosa & Moreno, 1999a, 1999b) bastan por sí solas para generar unos patrones de diferenciación ecológica durante los períodos de migración e invernada. La península intercepta solo una pequeña proporción de los limícolas migrantes que la atraviesan (especialmente de los Scolopacidae), debido muy probablemente a la falta de espejos de agua que consigan atraer con sus recursos a los migrantes, hecho que manifiesta una escasez de recursos disponibles para este grupo, especialmente fuera de ciertas áreas litorales. Las severas condiciones invernales de los humedales interiores ibéricos y su acusada estacionalidad (Amat, 1984a) podrían explicar el acercamiento de este grupo a las latitudes tropicales más benignas, propiciando la disminución del número de especies y de aves observadas en la península (Smit, 1989). En las zonas húmedas del interior dominan los limícolas de la familia Charadriidae (Avilés & Parejo, 1999), mientras que en el litoral dominan los miembros de la familia Scolopacidae, con la dominancia del género *Calidris* (Smit, 1989; Avilés & Parejo, 1999). Para el Flamenco, la restricción de hábitat es estricta y se limita a las áreas salinas y salobres litorales y a ciertas lagunas. Menos exigentes se muestran las gaviotas, que muestra una clara tendencia a la colonización de las áreas interiores favorecidas por las actividades humanas, si bien las áreas de concentración principal son estuarios y marismas.

El origen también importa

Dentro de las aves migrantes, la procedencia geográfica de las distintas poblaciones deter-

mina también y en parte, su distribución dentro de las zonas de invernada. Las Garzas Reales *Ardea cinerea* halladas invernando en el oriente peninsular provienen del este de Europa, mientras que las procedentes del oeste europeo invernán por todo el territorio peninsular (Campos *et al.*, 2001). En la Lechuza Campestre *Asio flammeus* se delimitan los dos territorios de invernada: la submeseta norte y la costa cantábrica y gallega frente a la franja costera de Levante y Andalucía (Asensio *et al.*, 1992; Fajardo *et al.*, 1994). La población invernante de Petirrojo, está formada en el sur peninsular por aves de procedencia nórdica, mientras que las aves de procedencia oriental y meridional invernán en el Levante (Bueno, 1998). Los Pinzones Vulgares *Fringilla coelebs* provenientes de centroeuropa y Francia invernán en las costas mediterráneas mientras que los que provienen de Finlandia y Rusia pasan el invierno en la mitad oriental de la península (Asensio, 1985a).

Este efecto de la procedencia geográfica está probablemente ligado a la existencia de diferentes rutas migratorias y al hecho de que por cuestiones de ahorro de energía, el grado de dispersión de los distintos individuos una vez llegados a las zonas de invernada va disminuyendo progresivamente a medida que nos alejamos de la ruta principal migratoria (Galarza & Tellería, 2004).

Un poco de faunística

En el transcurso de los últimos 50 años de ornitología ibérica, se han hecho notables progresos en la comprensión de los aspectos biogeográficos y ecológicos relativos a la invernada de los migrantes presaharianos y demás especies invernantes peninsulares, ya sea en el esfuerzo faunístico de averiguar el origen y la distribución de muchas de las especies invernantes (De Souza, 1991; De Juana, 1991; Bueno, 1998; Villarán, 1999; Campos *et al.*, 2001; Tellería, 2001; Carrascal *et al.*, 2002; Cantos *et al.*, 2004), como en el de la investigación de los patrones de distribución y de los factores que los explican y sintetizan (Santos & Tellería, 1985; Jordano, 1985; Tellería & Santos, 1986; Amat & Ferrer, 1988). Las IX Jornadas Ornitológicas en Madrid de 1987, y la monografía editada en conmemoración (Tellería, 1988a)



fue un hito importante en el estudio del fenómeno de la invernada en todas sus vertientes y abrió nuevos horizontes y perspectivas a los estudiosos de este fenómeno.

La faunística es sin duda uno de los campos que más aportaciones ha recibido en estos cincuenta años de ornitología ibérica (Barbosa & Moreno, 2004). Las distintas aportaciones han permitido perfilar la distribución y el estatus invernal de especies escasas como la Alondra de Dupont *Chersophilus duponti* (Suárez & Garza, 1989) y la Gaviota de Audouin *Larus audouinii* (Robledano, 1990; Oro & Martínez, 1994; Oro & Pradel, 2000) o ampliado la información geográfica de invernantes poco frecuentes como el Escribano Nival *Plectrophenax nivalis* (De Souza, 1991) o el Picogordo *Coccothraustes coccothraustes* (Asensio, 1990; Aymí & Romero, 1996). También ha permitido conocer los patrones de presencia de invernantes raros y poco conocidos como el caso del Chorlito Social *Chettusia gregaria* (De Juana, 1991) y el Pigargo Europeo *Haliaetus albicilla* (De Juana, 1999; Martí & Del Moral, 2003), de aves que, principalmente migrantes, dejan pequeñas poblaciones invernantes en la península como en los casos del Águila Pescadora *Pandion haliaetus* (Sayago *et al.*, 1999), la Lavandera Boyera *Motacilla flava* (Pérez-Tris & Asensio, 1997) o el Pechiazul *Luscinia svecica* (Bueno, 1990), de especies expansivas que han cambiado sus patrones recientemente como el Pájaro Moscón *Remiz pendulinus* (Valera *et al.*, 1993; Villarán, 2003) o, por el contrario, de especies amenazadas con poblaciones muy reducidas como es el caso de la Cerceta Pardilla *Marmaronetta angustirostris*, la Malvasía Cabciblanca *Oxyura leucocephala* o la Focha Moruna *Fulica cristata* (Martí & Del Moral, 2002).

Esta información faunística de carácter geográfico ha sido vital para posteriores trabajos de gestión tanto de las especies sensibles como de los espacios a preservar que las albergan (Blanco & González, 1992; Fernández-Gutiérrez & Sanz-Suasti, 1996; Criado, 1997; Viada, 1998; Martí & Del Moral, 2003). Da fe de ello el grado de conocimiento actual de los areales y movimientos de especies tan emblemáticas y sensibles como la Grulla Común (Fernández-Cruz, 1981; Alonso *et al.*, 1984; Alonso & Alonso, 1988, 1990; Alonso *et al.*, 1990a, 1990b, 1999; Sánchez *et al.*, 1993; Bautista *et al.*, 1995; Díaz

et al., 1996b, 1997; Avilés *et al.*, 2002a) o el Flamenco (Ferrer *et al.*, 1976; Ferrer, 1977; Amat, 1984a; Fernández-Cruz *et al.*, 1988) conocidos gracias al tenaz esfuerzo en estos años de muchos ornitólogos españoles.

CAMBIO DE ESTACIÓN, CAMBIO DE CONDICIÓN

A partir del otoño, el ambiente se vuelve más hostil, se reducen el número de horas de luz, con lo que los animales disponen de menos tiempo para buscar alimento, y las temperaturas bajan, aumentando el gasto metabólico. A fin de maximizar su supervivencia, las aves responden con distintos mecanismos fisiológicos o conductuales que intentan paliar estas descompensaciones (Elkins, 1983; Dawson *et al.*, 1983; Welty, 2001).

La gestión de las reservas grasas y la masa corporal

Uno de los mecanismos más generalizados es el almacenamiento de energía en forma de lípidos (Dawson *et al.*, 1983). En las aves, estos lípidos se almacenan principalmente en la región interclavicular y en el abdomen (Brown, 1996), y son movilizados para proporcionar energía suplementaria en momentos de estrés térmico o durante la noche, cuando los animales no pueden acceder a los recursos. Numerosos trabajos muestran como la cantidad de reservas grasas (y la masa) va aumentando progresivamente a medida que avanza el invierno, manteniendo su máximo en enero, para decrecer progresivamente a medida que la dureza del invierno va menguando (Lehikoinen, 1987; Senar *et al.*, 1992a). Factores proximales como la temperatura o la innivación pueden adicionalmente regular el nivel de reservas grasas (Rogers, 1995; Pilastro *et al.*, 1995; Gosler, 1996, 2002), si bien su efecto no esta siempre del todo claro (Dawson & Marsh, 1986; Fujita, 1993). La regulación del nivel óptimo de grasa que el animal debe acumular, sin embargo, es mucho más compleja de lo que pueda aparecer a primera vista: las reservas sirven para superar momentos de estrés energético, por lo que cuanto mayor sea el acumulo de grasa mejores serán las posibilidades de superar cualquier suceso estresante; sin embargo, la presencia de



esas reservas al mismo tiempo dificulta el vuelo, con el mayor riesgo de que esos animales sean capturados por un predador. La regulación de la cantidad de reservas grasas almacenadas durante el invierno debe por tanto resolver el compromiso entre el riesgo de morir por inanición y el riesgo de depredación (i.e.: comer y no ser comido; Witter & Cuthill, 1993; Cuthill & Houston, 1997). Este es un campo en el que los investigadores españoles han realizado numerosas aportaciones, demostrando en distintas especies, como los Carboneros Comunes y Garrapinos *Parus ater*, o el Pinzón Real *Fringilla montifringilla*, que la presencia de predadores, la predecibilidad del alimento, el estatus de dominancia del individuo, o la temperatura, afectan a la gestión de estas reservas (Robson, 1996; Polo & Carrascal, 1997; Polo, 1999; Carrascal & Polo, 1999; Senar *et al.*, 2000; Barluenga *et al.*, 2000; Polo & Bautista, 2002). El mérito de muchos de estos trabajos es su aproximación experimental, simulando en experimentos con animales cautivos, el riesgo de depredación (Carrascal & Polo, 1999) o la predecibilidad del alimento (Polo & Bautista, 2002). Algunos trabajos han demostrado un efecto contrario, donde la masa corporal del individuo afecta a su comportamiento de búsqueda de alimento (v.g., los individuos que pesan menos son más ágiles y pueden buscar alimento más fácilmente en posturas en las que los animales deben estar colgados; Barbosa *et al.*, 2000).

El almacenamiento de alimento

Una forma de evitar los costes de acarrear las reservas energéticas es no ingerirlas y almacenarlas «fuera del cuerpo», en lugares escondidos. Esta estrategia es utilizada por varias especies de pájaros. Debido a que el alimento almacenado debe ser posteriormente localizado y recuperado, esta estrategia es utilizada por especies residentes (Ekman, 1989). Varios factores como la presencia de conoespecíficos, la dominancia, la edad, la hora del día, la temperatura o el estatus de residencia, afectan a la frecuencia de este comportamiento, aspectos todos ellos en los que los investigadores españoles han aportado interesantes trabajos con el Trepador Azul *Sitta europaea* o el Carbonero Garrapinos (Carrascal & Moreno, 1993; More-

no & Carrascal, 1995; Brotons *et al.*, 2000; Brotons, 2000; Broggi & Brotons, 2001).

Variaciones en la tasa metabólica

Otra de las adaptaciones para compensar el mayor gasto energético causado por las bajas temperaturas del invierno, es el aumento de la tasa metabólica. Esta variación estacional en la tasa metabólica ha sido descrita para varias especies de aves (Hart, 1962; Oconnor, 1996). En algunas especies de fringílidos, se ha visto que en condiciones extremas, sus tasas metabólicas pueden llegar a ser cinco o seis veces mayores que sus valores basales (Dawson & Carey, 1976). Varias líneas de evidencia sugieren que estos cambios estacionales en la producción metabólica de calor son en buena parte resultado de la capacidad de las aves de producir calor a partir de las contracciones voluntarias y reiteradas (temblores) de los músculos pectorales y supracoracoideos (Hart, 1962; West, 1965). En consecuencia, hemos de esperar también variaciones estacionales en la masa de estos músculos, tal y como lo demuestran algunos trabajos (Yacoe & Dawson, 1983). La naturaleza de estas adaptaciones fisiológicas al invierno, sin embargo, es todavía bastante desconocida (Dawson & Carey, 1976). Algunas pequeñas aves, a fin de ahorrar energía durante las largas noches invernales, realizan un proceso inverso al anteriormente descrito, y lo que hacen es reducir la temperatura corporal, reduciendo así la demanda de energía; es lo que se denomina torpor (Palatino, 1986; Swanson, 1991; Haftorn, 1992). Para una revisión exhaustiva sobre estas adaptaciones, consultar Dawson *et al.* (1983).

Adaptaciones conductuales

Las aves pueden responder a las condiciones climáticas adversas del invierno desarrollando conductas que minimicen el impacto de éstas. Por ejemplo, varias especies como los Agateadores *Certhia* sp., los Mitos *Aegithalus caudatus* o los Reyezuelos *Regulus* sp., se ha visto que se apiñan juntos varios individuos en pequeñas cavidades para pasar la noche, ahorrando de este modo una importante cantidad de energía (Mackenzie, 1959). Los dormideros comunales en zonas de vegetación densa, tienen

en parte (ver después), esta misma funcionalidad de ahorro de energía. En el Jilguero Americano *Carduelis tristis*, se ha visto que las aves pueden llegar a ahorrar un tercio de la energía total necesaria para pasar la noche, debido mayormente a la reducción en pérdida de calor por convección, resultado de la reducción en el movimiento del aire dentro del follaje (Bakken *et al.*, 1981; Buttemer, 1985). Otro ejemplo en la península lo proporciona el Estornino Pinto *Sturnus vulgaris* (Clergeau & Simonnet, 1996). Un caso extremo y a la vez curioso es el de algunos pequeños Passeriformes (fringílicos, páridos) que en condiciones extremas de frío pueden excavar pequeños agujeros en la nieve donde pasan la noche (Lagerstrom, 1979; Korhonen, 1981). Otro ejemplo, que demuestra la capacidad de adaptación de las aves, es el caso de diversas especies que utilizan las luces urbanas para alargar su periodo de alimentación a bien entrada la noche, como en el caso del Cernícalo Primilla *Falco naumanni* en Sevilla (Andrada & Franco, 1973), consiguiendo de esta manera compensar el balance energético negativo que puede causar la reducción en el número de horas de luz, típica del invierno (Brooke, 1973; Prescott, 1985). Algunas especies intentan mejorar su balance energético, escogiendo para alimentarse, zonas con elevada temperatura y que estén protegidas del viento (Wachob, 1996). Uno de los ejemplos más ilustrativos sobre este tipo de adaptaciones conductuales lo ha proporcionado Carrascal *et al.* (2004), en el que demuestra cómo el Agateador selecciona lugares soleados para aumentar su balance energético, si bien estos lugares presentan mayor riesgo de depredación ya que en ellos los Agateadores son más fácilmente detectados. El Agateador debe por tanto aumentar su tasa de vigilancia cuando está al sol, y buscar alimento en la sombra siempre que la temperatura ambiente se lo permita. Este ejemplo ilustra perfectamente como el comportamiento final de un ave es resultado del compromiso entre muy diferentes presiones de selección, y que sobrevivir al invierno, es una ardua y complicada misión.

Variaciones entre especies

La habilidad de cualquier especie para sobrevivir a una condición meteorológica adversa

depende también, y en parte, de su tamaño, debido a la relación entre superficie y volumen del ave. Así, las aves de mayor tamaño tienen relativamente más reservas y a la vez, deben dedicar un menor porcentaje de la ingesta diaria de alimento a generar calor. A partir del análisis de aves encontradas muertas por inanición se ha podido comprobar que las aves de pequeño tamaño pierden un tercio de su peso, mientras que las mayores, a partir del tamaño de un tordo, pueden llegar a perder hasta la mitad de su peso (Newton, 1998). De forma similar, el grosor de la capa de aire en la interfase entre el cuerpo del ave y el ambiente, varía de forma directa con el diámetro del cuerpo, de modo que las aves de pequeño tamaño son afectadas en mayor grado por los procesos de convección del aire que las de gran tamaño, de modo que la velocidad del viento les afecta más (Bakken *et al.*, 1981). Tenemos por tanto que las aves pequeñas tienen más dificultades para sobrevivir al invierno, como de hecho se desprende al comparar las tasas de supervivencia de las distintas especies (Dobson, 1990; Karr *et al.*, 1990).

ENCONTRAR COMIDA, EL GRAN RETO DEL INVIERNO

La península Ibérica posee unas características muy especiales en lo que se refiere a la productividad estacional en la temporada otoño-invernal. El inicio de la época de pausa productiva transpirenaica, coincide con la llegada de las lluvias del otoño peninsular, que concluyen con el período de sequía estival. Estas lluvias favorecen una explosión de diversos recursos tróficos. Este aumento de la productividad de la vegetación, pero también de la actividad de la fauna invertebrada, es influida adicionalmente por las variaciones regionales en la temperatura (Santos & Tellería, 1985; Tellería, 1988a). El benigno invierno peninsular puede proveer de recursos variados a diversas poblaciones de migrantes presaharianos (y a las poblaciones sedentarias) con requerimientos diversos que se asientan en un marco geográfico muy variado. En el presente apartado se abordará por separado cada uno de los distintos grandes tipos de recursos que se ofrecen a la avifauna invernal en la península Ibérica.

En busca de hierbas: semillas, bulbos, tubérculos y rizomas

En general, la entrada del otoño inaugura una nueva etapa húmeda para la vegetación y los suelos de la región mediterránea. Muchas plantas arvenses entran en fase de rebrote y fructificación (*Inula viscosa*, *Chenopodium* sp., *Amaranthus* sp., *Diplotaxis* sp., etc.), lo que permitirá el posterior avituallamiento de multitud de passeriformes granívoros, que aprovechan estos bancos de semillas. También coincide con la época de labrado y siembra de muchos cultivos cerealistas que alojarán también importantes contingentes de estas aves. Los campos de labranza a diferencia de lo que sucede en Europa, no se hielan en profundidad, y el arado y volteo del suelo agrícola permite aflorar bancos de semillas ocultos. La humedad del suelo facilita su búsqueda por parte de las aves. Todo esto causa la redistribución invernal de muchas aves granívoras que abandonan prados, pastizales y otras comunidades herbáceas para concentrarse en amplios espacios de superficies labradas.

Los barbechos, eriales y comunidades ruderales pueden mantener también, en la primera parte del otoño-invierno, ciertas cantidades de plantas con semillas (Tellería *et al.*, 1988) que concentran a muchos fringílicos y embercizados invernantes, especialistas en rastrear estos recursos. Las semillas permanecen en la planta temporalmente hasta que entrado el invierno los rastrojos quedan agotados o éstas han caído, lo que obliga a estas aves que las explotan, a rastrearlos en amplias áreas de forrajeo (ver sección sobre residentes y transeúntes). Los passeriformes granívoros explotadores de las semillas de las plantas cultivadas, arvenses o ruderales (fringílicos, embercizados) constituyen la fracción dominante en el grupo de los passeriformes invernantes de los agro-ecosistemas españoles (Sánchez *et al.*, 1999).

Los pastos, aunque tienen mucha diversidad en plantas productoras de semillas, presentan no obstante problemas de accesibilidad a las mismas por el propio entramado de las hierbas que componen las comunidades, además de tener importantes competidores en las comunidades de micromamíferos y de hormigas (Carrascal *et al.*, 2002). Esto puede explicar su relativa baja utilización frente a los homogéneos y poco diversificados espacios agrícolas la-

brados, donde el acceso a los bancos de semillas es mucho más rentable. Tenemos así que las densidades máximas para las especies con dieta exclusiva o mayoritariamente basada en semillas se dan, por un lado, en los campos de cereales labrados, barbechos y zonas de campiña con cultivos y manchas de arbolado, y por otro, en los sotos y zonas encharcadas o palustres rodeadas de cultivos cerealistas. Esta tendencia se acrecienta hacia el sur peninsular (Carrascal *et al.*, 2002). En general, la distribución de las pequeñas aves granívoras está mayormente condicionada por la producción de los medios en que se asientan y no tanto por las condiciones climáticas, que condicionan más a otros grupos tróficos como los frugívoros y los insectívoros (Tellería & Santos, 1985).

Mención especial merece la Grulla Común, estudiada de forma muy exhaustiva por investigadores españoles en el transcurso de los últimos veinte años, puesto que durante su estancia invernal en el sur y oeste de la península Ibérica se alimenta principalmente de semillas, bulbos, tubérculos y rizomas, según datos obtenidos mayoritariamente por la observación directa en el campo (Fernández-Cruz, 1981; Alonso & Alonso, 1988; Tortosa & Villafuerte, 2000; Avilés *et al.*, 2002a) y en menor cuantía por el análisis del contenido estomacal (Valverde, 1952; Soriguer & Herrera, 1977a; González *et al.*, 1981). En las zonas de encinares, durante la migración y el invierno, las Grullas a parte de las bellotas, consume gran cantidad de bulbos (Pérez-Chiscano & Fernández-Cruz, 1971; Soriguer & Herrera, 1977a; Robson, 1996; Avilés *et al.*, 2002b). Las gramíneas típicas como *Triticum* y *Hordeum* son consumidas junto con semillas de plantas diversas como el Girasol, el Sorgo o la Haba. Recientemente, los cambios de uso de los terrenos y las nuevas prácticas agrícolas facilitan el acceso de las Grullas a nuevos alimentos como el Maíz y el Arroz en los regadíos extremeños (Díaz *et al.*, 1997), si bien éstos no parecen tener mucha relevancia excepto el Maíz, en años con baja producción de bellotas en las dehesas (Díaz *et al.*, 1996). La disponibilidad de grano no es igual en todas las zonas y épocas. En la laguna de Gallocanta, las semillas derramadas durante la cosecha o que no fueron recogidas en la misma permanecen en los rastrojos y permiten alimentar a las Grullas hasta bien entrado el invierno (Alonso *et al.*, 1984; Alonso & Alonso,



1992). En otras zonas peninsulares de invernada tradicional de las Grullas, la existencia de fauna granívora y la presencia de ganado en verano disminuyen en gran medida la abundancia de semillas asequibles en los rastrojos (Sánchez *et al.*, 1999). La transformación de los rastrojos en terrenos labrados produce una disminución en la cantidad de semillas disponibles. La tendencia es a dispersarse en bandos pequeños cuando se alimentan en rastrojos de cereal y a congregarse en bandos numerosos cuando lo hacen sobre siembras (Avilés *et al.*, 1987). Existe una jerarquización en el uso del tipo de semillas, así solo cuando las semillas de los rastrojos y las no enterradas durante la siembra escasean o desaparecen, hacen uso de las semillas enterradas durante la siembra. Avilés *et al.* (2002b) señala la diferencia por edades en la ingestión de semillas, siendo ésta más importante en los jóvenes (11%) que en los progenitores (3%) y más parecida a la de los adultos no reproductores (13%).

Alimentándose de frutos, bayas y bellotas

En otoño, y simultáneamente a la aparición de hierbas y semillas, se da el período de fructificación de numerosos árboles y arbustos en los bosques y dehesas mediterráneas, así como la de grandes extensiones de Olivo en el piso termomediterráneo, que pueden mantener importantes contingentes de aves frugívoras o parcialmente comedoras de frutos. Por el contrario, la región eurosiberiana dispone de una limitada cantidad y variedad de vegetales productores de bayas, frutos o drupas, ya que las condiciones son más severas y la vegetación presenta una respuesta diferente a la estacionalidad.

El patrón de distribución de abundancia y diversidad de las aves frugívoras es similar al de las propias plantas productoras de frutos, aunque las aves no puedan ajustarse a las fluctuaciones interanuales en la producción de frutos de dichos ambientes (Herrera, 1988b). En consecuencia, la complejidad estructural de la vegetación y la presencia de agua parecen ser las principales variables responsables de los cambios de densidad en las poblaciones de aves frugívoras. Así, la complejidad estructural y el volumen de la vegetación, de carácter medio (arboledas abiertas, encinares adhesionados abiertos, etc.) concentran las mayores densidades.

Si la zona no es especialmente xérica y presenta cursos fluviales o espacios encharcados, favorece el aumento de la densidad de frugívoros invernantes (Carrascal *et al.*, 2002a). Las mejores áreas para concentrar a las aves explotadoras de estos recursos serían los territorios meso y termomediterráneos del sur y suroeste peninsular (Jordano & Herrera, 1981; Herrera, 1983a, 1983b, 1988a; (Jordano, 1985). En otoño e invierno en el matorral mediterráneo el número de passeriformes aumenta espectacularmente, alcanzando los frugívoros el 50% de las especies representadas (Jordano, 1985). Algunas especies tenidas durante mucho tiempo como insectívoras en invierno, casos de la Curruca Capirotada *Sylvia atricapilla* o el Petirrojo, se ha comprobado que son unos grandes consumidores de frutos ricos en grasas (Jordano, 1985; Herrera, 1988a). La variación en la presencia interanual de efectivos es grande dependiendo de su disponibilidad y también lo es la variación mensual coincidiendo con la maduración de los mismos (Herrera, 1983a; Jordano, 1985). El tamaño y la permanencia de los frutos también inciden en la proporción de especies presentes en el matorral a lo largo del periodo invernal, escaseando los frutos pequeños a finales de invierno, época en la cual aún existen suficientes cantidades de frutos grandes disponibles para las aves frugívoras mayores. En este periodo muchos passeriformes de pequeño tamaño cambian a una dieta insectívora.

Esta estructura de la comunidad de especies frugívoras no es exclusiva del matorral mediterráneo ya que también es frecuente en ciertos encinares y alcornocales (Suárez & Muñoz-Cobo, 1984), así como en algunos enebrales (Santos & Tellería, 1985) e incluso en bosques del norte peninsular (Castroviejo, 1970; Guitián, 1983, 1989; Tellería & Santos, 1985; Fuentes, 1990). Para más información sobre el consumo de frutos y las adaptaciones en las especies de passeriformes vease Jordano (1987).

Muchos de estos frugívoros son los llamados dispersantes (*Sylvia* sp., *Turdus* sp., *Sturnus* sp., *Erithacus rubecula*), puesto que ayudan a la dispersión de las semillas de las plantas que ingieren. Para que esta dispersión se produzca, los frutos han de ser de pequeño tamaño y ser ingeridos enteros, ya que los frutos mayores suelen ser solo picoteados en la pulpa carnosa (Herrera, 1983a). El proceso de ingestión de

frutos enteros, y por tanto de las semillas que contienen y su posterior dispersión, es altamente beneficioso para las plantas que encuentran en las aves a unos perfectos agentes de dispersión de semillas. Existe por tanto un mutualismo de presiones selectivas recíprocas que ha desembocado en un proceso coevolutivo (Herrera, 1982; 1983a; 1984a; 1984b; 1998). Para más información sobre el consumo y las relaciones de mutualismo y dispersión de las semillas por parte de las aves en el ámbito de la península Ibérica puede consultarse: Jordano & Herrera (1981), Herrera (1983a, 1983b, 1987, 1988b, 1998), Suárez & Muñoz-Cobo (1984), Jordano (1985, 1987) y Rey & Gutiérrez (1997).

El encinar-alcornocal adhesionado del sector suroccidental extremeño y andaluz, constituye un hábitat forestal de recursos predecibles (bellotas) que explotan varias especies, con una montanería muy superior a la de los robles eurosiberianos. Aunque no constante entre años, siempre dispone con pies productivos que en conjunto, ofrecen bellotas con una gran regularidad anual (Santos & Tellería, 1985; Purroy, 1988; Tellería *et al.*, 1988; Herrera, 1988a; Tellería, 2001). Estos parches son buscados y consumidos por aves especializadas en su rastreo. La Paloma Torcaz es un claro ejemplo de especie frugívora consumidora de bellotas, que se extiende ampliamente en invierno por las dehesas de encinares-alcornocales siendo éste el hábitat prácticamente exclusivo de las torcaces invernantes ibéricas que pueden llegar a consumir más del 80% de su dieta en forma de bellotas de encina y alcornoque (Purroy, 1988). Otro típico consumidor de bellotas, en los encinares adhesionados del suroeste peninsular, es la Grulla Común (Bautista, 2003). Si bien en noviembre predominan en su dieta las semillas de cereales y leguminosas, entrado el invierno pasa a la explotación de las bellotas (Pérez-Chiscano & Fernández-Cruz, 1971; Soriguer & Herrera, 1977a; Fernández-Cruz, 1981; Díaz *et al.*, 1996, 1997; Robson, 1996; Avilés *et al.*, 2002b), para retornar, de enero a marzo, a las semillas de cereales y leguminosas germinadas (Alonso & Alonso, 1988; Fernández-Cruz *et al.*, 1992). Al contrario de lo que sucedía con los granos de cereales, la tasa de ingestión de bellotas en Extremadura es máxima en los adultos y mínima en los jóvenes (Avilés *et al.*, 2002b).

En el otro extremo norte peninsular, en ambientes montanos eurosiberianos, los frutos de los árboles son en invierno otro recurso importante. Este es especialmente el caso del Acebo *Ilex aquifolium* (Castroviejo, 1970), el cual mantiene a las poblaciones residentes de Urogallo Común *Tetrao urogallus* y varios pequeños passeriformes (Castroviejo, 1975), así como a las de típicos invernantes como el Zorzal Alirrojo *Turdus iliacus*, con el que mantiene relaciones de dispersión de semillas (Gutián, 1983). Véase Fuentes (1990) para otros aspectos del consumo de frutos en el norte peninsular.

Alimentándose de piñones y otras semillas forestales

Los bosques de coníferas de la mitad oriental peninsular poseen recursos que son aprovechados de formas distintas por parte de las aves invernantes. En los pinares del sistema Ibérico, sistema Central y las áreas pre-pirenaicas y sierras por debajo de los Pirineos centro-orientales, en ambientes submediterráneos (piso supramediterráneo) con cierto grado de continentalización, se pueden dar picos de productividad interanual asincrónica de los conos de los pinos montanos, especialmente de Pino Negral *Pinus nigra* y Pino Albar *Pinus sylvestris* (Ceballos & Ruiz de la Torre, 1971; Borrás *et al.*, 1996). Si se dan las condiciones meteorológicas correspondientes de insolación adecuada, hacia la segunda fase del invierno (enero), se abren los conos maduros de estas coníferas termófilas (los conos se abren por la benignidad de las temperaturas del mediodía), lo que permite mantener o atraer hacia estos enclaves montanos de aciculifolios unos relativamente abundantes contingentes de fringílicos explotadores de estas semillas (*Carduelis* spp., *Serinus citrinella*, *Loxia curvirostra*). Otras especies de passeriformes, como *Parus ater*, también se benefician de estos recursos fluctuantes en el tiempo. En los bosques montanos de *Pinus nigra*, especialmente, y también de *Pinus sylvestris*, el Verderón Serrano *Serinus citrinella* y el Lúgano *Carduelis spinus*, pueden intentar en febrero iniciar una cría oportunista en estas cotas bajas, inducida por esta superabundancia de nutritivas semillas y por la facilidad de acceso a los piñones (Borrás & Senar, 1991; Borrás *et al.*, 2003).



Por otro lado, aún en condiciones de innivación en las cumbres de los Pirineos, si las condiciones meteorológicas no son del todo adversas, los pinares de Pino Negro *Pinus uncinata* que en invierno sueltan también los piñones, pueden mantener durante largos periodos importantes poblaciones subalpinas de *S. citrinella* y Piquituerto Común *Loxia curvirostra* (Lescourret & Genard, 1983, 1986; Genard & Lescourret, 1985, 1986, 1987), que no manifiestan la trashumancia típica hacia los valles de la mayoría de especies reproductoras de estos hábitats subalpinos. Grandes grupos de Jilgueros *Carduelis carduelis* y otros fringílicos migrantes quedan retenidos en estos bosques subalpinos pirenaicos que proporcionan una abundante cosecha de piñones, siempre y cuando la adversidad propia del ambiente no se manifieste (Borras & Junyent, 1993). El Piquituerto, llega incluso a reproducirse en estas condiciones invernales dependiendo únicamente de este importante recurso trófico (Newton, 1972).

Además de las coníferas, existen otros árboles productores de semillas que pueden en determinados momentos actuar como un importante suministro de alimento para las aves invernantes. Las semillas de Alisos *Alnus glutinosa*, Hayas *Fagus sylvatica*, Olmos *Ulmus minor*, Abedules *Betula* sp., son típicamente consumidos, aunque sea localmente, por granívoros como los Lúganos, Camachuelos Comunes *Pyrrhula pyrrhula*, Pinzones o Verderones Comunes. En el noreste mediterráneo, en invierno se nota el aumento de la fracción invernante de Picogordo, el cual es un especialista, sin competidores, en consumir las semillas de especies arbóreas con frutos de tipo drupa o con núcleos duros, relacionándose mucho su distribución y permanencia en el espacio con la presencia de estas especies arbóreas productoras de frutos (Newton, 1972; Aymí & Romero, 1996; Martí & Del Moral, 2003).

Buscando invertebrados terrestres

El invierno es la estación que presenta una menor actividad y una menor tasa de renovación de este recurso. La humedad del suelo y la benignidad climática de las áreas menos xéricas de la península, contribuyen a mantener una relativamente abundante actividad de los invertebrados, base del sustento de muchos insectívo-

ros presaharianos y aves trashumantes de las montañas. No obstante, las aves deben dedicar una parte considerable de su tiempo, un 75% de su actividad diurna (Carrascal & Tellería, 1985)», que ya de por sí está muy reducida, a la búsqueda de este alimento. Esto en principio sugeriría que las aves con régimen insectívoro estarían muy limitadas desde un punto de vista trófico en dicha estación, pero como veremos los recursos son variados y repartidos.

En las áreas del suroeste peninsular, en invierno las hormigas cobran un especial protagonismo en la dieta de muchos pequeños passeriformes como *Erithacus rubecula*, *Phoenicurus ochruros*, *Motacilla alba* o *Saxicola torquata*, lo que sorprende puesto que habitualmente en otras épocas del año son ignoradas por éstos y solo entran a formar parte de la dieta de las aves mirmecófagas habituales (Herrera, 1978; 1983b).

Las comunidades de aves insectívoras en los pisos montano y áreas continentalizadas están formadas por especialistas en invertebrados forestales (*Certhia* sp., *Regulus* sp., *Parus ater*) que alternan su dieta de invertebrados con semillas y frutos, lo que les permite no tener que abandonar dichos bosques por la llegada del invierno.

Los cambios de dieta estacionales en insectívoros han sido bien documentados en el caso de especies como el Acentor Común *Prunella modularis* (Martínez-Cabello *et al.*, 1991). Algunas especies insectívoras no cambian su dieta a pesar de las vicisitudes invernales, como es el caso del Alcaraván *Burhinus oedicnemus*, abundante en los pastizales mesomediterráneos en invierno. El Colirrojo Tizón *Phoenicurus ochruros* es un insectívoro que aún sin cambiar la dieta, si cambia de ambiente, puesto que inverna en encinares, pastizales y cultivos de las zonas termo y mesomediterráneas, donde se muestra un activo depredador de hormigas, coleópteros y larvas (Herrera, 1978). En muchos sembrados cerealistas del interior peninsular, es fácil observar en invierno a *Larus ridibundus* y *Bubulcus ibis* que acompañan a las habituales *Motacilla alba* siguiendo los tractores en las labores de labranza a la captura de los invertebrados ocultos del suelo que éste pone a su disposición.

Otras especies consiguen sobrevivir al invierno en la península sin necesidad de migrar como sus congéneres transpirenaicos, despla-

zándose hacia sectores más suroccidentales más propicios para los insectos, como sucede con el Críalo *Clamator glandarius* y la Abubilla *Upupa epops*, que en invierno abandona las áreas más orientales (Díaz *et al.*, 1996). Algunas aves de presa como el Elanio Común, aunque depredan especialmente sobre mamíferos, complementan, en Extremadura, la dieta invernal con insectos (Heredia, 1983). Especies parcialmente vadeadoras invernantes, como cigüeñas y grullas, frecuentan tanto espacios encharcados como campos de cultivo y pastizales pudiendo aprovechar de forma circunstancial en invierno los invertebrados edáficos que éstos les brindan en mayor o menor grado (Alonso & Alonso, 1988; Díaz *et al.*, 1996b).

Los recursos acuáticos vegetales

Las lluvias otoñales inundan muchas zonas encharcables a la vez que llenan, aunque sea parcialmente, zonas palustres y endorreicas secas por el estiaje. Existen sin embargo notables diferencias entre las cuencas Mediterránea y la Atlántica: el balance hídrico de las áreas mediterráneas es deficitario por lo que no consiguen compensar el déficit causado por la sequía estival, mientras que esto no sucede en la cornisa Cantábrica, donde éste es positivo (Santos & Tellería, 1985; Tellería & Santos, 1986; Tellería *et al.*, 1988). En este sector, la capacidad de acogida de la avifauna acuática invernante oscilará anualmente, dependiendo en buena medida de la magnitud de las precipitaciones anuales (Amat & Ferrer, 1988). El rebrote de la vegetación helofítica debido a las lluvias, hace que las áreas palustres actúen como zonas idóneas para la invernada de las aves acuáticas fitófagas. En general, las anátidas durante la reproducción tienen una dieta basada más en los invertebrados, pasando a ser fundamentalmente herbívora en invierno (Amat & Ferrer, 1988). La profundidad de las aguas y el nivel de vegetación higrófito y helofítico serán factores determinantes del tipo de anátidas que los podrá explotar.

Al acecho de los invertebrados acuáticos

La península, dispone de una gran cantidad de costas aunque con notables diferencias de

superficie entre las dos cuencas: la Mediterránea con el 31% y la Atlántica con el 69% (Tellería & Santos, 1986). Estas ofrecen una gran cantidad de invertebrados durante el invierno a las aves. Los limícolas, son los zoófagos naturales del litoral en invierno, pudiendo explotar una gran variedad de hábitats dado que es un grupo muy diferenciado en su morfología y hábitos de búsqueda de alimento (Alberto & Velasco, 1988; Barbosa & Moreno, 1999a, 1999b). Muy poca información existe sobre la distribución y hábitos alimentarios de las aves limícolas invernantes (Barbosa, 1992). El espectro de recursos animales consumidos por el grupo es muy variado y va desde el Ostrero Euroasiático *Haematopus ostralegus* que es consumidor de moluscos en el ambiente litoral arenoso hasta la Avoceta Común *Recurvirostra avosetta* que captura insectos superficiales de las aguas someras y salinas, pasando por diversidad de limícolas, como la Aguja Colinegra *Limosa limosa* o el Zarapito Real *Numenius arquata*, que excluyen la competencia diversificando el nicho alimentario (Barbosa & Moreno, 1999a).

Los limícolas en las aguas continentales y lagunas endorreicas interiores son poco abundantes y escasa es la información sobre éstos y su alimentación invernal (Díaz *et al.*, 1996a). El encharcamiento y reblandecimiento del terreno en los humedales, con el inicio del otoño, facilitará la instalación de los zoófagos acuáticos, como las Agachadizas u otras aves ribereñas (v.g., *Tringa* sp.). Los invertebrados de las aguas dulces también pueden formar parte de la dieta del Somormujo Lavanco *Podiceps cristatus*, en aguas interiores (pantanos y lagos) y del más escaso Zampullín Cuellinegro *Podiceps nigricollis* (García-Jiménez & Calvo, 1987), que frecuenta costas pero también aguas interiores. Passeriformes ribereños como las Lavanderas (*Motacilla* sp.) y el Bisbita Ribereño (*Anthus spinoletta*) tanto los migrantes como los nativos deslocalizados de sus áreas habituales de cría, explotan los invertebrados fluviales en las riberas de las cuencas de los ríos interiores y aguas estancadas. Los Flamencos son aves vadeadoras especializadas en tomar pequeños invertebrados, algas y plancton de las aguas salobres o saladas en deltas, lagunas y marismas poco profundas, así como de aguas interiores de la vertiente mediterránea y centro-sur de la costa de Portugal, explotando



recursos muy selectivos. La población reproductora y también la invernal ha sido objeto de numerosos estudios por parte de los ornitólogos ibéricos que ha arrojado mucha luz sobre la biología invernal de la especie (Ferrer *et al.*, 1976; Ferrer, 1977; Fernández-Cruz *et al.*, 1987, 1988).

La ictiofauna como recurso

Sin lugar a dudas, en los últimos 20 años, la calidad de las aguas ha mejorado notablemente en muchos ríos gracias a un programa masivo de instalación de depuradoras y al aumento paralelo de la actividad de la pesca deportiva. La introducción no reglada y completamente aleatoria de distintas especies de peces (*Ictalurus* sp., *Lepomis* sp.), y especialmente de especies depredadoras (*Esox* sp. o *Micropterus* sp.) conlleva la suelta aleatoria o la fuga durante la pesca, de peces presa (*Chondrostoma* sp., *Scardinius* sp. o *Rutilus* sp.), lo que da lugar a una diversificación y a un aumento de la biomasa íctica en los ríos que en algunos lugares y momentos pueden llegar a ser espectaculares hasta que la situación se equilibra (Gómez & Díaz-Luna, 1991). Como consecuencia de esto, las aves invernantes con dietas ictiófagas (ardeidos y cormoranes) han sufrido un espectacular aumento en el transcurso de los años 80. La Garza Real *Ardea cinerea* empieza a principios de los ochenta, un periodo de expansión a partir de las colonias atlánticas europeas, aumentando desde entonces su presencia en ríos y paisajes palustres continentales ibéricos (Fernández-Cruz *et al.*, 1992; Lekuona & Campos, 1977; Lekuona, 1998; Campos *et al.*, 2001). Ello ha propiciado, sin duda, el posterior asentamiento en algunas localidades fluviales orientales de nuevas colonias de cría (Martínez-Vilalta, 1999; Borrás *et al.*, 2002). El Cormorán Grande *Phalacrocorax carbo* ha registrado también, en los últimos cinco años, un aumento espectacular en el número de colonias invernales en todo el territorio peninsular (vease Gutiérrez *et al.* (2003) Cataluña), resultado de las medidas proteccionistas de las que ha disfrutado en el territorio europeo (Teixeira, 1984; Blanco *et al.*, 1994; Campos & Lekuona, 1994; Lekuona, 1997). Se muestra cómo un ictiófago muy polífago y adaptable a las especies dominantes de la zona que coloniza. La pesca coo-

perativa que realiza en bandos (parecida a la de los pelícanos) aumenta su eficacia y que esto puede influir en la colonización de los nuevos espacios y la instalación de nuevas colonias (Lekuona & Campos, 2004).

Otras especies utilizan también en invierno estos recursos ícticos: el Somormujo Lavanco, además de los carrizales frecuente en invierno el espejo de aguas interiores de pantanos y lagos, donde completa su dieta de invertebrados con peces (Díaz *et al.*, 1996a). El Martín Pescador *Alcedo atthis* es otra típica ave invernante consumidora de peces en los humedales y riberas ibéricas (Martín & Pérez, 1990; Martín & Ibarra, 1996). Un grupo poco representado en invierno, pero muy singular lo constituyen las Serretas (género *Mergus*) unos patos nórdicos especializados en peces, frecuentes en aguas marinas abrigadas, aunque también pueden presentarse esporádicamente en embalses del interior (Díaz *et al.*, 1996a).

Los ambientes litorales, especialmente los noroccidentales y asturianos, se muestran muy productivos en invierno, con fenómenos del tipo afloramiento (*upwelling*) que ayudan a mantener la producción primaria, lo cual repercute en la riqueza de invertebrados y de peces marinos que son una oferta muy importante para las aves marinas. A parte se hallan los estuarios y las rías cantábricas que también se muestran muy productivas (Obeso, 1988). Propiamente de estos entornos marinos invernales son el Arao Común *Uria aalge*, el Alca *Alca torda* y el Frailecillo *Fratercula arctica*, todos buenos nadadores y buceadores que explotan además de los invertebrados marinos neríticos, también peces en las costas cántabro-atlánticas (Beja, 1989). Varias especies de gaviotas, y especialmente la Gaviota Patiamarilla *Larus argentatus* y la Gaviota Sombría *Larus fuscus*, sitúan en estos sectores geográficos unos importantes contingentes de invernantes (Obeso, 1988). También en estos ambientes estuarinos marinos, los Cormoranes Grandes depredan en grupo especialmente sobre distintas especies de peces (Lekuona & Campos, 1996). Las variaciones en la cantidad y distribución de los bancos de peces pueden tener notables consecuencias para ciertas aves marinas dependientes de estos recursos. En la vertiente mediterránea, las variaciones numéricas y los movimientos de los stocks de Clupeidos (*Sardina pilchardus* y *Engraulis encrasicolus*) parecen influir



en la distribución de la Pardela Mediterránea (*Puffinus yelkouan mauretanicus*; Gutiérrez & Figuerola, 1995), cambiando sus efectivos poblacionales y las áreas de invernada.

Las propias aves como recurso trófico

Con la llegada del invierno, grandes bandos de aves migradoras aparecen en la península. Estas son seguidas en sus desplazamientos por sus depredadores habituales o simplemente atraen el interés de las rapaces que pasan aquí el invierno. Esto constituye un recurso para las rapaces diurnas y nocturnas, y para otras aves invernantes (v.g., *Lanius excubitor*, depredador de pequeños paseriformes). Destaca el importante papel del Esmerejón como depredador de los paseriformes de los espacios abiertos, páramos y pastizales, especialmente en el sector nororiental (Sunyer & Viñuela, 1990, 1991). En las áreas de labranza de la zona central de Cataluña, se ha observado que los fuegos forestales han causado un impacto negativo sobre los grandes bandos de pinzones invernantes, que en la actualidad se han hecho muy escasos hasta llegar a desaparecer. La consecuencia ha sido la casi desaparición paralela de los Esmerejones que les seguían cada invierno depredando sobre sus bandos (Borras & Junyent, 1993). Un papel parecido de explotación de las poblaciones invernantes de paseriformes en las áreas de montaña pirenaica y sus zonas adyacentes y en el sistema Ibérico, es el que desempeña el Aguilucho Pálido *Circus cyaneus*, especialmente en la mitad este de la península (De Juana *et al.*, 1988).

Cambios de dieta a lo largo del invierno

El cambio de estación comporta cambios en la dieta como respuesta a los desplazamientos y a la adaptación a nuevos ambientes, como en el caso de la Alondra Común *Alauda arvensis*, la Totovía *Lullula arborea*, el Pinzón Vulgar o el Escribano Palustre que cambian de dieta pasando de insectívoros estivales a granívoros invernales o los casos comentados de los paseriformes frugívoros del matorral esclerófilo mediterráneo. Pueden existir así mismo cambios de dieta invernales, aun sin cambiar de territorio ni desplazarse. Algunas especies depre-

dadoras que se alimentan habitualmente de mamíferos, una vez llega el invierno pueden cambiar la proporción de presas de su dieta forzadas por condiciones ambientales como la innivación, como en el caso del Búho Chico *Asio otus*, que aumenta el número de *Apodemus* sp. por encima de los habituales *Microtus* sp. (Wijnandts, 1984). En la misma especie estos cambios se han registrado en Cataluña, donde parejas sedentarias cuya dieta está basada en micromamíferos, aumentan la frecuencia de captura de aves invernantes, especialmente paseriformes migrantes (Borras & Soler, 1984).

La invernada de una misma especie en distintos territorios peninsulares muestra como las aves rastrean los recursos propios del piso bioclimático. Así el Zorzal Común *Turdus philomelos*, es un ave abundante en el piso termomediterráneo en el que se comporta como frugívoro (Santos, 1982) especializándose en unos pocos tipos de frutos. En el litoral del Mediterráneo, en cambio, se puede comportar como insectívoro en las zonas con poco matorral fruticoso, mientras que en las zonas donde éste es frecuente, se comporta como frugívoro (González-Solís & Ruiz, 1990). En las zonas de olivar, por contra, las aceitunas juegan un importante papel (Manzanares, 1983; Pérez-González *et al.*, 1988).

Adaptación a nuevas condiciones y cambios de dieta

Las aves pueden adaptarse rápidamente a los cambios causados por la actividad humana. Por ejemplo, los cambios en las condiciones de cultivo parecen haber sido causa de que las Grullas Comunes en Gallocanta, hayan pasado de una dieta basada en bellotas a la explotación compartida de los cereales (Soriguer & Herrera, 1977b; González *et al.*, 1981; Alonso & Alonso, 1988; Díaz *et al.*, 1997; Avilés, 1999). Asimismo el aumento de la productividad de los agro-ecosistemas mediterráneos como el olivar, junto con la paralela destrucción de su hábitat natural, parece haber conducido a que algunas especies como *Turdus philomelos* se hayan adaptado a estos ambientes tan productivos (Herrera, 1988a). Las rapaces más generalistas o propias de espacios abiertos (*Milvus milvus*) o parcheados, tienden a desplazarse en invierno hacia medios más abiertos e incluso a

desarrollar comportamientos antropófilos en el sentido de desarrollar hábitos carroñeros en vertederos y acercarse a cazar por los alrededores de las habitaciones humanas (De Juana, 1988; De Juana *et al.*, 1988; Blanco *et al.*, 1990).

A partir de la década de los 60, los muladares y comederos con ganado muerto han sido objeto en España de uso reiterado a modo de cebaderos para rapaces, con notable éxito (Donázar, 1992). Estos muladares han sido frecuentados además, a parte de por las rapaces, por otras aves carroñeras como el Cuervo *Corvus corax*, que posee una dieta más cañonera que los restantes córvidos que visitan los muladares (Soler & Soler, 1991). En ese trabajo se discute su influencia en el cambio de la dieta de algunas especies (Búho Real *Bubo bubo*) o su influencia en las poblaciones de otras, ya sea de carácter positivo (v.g., Buitre Leonado *Gyps fulvus* y Quebrantahuesos *Gypaetus barbatus* en Cataluña) o bien de carácter negativo (*Gyps fulvus* en Navarra y *Larus cachinnans* vs. *Larus audouinii* en el Mediterráneo). Una revisión sobre la influencia en la biología de la conservación de los muladares y/o comederos para rapaces y los basureros o demás vertederos se encuentra en Donázar (1992). El uso de los vertederos para gestionar especies y su uso se trata en Garrido & Sarasa (1999) y en Gómez-Tejedor & De Lope (1993).

Los vertederos, las piscifactorías y los comederos artificiales constituyen otros recursos fáciles, abundantes y predecibles que muchas aves han aprendido a utilizar y que conducen a cambios en la dieta y en alteraciones en los hábitos conductuales de las especies. Un típico ejemplo es la sedentarización de las poblaciones migratorias de la Cigüeña Blanca *Ciconia ciconia* (Tortosa *et al.*, 1995), que a la vez que ha aumentado el número de ejemplares invernantes en los últimos años (Tortosa, 1992; Tortosa *et al.*, 1995) se ha visto paralelamente cada vez con más frecuencia en los basureros (Gómez-Tejedor & De Lope, 1993; Blanco, 1996; Medina *et al.*, 1998). Otro caso ha sido el de las gaviotas que han cambiado los hábitos de forrajeo en muchos lugares de la geografía peninsular para adaptarse a la explotación de los vertederos (Sol & Senar, 1994; Sol *et al.*, 1995; Cantos *et al.*, 2004). Estos cambios en la dieta han permitido que especies como *Larus cachinnans* colonicen en invierno las cuencas medias de ríos como el Ter y el Llobregat en

Cataluña, donde la especie ya se reproduce (Aymerich *et al.*, 1991; Borras & Junyent, 1993; Borras *et al.*, 2002). La alimentación en basureros y vertederos puede conllevar la ingesta no deseada de objetos no naturales, como en la Cigüeña Blanca para la cual se ha documentado la ingestión de plásticos (Peris, 2003), o como la ingestión de gomas elásticas por *Bubulcus ibis* en Extremadura (Gómez-Tejedor *et al.*, 1994). En algunas ocasiones recursos como los basureros resultan fundamentales para explicar la supervivencia de ciertas especies migradoras e invernales que han visto desaparecer parte de sus hábitats y fuentes de alimentación tradicionales. Sería interesante no desatender este aspecto de los vertederos como valor añadido en la gestión y conservación de la avifauna, aunque la tendencia actual sea eliminarlos y apostar por el reciclaje (Pons & Migot, 1995; Garrido & Sarasa, 1999).

Las piscifactorías llaman la atención de muchos ictiófagos como el Cormorán Grande, la Garza Real, y algunos láridos como la Gaviota Reidora *Larus ridibundus*. La presencia de piscifactorías puede influir en el asentamiento de dormideros y agregaciones diurnas, como es el caso de la Garza Real (Lekuona & Campos, 1997). Estas aves ictiófagas pueden causar verdaderos estragos si no se toman medidas oportunas, puesto que además estas especies se hallan últimamente en fase expansiva en invierno. Lekuona (1998a) proporciona datos sobre la explotación de una piscifactoría de Trucha Arcoiris *Oncorhynchus mykiss* en Navarra: la Gaviota Reidora y la Garza Real fueron las especies que causaron más impacto por la biomasa ingerida y por el número de aves implicadas.

En los ambientes costeros, el aprovechamiento de los despojos de las artes de la flota de arrastre pueden tener influencia en la supervivencia de ciertos láridos. Este hecho cobra especial importancia en la permanencia de *Larus audouinii* en las áreas de invernada del sudeste que al parecer tienen mucho que ver con las prácticas pesqueras de arrastre de la flota levantina y las moratorias pesqueras (Oro *et al.*, 1996; Arcos & Oro, 1996).

Finalmente, otro de los factores que pueden inducir a ciertas poblaciones de aves a desarrollar hábitos sedentarios son los comederos artificiales que muchos aficionados a las aves colocan en sus jardines, o la costumbre equivalente de sembrar especies de arbustos produc-

tores de bayas (*Pyracantha* sp., *Cotoneaster* sp.) tal y como se lleva haciendo durante muchos años en los entornos anglosajones. En España, el número de ornitólogos es todavía muy bajo, y por tanto este hábito es todavía poco común, pero en Gran Bretaña y en América del norte, donde los comederos para pequeñas aves es una práctica generalizada, varias especies de paseriformes y en especial sus poblaciones urbanas, han dejado también de migrar y subsisten en invierno del alimento artificial suministrado (Middleton, 1977). Asimismo se ha comprobado que este alimento suplementario aumenta de forma significativa la supervivencia de las poblaciones residentes que lo explotan (Jansson *et al.*, 1981; Desrochers *et al.*, 1988; Brittingham & Temple, 1988a; Orell, 1989; Egan & Brittingham, 1994; Lahti *et al.*, 1998). Estos comederos, sin embargo, pueden también ejercer una influencia negativa al favorecer la transmisión de enfermedades (Brittingham & Temple, 1986, 1988b).

RESIDENTES Y TRANSEÚNTES

Durante el invierno, las aves ya no necesitan circunscribir sus movimientos a un punto de referencia, que normalmente es el nido, sino que pueden deambular por grandes superficies. Sin embargo, que lo hagan o no, depende del tipo de recursos que exploten. Un ejemplo clásico es la contraposición entre las especies que se alimentan de semillas de árboles, que son nómadas (v.g., *Carduelis spinus*, *Loxia curvirostra*), y las que se alimentan de semillas de hierbas, que muestran mayor fidelidad a sus zonas de invernada (v.g., *Carduelis carduelis*, *C. chloris*; Newton, 1972). Esta diferencia se debe a las diferencias en el régimen de fructificación de árboles y plantas: la fructificación es, en los árboles, generalmente muy variable de año en año, de manera que una zona determinada puede ser un año muy favorable mientras que en el siguiente casi no existan recursos disponibles (Svårdson, 1957; Borrás *et al.*, 1996). Ello conlleva a que las especies que se alimentan de este recurso desarrollen hábitos nómadas, y deambulen por grandes extensiones buscando las zonas que en ese año determinado, presentan abundante alimento (Reinikainen, 1937; Svårdson, 1957; Newton, 1970; Bock & Lepthien, 1976; Borrás, 1987; Koe-

nig, 2001a, 2001b). La fructificación de las hierbas, en cambio, es más o menos constante de año en año, con lo cual, las especies que se alimentan de ellas, no necesitan realizar grandes desplazamientos y son más o menos residentes (Newton, 1972). Los Piquituertos Comunes del Pirineo confirman la importancia de esta variable ecológica: el Piquituerto es típicamente considerado como una especie nómada, y esta claramente demostrado como los regímenes de fructificación de las coníferas de las que se alimenta determinan este nomadismo (Newton, 1970, 1972). Sin embargo, el Piquituerto se alimenta en el Pirineo del Pino Negro, una conífera con fructificación más o menos constante de año a año, y en consecuencia la especie ha desarrollado en esas localidades hábitos sedentarios (Senar *et al.*, 1993).

Los hábitos nómadas de estas especies son especialmente marcados durante el invierno. En el Lúgano, se ha podido comprobar como, en el periodo de invernada, los distintos individuos pueden deambular por extensas áreas de más de 900 km² (Senar *et al.*, 1992a). Lo más interesante, es que no todos los individuos de la población son nómadas, sino que una pequeña fracción, un 10% de la población, si el recurso del que se alimentan perdura en el tiempo, pueden desarrollar hábitos residentes y quedarse en la misma zona a lo largo de todo el invierno. Estos individuos residentes presentan una mejor condición física que los transeúntes, y son dominantes sobre ellos (Senar *et al.*, 1990a, 1992a, 2001). Los transeúntes además, presentan unas alas más puntiagudas que los residentes, una adaptación morfológica al constante movimiento que sugiere que la diferencia entre residentes y transeúntes puede tener una base genética (Senar *et al.*, 1994). Experimentos en cautividad en los que se mantiene la diferencia de peso entre residentes y transeúntes bajo distintas condiciones experimentales, adicionalmente sugiere que la diferencia entre estas dos tipologías no es simplemente una respuesta estratégica (Senar *et al.*, 2001).

Aunque esta diferencia entre residentes y transeúntes fue inicialmente descrita para el Lúgano, muy probablemente pueda generalizarse a muchas otras especies que en invierno manifiestan hábitos nómadas, como el Piquituerto o la Curruca Capirotada. Estudios posteriores avalarán o no esta generalización. En la Grulla Común se ha comprobado en Gallocan-



ta, como los individuos subordinados presentan una mayor movilidad que los dominantes, visitando un mayor número de zonas de alimentación y permaneciendo pocos días en cada una de ellas (Alonso *et al.*, 1997). Quizás este patrón podría explicarse por la dinámica de «residentes y transeúntes».

CONVIVIR CON OTRAS AVES

Que una especie se alimente de un recurso fluctuante o más o menos constante, hemos visto que determina su estrategia de ocupación del espacio y el grado de deambulación de sus poblaciones invernales. Sin embargo, que una especie sea nómada o residente tiene además repercusiones sobre su sistema de organización social (Senar, 1994). En una especie nómada, debido al constante movimiento en el que los distintos individuos están implicados, los individuos constituyentes de un grupo tienen un alto riesgo de perder a sus compañeros sociales, por lo que han desarrollado diversos mecanismos que aumentan la cohesión social (Senar, 1989): el sistema social es de tipo feudal, en el que los dominantes protegen a los subordinados de su grupo y son muy tolerantes con ellos, y la mayoría de agresiones tienen lugar entre la fracción dominante, y aparecen comportamientos como el «*allofeeding*», en el que los subordinados regurgitan comida a los dominantes en una especie de tributo social. Las especies sedentarias, en cambio, presentan una menor cohesión social y su sistema social es de tipo despótico, en el que los dominantes utilizan su mayor capacidad competitiva para monopolizar los recursos, siendo el flujo de agresiones de dominantes a subordinados (Senar, 1984, 1990; Senar *et al.*, 1989, 1990b, 1992b, 1997). Una consecuencia adicional de este comportamiento es que en las especies nómadas y por tanto feudales, las agresiones tienen lugar entre los machos (la fracción dominante), mientras que en las sedentarias y despóticas, las agresiones tienen lugar de machos a hembras (de dominante a subordinado). Esta diferencia en el flujo de agresiones es especialmente importante en invierno, en el que el alimento es más limitante, y conduce a una mortalidad diferencial de las hembras en ese periodo del año (vease Conroy *et al.*, 1999; Domènech & Senar, 1999), mientras que en el Lúgano, una especie nómada-

feudal, la mortalidad de machos y hembras es equivalente (Payevsky, 1994). Esta mortalidad diferencial de los sexos que tiene lugar en invierno, puede tener una gran importancia adicional en muchos aspectos de las estrategias vitales de las distintas especies en el resto del año (Breitwisch, 1989).

Especies territoriales, especies sociales

Otro ejemplo clásico de cómo el tipo y distribución de los recursos alimenticios afecta a las estrategias sociales de las distintas especies, es la distinción entre las especies que se alimentan de insectos, que generalmente son territoriales y las que se alimentan de semillas, que generalmente viven en grupos sociales. Un ejemplo típico es el Pinzón Vulgar, que en primavera se alimenta de insectos y es territorial, y en invierno pasa a una alimentación basada en semillas y desarrolla hábitos sociales (Newton, 1972). Esta variación es consecuencia de la rentabilidad obtenida en defender un tipo u otro de recursos (Davies, 1980; Davies & Houston, 1984): las semillas generalmente aparecen distribuidas en grandes manchas, de manera que si bien existen muchas zonas en las que las distintas plantas están ausentes, una vez se encuentra la mancha, el alimento es muy abundante. En esta circunstancia, el alimento es tan abundante, una vez localizado, que no vale la pena defenderlo. Los insectos presentan en cambio una distribución más uniforme en el espacio, y su presencia se va renovando de forma periódica en cortos espacios de tiempo, de manera que a un individuo le es rentable defender un territorio que funciona a modo de despensa y le asegura el acceso al alimento (Davies, 1982). Debido a que muchas especies cambian en invierno de una dieta insectívora a una dieta a base de semillas o frutos, tenemos que en este periodo un buen número de especies pasa a ser sociables. De todos modos, debe señalarse que existen diferencias entre especies en el tipo de estrategia utilizada: por ejemplo, tanto el Petirrojo como la Curruca Capirota, pasan en invierno a una dieta frugívora, pero mientras la Curruca opta por un modo de vida nómada, el Petirrojo continua en invierno siendo territorial (Cuadrado, 1997; Pérez-Tris & Tellería, 2002a). Este patrón puede incluso complicarse más si tenemos en cuenta que en

algunas especies, como el Colirrojo Tizón, es solo una parte de la población la que opta por esa territorialidad invernal (Cuadrado, 1995). Todo ello sugiere que además de la tipología del alimento consumido, otras presiones de selección como por ejemplo el riesgo de depredación, modulan la organización social de las aves en invierno (Cuadrado, 1995). Adicionalmente, las especies migradoras (y los individuos) tienen mayor tendencia a ser territoriales en invierno que las residentes (Matthysen, 1993). Véase otros ejemplos en no paseriformes (*Asio otus* y *Asio flammeus*; Araujo, 1974; Asensio *et al.*, 1992).

Los costes y beneficios del aumento de sociabilidad invernal

Desde el punto de vista de organización social, el invierno se caracteriza por un aumento de la sociabilidad. Esta sociabilidad conlleva numerosas ventajas, como un aumento de la eficiencia en la detección de los predadores y en la localización de las fuentes de alimento, pero también implica algunos inconvenientes, relacionado con el aumento de los conflictos y número de agresiones en las que los animales se ven implicados, y con el aumento de la interferencia a la hora de consumir el alimento (Senar, 1994). Recientemente también se ha visto que la vida en grupo comporta un coste adicional ligado al mayor riesgo de transmisión de enfermedades infecciosas (Cote & Poulin, 1995) y que este riesgo es mayor en el invierno, cuando los animales se agregan (Davidar & Morton, 1993; King *et al.*, 1995; Latta, 2003). El análisis de los costes y beneficios de la vida en grupo es sin duda otro campo en el que los investigadores españoles están aportando importantes trabajos (v.g., Carrascal *et al.*, 1990; Carrascal & Moreno, 1992a, 1992b; Barbosa, 1995, 1997; Domènech & Senar, 1999). Mención especial merece los distintos artículos en los que se analiza la variación en las tasas de vigilancia frente a los depredadores, de los distintos individuos del grupo, demostrando en especies tan dispares como la Cigüeña Común, el Carbonero Común, el Correlimos Común, o el Verdecillo, como la tasa de vigilancia disminuye al aumentar el tamaño del grupo, en hábitats con menor riesgo de depredación (Carrascal & Moreno, 1992b; Barbosa, 1997), en presencia

de individuos subordinados (Carrascal & Moreno, 1992a; Domènech & Senar, 1999), o según la morfología del pico del individuo (Moreno & Carrascal, 1991). De especial relevancia son también los trabajos que sugieren que los individuos subordinados pueden contrarrestar este menor rango jerárquico con diseños morfológicos especiales que les confieren una mayor plasticidad ecológica (Barluenga *et al.*, 2001; Moreno *et al.*, 2001).

Grupos heterospecíficos

A fin de reducir los inconvenientes de la vida en grupo, sin perder sus beneficios, es por lo que varias especies han optado por formar grupos heterospecíficos (Hogstad, 1990; Carrascal & Moreno, 1992a). De entre ellos, los más típicos son los formados por distintas especies de páridos y especies próximas como el Reyezuelo Sencillo *Regulus regulus* o los Agateadores, los formados por las aves limícolas, anátidas y otras aves acuáticas, y los formados por distintas especies de fringílidos. Debido a que estos bandos mixtos son simples agrupaciones de individuos más que no verdaderos grupos sociales, es por lo que su composición y tamaño esta muy influenciado por factores externos, como por ejemplo la meteorología (Morse, 1978; Klein, 1988; King *et al.*, 1995).

Los dormitorios comunales

Los dormitorios son otra forma de agrupación de individuos, típica del invierno, que intenta disminuir las desventajas de convivir con otros individuos restringiendo a la noche el periodo en que los animales están juntos. El gran número de ejemplares diluye la probabilidad de que un individuo sea víctima del predador, a la vez que hay mayores probabilidades de que el predador sea detectado (Richner & Heeb, 1995; Moore & Switzer, 1998). Alternativamente, o de forma adicional, se ha propuesto que los dormitorios pueden actuar como centros de información, de manera que los individuos que el día anterior tuvieron éxito en la localización del alimento, son seguidos a la mañana siguiente por los individuos menos afortunados (Zahavi, 1971; Ward & Zahavi, 1973; Loman & Tamm, 1980; Rabenold, 1983, 1987; Weatherhead,



1984; Caccamise & Morrison, 1986; Marzluff *et al.*, 1996; Moore & Switzer, 1998; Sonerud *et al.*, 2001; Dall, 2002). Esta teoría del dormitorio como centro de información ha sido en los últimos años fuente de numerosa controversia (Weatherhead, 1984; Tye, 1993; Richner & Heeb, 1995), pero algunos trabajos recientes con córvidos parecen apoyarlo de forma bastante inequívoca (Sonerud *et al.*, 2001). Este es un tema en el que los investigadores españoles también han aportado su grano de arena (v.g., Alonso *et al.*, 1985, 1997; Hiraldo *et al.*, 1993; Tella *et al.*, 1996; Lekuona & Campos, 1997; Blanco & Tella, 1999; Cantos *et al.*, 1999; Martínez-Abraín, 1999; Lekuona & Campos, 2004). Una especie ibérica emblemática por la aparatosidad de sus dormitorios es la Grulla Común, que en invierno puede congregarse a miles de individuos en charcas someras o lagunas localizadas en zonas abiertas (v.g. Gallocanta; Alonso & Alonso, 1990; Díaz *et al.*, 1997). En ella se han estudiado varios de estos aspectos, demostrando que en el dormitorio existe un intercambio de información sobre las zonas de alimentación exitosas (Alonso *et al.*, 1997), y que factores como la temperatura, ciclo lunar, estación o abundancia de alimento, afectan a los patrones de entrada y salida del dormitorio (Alonso *et al.*, 1985).

Dominantes y subordinados

La convivencia entre los distintos individuos que forman un grupo, y el hecho de compartir espacio, alimento u otros recursos, conlleva siempre conflictos de intereses entre los diferentes miembros de este grupo. Las peleas son la forma más común de resolver quién tiene preferencia en la explotación de estos recursos (Senar, 1994). Si observamos con detalle estas peleas, nos daremos cuenta que hay unos cuantos individuos que, por sus características, ganan la mayoría de los enfrentamientos, y se les denomina dominantes, mientras que a los perdedores, se les denomina subordinados (Schjelderup-Ebbe, 1922). Ser dominante o subordinado tiene durante el invierno, una especial importancia: los dominantes ocupan los microhábitats con más alimento y menor riesgo de depredación, y monopolizan las fuentes de alimento en los momentos en que este escasea, lo cual les confiere una mayor tasa de supervi-

vencia (Senar, 1994; Koivula, 1999). En la Grulla Común, por ejemplo, se ha comprobado como la tasa de ingestión de alimento de los individuos dominantes es superior a la de los subordinados (Bautista *et al.*, 1995). Las Grullas dominantes suelen encontrarse en las zonas de mayor densidad de bandos y en los bandos más densos (Bautista *et al.*, 1995). Se ha sugerido además que los individuos subordinados pueden situarse en la periferia de los bandos a fin de recibir menos agresiones, si bien la tasa de vigilancia es mayor (Bautista, 2003).

El efecto de la dominancia, sin embargo, varía según la rigurosidad invernal de la localidad en la que nos encontremos. En la sierra de Guadarrama (Madrid), los individuos dominantes de Carbonero Común tienen una clara ventaja sobre los subordinados, disfrutando de un mayor acceso a los recursos y de una mejor condición nutricional; en la sierra de Collserola (Barcelona), donde las condiciones meteorológicas durante el invierno son mucho más benignas, todos los individuos, dominantes o subordinados, presentan una buena condición nutricional, que en conjunto, es superior a la de los individuos de Guadarrama (Carrascal *et al.*, 1998). Tenemos por tanto, que el estatus de dominancia puede ser muy determinante de la supervivencia invernal de las aves, pero que la gran variabilidad climática de la península Ibérica (Carrascal *et al.*, 2002), relativiza este efecto hasta llegar a eliminarlo.

Las relaciones de dominancia también pueden establecerse entre especies, y pueden tener resultados similares a los documentados intraspecíficamente. La contribución de los investigadores españoles en este campo es especialmente importante, especialmente en lo que se refiere a estudios con páridos o fringílicos (Senar *et al.*, 1990a, 2000; Carrascal & Moreno, 1992a; Carrascal *et al.*, 1998; Domènech & Senar, 1999; Barbosa *et al.*, 2000; Barluenga *et al.*, 2000, 2001; Moreno *et al.*, 2001; Polo & Bautista, 2002).

Señalización de estatus

A lo largo del texto se ha distinguido repetidamente entre agrupaciones y grupos sociales. Esta distinción es importante ya que los grupos sociales, al contrario que las agrupaciones, no son temporales e implican una continuada



interacción y reconocimiento individual entre los distintos miembros del grupo (Senar, 1994). Estos grupos sociales, al mismo tiempo, interaccionan repetidamente con otros grupos, de manera que en las especies sociales, como pueden ser los fringílidos o los embercícidos, una agrupación invernal de varias decenas de individuos puede estar formada por varios grupos sociales que coinciden en el tiempo en una misma localidad. Las interacciones dentro de los grupos sociales y entre estos, vienen generalmente reguladas por las relaciones de dominancia entre individuos y los grupos se organizan según unas determinadas jerarquías sociales (Senar, 1994; Koivula, 1999).

El término jerarquía había sido utilizado originariamente para definir la organización eclesiástica (Roper, 1986). Los cardenales estaban (y están) jerárquicamente por encima de los obispos, y estos por encima de los sacerdotes. Un rasgo distintivo de esta jerarquía es que pueden ser fácilmente reconocidas por símbolos externos: los obispos utilizan mitras y los sacerdotes no. Rohwer (1975) ha propuesto que la gran variabilidad en la coloración del plumaje que presentan muchas especies de aves en invierno podría también funcionar como señalizador del estatus social. La ventaja de un sistema comunicativo como este es evidente: reconocer el grado de dominancia de un oponente antes de iniciar un enfrentamiento agresivo podría ahorrar un gran número de luchas innecesarias y potencialmente peligrosas. El sistema sería ventajoso tanto para los subordinados, que evitarían riesgos innecesarios, como para los dominantes, que se ahorrarían muchas luchas. Diversos estudios posteriores han demostrado que esta señalización del estatus social existe y que los animales utilizan la coloración del plumaje de sus oponentes para evitar luchas innecesarias (Senar, 1999, 2004). Esta señalización del estatus es típica de la época invernal, funciona especialmente en interacciones entre grupos sociales, que no se conocen, y explica una parte de la variación en la coloración del plumaje presente en muchas especies sociales durante en periodo invernal (Senar, 2004).

COMPETIR POR EL ESPACIO

Se ha comentado anteriormente que los individuos dominantes tienden a monopolizar los

recursos cuando estos son escasos. Una consecuencia de ello es que los subordinados (en general hembras o jóvenes) se ven a menudo obligados a desplazarse a otros nichos ecológicos u otras localidades, normalmente menos favorables (v.g., Fretwell, 1969; Nichols & Haramis, 1980; Ekman, 1987; Desrochers, 1989; Osiejuk, 1994; Ardia & Bildstein, 1997; Brotons *et al.*, 2000). De forma parecida, debido a los costes de la migración, la fracción dominante de muchas especies de aves prefiere no migrar (o reducir la distancia de migración; Lundberg, 1985), de forma que dentro del área de invernada, la proporción de subordinados va aumentando a medida que descendemos hacia el sur. Como que los machos son generalmente dominantes sobre las hembras, esto se traduce en que la proporción de hembras en las zonas de invernada va aumentando hacia el sur (Eriksson, 1970; Ketterson & Nolan, 1979; Morton, 1984; Prescott & Middleton, 1990; Presscott, 1994; Vanerden & Munsterman, 1995). Por ejemplo, la proporción de hembras de Pinzón Real *Fringilla montifringilla* en España es de un 60%, mientras que en Finlandia es de tan solo un 25% (Senar, 1986a). Algo parecido sucede con el Pinzón Vulgar (Asensio, 1985a). En el Escribano Palustre, y dentro de la península, los machos invernan más al norte y al este que las hembras (Villarán, 1999). Igualmente, las hembras y los jóvenes de Gaviota Reidora invernan en latitudes más meridionales que los machos (Cantos *et al.*, 2004). También se ha detectado en *Anthus spinoletta* una invernada diferencial según sexos en el centro de España (De Souza, 1991).

Otra de las formas de competencia entre clases, durante el invierno, es el que tiene lugar entre la fracción sedentaria de un área y los individuos migrantes que llegan a esa misma área para invernar. Una de las formas de resolver los posibles conflictos es repartirse el área ocupando distintos hábitats. Un ejemplo clásico es *Carduelis sinica* (Nakamura, 1979); en el que la fracción sedentaria se queda en el ecotono de los bosques, viviendo en pequeños grupos, mientras que la fracción migrante ocupa las zonas abiertas donde forma grandes bandos, y pasa la noche en dormitorios comunales. Diversas especies que invernan en la península Ibérica, presentan esta misma dinámica. En la Curruca Capirotada, los individuos residentes (que son de mayor tamaño) ocupan las zonas

boscosas, mientras que la fracción migrante ocupa también las zonas de matorrales (Pérez-Tris & Tellería, 2002b). Dentro de la fracción migrante, los adultos predominan en los bosques y los juveniles en los matorrales. Estos resultados también se interpretan por la mayor dominancia de los residentes sobre los migrantes, que les permite reservarse para sí las zonas de bosque, donde la diversidad de frutos es más elevada (aunque sean menos abundantes), obligando a juveniles e individuos de pequeño tamaño a buscar alimento en zonas abiertas con matorrales (Pérez-Tris & Tellería, 2002b). El Petirrojo es otro ejemplo de esta ocupación diferencial: en las zonas de bosques, el porcentaje de individuos sedentarios es del 70%, mientras que en las zonas de matorrales, hábitat que solamente es ocupado durante el invierno, este porcentaje desciende al 40% (Pérez-Tris *et al.*, 2000).

ANOS DE MUCHO, VÍSPERAS DE POCO

Como resultado de los fenómenos de migración, en el que las aves abandonan las zonas de régimen invernal más duro para dirigirse a áreas de mayor benignidad climática, cada año llegan a la península Ibérica importantes contingentes de aves del norte y centro de Europa. Entre esos efectivos debemos distinguir: 1) A los migrantes presaharianos, que año tras año, de forma regular, se dirigen a los mismos cuarteles de invernada (v.g., *Sylvia atricapilla*, Cuadrado, 1992; Cuadrado *et al.*, 1995). 2) En condiciones especiales de olas de frío, la península se convierte en un refugio para muchas aves del centro y norte de Europa —«fugas térmicas» o fugas de tempero (Bernis, 1966); v.g., *Vanellus vanellus* (Asensio, 1992); *Cygnus olor* (Freire, 1962)—. 3) Las aves sedentarias que se ven desplazadas de las montañas o zonas euro-siberianas frías, que en invierno deben abandonar sus zonas habituales de cría dentro de la península para buscar condiciones más favorables (v.g., *Fringilla coelebs*, *Prunella collaris*, *Montifringilla nivalis*, *Alauda arvensis*). 4) Las aves irruptoras, que debido a fluctuaciones interanuales importantes en sus efectivos en las zonas habituales de cría boreales, causados por un gran éxito reproductor y supervivencia ligado a una abundante fructificación de sus fuentes de alimento, realizan de forma cíclica pero

no regular ni predecible, importantes movimientos masivos que les hace llegar a la península en ingentes números (v.g., *Carduelis spinus* y *Fringilla montifringilla*; Asensio, 1985b; Borras, 1987; De Lope *et al.*, 1983; Galarza, 2004). En el Picogordo también se han citado irrupciones no periódicas, si bien no son tan espectaculares (Asensio, 1990; Martí & Del Moral, 2003). Tenemos por tanto que si bien existe un importante número de especies e individuos que de forma regular utilizan la península como zona de invernada, la presencia de otros tipos de movimientos hace que el total de efectivos invernantes pueda variar mucho de un año a otro.

APAREARSE EN INVIERNO

A menudo se tiende a asociar el cortejo y el proceso de formación de parejas con la primavera. Sin embargo, existen varias especies de aves que se aparean a finales de invierno, cuando los animales están todavía en los cuarteles de invernada. Este apareamiento invernal tiene lugar tanto en animales sedentarios (v.g., Carbonero Común; Matthysen, 1990), como en animales migrantes (v.g., Lúgano; Senar & Copete, 1990), aunque mayoritariamente en especies que en ese periodo viven en bandos. En animales sedentarios, este apareamiento facilita un más pronto inicio de la reproducción, tan pronto las condiciones son favorables, con las ventajas que ello supone de aumento de las posibilidades de supervivencia de los pollos (Nilsson, 1988). En los páridos, por ejemplo, los bandos invernales están formados por las posibles parejas que posteriormente van a reproducirse juntas, siendo el tamaño del grupo normalmente par (Ekman, 1989; Matthysen, 1990). En animales migradores, este apareamiento invernal facilita la reproducción oportunista, ya que al estar ya apareados, si los animales encuentran durante la migración un lugar favorable, pueden quedarse allí para reproducirse (Payevsky, 1973). Este es por ejemplo el caso del Lúgano: los animales se aparean en los cuarteles de invernada, aquí en la península Ibérica (Senar & Copete, 1990), y si durante la migración encuentran zonas con abundante fructificación de coníferas, detienen su viaje migratorio e inician una primera reproducción; esto explica por ejemplo la aparición de Lúga-

nos reproductores en Cuenca, los Puertos de Tortosa y Beceite, o en los Pirineos (García, 1974; Senar, 1983, 1986b). Una vez se han reproducido, los animales inician de nuevo la migración hacia el norte, donde el retraso fenológico en la fructificación de las coníferas por efecto del aumento de latitud, les permite encontrar nuevas áreas con condiciones favorables para la reproducción (Payevsky, 1973). Este oportunismo puede realizarse también aprovechando el retraso fenológico en la fructificación de las coníferas y otros recursos con el aumento de la altitud, como es el caso del Verderón Serrano, que en años de una abundante fructificación del *Pinus nigra*, realiza una primera reproducción a altitudes de 500 m s.n.m., para posteriormente realizar una nueva reproducción en los bosques subalpinos de *Pinus uncinata*, a unos 2.000 m s.n.m. (Borras & Senar, 1991). Este oportunismo puede también aparecer en otros grupos de aves no consumidoras de semillas, como por ejemplo la Lechuzza Campestre *Asio flammeus* (Asensio *et al.*, 1992), o el Zorzal Común, el Reyzeuelo Sencillo y el Mosquitero Papialbo *Phylloscopus bonelli* (Pedrocchi, 1998).

CONSECUENCIAS EVOLUTIVAS DEL INVIERNO

Diversos estudios han documentado como el invierno ejerce una importante mortalidad sobre las poblaciones de aves, en muchos casos superiores a las de otros períodos del año (v.g., Baillie, 1990; Senar & Copete, 1995; Conroy *et al.*, 1999). Cuando esta mortalidad afecta de forma diferencial a una parte de la población, se produce un proceso de selección natural. Existen en la literatura diversos ejemplos que muestran cómo el invierno puede, de esta manera, seleccionar a individuos con determinadas características o morfotipos (Newton, 1998). El trabajo de Bumpus (1899) en el que mostraba como una tormenta especialmente violenta eliminaba a los individuos de tamaño intermedio, es ya un clásico dentro de la literatura científica. Trabajos posteriores en esta misma especie, han confirmado como la mortalidad resultante de las inclemencias invernales, elimina a las hembras de mayor tamaño y a los machos pequeños, aumentando así el dimorfismo sexual de la población (Johnston *et al.*, 1972; Johnston & Fleischer, 1981; Fleischer &

Johnston, 1984). En el Verdecillo, también la mortalidad es más importante durante el invierno (Conroy *et al.*, 1999), y aunque no se ha demostrado una relación directa con ese período, la selección natural favorece a los individuos de alas más grandes (Björklund & Senar, 2001). Ejemplos adicionales aparecen en la revisión de Newton (1998).

Trabajos recientes demuestran que el invierno puede también modular los procesos de selección sexual. Hemos visto que como resultado de la limitación del alimento que se produce en invierno y del hecho que en muchas especies los machos son dominantes sobre las hembras y monopolizan estos recursos (Gowaty, 1996), las hembras sufren una mayor mortalidad que los machos (Shreeve, 1980; Benkman, 1997; Conroy *et al.*, 1999). En consecuencia, las hembras pasan a ser un recurso limitante, incrementando los procesos de competencia entre machos y de selección sexual, con las importantes consecuencias que ello puede tener, por ejemplo, en la evolución de los ornamentos sexuales o en los patrones de inversión parental (Breitwisch, 1989; Senar, 2004). El hecho de que algunas especies se aparezcan en los cuarteles de invernada (v.g., Higuchi & Hirano, 1983; Senar & Copete, 1990), en los que pueden mezclarse muy distintas poblaciones, puede tener también importantes consecuencias evolutivas, si bien éstas permanecen aún inexploradas. Los procesos de selección social (Tanaka, 1996; Wolf *et al.*, 1999), hemos visto que en muchos casos son también más intensos durante el invierno, cuando los animales se agregan y aumentan el número de interacciones y conflictos. Los procesos de evolución de la señalización de estatus es uno de sus mejores ejemplos (Senar, 1999, 2004). Todos éstos, y otros trabajos, demuestran cómo el invierno acelera los procesos de selección, sea natural, sexual o social, con las importantes implicaciones que ello puede tener en los procesos evolutivos que modulan a las distintas especies.

AGRADECIMIENTOS.—A los revisores A. Barbosa y L. M. Carrascal agradecemos sus valiosos comentarios. Juan Carlos del Moral y Ricard Gutiérrez nos facilitaron algunas referencias y trabajos. Este artículo es una contribución al proyecto BOS 2003-09589 del Ministerio de Ciencia y Tecnología.

BIBLIOGRAFÍA

- ALBERTO, L. J. & VELASCO, T. 1988. Limícolas invernantes de España. En, J. L. Tellería (Ed.): *Invernada de aves en la Península Ibérica*, pp. 71-78. Sociedad Española de Ornitología, SEO. Madrid.
- ALONSO, J. A. & ALONSO, J. C. 1988. Invernada de la Grulla común *Grus grus* en la Península Ibérica. En, J. L. Tellería (Ed.): *Invernada de aves en la Península Ibérica*, pp. 123-136. Sociedad Española de Ornitología, SEO. Madrid.
- ALONSO, J. A. & ALONSO, J. C. 1990. *Distribución y demografía de la Grulla común* (*Grus grus*) en España. ICONA. Madrid.
- ALONSO, J. A., ALONSO, J. C. & MUÑOZ-PULIDO, R. 1990a. Áreas de invernada de la Grulla común *Grus grus* en España. En, J. A. Alonso & J. C. Alonso (Eds.): *Distribución y demografía de la Grulla común Grus grus en España*. ICONA. Madrid.
- ALONSO, J. A., ALONSO, J. C. & VEIGA, J. P. 1984. Winter feeding ecology of the crane in cereal farmland at Gallocanta. *Wildfowl*, 35: 119-131.
- ALONSO, J. A., ALONSO, J. C. & VEIGA, J. P. 1985. The influence of moon light on the timing of roosting flights in Common Cranes *Grus grus*. *Ornis Scandinavica*, 16: 314-318.
- ALONSO, J. C., ALONSO, J. A. & BAUTISTA, L. M. 1999. Habitat selection of territorial crane families during winter. Stralsund.
- ALONSO, J. C., ALONSO, J. A. & VEIGA, J. P. 1987. Flocking in wintering common cranes *Grus grus*: influence of population size, food abundance and habitat patchiness. *Ornis Scandinavica*, 18: 53-60.
- ALONSO, J. C., BAUTISTA, L. M. & ALONSO, J. A. 1997. Dominance and the dynamics of phenotype-limited distribution in Common Cranes. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 40: 401-408.
- ALONSO, J. C., ALONSO, J. A., BAUTISTA, L. M. & MUÑOZ-PULIDO, R. 1990b. Summary of the current situation relative to the problem of crop damages produced by common crane *Grus grus* in the area of Gallocanta. Daroca, España, Ambiente, D.G.M., ADENA-WWF, Fond Patrimoni Natural Europeo y Sociedad Española de Ornitología.
- AMAT, J. A. 1980. Descripción de la comunidad de patos del Parque Nacional de Doñana. *Doñana, Acta Vertebrata*, 8: 125-158.
- AMAT, J. A. 1984a. Las poblaciones de aves acuáticas en las lagunas andaluzas: composición y diversidad durante un ciclo anual. *Ardeola*, 31: 79.
- AMAT, J. A. 1984b. Ecological segregation between Red-crested pochard *Netta rufina* and Pochard *Aythya ferina* in a fluctuating environment. *Ardea*, 72: 229-233.
- AMAT, J. A. & FERRER, X. 1988. Respuesta de los patos invernantes en España a diferentes condiciones ambientales. *Ardeola*, 35: 59-70.
- ANDRADA, J. & FRANCO, A. 1973. Actividad nocturna en *Falco naumanni*. *Ardeola*, 19: 471.
- ARAUJO, L. S. 1974. Contribución al estudio del Búho Chico (*Asio otus*) en España. *Ardeola*, 19: 397-428.
- ARCOS, J. M. & ORO, D. 1996. Changes in foraging range of Audouin's gulls *Larus audouini* in relation to a trawler moratorium in the western Mediterranean. *Colonial Waterbirds*, 19: 128-131.
- ARDIA, D. R. & BILDSTEIN, K. L. 1997. Sex-related differences in habitat selection in wintering American kestrels, *Falco sparverius*. *Animal Behaviour*, 53: 1305-1311.
- ASENSIO, B. 1985a. Migración e invernada en España de *Fringilla coelebs* de origen europeo. *Ardeola*, 32: 49-56.
- ASENSIO, B. 1985b. Migración e invernada en España de Lúganos (*Carduelis spinus*, L.) de origen Europeo. *Ardeola*, 32: 179-186.
- ASENSIO, B. 1990. Situación del Picogordo (*Coccothraustes coccothraustes*) en España. *Ardeola*, 37: 29-35.
- ASENSIO, B. 1992. Migración e invernada de la Avefría (*Vanellus vanellus*) en la Península Ibérica. *Doñana, Acta Vertebrata*, 19: 71-84.
- ASENSIO, B., CANTOS, F. J., FERNÁNDEZ, A. & FAJARDO, I. 1992. La Lechuza campestre en España. *Quercus*, 76: 18-24.
- AVILÉS, J. M. 1999. Dieta y patrones de actividad de la Grulla Común *Grus grus* en dehesas del centro de la Península Ibérica. Tesis Doctoral, Universidad de Extremadura.
- AVILÉS, J. M., MEDINA, F. J., SÁNCHEZ, J. M. & PAREJO, D. 2002a. Does temporal variability of winter common cranes in the dehesas depend of farming practices? *Waterbirds*, 25: 86-92.
- AVILÉS, J. M. & PAREJO, D. 1999. Aves limícolas (Charadrii) en un embalse del centro de la península ibérica durante un ciclo anual: zonas interiores vs. zonas litorales. *Miscelània Zoològica*, 22: 1-10.
- AVILÉS, J. M., SÁNCHEZ, J. M. & PAREJO, D. 2002b. Food selection of wintering common cranes (*Grus grus*) in holm oak (*Quercus ilex*) dehesas in south-west Spain in rainy season. *Journal of Zoology*, 256: 74-79.
- AYMERICH, J., BAUCCELLS, J., BIGAS, D., CAMPRODON, J., ESTRADA, J., MOLIST, M., ORDEIX, M., RAMONEDA, J. & VIGUÉ, J. 1991. *Els ocells d'Osona*. Lynx Editions. Barcelona.
- AYMÍ, R. & ROMERO, J. L. 1996. Migració i distribució estacional del Durbec *Coccothraustes coccothraustes* a Catalunya. *Butlletí Grup Català d'Avellament*, 13: 21-36.
- BAILLIE, S. R. 1990. Integrated population monitoring of breeding birds in Britain and Ireland. *Ibis*, 132: 151-166.
- BAKKEN, G. S., BUTTEMER, W. A., DAWSON, W. R. & GATES, D. M. 1981. Heated taxidermic mounts: a

- means of measuring the standard operative temperature affecting small animals. *Ecology*, 311: 318.
- BARBOSA, A. 1992. Areas importantes para los limícolas en España. En, Amigos de la Tierra (Eds.): *Anuario Ornitológico: Aves limícolas*, Ed. Miraguano. Madrid.
- BARBOSA, A. 1995. Foraging strategies and their influence on scanning and flocking behaviour of waders. *Journal of Avian Biology*, 26: 182-186.
- BARBOSA, A. 1997. The effects of predation risk on scanning and flocking behavior in Dunlin. *Journal of Field Ornithology*, 68: 607-612.
- BARBOSA, A., BARLUENGA, M. & MORENO, E. 2000. Effects of body mass on the foraging behaviour of subordinate Coal Tits *Parus ater*. *Ibis*, 142: 428-434.
- BARBOSA, A. & MORENO, E. 1999a. Evolution of foraging strategies in waders: an ecomorphological approach. *The Auk*, 116: 712-725.
- BARBOSA, A. & MORENO, E. 1999b. Hindlimb morphology and locomotor performance in waders. An evolutionary approach. *Biological Journal of the Linnean Society*, 67: 313-330.
- BARBOSA, A. & MORENO, E. 2004. Una visión de la ornitología española a través de 50 años de Ardeola. *Ardeola*, 51: 000-000.
- BARLUENGA, M., BARBOSA, A. & MORENO, E. 2000. Social relationships due to sex, age and morphology in great tits *Parus major* wintering in a mountainous habitat of central Spain. *Ardeola*, 47: 19-27.
- BARLUENGA, M., MORENO, E. & BARBOSA, A. 2001. Foraging behaviour of subordinate Great Tits (*Parus major*). Can morphology reduce the cost of subordination? *Ethology*, 107: 877-888.
- BAUTISTA, L. M. 2003. Grulla común - *Grus grus*. En, L. M. Carrascal & A. Salvador (Eds.): *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles*, Museo Nacional de Ciencias Naturales. Madrid.
- BAUTISTA, L. M., ALONSO, J. C. & ALONSO, J. A. 1995. A field test of ideal free distribution in flock-feeding common cranes. *Animal Behaviour*, 64: 747-757.
- BEJA, P. 1989. A note on the diet of razorbills *Alca torda* wintering in Portugal. *Seabird*, 12: 11-13.
- BENKMAN, C. W. 1997. Feeding behavior, flock-size dynamics, and variation in sexual selection in crossbills. *The Auk*, 114: 163-178.
- BERNIS, F. 1966. *Migración en aves. Tratado teórico y práctico*. Publicaciones SEO. Madrid.
- BJÖRKLUND, M. & SENAR, J. C. 2001. Sex difference in survival selection in the serin, *Serinus serinus*. *Journal Evolutionary Biology*, 14: 841-849.
- BLANCO, G. 1996. Population dynamics and communal roosting of White Storks foraging at Spanish Refuse Dump. *Colonial Waterbirds*, 19: 273-276.
- BLANCO, G. & GÓMEZ, F. M. J. 1995. Composición de la dieta y tamaño de presa del Cormorán Grande (*Phalacrocorax carbo sinensis*) durante su invernada en ríos y graveras del centro de España. *Ardeola*, 42: 125-131.
- BLANCO, G. & TELLA, J. L. 1999. Temporal, spatial and social segregation of red-billed choughs between two types of communal roost: a role for mating and territory acquisition. *Animal Behaviour*, 57: 1219-1227.
- BLANCO, G., VELASCO, T., GRIJALBO, J. & OLLERO, J. 1994. Great Cormorant Settlement of a new wintering area in Spain. *Colonial Waterbirds*, 17: 173-180.
- BLANCO, J. C. & GONZÁLEZ, J. L. 1992. *Libro Rojo de los Vertebrados de España*. ICONA. Madrid.
- BLANCO, J. C., HIRALDO, F. & HEREDIA, B. 1990. Variations in the diet and foraging behaviour of a wintering Red Kite (*Milvus milvus*) population in response to changes in food availability. *Ardeola*, 37: 267-278.
- BOCK, C. E. & LEPHIEU, L. W. 1976. Synchronous eruptions of boreal seed-eating birds. *The American Naturalist*, 110: 559-571.
- BORRAS, A. 1987. Moviments no migratoris de l'avifauna en la conca del llobregat-cardener. 2. Irrupcions i erratismes. *Dovella*, 22: 39-43.
- BORRAS, A., CABRERA, A. & CABRERA, J. 1996. Crossbills *Loxia curvirostra* feeding on cypress seeds. *Butlletí Grup Català d'Anellament*, 13: 53-55.
- BORRAS, A., CABRERA, A. & JUNYENT, F. 2002. La Conca del Llobregat com a eix faunístic. *Actes Centre d'Estudis del Bages*, 4: 135-161.
- BORRAS, A., CABRERA, T., CABRERA, J. & SENAR, J. C. 2003. The diet of the Citril Finch (*Serinus citrinella*) in the Pyrenees and the role of *Pinus* seeds as a key resource. *Journal für Ornithologie*, 144: 345-353.
- BORRAS, A. & JUNYENT, F. 1993. *Vertebrats de la Catalunya central*. Regió 7. Manresa.
- BORRAS, A. & SENAR, J. C. 1991. Opportunistic breeding of the Citril Finch *Serinus citrinella*. *Journal für Ornithologie*, 132: 285-289.
- BORRAS, A. & SOLER, B. 1984. Contribució al coneixement de la reproducció del Mussol Banyut (*Asio otus*) a la Catalunya Central. *Dovella*, 14: 44-54.
- BREITWISCH, R. 1989. Mortality patterns, sex ratios, and parental investment in monogamous birds. *Current Ornithology*, 6: 1-50.
- BRITTINGHAM, M. C. & TEMPLE, S. A. 1986. A survey of avian mortality at winter feeders. *Wildlife Society Bulletin*, 14: 445-450.
- BRITTINGHAM, M. C. & TEMPLE, S. A. 1988a. Impacts of supplemental feeding on survival rates of Black-capped Chickadees. *Ecology*, 69: 581-589.
- BRITTINGHAM, M. C. & TEMPLE, S. A. 1988b. Avian disease and winter bird feeding. *The Passenger Pigeon*, 50: 195-203.
- BROGGI, J. & BROTONS, L. 2001. Coal Tit fat-storing patterns during the non-breeding season: the



- role of residence status. *Journal of Avian Biology*, 32: 333-337.
- BROOKE, R. K. 1973. House sparrows feeding at night in New York. *The Auk*, 90: 206.
- BROTONS, L. 2000. Individual food-hoarding decision in a nonterritorial coal tit population: the role of social context. *Animal Behaviour*, 60: 395-402.
- BROTONS, L., ORELL, M., LAHTI, K. & KOIVULA, K. 2000. Age-related microhabitat segregation in Willow Tit *Parus montanus* winter flocks. *Ethology*, 106: 993-1005.
- BROWN, M. E. 1996. Assessing body condition in birds. *Current Ornithology*, 13: 67-135.
- BUENO, J. M. 1990. Migración e invernada de pequeños turdinos en la Península Ibérica I. Pechiazul (*Luscinia svecica*) y Ruiseñor Común (*Luscinia megarhynchos*). *Ardeola*, 37: 67-73.
- BUENO, J. M. 1998. Migración e invernada de pequeños turdinos en la Península ibérica. V. El Petirrojo (*Erithacus rubecula*). *Ardeola*, 45: 193-200.
- BUMPUS, H. 1899. The elimination of the unfit as illustrated by the introduced sparrow *Passer domesticus*. *Biology Lectures, Marine Biology Laboratory, Woods Hole*: 209-228.
- BUTTEMER, W. A. 1985. Energy relations of winter roost-site utilization by American goldfinches (*Carduelis tristis*). *Oecologia*, 68: 126-132.
- CACCAMISE, D. F. & MORRISON, D. W. 1986. Avian communal roosting: implications of diurnal activity centers. *The American Naturalist*, 128: 191-198.
- CAMPOS, F., FERNÁNDEZ-CRUZ, M. & PRÓSPER, J. 2001. Movements of Grey Heron *Ardea cinerea* to and within the Iberian peninsula and Balearic Islands. *Ardeola*, 48: 209-215.
- CAMPOS, F. & LEKUONA, J. M. 1994. La población invernante de Cormorán Grande (*Phalacrocorax carbo*) en el norte de España y suroeste de Francia. *Ardeola*, 41: 13-18.
- CANTOS, F. J., FERNÁNDEZ, A. & FERNÁNDEZ, F. 2004. Evolución y algunos parámetros de la población invernante de Gaviota reidora *Larus ridibundus* en Madrid. *Butlletí Grup Català d'Anelement*, 10: 25-31.
- CANTOS, F. J., JIMÉNEZ, M., FERNÁNDEZ-RENAU, A., GÓMEZ, J. A., DE JUAN, F., DE MIGUEL, E. & SANGLIER, G. 1999. Application of sensors and thermal cameras for the census of winter roosts of birds. *Ardeola*, 46: 187-193.
- CARRASCAL, L. M. 1988. Influencia de las condiciones ambientales sobre la organización de la comunidad de aves invernante en un bosque subalpino mediterráneo. *Doñana, Acta Vertebrata*, 15: 111-131.
- CARRASCAL, L. M., ALONSO, J. C. & ALONSO, J. A. 1990. Aggregation size and foraging behaviour of white storks *Ciconia ciconia* during the breeding season. *Ardea*, 78: 399-404.
- CARRASCAL, L. M., DÍAZ, J. A., HUERTAS, D. L. & MOZETICH, I. 2004. Behavioral thermoregulation by treecreepers: a trade-off between energy saving and reduced crypsis. *Ecology*, 82: 1642-1654.
- CARRASCAL, L. M. & MORENO, E. 1992a. Proximal costs and benefits of heterospecific social foraging in the Great Tit, *Parus major*. *Canadian Journal of Zoology*, 70: 1947-1952.
- CARRASCAL, L. M. & MORENO, E. 1992b. Scanning behaviour and spatial niche. *Journal für Ornithologie*, 133: 73-77.
- CARRASCAL, L. M. & MORENO, E. 1993. Food caching versus immediate consumption in the nuthatch: the effect of social context. *Ardea*, 81: 135-141.
- CARRASCAL, L. M., PALOMINO, D. & LOBO, J. M. 2002. Patrones de preferencias de hábitat y de distribución y de abundancia invernal de aves en el centro de España. Análisis y predicción del efecto de factores ecológicos. *Animal Biodiversity and Conservation*, 25: 7-40.
- CARRASCAL, L. M. & POLO, V. 1999. Coal tits, *Parus ater*, lose weight in response to chases by predators. *Animal Behaviour*, 58: 281-285.
- CARRASCAL, L. M., SENAR, J. C., MOZETICH, I., URIBE, F. & DOMÈNECH, J. 1998. Interactions among environmental stress, body condition, nutritional status, and dominance in Great Tits. *The Auk*, 115: 727-738.
- CARRASCAL, L. M. & TELLERÍA, J. L. 1985. Estudio multidimensional del uso del espacio en un grupo de aves insectívoras forestales durante el invierno. *Ardeola*, 32: 95-113.
- CASTROVIEJO, J. 1970. Premieres donnees sur l'ecologie hivernales des vertebres de la Cordilliere Cantabrique. *Alauda*, 38: 126-149.
- CASTROVIEJO, J. 1975. *El Urogallo Tetrao urogallus L. en España*. CSIC. Madrid.
- CEBALLOS, L. & RUIZ DE LA TORRE, J. 1971. *Arboles y arbustos de la España peninsular*. Escuela Técnica e Ingenieros de Montes. Madrid.
- CLERGEAU, P. & SIMONNET, E. 1996. Microclimate in communal roost sites of Starlings *Sturnus vulgaris*. *Journal für Ornithologie*, 137: 358-361.
- CODY, M. L. 1985. An introduction to habitat selection in birds. En, M.L.Cody (Ed.): *Habitat selection in birds*, pp. 3-56. Academic Press. San Diego.
- CONROY, M. J., SENAR, J. C., HINES, J. E. & DOMÈNECH, J. 1999. Development and application of a mark-recapture model incorporating predicted sex and transitory behaviour. *Bird Study*, 46: S62-S73.
- COTE, I. M. & POULIN, R. 1995. Parasitism and group size in social animals - A meta-analysis. *Behavioral Ecology*, 6: 159-165.
- CRIBADO, J. 1997. En defensa de la biodiversidad. *La Garcilla*, 97: 16-21.
- CUADRADO, M. 1992. Year to year recurrence and site-fidelity of Blackcaps *Sylvia atricapilla* and Robins *Erithacus rubecula* in a Mediterranean wintering area. *Ringing and Migration*, 13: 36-42.



- CUADRADO, M. 1995. Winter territoriality in migrant Black Redstarts *Phoenicurus ochrurus* in the Mediterranean area. *Bird Study*, 42: 232-239.
- CUADRADO, M. 1997. Why are migrant Robins (*Eritacus rubecula*) territorial in winter?: the importance of the anti-predatory behaviour. *Ethology Ecology & Evolution*, 9: 77-88.
- CUADRADO, M., SENAR, J. C. & COPETE, J. L. 1995. Do all Blackcaps *Sylvia atricapilla* show winter site fidelity? *Ibis*, 137: 70-75.
- CUTHILL, I. C. & HOUSTON, A. I. 1997. Managing time and energy. En, J. R. Krebs & N. B. Davies (Eds.): *Behavioural ecology. An evolutionary approach*, pp. 97-120. Blackwell Science. Oxford.
- DALL, S. R. X. 2002. Can information sharing explain recruitment to food from communal roosts? *Behavioral Ecology*, 13: 42-51.
- DAVIDAR, P. & MORTON, E. S. 1993. Living with parasites: Prevalence of a blood parasite and its effect on survivorship in the purple martin. *The Auk*, 110: 109-116.
- DAVIES, N. B. 1980. The economics of territorial behaviour in birds. *Ardea*, 68: 63-74.
- DAVIES, N. B. 1982. Territorial behaviour of pied wagtails in winter. *British Birds*, 75: 261-267.
- DAVIES, N. B. & HOUSTON, A. I. 1984. Territory economics. En, J. R. Krebs & N. B. Davies (Eds.): *Behavioural ecology. An evolutionary approach*, pp. 148-169. Blackwell Sci. Publ. Oxford.
- DAWSON, W. R. & CAREY, C. 1976. Seasonal acclimatization to temperature in cardueline finches. I. Insulative and metabolic adjustments. *Journal of Comparative Physiology*, 112: 317-333.
- DAWSON, W. R. & MARSH, R. L. 1986. Winter fattening in the American Goldfinch and the possible role of temperature in its regulation. *Physiological Zoology*, 59: 357-368.
- DAWSON, W. R., MARSH, R. L. & YACOE, M. E. 1983. Metabolic adjustments of small passerine birds for migration and cold. *American Journal of Physiology*, 245: 755-767.
- DEAN, W. R. J. 2004. *Nomadic desert birds*. Springer Verlag. Berlin.
- DE JUANA, E. 1988. Áreas importantes para las aves invernantes en España. En, J. L. Tellería (Ed.): *Invernada de aves en la Península Ibérica*, pp. 195-200. Sociedad Española de Ornitología. Madrid.
- DE JUANA, E. 1991. El Chorlito social (*Chettusia gregaria*) en España. *Ardeola*, 38: 55-59.
- DE JUANA, E. 1999. Observaciones de aves raras en España año 1997. *Ardeola*, 46: 129-148.
- DE JUANA, E., DE JUANA, F. & CALVO, S. 1988. La invernada de las aves de presa (O. Falconiformes) en la Península Ibérica. En, J. L. Tellería (Ed.): *Invernada de aves en la Península Ibérica*, pp. 97-122. Sociedad Española de Ornitología. Madrid.
- DE LOPE, F., GUERRERO, J., GARCÍA, M. E., DE LA CRUZ, C., CARRETERO, J., NAVARRO, J., DA SILVA, A. & OTANO, J. 1983. Masiva afluencia de Pinzones Reales (*Fringilla montifringilla*) en la Baja Extremadura. *Alytes*, 1: 393-400.
- DE SOUZA, J. A. 1991. El Escribano Nival (*Plectrophenax nivalis*) en la península Ibérica. *Ardeola*, 38: 179-198.
- DESROCHERS, A. 1989. Sex, dominance, and microhabitat use in wintering Black-capped Chickadees: a field experiment. *Ecology*, 70: 636-646.
- DESROCHERS, A., HANNON, S. J. & NORDIN, K. E. 1988. Winter survival and territory acquisition in a northern population of Black-capped Chickadees. *The Auk*, 105: 727-736.
- DÍAZ, M., ASENSIO, B. & TELLERÍA, J. L. 1996a. *Aves Ibéricas. No Paseriformes*. J. M. Reyero. Madrid.
- DÍAZ, M., CAMPOS, P. & PULIDO, F. J. P. 1997. The Spanish Dehesas: a diversity in land use and Wildlife. En, D. J. Pain & M. W. Pienkowski (Eds.): *Farming and Birds in Europe: The Common Agricultural Policy and Its Complications for Bird Conservation*, pp. 178-209. Academic Press. London.
- DÍAZ, M., GONZÁLEZ, E., MUÑOZ-PULIDO, R. & NAVESO, M. A. 1996b. Habitat selection patterns of common cranes *Grus grus* wintering in holm oak *Quercus ilex* dehesas of central Spain: effects of human managements. *Biological Conservation*, 75: 119-123.
- DOBSON, A. 1990. Survival rates and their relationship to life-history traits in some common British birds. *Current Ornithology*, 7: 115-146.
- DOLZ-GARCÍA, C. & GÓMEZ-LÓPEZ, J. A. 1988. Las anátidas y fochas invernantes de España. En, J. L. Tellería (Ed.): *Invernada de aves en la Península Ibérica*, pp. 55-70. Sociedad Española de Ornitología. Madrid.
- DOMÈNECH, J. & SENAR, J. C. 1999. Are foraging Serin *Serinus serinus* females more vigilant than males?: The effect of sex ratio. *Ardea*, 87: 277-284.
- DONÁZAR, J. A. 1992. Muladares y basureros en la biología de la conservación de las aves en España. *Ardeola*, 39: 29-40.
- EGAN, E. S. & BRITTINGHAM, M. C. 1994. Winter survival rates of a southern population of Black-capped Chickadees. *Wilson Bulletin*, 106: 514-521.
- EKMAN, J. B. 1987. Exposure and time use in willow tit flocks: the cost of subordination. *Animal Behaviour*, 35: 445-452.
- EKMAN, J. B. 1989. Ecology on non-breeding social systems of Parus. *Wilson Bulletin*, 101: 263-288.
- ELKINS, N. 1983. *Weather and bird behaviour*. T & AD Poyser. Calton.
- ERIKSSON, K. 1970. Wintering and autumn migration ecology of the brambling, *Fringilla montifringilla*. *Sterna*, 9: 77-90.
- FAJARDO, I., PIVIDAL, V. & CEBALLOS, W. 1994. Cause of mortality of the short-eared owl (*Asio flammeus*) in Spain. *Ardeola*, 41: 129-134.

- FERNÁNDEZ-CRUZ, F., MARTÍ, R. & MARTÍNEZ-VIALTA, A. 1987. Clasificación de las zonas húmedas españolas en función de las aves acuáticas. *La Garcilla*, 69: 21-23.
- FERNÁNDEZ-CRUZ, M. 1981. La migración e invernada de la Grulla (*Grus grus*) en España. Resultados del Proyecto Grus (Crane Project). *Ardeola*, 26-27: 1-164.
- FERNÁNDEZ-CRUZ, M., FERNÁNDEZ-ALCÁZAR, G., CAMPOS, F. & DIAS, P. C. 1992. Colonies of Ardeids in Spain and Portugal. *IRWS*, 20: 76-78.
- FERNÁNDEZ-CRUZ, M., MARTÍN-NOVELLA, C., PARÍS, M., IZQUIERDO, E., CAMACHO, M., RENDÓN, M. & RUBIO, J. C. 1988. Revisión y puesta al día de la invernada del Flamenco (*Phoenicopterus ruber roseus*) en la Península Ibérica. En, J. L. Tellería (Ed.): *Invernada de aves en la Península Ibérica*, pp. 23-54. Sociedad Española de Ornitología. Madrid.
- FERNÁNDEZ-GUTIÉRREZ, J. & SANZ-SUASTI, J. 1996. *Conservación de las aves estepáricas en España*. Junta de Castilla y León. Valladolid.
- FERRER, X. 1977. Introducció ornitológica al Delta de l'Ebre. *Treballs Instituto Catalán de Historia Natural*, 8: 302.
- FERRER, X., GARCIA, L. & PURROY, F. J. 1976. Informe sobre el flamenco en España y su población en 1974. *Boletín Estación Central de Ecología*, 5: 55-69.
- FLEISCHER, R. C. & JOHNSTON, R. F. 1984. The relationship between winter climate and selection on body size of house sparrows. *Canadian Journal of Zoology*, 62: 405-410.
- FREIRE, J. 1962. La invasión de cisnes (*Cygnus olor*) durante el invierno 1962-63. *Ardeola*, 8: 269-270.
- FRETWELL, S. 1969. Dominance behavior and winter habitat distribution in Juncos (*Junco hyemalis*). *Bird-Banding*, 40: 1-25.
- FUENTES, M. 1990. Relaciones entre pájaros y frutos en un matorral del norte de España: variación estacional y diferencias con otras áreas geográficas. *Ardeola*, 37: 53-66.
- FUJITA, K. 1993. Seasonal change of Great Tits' *Parus major* body weight in winter. *Strix*, 12: 73-79.
- GALARZA, A. 2004. Influence of temperature on the wintering avifauna of a northern Iberian coastal farmland. *Miscel lània Zoològica*, 23: 23-29.
- GALARZA, A. & TELLERÍA, J. L. 2004. Linking processes: effects of migratory routes on the distribution of abundance of wintering passerines. *Animal Biodiversity and Conservation*, 26: 19-27.
- GARCIA, A. E. 1974. Primera reproducción comprobada de *Carduelis spinus* en el centro de España y nuevos datos de cría de *Carduelis citrinella*. *Ardeola*, 20: 382-384.
- GARCÍA-JIMÉNEZ, F. J. & CALVO, J. F. 1987. El Zampullín Cuellinegro *Podiceps nigricollis*, en la laguna de la Mata (Alicante). *Ardeola*, 34: 102-105.
- GARRIDO, R. & SARASA, C. G. 1999. Entre basuras. Los vertederos como elementos de gestión y conservación de la avifauna. *La Garcilla*, 105: 10-13.
- GENARD, M. & LESCOURRET, F. 1985. Les petits vertébrés et la régénération du pin à crochets (*Pinus uncinata* Miller ex-Mirbel) dans les Pyrénées orientales: consommation des graines après la dissémination. *Acta OEcologica*, 6: 381-392.
- GENARD, M. & LESCOURRET, F. 1986. Abondance et répartition des petits vertébrés consommateurs de graines de pin à crochets (*Pinus uncinata* Miller ex Mirbel) en forêt d'Osséja (Pyrénées-Orientales). *Vie et Milieu*, 36: 27-36.
- GÉNARD, M. & LESCOURRET, F. 1987. The Common Crossbill *Loxia curvirostra* in the Pyrenees: some observations on its habitats and on its relations with conifer seeds. *Bird Study*, 34: 52-63.
- GÓMEZ, F. & DÍAZ-LUNA, J. L. 1991. *Guía de los peces continentales de la Península Ibérica*. Penthalon. Madrid.
- GÓMEZ-TEJEDOR, H. & DE LOPE, F. 1993. Sucesión fenológica de las aves no passeriformes en un vertedero de Badajoz. *Ecología*, 7: 419-427.
- GÓMEZ-TEJEDOR, H., FERNÁNDEZ, A. & MORÁN, A. 1994. Ingesta de gomas elásticas en Garcillas Bueyeras *Bubulcus ibis*. *Bulletí del Grup Català d'Anellament*, 11: 63-64.
- GONZÁLEZ-SOLÍS, J. & RUIZ, X. 1990. Alimentación de *Turdus philomelos* en los olivares mediterráneos ibéricos durante la migración otoñal. *Miscel lània Zoològica*, 14: 206.
- GONZÁLEZ, J. L., LLANDRÉS, C., GONZÁLEZ, L. M., PALACIOS, F. & GARZÓN, J. 1981. Análisis de 8 contenidos estomacales de Grulla Común (*Grus grus*). *Ardeola*, 26-27: 154-156.
- GOSLER, A. G. 1996. Environmental and social determinants of winter fat storage in the great tit *Parus major*. *Journal of Animal Ecology*, 65: 1-17.
- GOSLER, A. G. 2002. Strategy and constraint in the winter fattening response to temperature in the great tit *Parus major*. *Journal of Animal Ecology*, 71: 771-779.
- GOWATY, P. A. 1996. Battles of the sexes and origins of monogamy. En, J. M.Black (Ed.): *Partnerships in birds*, pp. 21-52. Oxford Univ. Press. Oxford.
- GRETHER, G. F., HUDON, J. & ENDLER, J. A. 2001. Carotenoid scarcity, synthetic pteridine pigments and the evolution of sexual coloration in guppies (*Poecilia reticulata*). *Proceedings of the Royal Society of London series B*, 268: 1245-1253.
- GUITIÁN, J. 1983. 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.
- GUITIÁN, J. 1987. *Hedera helix* y los pájaros dispersantes de sus semillas: tiempo de estancia en la planta y eficiencia de movilización. *Ardeola*, 34: 25-35.



- GUTIÁN, J. 1989. Consumo de frutos de acebo (*Ilex aquifolium* L.) y movilización de semillas por passeriformes en las montañas cantábricas occidentales, Noroeste de España. *Ardeola*, 36: 73-82.
- GUTIÉRREZ, R., BACH, J. & GUINART, E. 2003. *Cens internacional d'ocells aquàtics hivernats a Catalunya de gener de 2000*. Departament de Medi Ambient. Generalitat de Catalunya.
- GUTIÉRREZ, R. & FIGUEROLA, J. 1995. Wintering distribution of the Balearic Sharwater (*Puffinus yelkouan mauretanicus*, Lowe 1921) off the Northeastern coast of Spain. *Ardeola*, 42: 161-166.
- HAFTORN, S. 1992. The diurnal body weight cycle in titmice *Parus* spp. *Ornis Scandinavica*, 23: 435-443.
- HART, J. S. 1962. Seasonal acclimatization in four species of small wild birds. *Physiological Zoology*, 35: 224-236.
- HEREDIA, B. 1983. Alimentación invernal del Elanio Azul (*Elanus caeruleus*) en la provincia de Salamanca. *Alytes*, 1: 255-266.
- HERRERA, C. 1978. Datos sobre la dieta invernal del Colirrojo Tizón (*Phoenicurus ochruros*) en encinares de Andalucía Occidental. *Doñana, Acta Vertebrata*, 5: 61-71.
- HERRERA, C. 1981. Organización temporal en las comunidades de aves. *Doñana, Acta Vertebrata*, 8: 79-101.
- HERRERA, C. 1982. Seasonal variation in the quality of fruits and diffuse coevolution between plants and avian dispersers. *Ecology*, 63: 773-785.
- HERRERA, C. 1983a. Coevolución de plantas y frugívoros: La invernada mediterránea de algunos passeriformes. *Alytes*, 1: 177-190.
- HERRERA, C. 1983b. Significance of ants in the diet of insectivorous birds in southern Spain Mediterranean habitats. *Ardeola*, 30: 77-81.
- HERRERA, C. 1984a. Adaptation to frugivory of Mediterranean avian seed dispersers. *Ecology*, 65: 609-617.
- HERRERA, C. 1984b. A Study of avian frugivores, bird-dispersed plants, and their interaction in Mediterranean scrublands. *Ecological monographs*, 54: 1-23.
- HERRERA, C. 1987. Vertebrate-dispersed plants of the Iberian Peninsula: a study of fruit characteristics. *Ecological monographs*, 4: 331.
- HERRERA, C. 1988a. La invernada de aves en la Península Ibérica: cifras, biología y conservación. En, J. L. Tellería (Ed.) *Invernada de aves en la Península Ibérica*, pp. 201-206. Sociedad Española de Ornitología. Madrid.
- HERRERA, C. 1988b. Variaciones anuales en las poblaciones de pájaros frugívoros y su relación con la distribución de frutos. *Ardeola*, 35: 135-142.
- HERRERA, C. 1998. Long-term dynamics of Mediterranean frugivorous birds and fleshy fruits. *Ecological monographs*, 68: 511-538.
- HIGUCHI, H. & HIRANO, T. 1983. Comparative ecology of white and Japanese wagtails, *Motacilla alba* and *M. grandis*, in winter. *Tori*, 32: 1-11.
- HIRALDO, F., HEREDIA, B. & ALONSO, J. C. 1993. Communal roosting of wintering Red kites *Milvus milvus* (Aves, Accipitridae): social feeding strategies for the exploitation of food resources. *Ethology*, 93: 117-124.
- HOGSTAD, O. 1990. Winter territoriality and the advantages of social foraging in the treecreeper *Certhia familiaris*. *Fauna norvegica Series C, Cinclus*, 13: 57-64.
- HUERTAS, D. L. & DÍAZ, J. A. 2001. Winter habitat selection by a montane forest bird assemblage: the effect of solar radiation. *Canadian Journal of Zoology*, 79: 279-284.
- JANSSON, C., EKMAN, J. B. & BRÖMSSÉN, A. v. 1981. Winter mortality and food supply in tits *Parus* spp. *Oikos*, 37: 313-322.
- JOHNSTON, R. F. & FLEISCHER, R. C. 1981. Overwinter mortality and sexual size dimorphism in the House Sparrow. *The Auk*, 98: 503-511.
- JOHNSTON, R. F., NILES, D. M. & ROHWER, S. A. 1972. Hermon Bumpus and natural selection in the house sparrow *Passer domesticus*. *Evolution*, 26: 20-31.
- JORDANO, P. 1985. Ciclo anual de los passeriformes frugívoros en el matorral mediterráneo del sur de España: Importancia de su invernada y variaciones interanuales. *Ardeola*, 32: 69-94.
- JORDANO, P. 1987. Notas sobre la dieta no-insectívora de algunos *Muscicapidae*. *Ardeola*, 34: 89-98.
- JORDANO, P. & HERRERA, C. 1981. The frugivorous diet of Blackcap populations *Sylvia atricapilla* wintering in southern Spain. *Ibis*, 123: 502-507.
- KARR, J. R., NICHOLS, J. D., KLIMKIEWICZ, M. K. & BRAWN, J. D. 1990. Survival rates of birds of tropical and temperate forest: will the dogma survive? *The American Naturalist*, 136: 277-291.
- KETTERSON, E. D. & NOLAN, V. jr. 1979. Seasonal, annual, and geographic variation in sex ratio of wintering populations of dark-eyed juncos (*Junco hyemalis*). *The Auk*, 96: 532-536.
- KING, D. T., GLAHLN, J. F. & ANDREWS, K. J. 1995. Daily activity budgets and movements of winter roosting Double-crested Cormorants determined by biotelemetry in the Delta region of Mississippi. *Colonial Waterbird*, 18: 152-157.
- KLEIN, B. C. 1988. Weather-dependent mixed-species flocking during the winter. *The Auk*, 105: 583-584.
- KOENIG, W. D. 2001a. Synchrony and periodicity of eruptions by boreal birds. *The Condor*, 103: 725-735.
- KOENIG, W. D. 2001b. Spatial autocorrelation and local disappearances in wintering North American birds. *Ecology*, 82: 2636-2644.
- KOIVULVA, K. 1999. Ecological consequences of social dominance in birds. *Proceedings of the XXII*

- International Ornithological Congress*, Durban 1999: 1-12.
- KORHONEN, K. 1981. Temperature in the nocturnal shelters of the redpoll (*Acanthis flammea* L.) and the Siberian tit (*Parus cinctus* Budd.) in winter. *Annales Zoologici Fennici*, 18: 165-168.
- LAGERSTROM, M. 1979. Goldcrests (*Regulus regulus*) roosting in the snow. *Ornis Fennica*, 56: 170-171.
- LAHTI, K., ORELL, M., RYTKÖNEN, S. & KOIVULA, K. 1998. Time and food dependence in willow tit winter survival. *Ecology*, 79: 2904-2916.
- LATTA, S. C. 2003. Effects of scaley-leg mite infestations on body condition and site fidelity of migratory warblers in the dominican republic. *The Auk*, 120: 730-743.
- LEHIKÖINEN, E. 1987. Seasonality of the daily weight cycle in wintering passerines and its consequences. *Ornis Scandinavica*, 18: 216-226.
- LEKUONA, J. M. 1997. Importancia de las aves ictiófagas: Cormorán Grande (*Phalacrocorax carbo*) y Garza Real (*Ardea cinerea*) en el norte de España y suroeste de Francia. Tesis Doctoral, Universidad de Navarra.
- LEKUONA, J. M. 1998a. Impacto del Cormorán Grande *Phalacrocorax carbo sinensis*, la Gaviota Reidora *Larus ridibundus* y la Garza Real *Ardea cinerea* en una piscifactoría de Navarra durante la época invernal. *Ardeola*, 45: 171-182.
- LEKUONA, J. M. 1998. Selección de lugares de descanso por la Garza Real *Ardea cinerea* durante el periodo no reproductor en el río Ebro (Navarra, N. de España). *Butlletí Grup Català d'Anellament*, 15: 15-23.
- LEKUONA, J. M. & CAMPOS, F. 1996. Diferencia en la alimentación del Cormorán Grande (*Phalacrocorax carbo*) en el río Bidasoa y su estuario. *Ardeola*, 43: 199-205.
- LEKUONA, J. M. & CAMPOS, F. 1997. Evolución interanual de la población invernante de Garza Real (*Ardea cinerea*) en Navarra (Norte de España). *Ardeola*, 41: 93-98.
- LEKUONA, J. M. & CAMPOS, F. 2004. Distribución invernal de posaderos, dormitorios y áreas de alimentación del Cormorán Grande (*Phalacrocorax carbo sinensis*) en la zona de Navarra (N España). *Miscel·lània Zoològica*, 21: 61-74.
- LESCOURRET, F. & GENARD, M. 1983. Les graines de pin a crochets (*Pinus uncinata*): approche quantitative du rôle consommateur des petits vertèbres. *Acta biologica montana*, 2: 43-75.
- LESCOURRET, F. & GENARD, M. 1986. Consommation des graines de pin a crochets (*Pinus uncinata* Miller ex Mirbel) avant leur dissemination par les petits vertèbres dans les Pyrénées-orientales. *Revue d'Ecologie (Terre Vie)*, 41: 219-236.
- LOMAN, J. & TAMM, S. 1980. Do roosts serve as «information centers» for crows and ravens? *The American Naturalist*, 115: 285-305.
- LUNDBERG, P. 1985. Dominance behaviour, body weight and fat variations, and partial migration in European blackbirds *Turdus merula*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 17: 185-189.
- MACKENZIE, J. M. D. 1959. Roosting of treecreepers. *Bird Study*, 6: 8-14.
- MANZANARES, M. 1983. Contribución al conocimiento de la alimentación del Zorzal Común (*Turdus philomelos*) durante el periodo invernal en Córdoba. *Alytes*, 1: 369-371.
- MARTÍ, R. & DEL MORAL, J. C. 2002. *La invernada de aves acuáticas en España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza - SEO / BirdLife. Madrid.
- MARTÍ, R. & DEL MORAL, J. C. (Eds.) 2003. *Atlas de las Aves Reproductoras de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-Sociedad Española de Ornitología. Madrid.
- MARTIN, J. A. & IBARRA, W. 1996. El Martín Pescador. *La Garcilla*, 95: 20-23.
- MARTÍN, J. A. & PÉREZ, A. 1990. Movimiento del Martín Pescador (*Alcedo atthis*) en España. *Ardeola*, 37: 13-18.
- MARTÍNEZ-ABRAÍN, A. 1999. Patrones de asociación de anátidas durante la invernada en un dormitorio del este de España. *Ardeola*, 46: 163-169.
- MARTÍNEZ-CABELLO, A., SOLER, M. & SOLER, J. J. 1991. Alimentación del Acentor Común (*Prunella modularis*) durante su invernada en el sureste de la Península Ibérica. *Ardeola*, 38: 305-315.
- MARTÍNEZ-VILALTA, A. 1999. *Anuari d'ornitologia de Catalunya*. Institut Català d'Ornitologia. Barcelona.
- MARZLUFF, J. M., HEINRICH, B. & MARZLUFF, C. S. 1996. Raven roosts are mobile information centres. *Animal Behaviour*, 51: 89-103.
- MATTHYSEN, E. 1990. Nonbreeding social organization in Parus. *Current Ornithology*, 7: 209-249.
- MATTHYSEN, E. 1993. Nonbreeding social organization in migratory and resident birds. *Current Ornithology*, 11: 93-141.
- MEDINA, F. J., AVILÉS, J. M. & SÁNCHEZ, A. 1998. Diferencias intraespecíficas en el uso de un dormitorio por parte de la Cigüeña Blanca (*Ciconia ciconia*) en el oeste de la Península Ibérica. *Butlletí Grup Català d'Anellament*, 15: 9-14.
- MIDDLETON, A. L. A. 1977. Increase in overwintering by the American Goldfinch, *Carduelis tristis*, in Ontario. *Canadian Field-Naturalist*, 91: 165-172.
- MOORE, J. E. & SWITZER, P. V. 1998. Preroosting aggregations in the American crow *Corvus brachyrhynchos*. *Canadian Journal of Zoology*, 76: 508-512.
- MOREAU, R. E. 1972. *The Palearctic-African bird migration systems*. Academic Press. London.
- MORENO, E., BARLUENGA, M. & BARBOSA, A. 2001. Ecological plasticity by morphological design reduces costs of subordination: influence on species distribution. *Oecologia*, 128: 603-607.



- MORENO, E. & CARRASCAL, L. M. 1991. Patch residence time and vigilance in birds foraging at feeders. Implications of bill shape. *Ethology Ecology & Evolution*, 3: 345-350.
- MORENO, E. & CARRASCAL, L. M. 1995. Hoarding Nuthatches spend more time hiding a husked seed than an unhusked seed. *Ardea*, 83: 391-395.
- MORSE, D. H. 1978. Structure and foraging patterns of flocks of tits and associated species in an english woodland during the winter. *Ibis*, 120: 98-312.
- MORTON, M. L. 1984. Sex and age ratios in wintering White-crowned Sparrows. *The Condor*, 86: 85-87.
- NAKAMURA, H. 1979. Habitat differences among resident and migratory populations of Oriental Greenfinch *Carduelis sinica* groups in winter season. *Miscellaneous Reports of the Yamashina Institute for Ornithology*, 11: 189-218.
- NEWTON, I. 1970. Irruptions of crossbills in Europe. En, Anonymous *Animal Populations in relation to their Food Resources*, pp. 337-357. Blackwell Scientific Publications.
- NEWTON, I. 1972. *Finches*. Collins. London.
- NEWTON, I. 1998. *Population limitation in birds*. Academic Press. San Diego.
- NICHOLS, J. D. & HARAMIS, G. M. 1980. Sex-specific differences in winter distribution patterns of canvasbacks. *The Condor*, 82: 406-416.
- NILSSON, J. A. 1988. *Causes and consequences of dispersal in marsh tits: time as a fitness factor in establishment*. Lund. PhD. Thesis, Lund University.
- OBESO, J. R. 1988. La invernada de gaviotas en las costas del Norte de España. *Ardeola*, 35: 247-256.
- OCONNOR, T. P. 1996. Geographic variation in metabolic seasonal acclimatization in House Finches. *The Condor*, 98: 371-381.
- ORELL, M. 1989. Population fluctuations and survival of Great Tits *Parus major* dependent on food supplied by man in winter. *Ibis*, 131: 112-127.
- ORO, D., JOVER, L. & RUIZ, X. 1996. Influence of trawling activity on the breeding ecology of a threatened seabird, Audouin's gull *Larus audouinii*. *Marine Ecology Progress Serie*, 139: 19-29.
- ORO, D. & MARTINEZ, A. 1994. Migration and dispersal of Audouin's gull *Larus audouinii* from the Ebro delta colony. *Ostrich*, 65: 225-230.
- ORO, D. & PRADEL, R. 2000. Determinants of local recruitment in a growing colony of Audouin's gull. *Journal of Animal Ecology*, 69: 119-132.
- OSIEJUK, T. S. 1994. Sexual dimorphism in foraging behaviour of the Great Spotted Woodpecker *Dendrocopos major* during winters with rich crops of Scotch pine cones. *Ornis Fennica*, 71: 144-150.
- PALATINO, F. V. 1986. Transient nocturnal hypothermia in white-crowned sparrows. *Ornis Scandinavica*, 17: 78-80.
- PAYEVSKY, V. A. 1973. Bird migration atlas according to ringing data in the Kur Bay (Kaliningrad). En, B. E. Bykhovskii (Ed.): *Bird migrations. Ecological and physiological factors*, pp. 1-124. John Wiley & Sons. New York.
- PAYEVSKY, V. A. 1994. Age and sex structure, mortality and spatial winter distribution of Siskins (*Carduelis spinus*) migrating through eastern Baltic area. *Vogelwarte*, 37: 190-198.
- PEDROCCHI, C. 1998. Fauna ornítica del Alto Aragón Occidental. *Monografías del Instituto Pirenaico de Ecología*, ??????.
- PÉREZ-CHISCANO, J. L. & FERNÁNDEZ-CRUZ, M. 1971. Sobre *G. grus* y *Circus pygargus* en Extremadura. *Ardeola*, 21: 509-574.
- PÉREZ-GONZÁLEZ, J. A., SOLER, M., TEJERO, E. & CAMACHO, I. 1988. Alimentación del Zorzal Alirrojo (*Turdus iliacus*) durante su invernada en olivares de Jaén (sur de España). *Ardeola*, 35: 183-196.
- PÉREZ-TRIS, J. & TELLERÍA, J. L. 2002a. Regional variation in seasonality affects migratory behaviour and life-history traits of two Mediterranean passerines. *Acta OEcologica*, 23: 13-21.
- PÉREZ-TRIS, J. & TELLERÍA, J. L. 2002b. Migratory and sedentary blackcaps in sympatric non-breeding grounds: implications for the evolution of avian migration. *Journal of Animal Ecology*, 71: 211-224.
- PÉREZ-TRIS, J. & ASENSIO, B. 1997. Migración e invernada de la Lavandera Boyera (*Motacilla flava*) en la Península Ibérica. *Ardeola*, 44: 71-78.
- PÉREZ-TRIS, J., CARBONELL, R. & TELLERÍA, J. L. 2000. Identificación e importancia poblacional de los Petirrojos *Erithacus rubecula* locales durante la invernada en el sur de España. *Ardeola*, 47: 9-18.
- PERIS, S. J. 2003. Feeding in urban refuse dumps: ingestion of plastic objects by the White Stork (*Ciconia ciconia*). *Ardeola*, 50: 81-84.
- PILASTRO, A., BERTORELLE, G. & MARIN, G. 1995. Winter fattening strategies of two passerine species: environmental and social influences. *Journal of Avian Biology*, 26: 25-32.
- POLO, V. 1999. Factores que determinan el ciclo diario de ganancia de peso en una población invernal de Carboneros garrapinos (*Parus ater*). Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid.
- POLO, V. & BAUTISTA, L. M. 2002. Daily body mass regulation in dominance-structured coal tit (*Parus ater*) flocks in response to variable food access: a laboratory study. *Behavioral Ecology*, 13: 696-704.
- POLO, V. & CARRASCAL, L. M. 1997. El ciclo diario de ganancia de peso durante el invierno en una población silvestre de *Parus cristatus* en el centro de España. *Ardeola*, 44: 215-224.
- PONS, J. & MIGOT, P. 1995. Life-history strategy of the herring gull: changes in survival and fecundity in a population subjected to various feeding conditions. *Journal of Animal Ecology*, 64: 592-599.

- PRESCOTT, D. R. C. 1985. Feeding at night by wintering Pine Siskins. *Journal of Field Ornithology*, 56: 419.
- PRESCOTT, D. R. C. 1994. Intraspecific and geographical trends in body size of a differential migrant, the evening grosbeak. *The Auk*, 111: 693-702.
- PRESCOTT, D. R. C. & MIDDLETON, A. L. A. 1990. Age and sex differences in winter distribution of American Goldfinches in eastern North America. *Ornis Scandinavica*, 21: 99-104.
- PURROY, F. J. 1988. Sobre la invernada de la Paloma torcaz (*Columba palumbus*) en Iberia. En, J. L. Tellería (Ed.): *Invernada de aves en la Península Ibérica*, pp. 137-152. Sociedad Española de Ornitología. Madrid.
- RABENOLD, P. P. 1983. The communal roost in black and turkey vultures -an information center? En, S. R. Wilbur & J. A. Jackson (Eds.): *Vulture biology and management*, pp. 303-321. Univ. California Press. Berkeley.
- RABENOLD, P. P. 1987. Recruitment to food in black vultures: evidence for following from communal roosts. *Animal Behaviour*, 35: 1775-1785.
- REINIKAINEN, A. 1937. The irregular migrations of the crossbill, *Loxia curvirostra*, and their relation to the cone-crop of the conifers. *Ornis Fennica*, 14: 55-64.
- REY, P. J. & GUTIÉRREZ, J. E. 1997. Elección de fruto y conducta de alimentación de aves frugívoras en olivares y acebuchares: una estrategia óptima basada en la razón beneficio/tiempo de manipulación. *Ardeola*, 44: 27-39.
- RICHNER, H. & HEEB, P. 1995. Is the Information Center Hypothesis a Flop? *Advances in the Study of Behaviour*, 24: 1-45.
- ROBLEDANO, F. 1990. La invernada de *Larus audouinii* en la región de Murcia. *Ardeola*, 37: 90-93.
- ROBSON, D. 1996. Influencia de la temperatura en la masa corporal del Pinzón Real. *Ardeola*, 43: 139-144.
- ROGERS, C. M. 1995. Experimental evidence for temperature-dependent winter lipid storage in the dark-eyed junco (*Junco hyemalis oreganus*) and song sparrow (*Melospiza melodia morphna*). *Physiological Zoology*, 68: 277-289.
- ROHWER, S. A. 1975. The social significance of avian winter plumage variability. *Evolution*, 29: 593-610.
- ROPER, T. J. 1986. Badges of status in avian societies. *New Scientist*, 109: 38-40.
- SÁNCHEZ, J. M., GARCÍA, A. S., AMADO, C. C. & DEL VIEJO, A. M. 1999. Influence of farming activities in the Iberian Peninsula on the winter habitat use of common crane (*Grus grus*) in areas of its traditional migratory routes. *Agriculture Ecosystems and Environment*, 72: 207-214.
- SÁNCHEZ, J. M., SÁNCHEZ, A., FERNÁNDEZ, A. & MUÑOZ, A. 1993. *La grulla común (Grus grus) en Extremadura. Status y relación con el suelo*. Universidad de Extremadura. Badajoz.
- SANTOS, T. 1982. Migración e invernada de zorzales y mirlos (*G. Turdus*) en la Península Ibérica. Universidad Complutense de Madrid.
- SANTOS, T., ASENSIO, B., BUENO, J. M., CANTOS, F. J. & MUÑOZ-COBO, J. 1988. Distribución y tendencias demográficas de la persecución de Paseriformes presaharianos en España. En, J. L. Tellería (Ed.): *Invernada de aves en la Península Ibérica*, pp. 167-184. Sociedad Española de Ornitología. Madrid.
- SANTOS, T. & TELLERÍA, J. L. 1985. Patrones generales de la distribución invernal de passeriformes en la Península Ibérica. *Ardeola*, 32: 17-30.
- SAYAGO, J. M., RUIZ-ORTIZ, E. & LINEROS, A. 1999. Seguimiento de la población invernante de Aguila Pescadora en las marismas del Odiel. *Revista de Anillamiento*, 4: 26-28.
- SCHJELDERUP-EBBE, T. 1922. Beiträge zur Sozialpsychologie des Haushuhns. *Zeitschrift für Psychologie*, 88: 225-252.
- SENAR, J. C. 1983. Lluer (*Carduelis spinus*). En, J. Muntaner, X. Ferrer & A. Martínez-Vilalta (Eds.): *Atlas dels ocells nidificants de Catalunya i Andorra*, pp. 276-277. Ketres Editora. Barcelona.
- SENAR, J. C. 1984. Allofeeding in Eurasian Siskins (*Carduelis spinus*). *The Condor*, 86: 213-214.
- SENAR, J. C. 1986a. Pinsà mec (*Fringilla montifringilla*). En, R. Folch (Ed.): *Historia Natural dels Països Catalans*, pp. 344. Enciclopedia Catalana. Barcelona.
- SENAR, J. C. 1986b. Lluer (*Carduelis spinus*). En, R. Folch (Ed.): *Historia Natural dels Països Catalans*, pp. 347-348. Enciclopedia Catalana. Barcelona.
- SENAR, J. C. 1989. *Organización social de los fringílidos carduelinos durante el periodo hibernal: una comparación entre especies nómadas y residentes*. Tesis Doctoral. Universidad de Barcelona.
- SENAR, J. C. 1990. Agonistic communication in social species: what is communicated? *Behaviour*, 112: 270-283.
- SENAR, J. C. 1994. Vivir y convivir: la vida en grupos sociales. En, J. Carranza (Ed.): *Etología: Introducción a la ciencia del comportamiento*, pp. 205-233. Univ. of Extremadura. Cáceres.
- SENAR, J. C. 1999. Plumage coloration as a signal of social status. *Proceedings of the XXII International Ornithological Congress*, Durban 1999: 1669-1686.
- SENAR, J. C. 2004. *Mucho más que plumas*. Monografías del Museu de Ciències Naturals, vol. 2. Barcelona.
- SENAR, J. C., BORRAS, A., CABRERA, T. & CABRERA, J. 1993. Testing for the relationship between coniferous crop stability and Common Crossbill residence. *Journal of Field Ornithology*, 64: 464-469.
- SENAR, J. C., BURTON, P. J. K. & METCALFE, N. B. 1992a. Variation in the nomadic tendency of a wintering finch *Carduelis spinus* and its relations-

- hip with body condition. *Ornis Scandinavica*, 23: 63-72.
- SENAR, J. C., CAMERINO, M. & METCALFE, N. B. 1989. Agonistic interactions in siskin flocks: why are dominants sometimes subordinate? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 25: 141-145.
- SENAR, J. C., CAMERINO, M. & METCALFE, N. B. 1990b. Familiarity breeds tolerance: the development of social stability in flocking Siskins (*Carduelis spinus*). *Ethology*, 85: 13-24.
- SENAR, J. C., CAMERINO, M. & METCALFE, N. B. 1992b. Fighting as a subordinate in finch flocks: escalation is effective but risky. *Animal Behaviour*, 43: 862-864.
- SENAR, J. C., CAMERINO, M. & METCALFE, N. B. 1997. A comparison of agonistic behaviour in two Cardueline finches: feudal species are more tolerant than despotic ones. *Etología*, 5: 73-82.
- SENAR, J. C., CAMERINO, M. & URIBE, F. 2001. Body mass regulation in resident and transient wintering siskins *Carduelis spinus*. *Etología*, 9: 47-52.
- SENAR, J. C. & COPETE, J. L. 1990. Observación de alimentación de cortejo en Lúganos *Carduelis spinus* invernantes. *Butlletí Grup Català d'Anellament*, 7: 11-12.
- SENAR, J. C. & COPETE, J. L. 1995. Mediterranean house sparrows (*Passer domesticus*) are not used to freezing temperatures: an analysis of survival rates. *Journal of Applied Statistics*, 22: 1069-1074.
- SENAR, J. C., COPETE, J. L. & METCALFE, N. B. 1990a. Dominance relationships between resident and transient wintering Siskins. *Ornis Scandinavica*, 21: 129-132.
- SENAR, J. C., LLEONART, J. & METCALFE, N. B. 1994. Wing-shape variation between resident and transient wintering Siskins *Carduelis spinus*. *Journal of Avian Biology*, 25: 50-54.
- SENAR, J. C., POLO, V., URIBE, F. & CAMERINO, M. 2000. Status signalling, metabolic rate and body mass in the siskin: the cost of being a subordinate. *Animal Behaviour*, 59: 103-110.
- SHREEVE, D. F. 1980. Differential mortality in the sexes of the Aleutian Gray-crowned Rosy Finch. *American Midland Naturalist*, 104: 193-197.
- SMIT, C. 1989. Number, midwinter distribution, an migration of waders populations using the East Atlantic flyway. En, H. Boyd & J. M. Pirot (Eds.): *Flyways and reserve networks for waterbirds*, pp. 24-59.
- SOL, D., ARCOS, J. M. & SENAR, J. C. 1995. The influence of refuse tips on the winter distribution of yellow-legged gulls *Larus cachinnans*. *Bird Study*, 42: 216-221.
- SOL, D. & SENAR, J. C. 1994. *Ecologia del gavià argentat: causes de la seva expansió i bases per a la planificació d'un programa de control*. Departament de Medi Ambient. Generalitat Catalunya. Barcelona.
- SOLER, J. J. & SOLER, M. 1991. Análisis comparativo del régimen alimenticio durante el periodo otoño-invierno de tres especies de córvidos en una área de simpatría. *Ardeola*, 38: 69-89.
- SONERUD, G. A., SMEDSHAUG, C. A. & BRATHEN, O. 2001. Ignorant hooded crows follow knowledgeable roost-mates to food: support for the information centre hypothesis. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 268: 827-831.
- SORIGUER, R. C. & HERRERA, C. 1977a. Analisis de dos contenidos estomacales de grulla común *Grus grus*. *Ardeola*, 24: 217-219.
- SORIGUER, R. C. & HERRERA, C. 1977b. Análisis de los contenidos estomacales de Grulla Común, *Grus grus*. *Ardeola*, 44: 217-219.
- SUÁREZ, F. & GARZA, V. 1989. La invernada de la Alondra de Dupont (*Chersophilus duponti*) en la Península Ibérica. *Ardeola*, 36: 107-110.
- SUÁREZ, F. & MUÑOZ-COBO, J. 1984. Las comunidades de aves invernantes en cuatro medios diferentes de la provincia de Córdoba. *Doñana, Acta Vertebrata*, 11: 45-63.
- SUNYER, C. & VIÑUELA, J. 1990. Migración e invernada del esmerejón en España. *Ardeola*, 37: 279-290.
- SUNYER, C. & VIÑUELA, J. 1991. Sobre técnicas de caza y alimentación del Esmerejón *Falco columbarius* en España. *Miscel·lània Zoològica*, 15: 247-248.
- SVÁRDSON, G. 1957. The «invasion» type of bird migration. *British Birds*, 50: 314-343.
- SWANSON, D. L. 1991. Seasonal adjustments in metabolism and insulation in the dark-eyed junco. *The Condor*, 93: 538-545.
- TANAKA, Y. 1996. Social selection and the evolution of animal signals. *Evolution*, 50: 512-523.
- TEIXEIRA, A. 1984. Sobre a ocorrência e distribuição em Portugal do Corvo-Marinho *Phalacrocorax carbo*. *Cyanopica*, 3: 214-222.
- TELLA, J. L., TORRE, I. & SÁNCHEZ, C. 1996. Habitat availability and roost-site selection by the Stone Curlew (*Burhinus oedicnemus*) in an arid cultivated landscape (Los Monegros, NE Spain). *Revue d'Ecologie (Terre Vie)*, 51: 153-159.
- TELLERÍA, J. L. 1988a. *Invernada de aves en la Península Ibérica*. Sociedad Española de Ornitología. Madrid.
- TELLERÍA, J. L. 1988b. Caracteres generales de la invernada de las aves en la península Ibérica. En, J. L. Tellería (Ed.): *Invernada de aves en la Península Ibérica*, pp. 13-22. Sociedad Española de Ornitología. Madrid.
- TELLERÍA, J. L. 2001. Passerine bird communities of Iberian dehesas: a review. *Animal Biodiversity and Conservation*, 24: 67-78.
- TELLERÍA, J. L. & SANTOS, T. 1985. Avifauna invernante en los medios agrícolas del norte de España. I. Caracterización biogeográfica. *Ardeola*, 32: 203-225.

- TELLERÍA, J. L. & SANTOS, T. 1986. Bird wintering in Spain: a review. *Richerche Biol Selvaggina*, 10: 319-338.
- TELLERÍA, J. L., SANTOS, T. & CARRASCAL, L. M. 1988. La invernada de los Paseriformes (O. Paseriformes) en la Península Ibérica. En, J. L. Tellería (Ed.): *Invernada de aves en la Península Ibérica*, pp. 153-166. Sociedad Española de Ornitología. Madrid.
- TORTOSA, F. S. 1992. Censo invernal de Cigüeña Blanca en la provincia de Córdoba durante 1989 y 1999. *Oxyura*, 6: 95-96.
- TORTOSA, F. S., MÁÑEZ, F. S. & BARCELL, M. 1995. Wintering White Storks in South West Spain in the years 1991 and 1992. *Vogelwarte*, 38: 41-45.
- TORTOSA, F. S. & VILLAFUERTE, R. 2000. Habitat selection by flocking wintering common cranes (*Grus grus*) at los Pedroches valley, Spain. *Etología*, 8: 21-24.
- TYE, A. 1993. «Diurnal activity centers» and «information centers»: a need for more critical study. *Wilson Bulletin*, 105: 368-372.
- VALERA, F., REY, P. J., SÁNCHEZ-LAFUENTE, A. M. & MUÑOZ-COBO, J. 1993. Expansion of Penduline Tit (*Remiz pendulinus*) through migration and wintering. *Journal für Ornithologie*, 134: 273-282.
- VALVERDE, J. A. 1952. La passage des Grues cendrées en Castille. *Nos Oiseaux*, 21: 196-198.
- VANEERDEN, M. R. & MUNSTERMAN, M. J. 1995. Sex and age dependent distribution in wintering cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* in western Europe. *Ardea*, 83: 285-297.
- VIADA, C. 1998. *Areas importantes para las aves de España*. SEO-BirdLife. Madrid.
- VILLARÁN, A. 1999. Migración e invernada del Escribano palustre (*Emberiza schoeniclus*) en España. *Ardeola*, 46: 71-80.
- VILLARÁN, A. 2003. Análisis de la invernada del pájaro moscón *Remiz pendulinus* en España. *Ardeola*, 50: 245-250.
- WACHOB, D. G. 1996. The effect of thermal microclimate on foraging site selection by wintering Mountain Chickadees. *The Condor*, 98: 114-122.
- WARD, P. & ZAHAVI, A. 1973. The importance of certain assemblages of birds as «information-centres» for food-finding. *Ibis*, 115: 517-534.
- WEATHERHEAD, P. J. 1984. Patterns in roosting flocks: a re-evaluation of data and conclusions. *The Condor*, 86: 497-498.
- WELTY, J. C. 2001. *The life of birds*. W.B. Saunders Company. Philadelphia.
- WEST, G. C. 1965. Shivering and heat production in wild birds. *Physiological Zoology*, 38: 111-120.
- WIJNANDTS, H. 1984. Ecological energetics of the Long-eared owl *Asio otus*. *Ardea*, 72: 1-92.
- WITTER, M. S. & CUTHILL, I. C. 1993. The ecological costs of avian fat storage. *Philosophical transactions of the Royal Society of London Series B*, 340: 73-92.
- WOLF, J. B., BRODIE, E. D., III & MOORE, A. J. 1999. Interacting phenotypes and the evolutionary process. II. Selection resulting from social interactions. *The American Naturalist*, 153: 254-266.
- YACOE, M. E. & DAWSON, W. R. 1983. Seasonal acclimatization in American goldfinches: the role of the pectoralis muscle. *American Journal of Physiology*, 245: 265-271.
- ZAHAVI, A. 1971. The function of pre-roost gatherings and communal roosts. *Ibis*, 113: 106-109.

Juan Carlos Senar, Doctor en Biología y Jefe de Investigación y Publicaciones Científicas del Museu de Ciències Naturals de Barcelona, ha centrado sus investigaciones en el estudio de la organización social, Ecoetología y Ecología Evolutiva en Passeriformes. Actualmente está llevando a término un proyecto sobre la evolución de la coloración del plumaje, incidiendo sobre aspectos de selección social y sexual. Trabaja también sobre dinámica de poblaciones (captura-recaptura) y su relación con las distintas estrategias vitales desarrolladas por las aves.

Antoni Borrás, Licenciado en Biología, es colaborador de investigación del Museu de Ciències Naturals de Barcelona. Ha realizado diversos estudios sobre patrones de distribución en diversas especies de aves. Actualmente centra su trabajo en el estudio de las metapoblaciones de Verderón Serrano (*Serinus citrinella*), incidiendo sobre distintos aspectos relacionados con la alimentación, dinámica de poblaciones, diferenciación microgeográfica o dispersión.