

La distribución invernal de las aves en el País Vasco Atlántico

JOSE LUIS TELLERIA*

1. INTRODUCCION

Los estudios encaminados a conocer la distribución y abundancia de las aves gozan de una cierta tradición en numerosos países (ver Robbins 1978, Sammalisto 1974 y 1977, Kallander et al. 1977 ...), dado que constituyen una valiosa información sobre las características que concurren en su biología durante la crítica época invernal.

Por lo que se refiere a la Península Ibérica, y como hemos indicado anteriormente (Tellería et al. 1981), creemos que la delimitación del interés de sus diferentes zonas en lo que concierne a la recepción de aves foráneas, ha de ser un objetivo básico de los ornitólogos peninsulares en razón del destacado papel que esta región del Paleártico desempeña en la supervivencia invernal de muchos migrantes pre-saharianos (Moreau, 1956). Este conocimiento ha de ayudarnos a delimitar la capacidad receptora de diferentes áreas y medios, con la esperanza de que dicha información sirva de base a futuros programas de protección y ordenamiento cinegético.

Nuestro trabajo se centra en un área singular por la variedad de sus condiciones bioclimáticas. El País Vasco atlántico, efectivamente, se sitúa en plena Región Eurosiberiana, pero el efecto térmico del mar, junto con las peculiaridades de su suelo y relieve, permite, en las zonas más cálidas, la supervivencia de una vegetación típicamente mediterránea. De esta forma, se produce un gradiente de condiciones bioclimáticas cuya incidencia en la distribución invernal de las aves estudiamos en este trabajo.

2. DESCRIPCION DEL AREA

El País Vasco atlántico (figura 1) se sitúa en el Sector Cántabro Euskaldún de la Provincia Atlántica de la Región Eurosiberiana (Rivas Martínez et al. 1977).

La vegetación climática del piso colino es un bosque mixto de caducifolios, perteneciente a la asociación *Polysticho-Fraxinetum* que, a través del tiempo y en función de su transformación para actividades agropecuarias, se ha convertido en un mosaico de prados, setos y bosquetes rico en arbustos típicos de la orla forestal (*Crataegus*, *Rubus*, *Cornus*, *Rosa*, *Prunus*...). El piso montano, situado a partir de los

* Cátedra de Zoología (Vertebrados),
Facultad de Ciencias Biológicas.
Universidad Complutense.
Madrid-3

600 m.s.n.m., en el dominio climácico de los hayedos (*Saxifraga hirsutae-Fagetum* y *Carici silvaticae-Fagetum*) que, a su vez, ha sido enormemente reducido en beneficio de pastizales (*Nardo-Galion* y *Potentillo-Brachypodium pinnatii*) y brezales (*Daboecio-Ullicetum*) utilizados por una cabaña ovina todavía abundante.

Dentro de este contexto, y como consecuencia de la mayor termicidad de la costa, se desarrolla una banda de encinares (*Lauro-Quercetum ilicis*) asentado sobre suelos calizos que se caracterizan por su aspecto silvático y enmarañado en razón de la fuerte componente de especies lianoides acompañantes. Si bien estas masas forestales (también presentes en ciertos enclaves interiores) ocupan una exigua extensión, su importancia es grande como indicadores de toda una serie de condiciones bioclimáticas y porque sus especies acompañantes (*Arbutus unedo*, *Rhamnus alaternus*, *Smilax aspera*, *Rubia peregrina*, *Rosa sempervirens*, *Pistacia terebintus*...) entran a formar parte de los setos y bosquetes de la campiña costera.

Finalmente, y sobre este paisaje vegetal autóctono, se han extendido enormemente las plantaciones de *Pinus radiata* que, asentadas fundamentalmente en el piso colino, ocupan el 36% de la superficie de las dos provincias prioritariamente consideradas (Guipúzcoa y Vizcaya).

Más detalles sobre las características botánicas de esta región pueden encontrarse en Guinea (1949), Aranzadi (1980), Arnaiz y Loidi (1981) y Navarro (1981).

Por lo que se refiere a sus condiciones climatológicas podemos decir, siguiendo la clasificación de Papadakis (en Elías y Ruiz 1977), que la mitad norte de la vertiente atlántica (el tramo marítimo) presenta un régimen térmico Marítimo Cálido, mientras que la porción interior lo tiene Templado Frío.

3. MATERIAL Y METODOS

Se seleccionaron 6 áreas representativas de los correspondientes medios y condiciones climatológicas sobre las que se han realizado una serie de itinerarios de censo, compartimentados en períodos de 20 minutos, con el fin de

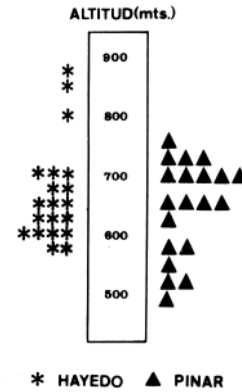


Fig. 1. Distribución altitudinal de los taxiaos. (Altitudinal distribution of line transects).

obtener un índice kilométrico de abundancia (IKA de Ferry y Frochot 1958) para cada medio y especie. Además en los medios en que fue posible (pastos, hayedos y pinares), se realizó un taxiado simultáneo con el fin de obtener densidades en la forma ya comentada por Tellería (1982).

Las características y resultados globales de estos censos quedan expuestos en la tabla 1, donde también se indican las localidades en cuyas inmediaciones se han realizado los muestreos. La curva de riqueza acumulada, calculada en base a las unidades (n) de 20 minutos, se expone en la figura 2.

Los censos se realizaron durante los meses de diciembre, enero y primeros días de febrero de los inviernos de 1980-81 (hayedos, pinares montanos y parte de los pinares colinos) y 1981-82 (campiña, pastos de altura y resto de

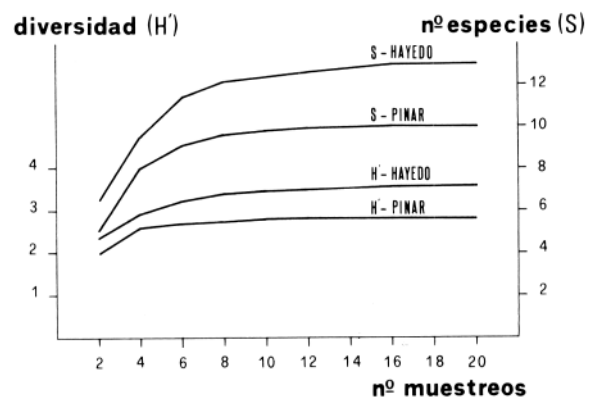


Fig 2 Distribución de la diversidad y riqueza (Diversity and richness distribution).

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
PASTOS DE ALTURA (grasslands)	Aránzazu	43°09'N 2°47'W	6	6.05	27	4-46	4.50 ± 5.89	1.16 ± 0.98	1.65
HAYEDOS (beechwoods)	Pto. Arlabán	42°59'N 2°35'W	20	10.13	268	26.46	13.40 ± 8.11	7.20 ± 2.42	25.85
PINARES MONTANOS (montane pinewoods)	Pto. Cruceta	43°02'W 2°39'W	20	10.50	323	30.76	16.15 ± 7.96	7.10 ± 2.25	32.90
PINARES BASALES (coline pinewoods)	Arbácegui	43°16'N 2°29'W	11	5.40	339	62-78	30.82 ± 13.15	8.45 ± 1.44	64.27
CAMPINA INTERIOR (inland farmland)	Arechavaleta	43°01'N 2°31'W	19	16.20	1140	70.37	58.94 ± 48.86	11.00 ± 2.15	--
CAMPINA COSTERA (coastal farmland)	Ea	43°23'N 2°35'W	10	6.60	641	97.12	64.10 ± 45.77	13.00 ± 2.40	--

TABLA1. Situación de las áreas estudiadas, características del muestreo y resultados generales. (Location of the study areas, sample features and general results obtained).

1 : medios (habitats), 2 : localidades (localities), 3 : coordenadas (coordinates), 4 : nº de muestras (nº samples), 5 : Kms. recorridos (kms. surveyed), 6 : nº de aves (nº birds), 7 : nº aves/km. (nº birds/km.), 8 : nº aves/muestra (nº birds/sample), 9 : nº especies/muestra (nº species/sample), 10 : nº aves/10 has. (nº birds/10 has.) ■

OBSERVATORIO	PUNTA GALEA	LEGAZPIA	ARANZAZU
Coordenadas	43°22'N3°02'W	43°03'N2°19'W	43°09'N2°47'W
a.s.n.m. (mts.)	20	402	710
Período de estudio (años)	24	12	13
Temperatura media (XII - I - II)	9.7°C	6.7°C	5.1°C
Temperatura media (mín. mes mas frio)	6.5°C	2.9°C	2.9°C
Temperatura media (mín. absolutas mes mas frio)	-0.6°C	-4.4°C	-8.2°C
Días de helada potencial	73	140	130
Precipitaciones medias (XII - I - II)	104.7 mm.	166.3 mm.	163.8 mm.

TABLA 2. Parámetros climatológicos de los observatorios considerados. (Climatological parameters of the observatories considered).

pinares colinos). Los resultados, a nivel específico, quedan expuestos en la tabla 2, donde hay que tener bien presente el carácter inconstante de muchas especies invernantes que varían sus efectivos interanualmente así como a lo largo de cada invierno, por lo que dichos datos han de ser interpretados con una visión amplia.

Por otro lado, y con el fin de ilustrar las características climatológicas de dicha zona, se recurrió a los datos de los observatorios meteorológicos de Punta Galea (costero), Legazpia (colino interior) y Aránzazu (montano). Los dos primeros fueron estudiados a partir de los datos publicados por Elías y Ruiz (1977) y el último en base al trabajo de Ugarte (1981). Sus parámetros más descriptivos quedan expuestos en la tabla 3. En ella puede verse cómo los tramos más interiores y elevados presentan menores temperaturas y mayores precipitaciones.

4. RESULTADOS Y CONCLUSIONES

En la figura 3 se sintetizan los resultados obtenidos en los diferentes medios y los rasgos climatológicos más significativos de la región estudiada (días de helada potencial, temperatura media de las mínimas del mes más frío y temperatura media de las mínimas absolutas del mes más frío).

Como puede verse, hay una estrecha correlación entre los índices de densidad (IKA) y la riqueza ($r: 0.94, p < 0.01$), tal y como apuntó Webster (1966) para las comunidades invernantes. Igualmente, se observa un incremento en dichos parámetros a favor del gradiente térmico propiciado por el mar, cuya explicación, no obstante, requiere una serie de comentarios.

Numerosos autores han dado énfasis a la importancia del clima invernal en la distribución continental de las aves (Tramer 1974), en sus preferencias locales (Shields & Grubb 1974) e incluso en la configuración de las posteriores comunidades nidificantes (Herrera, 1978). Grubb (1975, 1977 y 1978) ha ilustrado, además las reacciones a nivel de comportamiento locomotor y de preferencias de sustrato por parte de diferentes especies que, ocupando un mismo medio, son sometidas a con-

diciones climatológicas (especialmente viento y temperatura) variadas.

Por otro lado, el clima no es ajeno a la disponibilidad trófica en razón de su incidencia en los ciclos productivos de los medios de cada zona o de su indirecta intervención en la accesibilidad del alimento (hielo, nieve...), y el acceso continuo a un alimento suficiente es, lógicamente, el requisito básico de la supervivencia de cualquier ave. Su incidencia en las poblaciones invernantes de aves en latitudes medias ha sido considerada por diferentes autores (Ulfs- trand 1962, Perrins 1966, Fretwell 1972, Van Valen 1981, etc.).

El País Vasco atlántico se sitúa en un sector de la Región Eurosiberiana caracterizado por su oceanidad y donde, al igual que ocurre en las costas atlánticas centroeuropeas e Islas Británicas, tiene lugar una invernada de aves de cierta importancia (ver Ashmole 1962). Sin embargo, dentro de este contexto bioclimático la distribución de los invernantes y las características de las propias comunidades varían según medios y circunstancias.

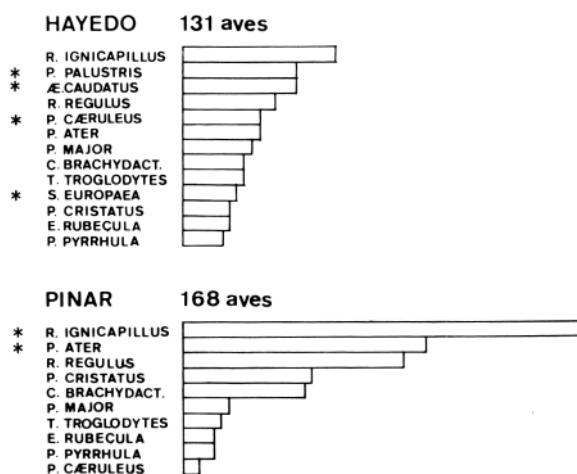


Fig. 3. Composición de las comunidades de aves. (Bird communities composition).

En nuestra zona de estudio, el piso montaño se distingue por un mayor rigor climático, tanto en lo concerniente a sus características térmicas como en lo referente a los intermitentes períodos de nivación. De esta forma, los pastos de altura son periódicamente inhabitables para aquellas aves que no sean visitantes ocasionales o desarrollen comportamientos

tróficos especializados, como es el caso de *Anthus spinoletta*, capaz de vivir al amparo de los regatos no cubiertos por la nieve. En los bosques montanos, sin embargo, el impacto es menor en razón del aprovechamiento del estrato arbóreo (menos colapsado por la nieve) por parte de las aves que los ocupan; incluso deja sentirse la incidencia de ciertos invernantes (Tellería 1982). Su mayor organización, por lo tanto, les hace sufrir menos crudamente las consecuencias del rigor climático (Kricher 1975), permitiéndoles mantener unas comunidades más abundantes y estables.

El piso colino, caracterizado por su mayor período vegetativo (Lautensach 1967), no plantea serios problemas climatológicos a la accesibilidad del alimento. Los pinares presentan menor abundancia y riqueza que la campiña, posiblemente en razón de la impermeabilidad de las comunidades forestales a la incidencia de grandes cantidades invernantes (Cody 1974). Pero en cualquiera de los casos, parece claro que su uniformidad y pobreza florística contrasta con la de la campiña, caracterizada, además de por su notable variedad fisionómica y florística, por una abundante fauna de invertebrados (gasterópodos, oligoquetos, larvas, etc.), por una rica vegetación arbustiva de orla responsable de una fuerte producción de frutos y bayas y por unos prados de siega de marcada producción estacional de gramíneas. De esta forma, se estructura un medio mucho más idóneo para albergar una variada e importante cantidad de pájaros (túrdidos, motacílidos, fringílidos...). De hecho estos medios parcelados, caracterizados por una cierta estacionalidad y abundancia en la producción de alimentos, son para ciertos autores (Alerstam y Enckel 1979) la garantía del éxito evolutivo del comportamiento migrador de muchas especies que malamente podrían prosperar si en sus áreas de invernada tuvieran que competir por un alimento limitado con especies sedentarias adaptadas a su explotación.

Por otro lado, las peculiares características del clima y vegetación del País Vasco nos brindan la posibilidad de indagar las diferencias avifaunísticas existentes entre medios botánica y fisionómicamente similares pero situados en enclaves climatológicos diferentes.

La campiña presenta cierta diferencia en el número medio de especies (prueba de la U de Mann-Whitney —Siegel 1956— U: 52.5 $p < 0.1$) a favor de los tramos marítimos pero no hay evidencias que apoyen estadísticamente esta aseveración en lo que concierne a la abundancia. Este hecho puede deberse a la insuficiencia del muestreo ante la amplitud de los parámetros de la dispersión producida por la agregación de muchas especies u, obviamente, a la inexistencia de desigualdades reales. Hay que apuntar, sin embargo, la notoria diferencia existente en la distribución, a favor de la Campiña costera, de *Erithacus rubecula*, *Parus major* y *Turdus* spp., conocidos consumidores invernales de frutos cuyo comportamiento pudiera estar influido por la mayor cosecha costera, dada la incidencia de una variada gama de arbustos mediterráneos y de un período vegetativo más alargado. Por lo que se refiere a zorzales y mirlos, esta concentración parece demostrarse en base al estudio de las recuperaciones de aves anilladas (Santos 1982 y Tellería & Santos en prep.).

Mucho más claro resulta ser el comportamiento de los pinares al respecto de la posible incidencia del clima. Pese a que no hay diferencias en la riqueza media, las abundancias varían significativamente (U: 35.5 $p < 0.02$). Además, hay datos complementarios sobre sus características climatológicas, publicados por Gandullo et al. (1974) que demuestran una clara diferencia térmica entre los pinares colinos (temperatura media invernal $6.5 \pm 0.9^\circ\text{C}$, n: 10) y los montanos ($3.9 \pm 0.8^\circ\text{C}$, n: 10) de nuestra zona de estudio. Si tenemos en cuenta las similares características de explotación de los bosques estudiados (pinares desarrollados y con una explotación de tipo II, según Aranzadi 1980) y la semejanza de la cohorte de plantas acompañantes (mayoritariamente sotobosque de *Rubus* y *Pteridium* muy poco desarrollado) resulta difícil atribuir la razón de las diferencias avifaunísticas a otras causas que la marcada diferencia climatológica cuya implicación a nivel trófico desconocemos.

De todo lo visto puede deducirse que en la vertiente atlántica del País Vasco la campiña es el medio que sustenta una mayor cantidad y variedad de aves durante el invierno. Por otro lado, es posible apreciar la existencia de un

PASTOS HAYEDOS PINARES-MPINARES-CCAMPINA- ICAMPIÑA-C						
B. buteo	----	----	----	----	0.06	----
G. fulvus	----	----	----	----	0.12	----
D. major	----	----	----	----	0.06	----
P. viridis	----	----	0.19	0.56	0.12	----
A. arvensis	----	----	----	----	0.06	----
A. pratensis	----	----	----	----	9.32	8.33
A. spinoletta	----	----	----	----	----	----
M. alba	----	----	----	----	1.76	1.67
M. cinerea	----	----	----	----	0.19	0.15
L. excubitor	----	----	----	----	0.06	----
P. modularis	----	----	----	----	0.43	0.91
S. atricapilla	----	----	----	----	0.06	0.61
P. collybita	----	----	----	----	0.19	0.15
R. regulus	----	1.18	2.86	0.93	----	----
R. ignicapillus	----	2.67	6.48	16.48	0.68	1.06
E. rubecula	----	1.48	1.24	3.70	4.69	9.09
T. merula	----	0.59	0.38	2.41	1.11	1.21
T. pilaris	----	----	----	----	----	----
T. iliacus	----	0.20	----	----	0.25	0.91
T. philomelos	----	----	----	----	0.06	2.27
T. viscivorus	----	----	----	----	0.25	----
P. ater	----	1.38	5.33	8.70	0.80	4.24
P. major	----	1.68	0.76	4.07	2.53	4.39
P. caeruleus	----	1.97	0.19	0.19	0.37	0.15
P. cristatus	----	1.09	2.10	6.85	0.80	1.06
P. palustris	----	2.47	----	----	0.19	----
A. caudatus	----	3.65	0.76	1.67	0.43	1.06
S. europaea	----	1.38	0.29	----	----	----
C. brachydactyla	----	1.58	3.24	4.63	0.62	1.52
T. troglodytes	----	1.28	2.86	9.07	3.27	4.70
E. cirrus	----	----	----	----	0.19	----
F. coelebs	----	0.49	0.86	----	11.85	34.70
C. carduelis	----	0.20	----	----	2.42	9.51
C. spinus	----	0.10	0.29	----	9.88	6.67
C. chloris	----	----	----	----	0.06	----
P. pyrrhula	----	1.48	1.33	1.48	0.62	2.42
A. cannabina	----	----	----	----	0.19	----
S. serinus	----	----	----	----	----	0.15
P. domesticus	----	----	----	----	5.37	1.52
G. glandarius	----	0.30	0.67	0.37	----	0.30
P. pica	----	----	----	----	----	0.15
P. graculus	1.65	----	----	----	1.11	----
C. corax	0.33	----	----	----	0.06	----
C. corone	----	0.79	0.38	1.30	0.12	1.21
Indeterminados	----	0.10	0.57	0.37	3.64	1.60

TABLA 3. Distribución de los índices específicos de densidad (IKA).
(Distribution of the specific density index - IKA -).

marcado gradiente en la distribución de muchas especies que tienden a concentrarse en los tramos costeros, donde encuentran unas condiciones bioclimáticas mucho más favorables para pasar el invierno.

5. AGRADECIMIENTOS

A Carmen Navarro y a Tomás Santos por su ayuda en la realización de este trabajo.

6. RESUMEN

En este trabajo se analizan las características de la distribución invernal de las aves en los diferentes medios del País Vasco atlántico y se comenta la incidencia de un gradiente térmico en la configuración de las comunidades estudiadas. Los muestreos realizados en parcelas equivalentes de plantaciones de *Pinus radiata*, situadas a diferente altitud y en diferente contexto climatológico, demuestran la existencia de variaciones significativas en la abundancia de aves. Una tendencia parecida se aprecia entre la campiña interior y costera.

7. SUMMARY

The composition and distribution of winter bird communities at Basque Country and the possible effect of a geographical gradient of temperature is analyzed. Some samples made in two plantations of *Pinus radiata* placed in different altitudinal and climatological situations shown differences in the bird density. A similar tendency between coastal and inland farmland is observed.

BIBLIOGRAFIA

- ALERSTAM, T.; ENCKELL, P.H. (1979). Unpredictable habitats and evolution of bird migration. *Oikos* 33, 228-232.
- ARANZADI (1980). Estudio ecológico y económico de las repoblaciones de coníferas exóticas en el País Vasco. Caja Laboral Popular. Mondragón.
- ARNAIZ, C.; LOIDI, J. (1981). Estudio fitosociológico de los zarzales del País Vasco (*Rubus ulmifolii-Tametum communis*). *Lazaroa* 3.63-73.
- ASHMOLE, M.J. (1962). The migration of European thrushes: a comparative study based on ringing recoveries. *Ibis* 104, 314-346 y 522-559.
- CODY, M.L. (1974). Competition and structure of bird communities. Princeton Univ.-Press. Princeton.
- ELIAS, F.; RUIZ, L. (1977). Agroclimatología de España. M.º Agricultura. INIA. Madrid.
- FERRY, C.; FROCHOT, B. (1958). Une methode pour dénombrer les oiseaux nicheurs. *Terre et Vie* 12,85-102.
- FRETWELL, S.P. (1972). Populations in a seasonal environment. Princeton Uni.-Press. Princeton.
- GANDULLO, J.M.; GONZALEZ, S.; SANCHEZ, O. (1974). Ecología de los pinares españoles. IV. *Pinus radiata* D. Don. M.º Agricultura. INIA. Madrid.
- GRUBB, T.C. (1975). Weather-dependent foraging behaviour of some birds wintering in a deciduous woodland. *Condor* 77, 175-182.
- GRUBB, T.C. (1977). Weather-dependent foraging behaviour of some birds wintering in a deciduous woodland: horizontal adjustments. *Condor* 79, 271-274.
- GRUBB, T.C. (1978). Weather-dependent foraging rates of wintering birds. *Auk* 95, 370-376.
- GUINEA, E. (1949). Vizcaya y su paisaje vegetal. Junta de Cultura de Vizcaya. Bilbao.
- HERRERA, C.M. (1978). On the breeding distribution pattern of European migrants birds: MacArthur's theme reexamined. *Auk* 95, 496-509.
- KALLANDER, H.; NILSSON, S.G.; SVENSSON, S. (1978). The Swedish winter bird census programme. *Pol. ecol. Stud.* 3, 77-88.
- KRICHER, J.C. (1975). Diversity in two wintering bird communities: possible weather effects. *Auk* 94, 766-777.
- LAUTENSACH, H. (1967). Geografía de España y Portugal. Vicens-Vives. Barcelona.
- MOREAU, R.E. (1956). The Iberian Peninsula and Migration. *Bird Study* 3, 1-25.
- NAVARRO, C. (1981). Contribución al estudio de la flora y vegetación del Duranguesado y de la Busturia (Vizcaya). Editorial de la U. Complutense de Madrid. Madrid.
- PERRINS, C.M. (1966). Effect of beech crops on Great Tit populations and movements. *Brit. Birds* 59, 419-432.
- RIVAS MARTINEZ, S.; ARNAIZ, C.; BARRENO, E.; CRESPO, A. (1977). Apuntes sobre las provincias corológicas de la Península Ibérica e Islas Canarias. *Opuscula Botánica Pharmaciae Complutensis* 1, 1-48.

- ROBBINS, Ch. S. (1978). Census techniques for forest birds. Proceed. Workshop Manag. Southern Forests for Non-game Birds. Atlanta. pp: 142-163.
- SAMMALISTO, L. (1974). The status of the Finnish winter bird census. *Ornis Fennica* 51,36-47.
- SAMMALISTO, L. (1977). Twenty years of the Finnish winter bird census. *Pol. ecol. Stud.* 3, 199-205.
- SANTOS, T. (1982). Migración e invernada de zorzales y mirlos (*G. Turdus*) en la Península Ibérica. Editorial de la U. Complutense de Madrid. Madrid.
- SHIELDS, W.M.; GRUBB, T.C. (1974). Winter bird densities on north slopes and south slopes. *Wilson Bull.* 86, 125-130.
- SIEGEL, S. (1956). Non parametric statistics for the behavioral sciences. Mc. Graw-Hill. N. York.
- TELLERIA, J.L. (1982). La invernada de aves en los bosques montanos del País Vasco atlántico. *Munibe* 34, en prensa.
- TELLERIA, J.L.; SANTOS, T.(en prep.). Las áreas de invernada de zorzales y mirlos (*G. Turdus*) en el País Vasco.
- TELLERIA, J.L.; SANTOS, T.; SUAREZ, F. (1982). The use of line transects in the study of Iberian habitats: advantages and drawbacks. Proceed. VII Int. Cong. Bird Census Work. León(España).
- TRAMER, E.J. (1974). On latitudinal gradients in avian diversity. *Condor* 76, 123-130.
- UGARTE, F.M. (1981). Datos para el estudio del clima de montaña en el País Vasco. Aránzazu (1966-78). *Munibe* 33, 21-30.
- ULFSTRAND, S. (1962). On the nonbreeding ecology and migratory movements of the Great Tit (*Parus major*) and Blue Tit (*Parus caeruleus*) in Southern Sweden. *Var Fagelvärld suppl.* 5, 1-145.
- VAN BALEN, J.H. (1980). Population fluctuations of the Great Tit and feeding conditions in winter. pp.: 143-164 in Klomp, H.; Woldendorp, J.W. (ed.). The integrated study of bird populations. North Holland Publ. Com. Amsterdam.
- WEBSTER, J.D. (1966). An analysis of winter bird population studies. *Wilson Bull.* 78,456-461.