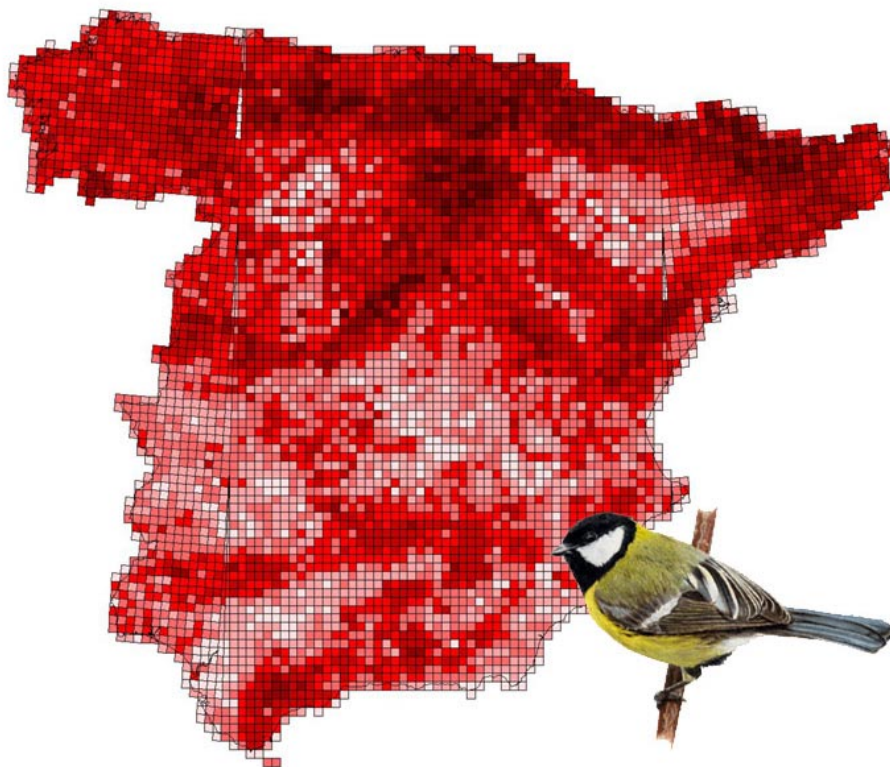


Efectos Geográficos, Ambientales y Biológicos sobre la Distribución de las Aves Forestales Ibéricas



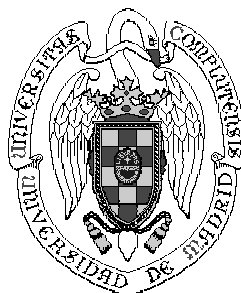
Tesis Doctoral

**Álvaro Ramírez García
2004**



**Departamento de Zoología y Antropología Física
Facultad de Ciencias Biológicas
Universidad Complutense de Madrid**

**Efectos Geográficos, Ambientales y Biológicos sobre la
Distribución de las Aves Forestales Ibéricas**



Departamento de Zoología y Antropología Física
Facultad de Ciencias Biológicas.
Universidad Complutense de Madrid

Efectos Geográficos, Ambientales y Biológicos sobre la Distribución de las Aves Forestales Ibéricas

Memoria presentada por el Licenciado D. Álvaro Ramírez García para optar al título de Doctor en Ciencias Biológicas, dirigida por el Profesor Dr. José Luis Tellería Jorge y el Dr. Javier Pérez Tris

Madrid, Marzo de 2004

El Doctorando

V.º B.º de los Directores

Álvaro Ramírez García

José Luis Tellería Jorge

Javier Pérez Tris

NOTA IMPORTANTE:

Esta memoria de Tesis Doctoral es una colección de manuscritos en diferentes estados de publicación, cada uno de los cuales ha dado lugar a un bloque temático independiente con categoría de capítulo.

El bloque titulado Introducción General, que constituye la Tesis en sí, revisa el estado actual del tema y sitúa el trabajo realizado en su contexto teórico, planteando los Objetivos de la Tesis; presenta los resultados obtenidos realizando un discusión integradora de los artículos que componen la Tesis.

El resto de capítulos reproduce el texto íntegro de los manuscritos de que consta la Tesis. Por esa razón, se han presentado en el idioma en que, en su día, fueron publicados o enviados para su publicación. En cualquier caso, todos los capítulos van acompañados de un resumen en castellano.

Efectos geográficos, ambientales y biológicos sobre la distribución de las aves forestales ibéricas

Índice

Agradecimientos	7
Capítulo 1: Introducción general	
Introducción general y objetivos	11
Resultados y discusión general	27
<i>Periodo reproductor</i>	
Capítulo 2	
Efectos geográficos y ambientales sobre la distribución de las aves forestales ibéricas.....	41
Capítulo 3	
Distribución de las aves forestales ibéricas: Identificación de áreas importantes y evaluación de la Red de Espacios Protegidos	61
<i>Cambio estacional</i>	
Capítulo 4	
Efectos de la altitud, estructura del bosque y biología de las especies sobre la estacionalidad de las comunidades de aves forestales ibéricas	93
<i>Invernada</i>	
Capítulo 5	
Seasonally complementary habitats reduce winter competition between migrant and resident conspecific birds	119
Capítulo 6	
Factors affecting abundance of frugivorous passerines in Mediterranean wintering grounds	139
<i>Conclusiones</i>	
Capítulo 7	
Conclusiones y perspectivas.....	161

Agradecimientos

Ha costado lo suyo, pero por fin puedo contestar a la dichosa pregunta ¿cuándo terminas la Tesis? Pues ahora. Al final los pájaros forestales han accedido a mis pretensiones y, aunque no se han distribuido exactamente como yo trataba de obligarles, me han alumbrado con sus patrones y sus procesos, alentando mi curiosidad y tratando de hacer de mí un incipiente investigador. Además, han sido la excusa perfecta para poder disfrutar de las enseñanzas y, lo que es más importante, de la amistad de un montón de gente, sin cuya inestimable colaboración, tanto profesional como personal, esta Tesis no hubiese sido posible. A todos ellos mi más sincero agradecimiento.

Sobre todo quiero dar las gracias a mis padres, y a mis abuelos, que desde pequeñito me inculcaron el gusto por el campo y me enseñaron a luchar por aquello que creía que merecía la pena. Con su ejemplo de sacrificio y tesón, haciendo bastante más que todo lo posible, han conseguido que llevase a buen fin este trabajo. Un beso.

A mis directores. José Luis Tellería, que me abrió su puerta para enseñarme a hacer unos censos sin saber las consecuencias que eso le traería. Durante todos estos años me ha ofrecido la oportunidad de aprender a su lado, contagiándome siempre con su entusiasmo inquebrantable. Por su amistad, todas sus enseñanzas y su apoyo continuo, que no ha decaído ni ante mis más terribles dudas, introducciones o discusiones. Y Javier Pérez Tris (por su codirección, el temido, en todo capítulo conocido) cuya amistad está muy por encima de su participación en esta memoria, y que, antes de ser mi director es amigo, maestro y compañero de fascinantes jornadas de campo, cuya repetición, esta Tesis no hace más que demorar. Todo un orgullo trabajar con ellos. A los dos, con toda mi gratitud y cariño: gracias.

También han contribuido de manera muy notable mis compañeros del Departamento, presentes o pretéritos, porque uno se ha pasado aquí unos añitos. A Tomás, por su apabullante humildad y buen humor, y esa sana malicia con que me azuzó para terminar este proyecto. Txuso, sin cuya determinación todavía estaría decidiendo qué decidir, ensimismado con el trote vivo lobuno o los ruidos de las poleas de Dupont. Roberto, consejero, compañero de fatigas, Gises y con quien me une una similar apreciación del ancho de las rodajas de lomo. Pepe, que a pesar de mis incursiones inesperadas a su despacho, siempre sacó un rato y me echó una mano por el módico precio de un té. Y Rocío, con quien empecé haciendo diabluras con las cuadrículas. Lo mejor de estar con ellos es poder agradecerles antes su amistad y apoyo moral que su ayuda en esta Tesis, que ha sido mucha y nunca ha faltado, a pesar de mis indescifrables preguntas y mis apariciones con las cuestiones más peregrinas, bendita paciencia. Han sido muchos los ratos juntos, de campo (siempre demasiado pocos), charlas, consejos o comidas (por llamarlas de alguna manera), y son muchos mis agradecimientos. No os libraréis de mí tan fácilmente.

Con mucho cariño a la gente de la Universidad Autónoma de Madrid, Manolo, Eladio, Israel, Jesús, Cristina, Juan y Juan, por tratarme como uno más. Pero muy especialmente a Quico Suárez, mi benefactor, amigo y liante. Si por él hubiese sido ahora estaría haciendo dos Tesis o campando por las estepas ibéricas, pero prefirió dejarme elegir mi admiración por Telle, lo que siempre le agradeceré mucho más que su apoyo económico y su confianza.

Y a todos los amigos que me han ayudado a conseguir culminar este proyecto, incluso sin darse cuenta o sin querer. Muy especialmente a María, que me ayudó a ver lo importante que es aquello realmente importante, que compartió mis desvelos y alegrías durante estos años y por fin conoce a la causante, buena parte de esta Tesis es tuya. También a Elena, amiga, compañera de estudios, aficiones y nervios y prisas finales, pronto podremos celebrarlo juntos. A Isabel, por su eterna sonrisa y por todos sus ánimos, especialmente en este tramo final que nunca se acababa, efectivamente, siempre hay vuelta atrás. Y a Nacho, Pablo, Jorge, Juan Carlos, JR o Carmen, por estar ahí siempre. Y a todas las personas que han participado en los censos y muestreos cuyos datos hemos utilizado en esta Tesis, sin cuyo esfuerzo no habría sido posible la realización de este trabajo. Son muchos más, y seguro que alguien se me olvida, pero tendría que incluir a los clientes de la tienda que, sin saberlo, han sufragado este trabajo, o a los bomberos de Arganda, y no acabaría nunca. Muchas gracias a todos vosotros.

A mis padres

Efectos geográficos, ambientales y biológicos sobre la distribución de las aves forestales ibéricas

Álvaro Ramírez

Introducción

La presencia de un organismo en un lugar concreto y un momento dado, es el resultado de una compleja combinación de factores, tanto históricos como actuales (ecológicos), que actúan de manera conjunta e interaccionan entre sí. Extrapolando este razonamiento al conjunto de lugares ocupados por la especie a la que pertenece dicho organismo, es fácil comprender que su distribución en la Tierra no es aleatoria, sino que está condicionada por gran número de factores (Brown y Lomolino 1998). Los factores responsables de la distribución de los seres vivos y los procesos a través de los cuales éstos operan, son muy variados y de naturaleza muy diversa. Igualmente variables son la intensidad y la acción de los diferentes factores. La disciplina que estudia las áreas de distribución es la Biogeografía. Esta se ha definido como el estudio de los patrones de distribución de los seres vivos y de los procesos responsables de los mismos (Brown y Gibson 1983, Myers y Giller 1988, Brown y Lomolino 1998). Dichos patrones son repeticiones de una determinada respuesta frente a uno o varios de esos factores, por lo que se pueden definir como organizaciones repetitivas que no se deben al azar y que implican causalidad (Vargas 1992), de modo que originan predicciones que podemos analizar. Estos procesos son los mecanismos a través de los cuales las especies responden a las diferentes presiones ambientales (Brown y Lomolino 1998).

Según la escala temporal de actuación, los procesos se pueden clasificar en históricos y actuales (ecológicos). Los procesos históricos son todo el conjunto de eventos pasados que han contribuido a modelar el área de distribución de las especies (deriva continental, oscilaciones del nivel del mar, cambios climáticos, glaciaciones... incluso también la acción del hombre desde su aparición en la Tierra). Estos procesos se relacionan con escalas de tiempo muy amplias y están ligados a fenómenos de extinciones, especiación por aislamiento geográfico, hibridación, etc. (Myers y Giller 1988). Los procesos ecológicos explican la

distribución actual de las especies a una escala mucho más local y son el resultado de los procesos de ajuste de las especies a las condiciones ambientales de cada momento (clima, vegetación, altitud...). No obstante, muchos de los procesos actuales son, a su vez, resultado de procesos históricos (por ejemplo, la distribución de un insecto asociado a una especie de planta concreta estará directamente relacionada con los procesos históricos, ya que la distribución de dicha planta está, en parte, determinada por eventos que tuvieron lugar en el pasado). Así pues, la diferenciación de los procesos históricos y actuales sobre la distribución de los organismos, no suele ser una tarea sencilla (Böhning-Gaese y Oberrath 2003).

Los factores determinantes de la distribución de las especies también se pueden clasificar, según su naturaleza, en dos grandes grupos: factores de tipo abiótico o físicos y factores de tipo biótico o biológicos. Las variaciones en el ambiente físico (clima, edafología, salinidad, profundidad, etc.) originan algunos de los patrones más obvios en la distribución de los organismos (Currie 1991, Myers y Giller 1988, Brown y Lomolino 1998). La escala geográfica a la que operan estos factores es muy variable, desde aquellos que actúan a escala global como las variables climáticas sobre la distribución de los organismos terrestres (Currie 1991) o la salinidad, la luz o la presión en la de los organismos marinos (Brown y Lomolino 1998), a otros que operan a mucha menor escala como, por ejemplo, el pH del suelo en la determinación exacta de la ubicación de las lombrices de tierra (Lee 1985). Otros autores consideran que son las interacciones de tipo biótico, tales como la competencia o la depredación, los principales responsables de los patrones de distribución de los seres vivos (MacArthur 1958, Terborgh y Weske 1975). Algunos de los factores bióticos más estudiados son las interacciones entre los organismos y el medio, que analizan el efecto de factores como la dieta, estructura del hábitat, lugares de nidificación... sobre la distribución de los organismos. También existen numerosos trabajos sobre las interacciones con otros organismos (depredación, competencia, interacciones con individuos de la misma y otras especies...) (Myers y Giller 1988). Ambos conjuntos de factores operan a diferentes escalas, aunque generalmente se acepta que los factores abióticos actúan a escalas más amplias mientras que los factores bióticos operan a escalas menores (Brown 1984). No obstante, estos últimos también pueden actuar a grandes escalas (por ejemplo las asociaciones entre una especie y la presencia de determinadas formaciones vegetales). También, según la localización geográfica, la influencia cada uno de los dos tipos de factores puede variar (Brown y Lomolino 1998).

Las áreas de distribución no son fenómenos estáticos, sino totalmente dinámicos y variables (Hengeveld 1990). Del mismo modo que las áreas de distribución actuales han ido

cambiado continuamente hasta configurarse como las conocemos hoy en día, y son un reflejo de las vicisitudes ocurridas a lo largo de miles o millones de años, éstas se encuentran en un continuo proceso de cambio, generalmente imperceptible a nuestros ojos, aunque a menudo baste con escalas temporales no demasiado largas para darse cuenta de este dinamismo (sirvan como ejemplos próximos por la temática y la proximidad geográfica, la reciente expansión del área de distribución de especies como la curruca cabecinegra *Sylvia melanocephala* y el rabilargo *Cyanopica cyana*, en España, o la retracción de otras como el urogallo *Tetrao urogallus*) (Purroy 1997, Martí y Del Moral 2003).

Dicho esto, no estaríamos muy equivocados al afirmar que todos los aspectos de la biología de las especies (reproducción, migración, alimentación, selección de hábitat, etc.), tienen una repercusión más o menos directa sobre sus áreas de distribución. Esta relación es, a menudo, bastante clara. Por ejemplo, parece obvia la asociación entre un fenómeno como la selección del sustrato de nidificación y el área de distribución de una especie. Resulta bastante intuitivo pensar que una especie como el pico dorsiblanco (*Dendrocopos leucotos*), que hace su nido en huecos de árboles, requiere la presencia de árboles para nidificar y que, puestos a buscar a esta especie durante el periodo reproductor, sólo será factible encontrarla allí donde existan árboles. Aunque la relación no es tan sencilla como la hemos descrito, y este pícido no está presente en todos aquellos lugares donde existen árboles debido a que sus requerimientos son mucho más complejos (Melletti y Penteriani 2004), la asociación entre el sustrato de nidificación de una especie y su área de distribución es bastante directa e intuitiva. Lo mismo ocurre con fenómenos como la migración, la dieta, la tolerancia al frío o la capacidad dispersiva de un organismo, a partir de los cuales es relativamente sencillo establecer una relación de causalidad con su área de distribución (Root 1988). Sin embargo, otros procesos pueden ser igualmente importantes y pasar más desapercibidos. Por ejemplo, no es tan clara, o al menos requiere de un ejercicio de reflexión algo más detenido, la relación entre procesos como la retención de los huevos en el oviducto de la hembra de una lagartija y su área de distribución. No obstante, dicha relación existe, de modo que aquellas especies en las que las hembras retienen durante más tiempo los huevos en el interior de su cuerpo, presentan el límite septentrional de su área de distribución más al norte (Quintanilla 2003). Por tanto, el área de distribución de una especie es la expresión última de sus características biológicas y de su respuesta a las diferentes presiones ambientales a que se ve sometida.

Comprobamos, pues, que las áreas de distribución de las especies son realmente complejas, y su delimitación en los mapas no es más que una representación simplista, pero útil y necesaria, de la respuesta de los organismos a las condiciones ambientales históricas y

actuales. Sólo mediante la realización de muchos estudios, en diferentes localidades y a diversas escalas, en los que se investigue el efecto de las posibles implicaciones de los factores históricos y actuales, podremos tener una visión global de la distribución de las especies y de los rasgos que las limitan.

Sin embargo, la Biogeografía no sólo se limita a la descripción y estudio de las áreas de distribución. Actualmente se ha convertido en una herramienta indispensable en la Biología de la Conservación, ya que constituye la base teórica para el diseño y selección de reservas, el estudio de los efectos de la fragmentación, etc. Además, esta disciplina juega un papel fundamental, por ejemplo, en la inducción de los procesos evolutivos: faunas separadas por la deriva continental, fenómenos de especiación en islas, etc., dejan su huella en la distribución actual de las especies, por lo que su estudio es esencial en evolución (Darwin 1859). Podemos concluir, por tanto, que la Biogeografía constituye una disciplina que abarca un ámbito muy amplio de la Biología, que trabaja y relaciona todas las escalas geográficas posibles, y comparte muchos de sus contenidos teóricos con otras disciplinas como la Ecología, Fisiología, Etología, etc. Esto ha dado lugar a un controvertido debate acerca de sus contenidos y la adscripción o preponderancia sobre otras disciplinas (véase una revisión histórica en Vargas 1992). Un debate carente de sentido debido a la perspectiva holista de la Biogeografía y a la creciente transversalidad metodológica y conceptual de cualquier disciplina.

La Península Ibérica: perspectiva histórica

La dificultad de manipular variables como las condiciones climáticas, el tipo de suelo y menos aún las vicisitudes históricas ocurridas, así como de obtener réplicas, hace prácticamente imposible realizar experimentos en Biogeografía (Haydon *et al.* 1994, Underwood 1997, véase no obstante Naeem *et al.* 1994 para un ejemplo de experimentos con microcosmos). Por ello, es necesario recurrir a la selección de regiones que permitan estudiar los patrones biogeográficos de los organismos seleccionados y deducir los procesos responsables de los mismos. En este sentido, la Península Ibérica posee unas características que la convierten en un escenario muy adecuado para la realización de este tipo de aproximaciones. Lejos de ser un área homogénea, concurren en ella todo un conjunto de eventos, históricos y actuales, que han originado una región enormemente heterogénea (Blondel y Aronson 1999). Reflejo directo de esta variabilidad es la gran diversidad biológica que alberga, tanto florística como faunística (Costa *et al.* 1990, Blondel y Aronson 1999, Pineda *et al.* 2002) que, en el seno de la región mediterránea, la han llevado a estar incluida

entre las áreas con mayor diversidad biológica del planeta y cuya conservación es prioritaria (Myers *et al.* 2000). Entre los principales responsables de esta gran diversidad de especies hay que destacar su posición geográfica, que la convirtieron en una zona de refugio para la biota europea durante los cambios climáticos del Pleistoceno y en una zona de contacto entre dos continentes fuertemente contrastados (Europa y África), con los consiguientes intercambios de fauna y flora. Esto, unido a su gran diversidad fisiográfica, causada por una orografía muy accidentada, han dado lugar a una amplia variedad de ambientes y una gran diversidad biológica (Font 1983, Blondel 1990).

Frente a regiones más estables o que sufrieron de una forma menos severa los efectos de los cambios climáticos pasados (p. ej. las regiones tropicales, más próximas al Ecuador), la Península Ibérica, y todo el Paleártico, ha sido escenario de una importante sucesión de eventos históricos que han contribuido en gran medida a modelar su actual configuración. Sus bosques y las comunidades de aves que los habitan son, por lo tanto, el legado de todo ese devenir histórico (Blondel 1990, Costa *et al.* 1990, Huntley 1993). Tras el dominio de los bosques de quercíneas, lauráceas y palmeras en gran parte de Europa durante el Cretácico tardío y comienzos del periodo Terciario, el progresivo enfriamiento del clima tuvo importantes consecuencias sobre los bosques europeos (Costa *et al.* 1990). Estos grupos forestales, desarrollados a merced de unas condiciones climáticas tropicales y subtropicales, fueron progresivamente sustituidos por plantas xerófilas, especialmente taxones de tipo mediterráneo. Este proceso habría culminado a inicios del Cuaternario, momento en el cual se habrían acentuado los cambios climáticos, sucediéndose toda una serie de glaciaciones y periodos interglaciares.

La alternancia de periodos fríos y cálidos, con sucesivos avances y retracciones de las masas de hielo, tuvieron importantes repercusiones sobre la biota. Los bosques cuaternarios habrían sufrido desplazamientos de avance y retirada paralelos a las masas de hielo, lo que implicó enormes cambios, tanto en su estructura como en la composición de especies y su distribución (Costa *et al.* 1990, Huntley 1993, Castro *et al.* 1997, Hewitt 1999) y, con ellos, las especies forestales asociadas (Blondel 1990, Taberlet *et al.* 1998). En cada una de estas fluctuaciones, el avance de las masas de hielo hacia el sur habría ido acompañado de una retirada hacia latitudes más meridionales de las especies más termófilas, incapaces de sobrevivir al frío, lo que habría originado una expansión de las estepas y la retirada de los bosques hacia latitudes más meridionales. En los periodos de máximo avance de los hielos, parece ser que ningún tipo de vegetación arbórea habría persistido al norte de los sistemas

montañosos de los Pirineos, los Alpes y los Cárpatos, quedando restringidos los bosques a las penínsulas mediterráneas Ibérica, Itálica y Balcánica (Goudie 1977, Blondel 1990) (Figura 1).

En las áreas más termófilas o allí donde las condiciones edáficas o topográficas lo permitieron, habrían quedado acantonadas las especies de carácter más mediterráneo. En estos enclaves, los denominados refugios pleistocénicos, habrían quedado aisladas numerosas especies que, debido a prolongados periodos de aislamiento, podrían haber dado lugar a fenómenos de especiación (Blondel 1990, Costa *et al.* 1990, Hewitt 1999). En los periodos de calentamiento del clima, a partir de las tres penínsulas citadas, se habría producido un proceso gradual de recolonización hacia el norte (Huntley 1993, Taberlet *et al.* 1998). Fenómenos como la migración de las aves serían el reflejo de estas fluctuaciones. Hay teorías que apuntan a dichas variaciones como uno de las posibles orígenes de la migración, de modo que esta habría surgido en algunas especies de aves, en las que a partir de poblaciones acantonadas en los refugios meridionales, comenzaron a desarrollar desplazamientos hacia las zonas que quedaban descubiertas de hielo, para aprovechar la breve pero alta productividad de los veranos en estas regiones, retirándose hacia el sur en el periodo frío (véase Tellería *en prensa*, para una revisión sobre la materia).

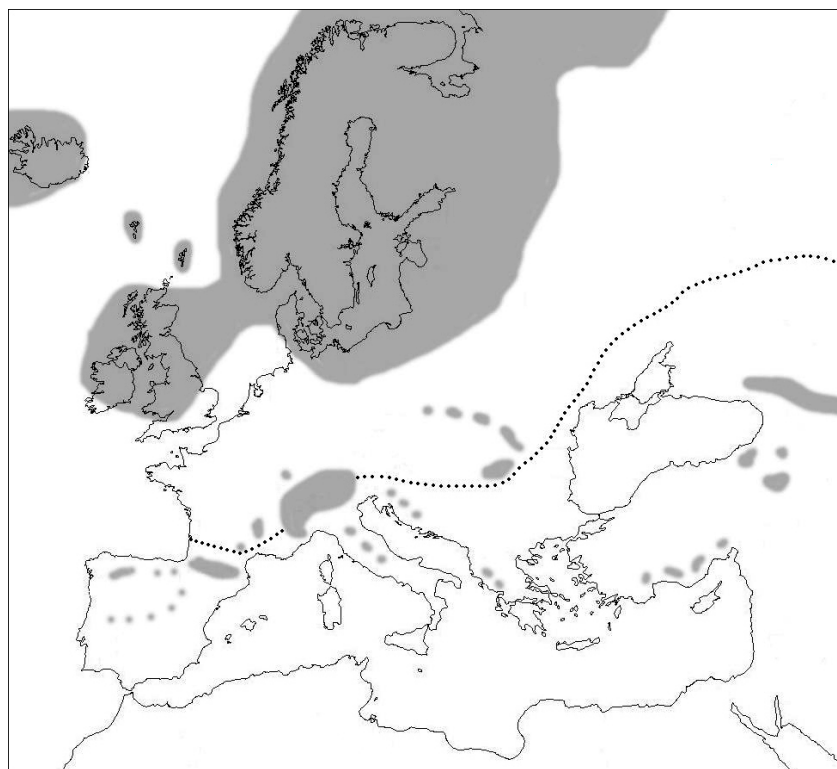


Figura 1.- Distribución de las masas de hielo (en gris) y límite del permafrost (línea discontinua) hace unos 18.000 años (modificado de Hewitt 1999).

Además, la disposición preferente de los sistemas montañosos en sentido Este-Oeste, habría limitado notablemente la capacidad dispersiva de muchos organismos (Blondel 1990). Esto habría originado la extinción de ciertas especies, incapaces de superar estas barreras en el avance de los hielos hacia el sur, y la imposibilidad para otras de colonizar áreas más septentrionales durante el retroceso de los hielos. Los efectos de los sucesivos cambios climáticos ocurridos se habrían ido superponiendo a los anteriores, de modo que la última glaciación (Würm, 120.000-15.000 años), sería la principal responsable de la estructura, composición florística y dinámica de los bosques ibéricos actuales (Costa *et al.* 1990), y por tanto de las aves forestales que albergan, cuya composición de especies habría cambiado poco desde entonces (Blondel 1990). Desde este periodo hasta la actualidad, los cambios climáticos ocurridos habrían sido de mucha menor entidad, y sería la acción del ser humano la principal responsable de la evolución reciente de los bosques ibéricos (Le Houérou 1981, Costa *et al.* 1990, Castro *et al.* 1997). La deforestación y fragmentación de los hábitats forestales, debidos en gran medida al desarrollo de la agricultura y la ganadería, habrían producido cambios profundos y mucho más rápidos que los anteriores, convirtiendo al ser humano en uno de los principales reguladores de las poblaciones de flora y fauna asociadas a los bosques y su distribución en nuestras latitudes (Le Houérou 1981, Blondel 1990, Blondel y Aronson 1999).

Entre los factores actuales que determinan la distribución de los organismos podemos distinguir claramente dos, el clima y la acción antrópica. Por su situación geográfica, la característica climatológica más singular de la Península es su división en dos zonas radicalmente distintas, una atlántica o eurosiberiana, y otra mediterránea (Font 1983). La primera ocupa las regiones cantábrica y pirenaica, y se caracteriza por unas condiciones climáticas propias de la Europa atlántica, con un clima templado relativamente estable de veranos frescos e inviernos suaves con precipitaciones frecuentes a lo largo de todo el año. El resto de la Península presenta un clima típicamente mediterráneo, caracterizado por veranos secos y calurosos, inviernos suaves en las regiones costeras y severos en el interior, abundante insolación y lluvias muy irregulares en otoño, invierno y primavera (Font 1983). El clima mediterráneo presenta, además, una acusada estacionalidad, debida a la alternancia entre periodos fuertemente restrictivos (invierno y verano), y periodos más benignos y favorables (primavera y otoño) (Figura 2). A lo que hay que añadir las importantes variaciones interanuales que caracterizan el clima mediterráneo ibérico (Font 1983). Dicha estacionalidad, unida a la compleja orografía de la Península (Figura 3), genera una amplia gama de climas locales, que a su vez se manifiestan en una enorme variedad ambiental (Font 1983, Castro *et al.* 1997).

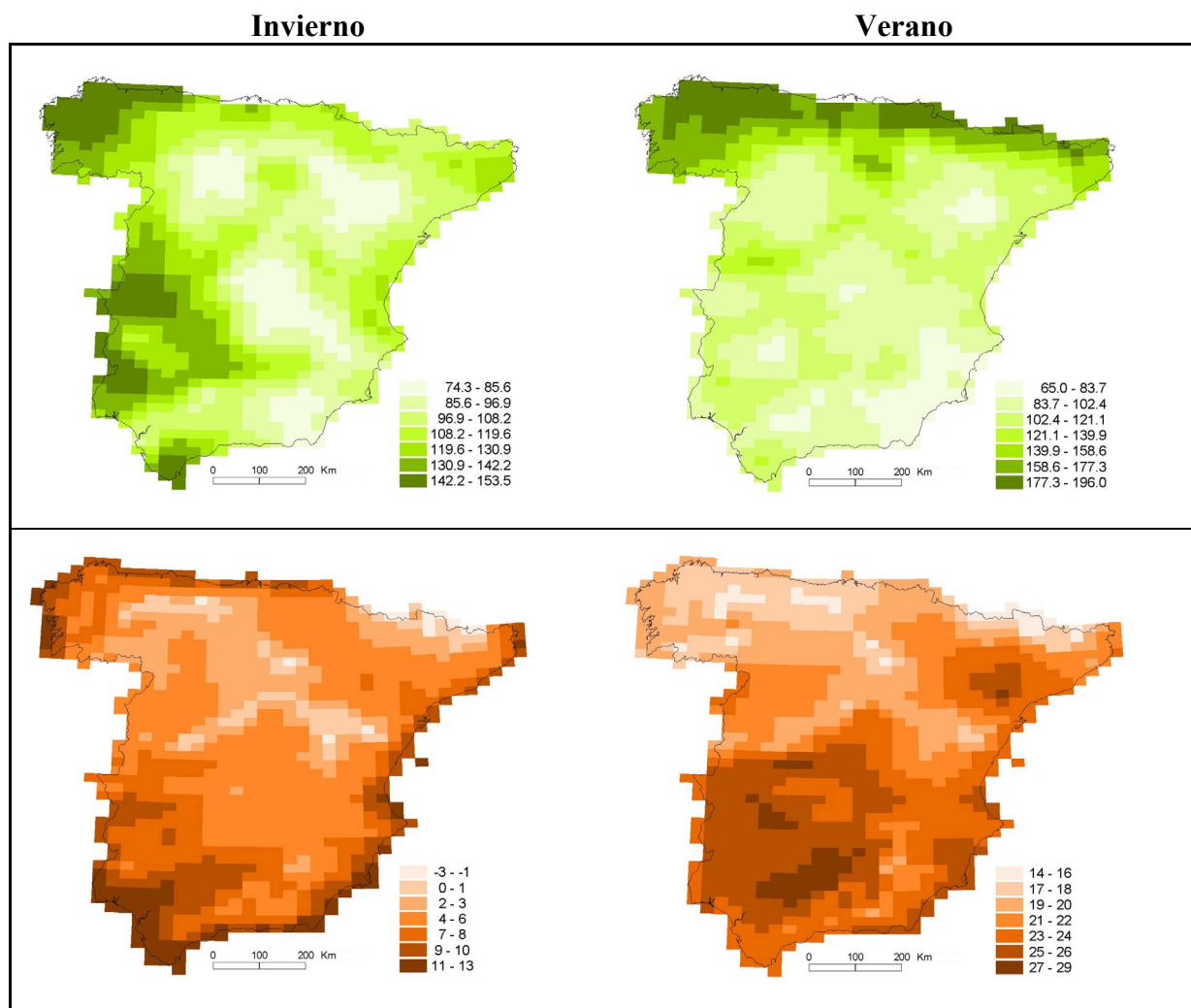


Figura 2.- Variación estacional de las condiciones ambientales en la Península Ibérica. Arriba: Índice de productividad primaria (a partir del índice NDVI *Normalized Difference Vegetation Index*, obtenido mediante el sensor AVHRR a bordo de satélites NOAA). El valor del índice se incrementa (verde oscuro) con la actividad fotosintética y la productividad vegetal. Debajo: Temperatura media de los meses de enero y julio (modificado de Font 1983). La intensidad del naranja se incrementa con el aumento de temperatura en los dos periodos. Se indican los valores medios de las cuadrículas Lambert 1:50.000.

Por otro lado, la acción humana continúa sometiendo a las masas forestales ibéricas a un intenso proceso de explotación. La roturación de tierras para convertirlas en terrenos agrícolas, las talas para la obtención de madera, la transformación en explotaciones ganaderas (pastos y dehesas) y las políticas de reforestación, unidas a un proceso creciente de contaminación, continúan fragmentando, eliminando y alterando sustancialmente la configuración original de los bosques (Castro *et al.* 1997, Tellería 1992). Como resultado de todo este conjunto de procesos, la distribución, composición de especies y estructura de los bosques ibéricos actuales presenta una acusada heterogeneidad (Castro *et al.* 1997) (Figura 3).

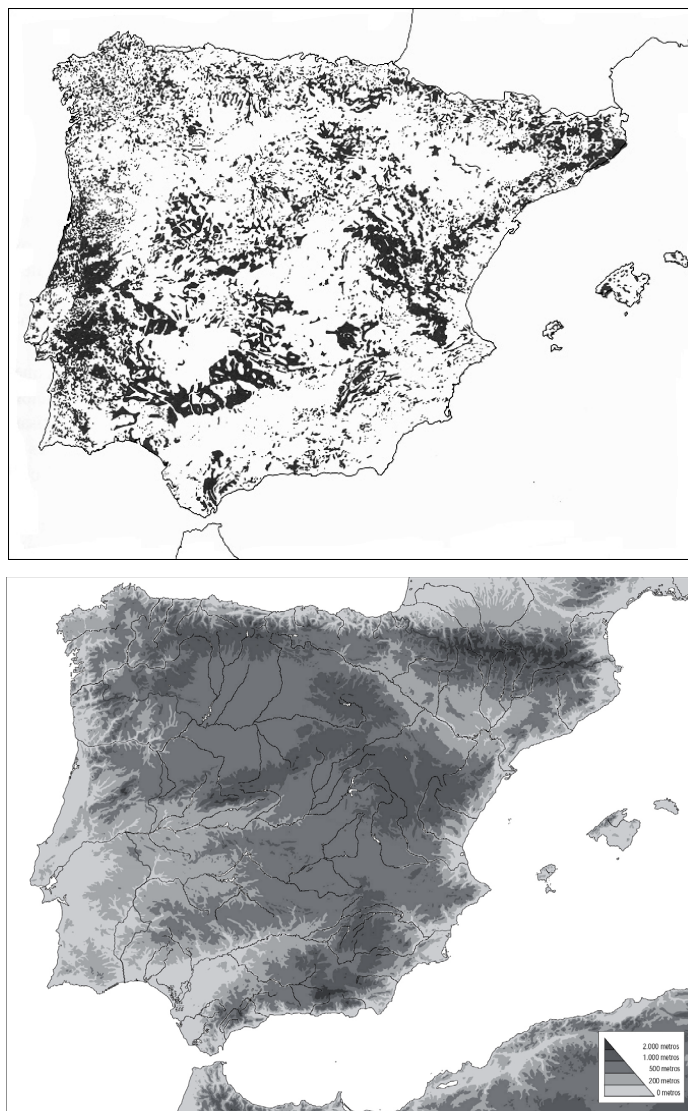


Figura 3.- Distribución de los bosques (basado en el mapa de bosques de la Comunidad Europea, 1987) (arriba) y del relieve (la escala de grises refleja el aumento de la altitud) en la Península Ibérica (debajo).

Aves y bosques en la Península Ibérica

La distribución de las aves forestales en la Península Ibérica está sujeta a esta gran variabilidad ambiental, espacial y temporal. Durante el periodo reproductor, la región eurosiberiana alberga una buena representación de la avifauna forestal europea (Mönkkönen 1994, Tellería y Santos 1994). Las temperaturas no demasiado elevadas y las condiciones de humedad adecuadas, unidas a la presencia de masas forestales bien desarrolladas, permiten prosperar a gran número de especies de aves forestales, que mantienen importantes poblaciones en esta región (Purroy 1997, Martí y Del Moral 2003). Sin embargo, el incremento de las temperaturas y la sequía hacia el sur de la Península originan un deterioro de las condiciones ambientales adecuadas para gran parte de las especies de aves forestales, la

mayoría de las cuales presenta el centro de su área de distribución en los bosques centroeuropeos (Brown 1984, Blondel 1990, Mönkkönen 1994, véase no obstante Carbonell *et al.* 2003). A esto se une el progresivo proceso de pérdida y fragmentación de los bosques hacia el sur peninsular (Tellería 1992). Esta disminución en la calidad del hábitat origina gradientes concomitantes de pérdida de especies en las aves forestales (Tellería y Santos 1993, 1994). Igualmente, existe un patrón paralelo de pérdida de condición física de estas poblaciones hacia el sur peninsular, que refleja la menor adecuación de esta región para la avifauna forestal frente a los húmedos y bien desarrollados bosques del norte de España (Carbonell y Tellería 1998, 1999, Pérez-Tris *et al.* 2000).

Las condiciones locales pueden alterar este patrón latitudinal, tanto de pérdida de especies como de empeoramiento de su condición física (Carbonell *et al.* 2003). Uno de los principales responsables de esa alteración del patrón general observado, incluso a escala europea (Mönkkönen 1994), es la complejidad orográfica (Figura 3). La altitud podría tener un efecto similar en la Península Ibérica a la latitud a escala continental. Las montañas mediterráneas, merced a unas condiciones ambientales adecuadas para el desarrollo de la vegetación gracias a la disminución de la temperatura y el aumento de las precipitaciones, así como a una menor presión humana, presentan bosques bien desarrollados que mantienen buenas poblaciones de aves forestales a pesar de situarse en regiones meridionales dominadas por la sequía estival (Tellería y Santos 1994, Carbonell *et al.* 2003). Un buen ejemplo de estas "islas" para la avifauna forestal son los bosques ubicados en las Sierras Béticas (Sierras de Cádiz y Málaga) o en Sierra Morena. Sin embargo, no todas las especies son capaces de alcanzar estos enclaves meridionales (Purroy 1997, Martí y Del Moral 2003). La biología de las especies va a condicionar notablemente su respuesta a las condiciones ambientales. En este sentido, las características ecológicas de las especies permiten predecir respuestas diferentes al mosaico de condiciones ambientales de la Península Ibérica. Cabe esperar que aquellas especies de carácter más norteño, propias de bosques más desarrollados y húmedos, acusen más este deterioro progresivo de los ambientes forestales, o el efecto de procesos estocásticos que se traduzcan en extinciones locales. Sin embargo, las especies de carácter mediterráneo, más adaptadas a los ambientes forestales abiertos (p. ej. las currucas mediterráneas), sufrirán de forma menos severa esta variación de las condiciones ambientales (Blondel 1990, Tellería y Santos 1993, 1994).

En invierno, el patrón es prácticamente opuesto. En el interior peninsular y en las montañas, la fuerte severidad invernal limita la productividad vegetal y reduce al mínimo la actividad de la entomofauna. Muchas de las especies de aves que nidifican en estas zonas

abandonan sus hábitats de cría, y se desplazan en busca de condiciones más favorables, bien mediante movimientos migratorios de larga distancia o bien mediante pequeños desplazamientos altitudinales hacia cotas más bajas (Tellería 1988, Carrascal *et al.* 2002). En las tierras bajas de los pisos termo y mesomediterráneo, la situación es muy distinta. Las intensas lluvias otoñales, unidas a unas temperaturas más benignas, proporcionan un ambiente más atemperado (Font 1983). Al mismo tiempo permiten la fructificación de numerosos árboles y arbustos (*Olea europaea*, *Pistacia lentiscus*, *Arbutus unedo*, *Myrtus communis*, *Hedera helix*...), y el desarrollo de una actividad entomológica apreciable (Herrera 1980). Estos proporcionan una gran abundancia de recursos alimenticios, lo que unido a unas condiciones climáticas menos severas, atrae a grandes poblaciones de aves procedentes de latitudes más norteadas y hace de la Península Ibérica uno de los principales cuarteles de invernada de la avifauna en el Paleártico (Tellería 1988). Por lo tanto, la composición de las comunidades de aves forestales y los patrones de distribución de este grupo de especies son bastante más complejos de los que se podría deducir inicialmente del gradiente norte-sur. A la dicotomía entre ambientes eurosiberianos y mediterráneos debemos añadir la acusada estacionalidad ibérica y la notable variación en las condiciones climáticas regionales y locales debida a la compleja heterogeneidad altitudinal.

Objetivos y Estructura de este proyecto de Tesis

Esta Tesis pretende ser una aproximación a la biogeografía de las aves forestales ibéricas. El objetivo es tener una visión lo más completa posible de los factores responsables de su distribución y de la respuesta de este grupo de especies a las diferentes presiones ambientales a que se ven sometidas en el contexto ibérico. Por ello, hemos realizado una aproximación desde distintas escalas espaciales y temporales, contemplando diferentes periodos del ciclo anual, para tratar de obtener una perspectiva integradora. A grandes rasgos, hemos estudiado el efecto de tres tipos de factores: ambientales (clima, altitud, cobertura forestal, tipo de bosque...), geográficos (ubicación geográfica, posición relativa en las áreas de distribución de las especies), y factores relativos a la biología de las especies (comportamiento migrador, dieta, uso del espacio, origen biogeográfico, etc.). Esto nos ha permitido obtener una visión más precisa y completa de algunos de los principales patrones de la distribución de las aves forestales ibéricas y de los procesos responsables de los mismos.

A pesar de la enorme riqueza biológica de la Península Ibérica, no son muchos los trabajos que han estudiado los patrones de distribución de la diversidad en España. La falta de datos sería la principal causa de dicha escasez. Esto ha originado que la mayor parte de las

aproximaciones realizadas hasta la actualidad hayan sido con datos fragmentarios o con una escala de resolución amplia. Sirvan de ejemplo algunos trabajos con mariposas (Martín y Gurrea 1990), pteridófitos (Márquez *et al.* 1997), plantas (Lobo *et al.* 2001, Rey Benayas y Scheiner 2002) o escarabajos (Lobo y Martín-Piera 2002) (véanse sendas revisiones exhaustivas sobre estudios ibéricos en Martínez-Rica 1997, o en Carrascal y Lobo 2003). Sin embargo, la reciente aparición de diversos atlas regionales y de los primeros atlas nacionales de distribución de varios taxones (Purroy 1997, Pleguezuelos 1997, Palomo y Gisbert 2002, Pleguezuelos *et al.* 2002, Martí y Del Moral 2003), unido a la existencia de bases de datos de información ambiental cada vez más completas y al desarrollo de los Sistemas de Información Geográfica (SIG), permiten una aproximación más amplia y detallada al estudio de la biogeografía de las especies ibéricas (Vargas y Real 1997, Carrascal y Lobo 2003).

La avifauna forestal constituye un conjunto de especies relativamente homogéneo, sometido a presiones evolutivas y ambientales bastante similares. Sin embargo, presentan una amplia variación en su ecología (comportamiento, dieta, migración...). Estas variaciones en las características de las especies nos han permitido estudiar la influencia de la biología de los organismos sobre sus patrones de distribución. Asimismo, la presencia de especies con diferentes orígenes biogeográficos, proporcionan un marco adecuado para analizar los posibles efectos geográficos y ambientales sobre la avifauna forestal. Por tanto, este grupo animal parece particularmente apropiado para ilustrar algunos de los patrones biogeográficos claves en la distribución de la fauna ibérica. Los trabajos pioneros del profesor Bernis ya apuntaron los principales patrones biogeográficos de las aves forestales ibéricas, diferenciando claramente las especies "Nórdicas" de las "Mediterráneas", que le permitieron sectorizar la Península en base a características avifaunísticas y señalar la gran importancia de la singularidad geográfica de esta región sobre los patrones de distribución de este conjunto de aves (Bernis 1955, 1972). La mayor parte de los trabajos posteriores se han realizado a escalas locales (véase la revisión realizada en el Capítulo 4 de la presente Tesis), o a escala nacional pero trabajando con unas pocas localidades representativas de los diferentes hábitats forestales presentes en la Península (p. ej. Tellería y Santos 1993, 1994). Esto hace necesario el desarrollo de estudios que, con los nuevos datos disponibles, analicen los patrones de distribución de este gremio de especies, tratando de encontrar los factores limitantes y explicar los procesos subyacentes a los mismos (véase no obstante Carrascal y Díaz 2003).

La estructura de esta Tesis responde a la acusada variación temporal que caracteriza los ambientes forestales ibéricos. Dicha estacionalidad hace imprescindible el estudio de diferentes fases del ciclo anual para conocer en mayor detalle la respuesta de las aves ibéricas

a los complejos mecanismos que regulan sus poblaciones y áreas de distribución (Herrera 1980). Por esta razón, hemos estructurado la memoria en orden "fenológico", tratando de abarcar los dos periodos más restrictivos para la avifauna en los ambientes peninsulares, la reproducción y la invernada. Esto nos ha permitido ir respondiendo de forma sucesiva a distintas preguntas acerca de la biogeografía de la avifauna forestal ibérica. Siguiendo esta sucesión temporal hemos dividido la Tesis en tres grandes bloques: el periodo reproductivo, el periodo invernal y los procesos estacionales que relacionan ambos periodos.

La primera cuestión que nos planteamos al abordar el estudio de la biogeografía de la avifauna forestal ibérica es tratar de averiguar qué factores son los principales determinantes de su distribución. A pesar de la diversidad y complejidad de factores que determinan la distribución de los organismos, especialmente en un área tan heterogénea como la Península, parece razonable tratar de conocer cuál o cuáles de ellos son los principales responsables de la mayor parte de la variación observada (Currie 1991). Dada la heterogeneidad ambiental de esta región y su ubicación geográfica, cabe preguntarse si son factores de tipo ambiental o de tipo geográfico los principales responsables de la distribución de este grupo de aves. Es decir, el patrón latitudinal de pérdida de especies de aves forestales existente (Bernis 1955, Tellería y Santos 1994), ¿es debido a la existencia de un "efecto península", a la ubicación de la Península Ibérica en el extremo del área de distribución de algunas de las especies estudiadas o a la pérdida de calidad de hábitat para este conjunto de aves? La existencia de regiones muy contrastadas ambientalmente en la Península nos han permitido realizar una aproximación analítica a esta cuestión. Por otro lado, las diferencias en la biología de las especies, nos llevan a preguntarnos si todas ellas responden de la misma forma a la variación de las condiciones ambientales y geográficas de la Península. Para tratar de contestar a estas cuestiones estudiamos la distribución de la riqueza de aves forestales durante el periodo reproductivo (Purroy 1997), analizando algunos de sus posibles determinantes (Capítulo 2).

A continuación nos planteamos estas cuestiones desde una perspectiva aplicada. Es lógico pensar que los patrones de distribución de las especies determinarán las estrategias dirigidas a su conservación, por lo que el conocimiento de dichos patrones y de los procesos implicados debería ser uno de los pilares básicos en la biología de la conservación. La notable variación ambiental ibérica y las diferencias entre las especies, podrían condicionar en gran medida la eficacia de los métodos de selección de reservas dirigidas a su conservación. Sin embargo, no conocemos hasta qué punto esto es cierto en el entorno ibérico. En el caso de la avifauna forestal, inicialmente cabe pensar que el patrón latitudinal de pérdida de aves forestales en Iberia haría dirigir los esfuerzos de conservación de este grupo hacia los sectores

más norteños. Sin embargo, gran parte de la singularidad a escala europea que tiene España, es debida a la fauna mediterránea (Blondel y Aronson 1999, Pineda *et al.* 2002). Esto nos lleva a plantearnos la posible disyuntiva entre la conservación de los ambientes norteños (en principio más importantes a escala nacional), y los ambientes mediterráneos (de mayor relevancia a escala europea). Además, la escala de aplicación de los diferentes criterios de amenaza (continental *vs* nacional) podría condicionar la utilidad de las redes de reservas. En el Capítulo 3, utilizando nuevamente los datos del periodo reproductor, pero con una resolución espacial mayor (Martí y Del Moral 2003), hemos realizado diversas consideraciones sobre la conservación de la avifauna forestal en la Península Ibérica. El objetivo de este capítulo fue triple: (1) identificar las áreas más importantes para la conservación de la avifauna forestal en España peninsular, (2) evaluar algunas de las metodologías propuestas para la selección de reservas utilizando este conjunto de especies como modelo, y (3) tratar de valorar la eficacia de las redes de áreas protegidas existentes, para establecer zonas prioritarias para la conservación de estas especies en el seno del actual sistema de áreas protegidas y la Red Natura 2000.

En el segundo bloque (Capítulo 4), estudiamos el fenómeno de la estacionalidad. Comparando las comunidades de aves de los periodos reproductor e invernal en un conjunto de formaciones forestales, tratamos de establecer el nexo de unión entre ambos periodos. La principal cuestión que abordamos en este capítulo es el efecto de la altitud sobre la respuesta de las comunidades de aves a la estacionalidad ambiental, para tratar de esclarecer si tiene un efecto a pequeña escala similar al de la latitud a escala continental, como han postulado diversos autores (Myers y Giller 1988, Safriel 1995, Newton y Dale 1996). La variación altitudinal replicaría a menor escala el aumento creciente de la estacionalidad con la latitud, de modo que, en el entorno ibérico, la complejidad orográfica podría alterar los gradientes latitudinales encontrados por diversos autores (Tellería y Santos 1993, 1994, Carrascal y Díaz 2003), convirtiendo a la altitud en un factor clave en la regulación de la dinámica de los bosques y su fauna asociada. Además, la diversidad de formaciones forestales (Figura 4) nos ha permitido estudiar si el efecto de la altitud difiere según la estructura de las formaciones forestales y cómo varía la respuesta de las comunidades de aves a la dinámica estacional según ciertas características asociadas a la ecología trófica de sus componentes.

En el tercer bloque se estudia el periodo invernal. En el Capítulo 5 exploramos la relación entre las distribuciones reproductiva e invernal y el fenómeno de la migración. Utilizando como modelo dos especies muy comunes, propias de ambientes forestales y ampliamente distribuidas en la Península (la curruca capirotada *Sylvia atricapilla*, y el

petirrojo *Erithacus rubecula*), nuestro objetivo es examinar la relación entre la distribuciones invernal y reproductiva, tratando de asociarlas a un fenómeno de importancia capital para las aves: la migración. En ciertas regiones de Iberia, durante el invierno, tiene lugar la coexistencia de poblaciones migradoras y residentes de estas dos especies. La cuestión que nos planteamos es ¿existe un efecto de la presión de conespecíficos invernantes sobre la distribución en el periodo reproductivo? En el caso de que las poblaciones invernantes ejerciesen una presión tan elevada como para extinguir a las poblaciones residentes, nos encontraríamos en uno de los procesos necesarios para la existencia de áreas separadas de invernada y reproducción. Sin embargo, la existencia de mecanismos que evitasen o disminuyen esa presión, haría posible esa coexistencia sin un fenómeno de exclusión. El resultado de esa coexistencia podría tener profundas implicaciones evolutivas en el fenómeno de la migración (Cox 1985, Bell 2000).

Finalmente, en el Capítulo 6, hemos realizado una aproximación al fenómeno de la invernada a una escala más local. A partir de censos de las comunidades de aves de las sierras del sur de Cádiz y su entorno, a lo largo de varios inviernos, hemos estudiado su respuesta a las condiciones ambientales durante este periodo del ciclo anual. Utilizando un conjunto de especies frugívoras como modelo, hemos tratado de averiguar qué factores que determinan su distribución a pequeña escala. La relajación de las presiones asociadas al fenómeno de la reproducción, nos han permitido contrastar diversas hipótesis sobre los factores clave en la distribución de este grupo de especies, de gran importancia en los ambientes ibéricos durante el invierno. El objetivo fue analizar el efecto de la estructura del hábitat, la disponibilidad de recursos tróficos y la severidad climática sobre la distribución de este grupo de aves, y cuantificar su importancia en la regulación de las poblaciones invernantes de aves ibéricas. Al mismo tiempo, tratamos de valorar el posible efecto que determinadas características de la biología de las especies (comportamiento territorial, rastreo de los recursos tróficos...), podría tener sobre los patrones de distribución observados. La comprensión de todo este entramado de factores es esencial para proponer medidas dirigidas a la conservación de los bosques de las tierras bajas mediterráneas, debido a la rápida alteración que están sufriendo, asociada a acciones de carácter antrópico (turismo, desarrollo de infraestructuras, prácticas silvícolas...). Estas modificaciones podrían alterar el complejo sistemas de interacciones que tienen lugar entre las poblaciones migradoras y residentes en estas regiones (Pérez-Tris y Tellería 2002, Tellería y Pérez-Tris 2004), lo que, en función de las cuestiones sobre la interacción entre estas dos fracciones poblacionales, planteadas anteriormente (Capítulo 5) podría tener importantes implicaciones evolutivas.



Figura 4.- La gran diversidad de formaciones forestales presentes en la Península Ibérica hacen de ella un marco geográfico idóneo para el estudio de la biogeografía de la avifauna propia de este tipo de medios. De arriba abajo y de izquierda a derecha: acebuchares (*Olea europaea sylvestris*), hayedos (*Fagus sylvatica*), bosques mixtos de caducifolios y coníferas, alcornocales (*Quercus suber*), hayedos o melojares (*Q. pyrenaica*).

Resultados y Discusión General

Distribución de la avifauna forestal

Los resultados obtenidos en el segundo capítulo de la Tesis señalan que tanto la posición geográfica como las condiciones ambientales afectan de manera relevante a la distribución de la diversidad de aves forestales. Existe un patrón latitudinal de riqueza de especies en sentido norte-sur, que alcanza los valores más altos en los sectores del norte de la Península, más húmedos y menos térmicos, y con una mayor cobertura de bosques. Estos valores disminuyen hacia los sectores más meridionales, caracterizados por un clima más seco y mayores temperaturas (Figura 5a). Sin embargo, la respuesta a estos gradientes ambientales es diferente en función de las características biológicas de las especies. Según su origen biogeográfico, los grupos de distribución nortea y paleártica siguen este mismo patrón latitudinal de pérdida de especies hacia el sur, mientras que aquellos de carácter mediterráneo muestran un patrón opuesto. No obstante, la heterogeneidad ambiental de Iberia permite estudiar la respuesta de las poblaciones de aves en situaciones muy contrastadas, lo que proporciona la posibilidad de analizar diferentes hipótesis para explicar los patrones de distribución observados. Para ello, definimos dos corredores de similar longitud, ambos con origen en la frontera con Francia, ubicados entre las costas atlánticas y mediterráneas y las montañas interiores. Este diseño nos permitió comparar el efecto de la geografía (distancia) y de las condiciones ambientales sobre la riqueza de especies, en una región bastante homogénea ambientalmente (corredor Atlántico), frente a otra con importantes contrastes climáticos (corredor Mediterráneo). Así, analizamos la posible existencia de un efecto península. Este patrón predice una pérdida de especies hacia el extremo de las penínsulas (Simpson 1964), causada tanto por efectos ambientales (degradación de las condiciones ambientales) como geográficos (probablemente asociados a procesos de extinción-colonización y a procesos históricos) (Brown y Lomolino 1998, Wiggins 1999). En ambos corredores encontramos una pérdida de especies al aumentar la distancia a la zona de contacto con el continente. En el corredor Atlántico, más homogéneo, la distancia al continente, fue la principal predictora de la riqueza de especies, mientras que en el corredor Mediterráneo, con una variación mucho más acusada, las variables ambientales fueron mejores predictoras de la distribución de la riqueza. Esto indica, además, la existencia de diferencias en las presiones ambientales a que se ve sometida la avifauna forestal según la localización geográfica. De nuevo, encontramos diferencias en la respuesta a dichas presiones según las características biológicas de las especies.

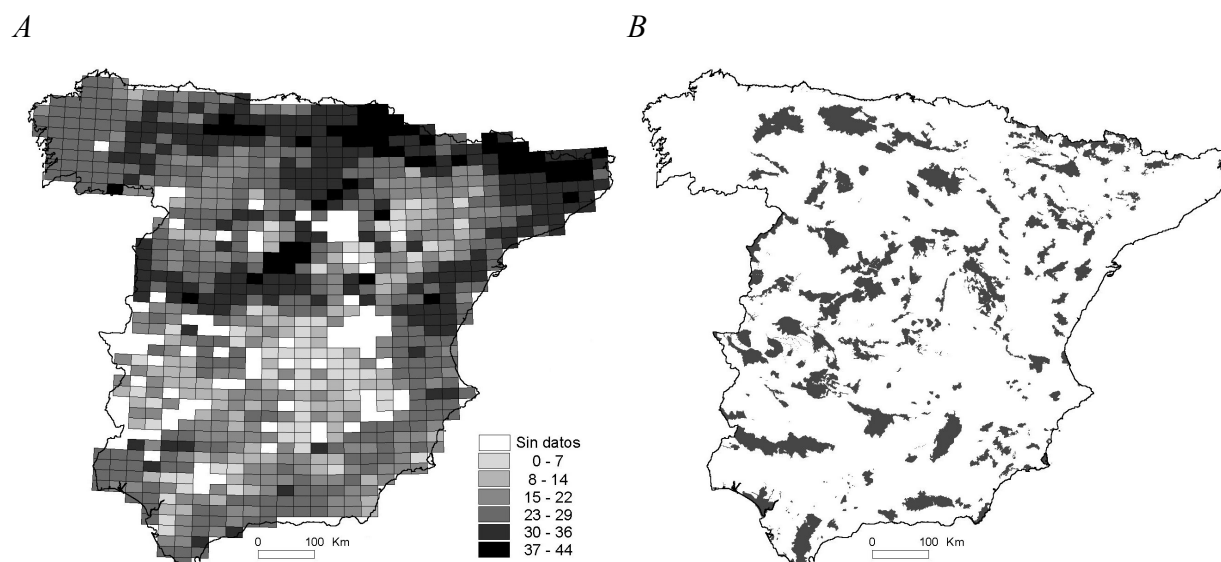


Figura 5.- Riqueza de especies de aves forestales en España peninsular (número de especies por cuadrícula 1:50.000, obtenido de Purroy, 1997) (A) y distribución de las Zonas de Especial Protección para las Aves, ZEPAs (B)

Conservación de la avifauna forestal reproductora

Los patrones de distribución de los organismos condicionan en gran medida la gestión de los recursos dirigidos a su conservación. Utilizando datos de presencia/ausencia de las especies de aves forestales (Martí y Del Moral 2003), en el capítulo 3, hemos tratado de relacionar los patrones de distribución de este grupo de especies con algunas de las aproximaciones de selección de áreas con interés conservacionista utilizadas habitualmente (Williams *et al.* 1996, Araújo 1999). Aunque conceptualmente parecidas, ya que el objetivo último de todas ellas es optimizar el diseño y la eficacia de las redes de reservas para el mantenimiento y conservación de la diversidad biológica (Cabeza y Moilanen 2001), existen diferentes aproximaciones al tema de las estrategias de selección de reservas, estudio de la eficacia de las redes de espacios protegidos, interés conservacionista de las áreas según criterios de selección, etc. Las aproximaciones cuantitativas empleadas (*hotspots* o áreas con mayor riqueza de especies, rareza y amenaza) proporcionaron mejores resultados que los mecanismos aleatorios de selección de áreas. Los conjuntos de cuadrículas seleccionadas con estos procedimientos recogieron un mayor número de especies, más especies raras y/o amenazadas, y un mayor porcentaje de sus áreas de distribución. Sin embargo, encontramos un marcado sesgo geográfico en la distribución de las áreas seleccionadas ya que todas las aproximaciones coincidieron en asignar un valor preferente a las cuadrículas de la región eurosiberiana, lo que podría condicionar la eficacia de este tipo de metodologías,

especialmente en regiones que, como la Península Ibérica, se sitúan en el extremo del área de distribución de varias de las especies estudiadas (Lesica y Allendorf 1995).

Comparando la eficacia de los conjuntos de áreas protegidas, las Zonas de Especial Protección para las Aves (ZEPAs) (Figura 5b), resultaron ser más eficaces a la hora de representar a este grupo de especies, que la Red Nacional de Espacios Naturales Protegidos (ENPs). La mayor extensión de las primeras, y su diseño específico para las Aves, frente a unos criterios de selección más amplios empleados en el caso de los ENPs, explicarían estas diferencias. Las cuadrículas incluidas en estas figuras de protección albergaron, en promedio, un mayor número de especies, mayor índice de rareza, mayor número de especies amenazadas y un mayor porcentaje del área de distribución de las especies que las no incluidas. Además, ambos conjuntos de áreas fueron más eficaces que selecciones aleatorias de cuadrículas. Sin embargo, la existencia de áreas importantes para la conservación de este grupo de aves que no se encontraban incluidas en ninguna de las categorías de protección consideradas, sugiere la necesidad de revisar dichas redes de reserva de cara a la conservación de las aves forestales ibéricas. Teniendo en cuenta sus categorías de amenaza en España, parece que los esfuerzos en la conservación de estas especies deberían dirigirse, en primer lugar, hacia ciertos enclaves del sector eurosiberiano carentes de figuras de protección. Varias de las especies estudiadas tienen una distribución restringida a este sector, especialmente aquellas de distribución norteña (*Dendrocopos leucotos*, *Tetrao urogallus*, *Dendrocopos medius*, *Aegolius funereus*...). Algunas de ellas se encuentran, además, entre las más amenazadas, debido principalmente a que la Península Ibérica se encuentra en el extremo del área de distribución de varias ellas. Sin embargo, una excesiva atención de los esfuerzos de conservación hacia esta región, podría minusvalorar la importancia de las especies de carácter mediterráneo, para las que España es más importante a escala europea. Por otro lado, este tipo de aproximaciones tan rígidas presentan ciertas limitaciones, ya que no contemplan algunos procesos ecológicos como los que tienen lugar en los bordes de las áreas de distribución (Lesica y Allendorf 1995). Tal es el caso de especies comunes, como la curruca capirotada, que presentan en el sur de la Península poblaciones con identidad propia diferenciadas de las del resto de su distribución europea (Carbonell y Tellería 1998, 1999, Pérez-Tris *et al. en prensa.*). Además, la aplicación de diferentes escalas en los criterios de amenaza (nacional vs europea), proporcionaron resultados diferentes, lo que debe ser tenido en cuenta en la elaboración de las estrategias nacionales de conservación. Por lo tanto, para mejorar la eficacia de este tipo de aproximaciones, es necesario tener en cuenta la identidad taxonómica de las especies, y tratar de complementarlas con un mejor conocimiento de los procesos ecológicos, especialmente en

regiones tan heterogéneas como la Península Ibérica. En este sentido, la utilización de especies comunes como modelo, podría ayudar a la implementación de este tipo de procesos en los algoritmos de selección de áreas.

Efecto de la altitud

En el capítulo 4 exploramos, mediante una extensa revisión de estudios de comunidades de aves en bosques muestreados en primavera e invierno, ubicados en un amplio rango de situaciones ambientales, la respuesta de las aves forestales al fenómeno de la estacionalidad. La variación estacional es uno de los principales rasgos del clima de la Península Ibérica (Font 1983), por lo que debe ser tomada en cuenta a la hora de estudiar los patrones de distribución de los organismos en los ambientes ibéricos (Herrera 1980). En general, los cambios ambientales entre primavera e invierno son especialmente acusados en las regiones interiores del centro de la Península y en las montañas del norte, y menos profundos en las regiones más térmicas próximas a las costas, especialmente en el sur peninsular y la costa mediterránea (Font 1983). Las características ambientales de las localidades estudiadas y las características ecológicas tanto de las propias aves como del hábitat (composición de los bosques), determinaron la intensidad de la respuesta de las aves a la estacionalidad ambiental. La altitud aparece como un factor clave en la regulación de las poblaciones de aves forestales en los ambientes ibéricos, alterando el gradiente de estacionalidad latitudinal en sentido norte-sur que tiene lugar a escala continental. El incremento de la estacionalidad con la altitud tuvo un reflejo paralelo en las comunidades de aves forestales, aumentando la variación tanto de su riqueza como de su abundancia, del mismo modo que aumentan con la latitud a escala continental (Newton y Dale 1996). Los ambientes situados a mayor altitud, igual que los situados a grandes latitudes, presentan un periodo de actividad corto pero muy productivo, que sería aprovechado por las aves durante la reproducción, especialmente por las especies migradoras. Sin embargo, el incremento de la altitud también conlleva un aumento de la severidad invernal, por lo que los bosques situados a mayor altura son abandonados masivamente en invierno por la mayoría de las especies que se reproducen en ellos. Los bosques de las zonas bajas, ubicados en los pisos meso y termomediterráneo, también presentan una variación estacional acusada. Sin embargo, merced a unas condiciones climáticas atemperadas en invierno, y a la superproducción de frutos que tiene lugar en ella en este periodo, estos bosques actúan como receptores de aves en la época fría.

Estos patrones no son homogéneos en todos los bosques ibéricos. Controlando el efecto de la altitud, latitud y de las condiciones climáticas, encontramos que son las

comunidades de los bosques de caducifolios las que muestran una mayor variación estacional. La pérdida invernal de las hojas en este tipo de bosques (robledales, hayedos, quejigares, abedulares...), supone una drástica alteración en la estructura de los mismos. Al desaparecer los invertebrados que se desarrollan a expensas de este recurso, muchas de las especies de aves que se alimentan de ellos se ven forzadas a desplazarse. Esta variación resultó menos acusada en los bosques de perennifolios (pinares, sabinars, encinares, pinsapares...), que al mantener este sustrato, son capaces de amortiguar en cierta medida el cambio estacional. También las características biológicas de las aves también condicionaron la respuesta al fenómeno de la estacionalidad. Diferentes aspectos de su ecología trófica, tanto su composición (tipo de dieta) como el uso del espacio (sustrato de alimentación), afectaron a los patrones de pérdida de especies. Encontramos diferencias entre las aves de dieta mixta y las insectívoras. Las primeras, sujetas a un recurso mucho más variable, acusaron más la estacionalidad que las segundas, sujetas a un recurso más estable como es la entomofauna. Además, según el sustrato de alimentación, fue mayor la variación estacional del número de especies que se alimentan principalmente en el suelo, que la de las especies que se alimentan en la vegetación (hojas, tallos, troncos...). La limitación en el acceso a los recursos del suelo impuesto por las heladas y nevadas invernales, sería el principal responsable de estas diferencias. La estacionalidad ambiental tiene, por tanto, profundos efectos sobre las comunidades de aves forestales ibéricas.

Distribución de las poblaciones locales de aves invernantes: interacciones con las migradoras

La llegada del invierno supone un importante reajuste numérico de las poblaciones de aves forestales ibéricas y de sus áreas de distribución. A las migraciones altitudinales de corta distancia que realizan numerosas especies, en busca de las zonas más bajas y atemperadas, se unen los desplazamientos de mayor envergadura de otras aves. Muchas de las poblaciones que se reproducen en el norte peninsular y ambas mesetas, se comportan como auténticos migradores, abandonando completamente sus hábitats de cría, generalmente hacia latitudes más meridionales. Existe, por tanto, un amplio gradiente en la intensidad del fenómeno migratorio en las aves forestales ibéricas, que se ve reflejado en los patrones de variación en la morfología de estas especies (Tellería *et al.* 2001). A esta redistribución de las aves ibéricas, se une la llegada masiva a las áreas de invernada de poblaciones migradoras procedentes de latitudes más septentrionales, muchas de las cuales concentran el grueso de sus efectivos reproductores en el norte y centro de Europa (Tellería 1988, Hagemeijer y Blair

1997). Esto origina importantes concentraciones de aves en las áreas de invernada ibéricas, que acuden al amparo del clima más atemperado y la elevada disponibilidad de recursos de las tierras bajas mediterráneas (Herrera 1980, Tellería 1988).

En algunas de esas zonas de invernada existen poblaciones residentes que permanecen durante todo el año en ellas, de modo que durante el invierno coinciden ambas poblaciones, migradoras y residentes. Esto es lo que ocurre en las sierras situadas en el sur de la Península y a lo largo de la costa mediterránea. Estas poblaciones residentes, generalmente pequeñas, que se reproducen en estos enclaves gracias a unas condiciones locales de mayor humedad (Carbonell *et al.* 2003), podrían ver condicionada su supervivencia ante esta llegada masiva de migradores. Por tanto, su área de distribución podría verse afectada por procesos de competencia con los conespecíficos migradores durante el periodo invernal, que podrían dificultar la existencia de poblaciones reproductoras en las áreas de invernada de muchas especies de aves migradoras (Bell 2000). Este podría ser un proceso clave para comprender la evolución de los movimientos de aves desde las migraciones parciales a las migraciones totales, ya que una de las premisas para el paso de una a la otra es la desaparición de las poblaciones reproductoras en las áreas de invernada (Greenberg 1980, Safriel 1995). Estudiamos esta hipótesis en dos especies de passeriformes con migración parcial, ampliamente extendidos en la Península Ibérica tanto en el periodo reproductivo como en el invernal: el petirrojo y la curruca capirotada, utilizando los datos del Atlas de las Aves Reproductoras de España (Martí y Del Moral 2003), las recuperaciones invernales de aves anilladas y datos ambientales obtenidos de sensores remotos (satélite).

Ambas especies presentan los patrones de distribución característicos de la avifauna forestal ibérica. Durante el periodo reproductor son comunes en la región eurosiberiana, rarificándose hacia los sectores más térmicos y secos de la Península, mientras que en invierno concentran sus mayores poblaciones en las tierras bajas mediterráneas, especialmente la curruca capirotada. Las variables climáticas relacionadas con el desarrollo forestal fueron las principales determinantes de la presencia y abundancia de estas dos especies durante el periodo reproductor. Tras controlar estos efectos ambientales encontramos que las poblaciones reproductoras no estuvieron afectadas por la abundancia de invernantes migradores. Además, y dentro del rango de distribución de las especies durante la reproducción, las áreas más utilizadas para la invernada tuvieron una peor calidad para la reproducción, lo que parece indicar que los migradores preferirían invernar en áreas no utilizadas por los sedentarios, pero que son más productivas en este periodo (p. ej. con mayor abundancia de arbustos productores de frutos). Estos resultados no apoyan una menor

probabilidad de la presencia ni una menor abundancia de las poblaciones reproductoras en las áreas de invernada debidas a un efecto de las poblaciones migradores, sino que sugieren que su supervivencia estaría relacionada con la calidad del hábitat (p. ej. desarrollo forestal). La eventual extinción de los locales sedentarios (lo que conduciría a patrones de migración total, con áreas de invernada y reproducción separadas) podría estar más relacionada con cambios globales (p. ej. incremento de la sequía estival) que con la competencia con los conespecíficos migradores. Algunos de los mecanismos que impedirían o limitarían estos procesos de competencia, serían la explotación estacional de diferentes recursos por parte de los migradores (que alternan los hábitats forestales y con vegetación más desarrollada durante la reproducción, y hábitats más abiertos pero con una superabundancia de arbustos con frutos en invierno), y la exclusión por parte de los residentes gracias a su mejor conocimiento de la zona y a su mayor tamaño corporal (Pérez-Tris y Tellería 2002, Tellería y Pérez-Tris 2004).

Factores bióticos y abióticos relacionados con la distribución de las aves invernantes en el Sur de España

Diversos trabajos han señalado la importancia de las condiciones climáticas y la disponibilidad de recursos, entre los principales limitantes de la distribución invernal de las aves en la Península Ibérica (véase por ejemplo Herrera 1980, 1998, Tellería 1988, Rey 1995, Carrascal *et al.* 2002, o los trabajos revisados en el capítulo 4 de la presente memoria, como ejemplos en ambientes ibéricos). Sin embargo, las características ecológicas de las especies también pueden jugar un papel relevante en sus patrones de distribución. Por ejemplo, los fenómenos de competencia por los recursos originan marcados procesos de segregación espacial intraespecíficos a escalas locales (Sherry y Holmes 1996, Pérez-Tris y Tellería 2002, Tellería y Pérez-Tris 2004). Esta segregación, asociada a escalas de dominancia, tiene importantes consecuencias para los individuos implicados, ya que su posición jerárquica determina en gran medida su ubicación en hábitats de calidad desigual, lo que puede afectar a su supervivencia (Sherry y Holmes 1996). En este sentido, parece lógico pensar que la presencia de otras especies compitiendo por los mismos recursos, podría tener un efecto similar, condicionando los patrones de distribución de las aves. Dicho patrón se vería acentuado en aquellas áreas en las que, a la fuerte presión debida a la presencia de importantes poblaciones migradoras de conespecíficos, se unen grandes poblaciones de otras especies que seleccionan recursos similares. Esto es lo que ocurre con los passeriformes frugívoros en las sierras del sur de España. La fructificación de numerosos árboles y arbustos (acebuches, lentiscos, mirtos, madroños...), origina una gran abundancia de alimento, que atrae a ingentes

cantidades de passeriformes invernantes que se alimentan de ellos (Herrera 1980, Tellería 1988), lo que podría tener efectos inmediatos sobre la distribución de la aves a escala local.

Los resultados obtenidos en el capítulo 6 con passeriformes frugívoros, muestran la existencia de notables variaciones interanuales en la abundancia invernal tanto de frutos como de aves, reflejo directo de las importantes fluctuaciones climáticas interanuales propias de los ambientes mediterráneos (Font 1983, Blondel 1990). Encontramos una clara correlación entre la abundancia y diversidad de aves frugívoras y la disponibilidad de recursos alimenticios, medido a través de la abundancia de arbustos y árboles con frutos (principalmente acebuches *Olea europaea sylvestris* y lentiscos *Pistacia lentiscus*). También encontramos un fuerte efecto negativo de la altitud sobre la abundancia de aves. El descenso de la temperatura asociado a la altitud y la mayor probabilidad de heladas en las zonas altas, explicarían esta asociación. Utilizando de nuevo el petirrojo y la curruca capirotada, dos de las especies de frugívoros invernantes más abundantes en los ambientes mediterráneos, encontramos patrones de distribución muy similares. Ambas especies se asociaron positivamente con la disponibilidad de frutos y negativamente con el incremento de la severidad climática.

Desde un punto de vista conservacionista, los hábitats con arbustos productores de frutos, jugarían un papel clave en la dinámica invernal de los frugívoros invernantes. Este tipo de hábitats, debido a la gran disponibilidad de recursos que ofrece, mantiene grandes poblaciones de frugívoros migradores durante el invierno. De modo que estarían actuando como áreas de tampón, evitando una presión excesiva sobre las poblaciones de frugívoros residentes que se mantienen en los bosques. Actualmente, este tipo de hábitats están siendo sometidos a una fuerte presión asociada al desarrollo humano (construcción de infraestructuras, desarrollo urbanístico excesivo...) y a la gestión del paisaje (talas para la obtención de pastos, rutinas de aclarado y limpieza del estrato arbustivo bajo el nivel del bosque...). La desaparición de estas orlas arbustivas, provocaría una sobrepresión sobre las aves residentes, lo que podría llevarlas a su desaparición.

Bibliografía

- Araújo, M.B. 1999. Distribution patterns of biodiversity and the design of a representative reserve network in Portugal. *Diversity & Distribution*, 5: 151-163.
- Bell, C.P. 2000. Process in the evolution of bird migration and pattern in avian ecogeography. *Journal of Avian Biology*, 31: 258-265.
- Bernis, F. 1955. An ecological view of Spanish avifauna with reference to the Nordic and Alpine birds. *Acta XI Congressus Internationalis Ornithologici*, pp. 417-423, Basel.

- Bernis, F. 1972. La Avifauna ibérica. En: Fitter, R. y Fernández-Cruz, M. (eds.) *El libro de las aves de España*. Selecciones del Reader's Digest (Iberia) S.A., Madrid.
- Blondel, J. 1990. Biogeography and history of forest bird faunas in the Mediterranean zone. En: Keast, A. (ed.) *Biogeography and ecology of forest bird communities*, págs. 95-107. SPB Academic publishing, La Haya.
- Blondel, J. y Aronson, J. 1999. *Biology and wildlife of the Mediterranean region*. Oxford University Press, Oxford.
- Böhning-Gaese, K. y Oberrath, R. 2003. Macroecology of habitat choice in long-distance migratory birds. *Oecologia*, 137: 296-303.
- Brown, J.H. y Gibson, A.C. 1983. *Biogeography*. Mosby, San Luis.
- Brown, J.H., 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *American Naturalist*, 124: 253-279.
- Brown, J.H. y Lomolino, M.V. 1998. *Biogeography*. Sinauer, Sunderland.
- Cabeza, M. y Moilanen, A. 2001. Design of reserve networks and the persistence of biodiversity. *Trends in Ecology and Evolution*, 16: 242-248.
- Carbonell, R. y Tellería, J.L. 1998. Increased asymmetry of tarsus-length in three populations of Blackcaps *Sylvia atricapilla* as related to proximity to range boundary. *Ibis*, 140: 331-333.
- Carbonell, R. y Tellería, J.L. 1999. Feather traits and ptilochronology as indicators of stress in Iberian Blackcaps *Sylvia atricapilla*. *Bird Study*, 46: 243-248.
- Carbonell, R., Pérez-Tris, J. y Tellería, J.L. 2003. Effects of habitat heterogeneity and local adaptation on the body condition of a forest passerine at the edge of its distributional range. *Biological Journal of the Linnean Society*, 78: 479-488.
- Carrascal, L.M., Palomino, D. y Lobo, J.M. 2002. Patterns of habitat preference and distribution and abundance of wintering bird fauna in central Spain. Analysis and prediction of the effect of ecological factors. *Animal Biodiversity & Conservation*, 25: 7-40.
- Carrascal, L.M. y Díaz, L. 2003. Asociación entre distribución continental y regional. Análisis con la avifauna forestal y de medios arbolados de la Península Ibérica. *Graellsia*, 59: 179-207.
- Carrascal, L.M. y Lobo, J.M. 2003. Respuestas a viejas preguntas con nuevos datos: estudio de los patrones de distribución de la avifauna española y consecuencias para su conservación. En: Martí, R. y Del Moral, J.C. (eds.) *Atlas de las aves reproductoras*

- de España*, pp. 651-668. Dirección General de Conservación de la Naturaleza - SEO/Birdlife, Madrid.
- Castro, E.B., Casado, M.A., Costa, M., Escribano, R., García, M., Génova, M., Manzanque, A.G., Moreno, J.C., Morla, C., Regato, P. y Sáinz, H. 1997. *Los bosques ibéricos: una interpretación geobotánica*. Editorial Planeta, Barcelona.
- Comunidad Europea. 1987. *Bosques (mapa) Escala 1:4.000.000*. Oficina de Publicaciones de la Oficina de las Comunidades Europeas.
- Costa, M., García, M., Morla, C. y Sáinz, H., 1990. La evolución de los bosques de la Península Ibérica: una interpretación basada en datos paleobiogeográficos. *Ecología*, 1: 31-58.
- Cox, G.W. 1985. The evolution of avian migration systems between temperate and tropical regions of the new world. *The American Naturalist*, 126: 451-474.
- Cramp, S. 1988. *The birds of the Western Palaearctic. Vol. V*. Oxford University Press, Oxford.
- Cramp, S. 1992. *The birds of the Western Palaearctic. Vol. VI*. Oxford University Press, Oxford.
- Currie, D.J. 1991. Energy and large-scale patterns of animal- and plant- species richness. *American Naturalist*, 137: 27-49.
- Darwin, C.R. 1859. On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life. John Murray, London.
- Font, I. 1983. *Climatología de España y Portugal*. Instituto Nacional de Meteorología, Madrid.
- Goudie, A.S. 1977. *Environmental change*. Oxford University Press, Oxford.
- Greenberg, R. 1980. Demographic aspects of long-distance migration. En: *Migrant birds in the Neotropics: ecology, behaviour, distribution, and conservation*. Keast, A. & Morton, E.S. (eds.), pp. 493-504. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Hagemeijer, W. y Blair, M.J. 1997. *The EBCC Atlas of European Breeding Birds*. T & AD Poyser, London.
- Haydon, D.T., Crother, B.I. y Pianka, E. 1994. New directions in biogeography? *Trends in Ecology and Evolution*, 9: 403-406.
- Hengeveld, R. 1990. *Dynamic Biogeography*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Herrera, C. 1980. Evolución estacional de las comunidades de passeriformes en dos encinares de Andalucía occidental. *Ardeola*, 25: 145-180.

- Herrera, C.M. 1998. Long-term dynamics of Mediterranean frugivorous birds and fleshy fruits: a 12-year study. *Ecological Monographs*, 68, 511-538.
- Hewitt, G.M. 1999. Post-glacial re-colonization of European biota. *Biological Journal of the Linnean Society*, 68: 87-112.
- Huntley, B. 1993. Species-richness in north-temperate zone forests. *Journal of Biogeography*, 20: 163-180.
- Le Houérou, H.N. 1981. Impact of man and his animals on Mediterranean vegetation. En: Di Castri, F., Goodall, D.W. y Spetcher, R.L. (eds.) *Ecosystems of the World, 11: Mediterranean-type shrublands*, pp. 479-521. Elsevier, Amsterdam.
- Lee, K.E. 1985. *Earthworms: their Ecology and Relationships with Soils and Land Use*. 411 pág. Academic Press, Sidney.
- Lesica, P. y Allendorf, F.W. 1995. When are peripheral populations valuable for conservation? *Conservation Biology*, 9: 753-760.
- Lobo, J.M. y Martín-Piera, F. 2002. Searching for a predictive model for species richness of Iberian dung beetle based on spatial and environmental variables. *Conservation Biology*, 16: 158-173.
- Lobo, J.M., Castro, I. y Moreno, J.C. 2001. Spatial and environmental determinants of vascular plant species richness distribution in the Iberian Peninsula and Balearic Islands. *Biological Journal of the Linnean Society*, 73: 233-253.
- MacArthur, R.H. 1958. Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests. *Ecology*, 39: 599-619.
- Márquez, A.L., Real, R., Vargas, J.M. y Salvo, A.E. 1997. On identifying common distribution patterns and their causal factors: a probabilistic method applied to pteridophytes in the Iberian Peninsula. *Journal of Biogeography*, 24: 613-631.
- Martí, R. y Del Moral, J.C. (eds.) 2003. *Atlas de las aves reproductoras de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza - SEO/Birdlife, Madrid.
- Martín, J. y Gurrea, P. 1990. The peninsular effect in Iberian butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea and Hesperioidea). *Journal of Biogeography*, 17: 85-96.
- Martínez-Rica, J.P. 1997. Los trabajos de corología sobre anfibios y reptiles en España. En: Pleguezuelos, J.M. (ed.), *Distribución y biogeografía de los Anfibios y Reptiles en España y Portugal* pp. 37-44. Universidad de Granada, Granada.
- Melletti, M. y Penteriani, V. 2004. Nesting and feeding tree selection in the endangered white-backed woodpecker, *Dendrocopos leucotos lilfordi*. *Wilson Bulletin*, 115: 299-306.

- Mönkkönen, M., 1994. Diversity patterns in Palaearctic and Nearctic forest bird assemblages. *Journal of Biogeography*, 21: 183-195.
- Myers, A.A. y Giller, P.S. 1988. *Analytical biogeography*. Chapman and Hall, Nueva York.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A.B. y Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403: 853-858.
- Naeem, S., Thompson, L.J., Lawler, S.P., Lawton, J.H. y Woodfin, R.M. 1994. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature*, 368: 734-737.
- Newton, I. y Dale, L. 1996. Relationship between migration and latitude among west European birds. *Journal of Animal Ecology*, 65: 137-146.
- Palomo, L.J. y Gisbert, J. 2002. *Atlas de los Mamíferos terrestres de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza - SECEM - SECEMU, Madrid.
- Pérez-Tris, J., Carbonell, R. y Tellería, J.L. 2000. Abundance distribution, morphological variation and juvenile condition of robins, *Erithacus rubecula* (L.), in their Mediterranean range boundary. *Journal of Biogeography*, 27: 879-888.
- Pérez-Tris, J. y Tellería, J.L. 2002. Migratory and sedentary blackcaps in sympatric non-breeding grounds: implications for the evolution of avian migration. *Journal of Animal Ecology*, 71: 211-224.
- Pineda, F.D., de Miguel, J.M., Casado, M.A. y Montalvo, J. 2002. *La diversidad biológica de España*. Pearson Educación, Madrid.
- Pleguezuelos, J.M. (ed.). 1997. *Distribución y biogeografía de los Anfibios y Reptiles en España y Portugal*. Universidad de Granada, Granada.
- Pleguezuelos, J.M., Márquez, R. y Lizana, M. (eds.). 2002. *Atlas y Libro Rojo de los Anfibios y Reptiles de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza - Asociación Herpetológica Española, Madrid.
- Purroy, F. (ed.). 1997. *Atlas de las Aves de España (1975-1995)*. SEO/Birdlife. Editorial Lynx, Barcelona.
- Quintanilla, J.M. 2003. Duración de la incubación y efecto Rapoport en lacértidos europeos: un estudio comparado. Tesis de licenciatura. Universidad Complutense, Madrid.
- Rey, P.J. 1995. Spatio-temporal variation in fruit and frugivorous bird abundance in olive orchards. *Ecology*, 76: 1625-1635.
- Rey Benayas, J.M. y Scheiner, S.M. 2002. Plant biodiversity, biogeography and environment in Iberia: Patterns and possible causal factors. *Journal of Vegetation Science*, 13: 245-258.

- Root, T. 1988. Energy constraints on avian distribution and abundances. *Ecology*, 69: 330-339.
- Safriel, U.N. 1995. The evolution of Palearctic migration - The case for southern ancestry. *Israel Journal of Zoology*, 41: 417-431.
- Sherry, T.W. y Holmes, R.T. 1996. Winter habitat quality, population limitation, and conservation of Neotropical-Nearctic migrant birds. *Ecology*, 77: 36-48.
- Simpson, G.G. 1964. Species density of North American recent mammals. *Systematic Zoology*, 13: 57-73.
- Taberlet, P., Fumagalli, L., Wust-Saucy, A.G. y Cosson, J.F. 1998. Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology*, 7: 452-464.
- Tellería, J.L. 1992. Gestión forestal y conservación de las aves en España peninsular. *Ardeola*, 39: 99-114.
- Tellería, J.L. (en prensa). Migración de aves en el Paleártico Occidental: aspectos ecológicos y evolutivos. En: *La Ornitología hoy. Homenaje a Francisco Bernis Madrazo*. Tellería, J.L. (ed.). Editorial Complutense, Madrid.
- Tellería, J.L. y Santos, T. 1993. Distributional pattern of insectivorous passerines in the Iberian forests: does abundance decrease near the border? *Journal of Biogeography*, 20: 235-240.
- Tellería, J.L. y Santos, T. 1994. Factors involved in the distribution of forest birds in the Iberian Peninsula. *Bird Study*, 41: 161-169.
- Tellería, J.L. y Pérez-Tris, J. 2004. Consequences of the settlement of migrant European Robins *Erithacus rubecula* in wintering habitats occupied by conspecific residents. *Ibis*, 146: 258-268.
- Tellería, J.L., Pérez-Tris, J. y Carbonell, R. 2001. Seasonal changes in abundance and flight-related morphology reveal different migration patterns in Iberian forest passerines. *Ardeola*, 48: 27-46.
- Terborgh, J. y Weske, J.S. 1975. The role of competition in the distribution of Andean birds. *Ecology*, 56: 562-576.
- Underwood, A.J. 1997. *Experiments in ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Vargas, J.M. 1992. Un ensayo en torno al concepto de Biogeografía. En: Vargas, J.M., Real, R. y Antúnez, A. (eds.). *Objetivos y métodos biogeográficos. Aplicaciones en Herpetología*. Asociación Herpetológica Española, Valencia.

- Vargas, J.M. y Real, R. 1997. Biogeografía de los anfibios y reptiles de la Península Ibérica. En: Pleguezuelos (ed.), *Distribución y biogeografía de los Anfibios y Reptiles en España y Portugal* pp. 309-320. Universidad de Granada, Granada.
- Wiggins, D.A. 1999. The peninsula effect on species diversity: a reassessment of the avifauna of Baja California. *Ecography*, 22: 542-547.
- Williams, P., Gibbons, D., Margules, C., Rebelo, A., Humphries, C. y Pressey, R. 1996. A comparison of richness hotspots, rarity hotspots, and complementary areas for conserving diversity of British birds. *Conservation Biology*, 10: 155-174.

Efectos geográficos y ambientales sobre la distribución de las aves forestales ibéricas

Álvaro Ramírez y José Luis Tellería*

Resumen

El efecto península es un patrón según el cual la riqueza de especies disminuye en función de la distancia al continente. Sin embargo, este patrón es frecuentemente enmascarado por la incidencia de variables ambientales. En este trabajo estudiamos el efecto relativo de la ubicación geográfica y de un conjunto de variables ambientales (temperatura, precipitación, cobertura forestal...) sobre la distribución de la riqueza de especies de aves forestales en España peninsular. Los resultados sugieren que tanto la posición geográfica como las condiciones ambientales afectan a la distribución de la riqueza de aves. También se estudia si estos resultados varían en función de las características particulares de las áreas estudiadas. Para esta segunda aproximación se definieron dos corredores de similar longitud ubicados entre las costas atlánticas y mediterráneas y las montañas interiores. El corredor Atlántico mostró una elevada homogeneidad ambiental en toda su extensión, mientras el corredor Mediterráneo presentó un marcado gradiente desde las áreas más húmedas del norte a las condiciones más secas del sur. Los resultados muestran que en el corredor Atlántico la distancia al continente, no las condiciones ambientales, fue la principal predictora de la riqueza de especies, mientras que en el corredor Mediterráneo las variables ambientales fueron mejores predictoras de la distribución de la riqueza. Estos resultados son utilizados para discutir algunos aspectos biogeográficos y metodológicos de la distribución de aves forestales en la Península Ibérica.

Summary

Geographic and environmental effects on the distribution of Iberian forest bird richness

The peninsular effect is a biogeographical rule according to which species richness decreases as a function from the distance to the mainland base of peninsulas. However, this pattern is frequently obscured by the effect of environmental variables. In this paper we study the relative effect of the geographic location and some environmental variables on the distribution of the richness of Iberian forest birds. Results suggest that both the geographic location and some environmental variables (temperature, precipitation, forest coverage...) affect the species richness. We have also explored if these results can change according to the particular features of the study areas. To approach this, we defined two corridors of a similar length. The Atlantic corridor was quite homogeneous in the study environmental variables while the Mediterranean showed a sharp gradient from moist northern to dry south. Results showed that in the Atlantic corridor, distance to continent and not environmental variables were the main correlates to species richness while in the Mediterranean corridor environmental variables were the best correlates to richness distributions. These results are used to discuss some methodological and biogeographical aspects of the forest bird distribution across the Iberian Peninsula.

* Graellsia 59: 219-231 (2003)

Introducción

Europa es una macro-península que ocupa el extremo occidental del Paleártico. En esta zona, la riqueza de especies de diferentes taxones disminuye hacia el oeste, un patrón que se ha interpretado como consecuencia de un efecto península a gran escala (Huntley, 1993; Blondel y Mouver-Chauviré, 1998; Mönkkönen, 1994; Tomiałojć, 2000; Baquero y Tellería, 2001). Este efecto predice una disminución del número de especies hacia el extremo de las penínsulas apoyado en la teoría del equilibrio insular (Simpson, 1964; MacArthur y Wilson, 1967). Según este planteamiento, la pérdida de especies al aumentar la distancia a las áreas fuente (continente) sería una consecuencia de las dificultades crecientes que afrontan las poblaciones para paliar por inmigración los efectos de las extinciones locales en la dinámica colonizaciones-extinciones (Brown y Kodric-Brown, 1977; Brown y Lomolino, 1998). A pesar de que numerosos estudios han ilustrado este patrón, el efecto península no es un fenómeno universal que pueda observarse en cualquier región y/o sobre cualquier taxón o comunidad de organismos (Busack y Hedges, 1984; Brown, 1987; Wiggins, 1999). Es frecuente, por ejemplo, que las condiciones ambientales cambien al hacerlo la distancia al continente, enmascarando o distorsionando las predicciones del efecto península e, incluso, propiciando la aparición de patrones inversos (véase, por ejemplo, Brown y Opler, 1990 para un efecto península inverso en mariposas tropicales en Florida). Diversos autores han señalado la existencia de otros factores como responsables últimos de estos patrones. Se ha señalado, por ejemplo, la incidencia de factores ambientales (clima, heterogeneidad ambiental, etc.; Milne y Forman, 1986; Schwartz, 1988; Wiggins, 1999), biológicos (capacidad dispersiva, amplitud de nicho, etc.; Brown y Opler, 1990; Wiggins, 1999) e históricos (Busack y Hedges, 1984; Brown, 1987). Por lo tanto, parece que la distribución de la riqueza de especies a lo largo de una península será el resultado final de una combinación de efectos ambientales y geográficos.

La Península Ibérica ocupa el extremo suroccidental de la macro-península europea (Figura 1). Parece, por lo tanto, un escenario adecuado para analizar la existencia de un efecto península en la distribución de la riqueza de especies de diferentes grupos taxonómicos. Es importante señalar, además, que en este entorno geográfico se da una drástica transición climática entre los ambientes más húmedos y fríos del sector Atlántico y las zonas más secas y térmicas de la región Mediterránea que pueden enmascarar ese efecto geográfico. De hecho, la distribución de muchos organismos en Iberia se encuentra asociada a este cambio latitudinal en las condiciones ambientales, de modo que existe una marcada transición en la composición de especies entre los sectores Eurosiberiano y Mediterráneo (por ejemplo,

Purroy, 1997; Pleguezuelos, 1997). Esto, junto con la existencia de una orografía compleja, podría difuminar el efecto de la distancia e, incluso, dar lugar a distribuciones inversas a las predichas por el efecto península en el caso de aquellos taxones de preferencias mediterráneas o de origen africano (Busack y Hedges, 1984; Martín y Gurrea, 1990).

En este trabajo, abordamos el estudio de la distribución de la riqueza de aves forestales que se reproducen en España peninsular. Además, estudiamos el efecto de una serie de variables geográficas y ambientales sobre dicha distribución. Este grupo animal parece particularmente apropiado para ilustrar el efecto península ya que el grueso de las poblaciones de aves forestales del Paleártico está compuesto por especies adaptadas a las condiciones ambientales del Paleártico central (Mönkkönen, 1994; Blondel y Mouver-Chauviré, 1998). De hecho, muchas de estas aves tienden a presentar un descenso de su abundancia y una distribución crecientemente fragmentada en el suroeste del Paleártico donde, además, se observa la pérdida de ciertas especies de distribución más norteña (Tellería y Santos, 1993; Hagemeyer y Blair, 1997). Aunque esta tendencia podría explicarse por un efecto península, no debe descartarse el papel de determinadas restricciones ecológicas en este extremo meridional de su área de distribución paleártica. De hecho, el aumento de la distancia a las áreas centrales de la distribución de las especies a menudo se ha relacionado con un deterioro en la calidad del hábitat y la consiguiente reducción de la abundancia de dichas especies (Brown, 1984; Lawton, 1993; Dias, 1996, véase, no obstante una revisión sobre este patrón y sus limitaciones en Sagarin y Gaines, 2002).

Dado que el efecto relativo de los factores geográficos y ambientales puede variar según zonas (Lobo *et al.*, 2001), hemos diseñado dos aproximaciones complementarias aprovechando ciertas particularidades topográficas de la Península Ibérica. Ésta se encuentra separada del resto del continente por los Pirineos, una gran cadena montañosa continua que presenta dos pasos en sus extremos oriental (Mediterráneo) y occidental (Atlántico; Figura 1). Estos pasos constituyen dos vías de paso de aves durante su migración (Bernis, 1963), así como sendas vías de colonización de Iberia para las especies de latitudes más norteñas, ya que conectan las tierras bajas francesas con sendos corredores definidos por las costas Atlántica y Mediterránea y los sistemas montañosos interiores (Figura 1). Históricamente dichos pasos habrían constituido igualmente vías de penetración durante los procesos de avance y retracción de los hielos pleistocénicos (Hewitt, 1999), quedando cubierta por los hielos buena parte del corredor Atlántico durante los periodos de máxima expansión glacial (Goudie, 1977). Sin embargo, estos corredores presentan características ambientales muy contrastadas, propias de las regiones Eurosiberiana (corredor Atlántico) y Mediterránea (corredor

Mediterráneo) (Font, 1983). Mientras el corredor Atlántico (600 km de longitud entre la frontera francesa y el Cabo de Finisterre, 74-92 km de anchura), posee unas condiciones climáticas bastante homogéneas a lo largo de toda su extensión, caracterizadas por un clima atemperado y húmedo típicamente Eurosiberiano, el corredor Mediterráneo (650 km entre la frontera francesa y el Cabo de Gata, 80-130 km de anchura) muestra un gradiente climático muy acusado, con un progresivo incremento de la sequía hacia el sur y un clima típicamente Mediterráneo (Font, 1983). Estos corredores constituyen, por lo tanto, sendos escenarios, donde evaluar el papel potencial que el efecto península y las condiciones ambientales pudiesen tener sobre la distribución de las aves forestales en la Península Ibérica.

Material y métodos

Riqueza de especies

Este estudio se ha centrado en el análisis de la distribución de la riqueza de especies de aves forestales en la Península Ibérica. Se trata de aquellas aves de los Ordenes Piciformes y Passeriformes que utilizan el estrato forestal como sustrato de nidificación y/o alimentación (Apéndice 1). Para evaluar la distribución de la riqueza en España peninsular, se contabilizó el número de especies presentes en cada cuadrícula Lambert 1:50.000 (aprox. 28,5 x 18,5 km) del Atlas de las Aves Reproductoras en España (Purroy, 1997). Para estudiar si las condiciones ambientales podrían dar lugar a diferentes patrones de distribución de la riqueza según las preferencias ecológicas de las especies, se realizó una clasificación adicional de las mismas. Para ello, se ordenaron en cuatro grupos biogeográficos en función de su distribución en el Paleártico Occidental según Hagemeyer y Blair (1997), (véase también Tellería y Santos, 1994 para una aproximación similar): a) *especies nortañas*, aquellas que ocupan una amplia porción de Europa central y occidental y que alcanzan su límite meridional en la región Eurosiberiana de la Península Ibérica, aunque pueden penetrar en el interior de Iberia a través de las formaciones montañosas; b) *especies paleárticas*, que se distribuyen a lo largo y ancho del Paleártico occidental y ocupan toda la Península; c) *especies suroeste-paleárticas*, presentes en la Región Mediterránea y que, además de ocupar toda la Península, colonizan los sectores más cálidos del Suroeste de Europa, y d) *especies mediterráneas*, solo distribuidas por la Región Mediterránea y que presentan una distribución complementaria con las especies nortañas.

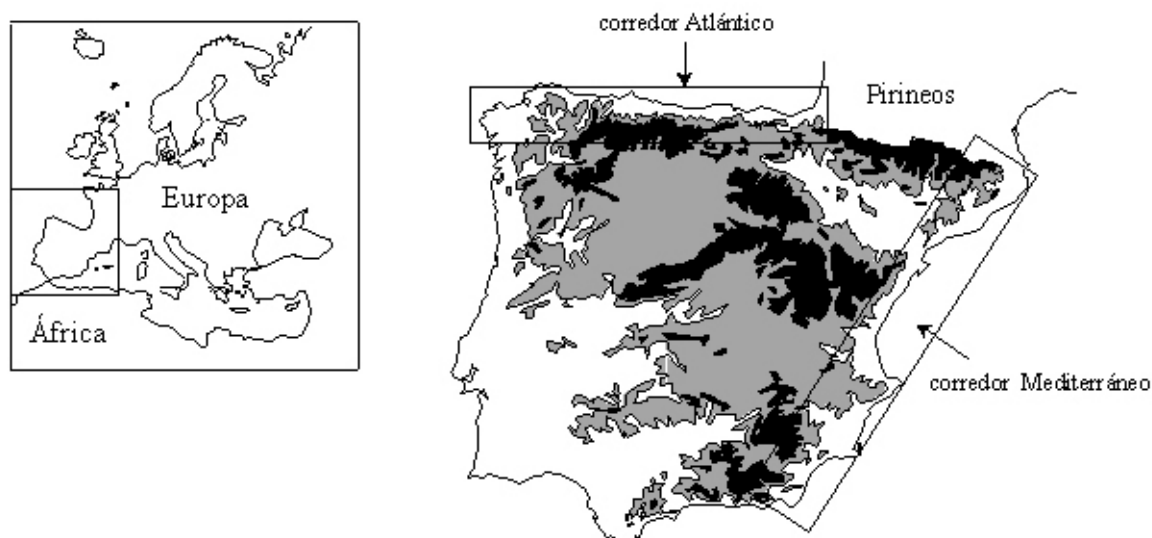


Figura 1. Rasgos topográficos de la Península Ibérica y situación de los corredores estudiados (en gris las áreas por encima de los 500 m.s.n.m. y en negro las ubicadas por encima de los 1000 m.s.n.m.).
 [Figure 1. Topographical features of the Iberian Peninsula and location of the studied corridors (areas over 500 m.a.s.l in grey and those over 1.000 m.a.s.l. in black).]

Variables ambientales y geográficas

Se seleccionaron un conjunto de variables que definen, a gran escala, las condiciones ambientales de cada cuadrícula: Índice de Temperatura de la superficie terrestre (TEMP), Índice de Evapotranspiración (PWI), Precipitación anual (PLUVIOSIDAD) y Cobertura de bosque (BOSQUE). Los datos de las variables TEMP (canal 4 del sensor AVHRR) y PWI, fueron obtenidos del sensor AVHRR situado a bordo de satélites NOAA (NOAA-9 y NOAA-11), utilizando los valores medios de los datos de la estación de cría de las aves (Abril a Julio) desde 1985 a 1990 (excepto 1988). Los datos de precipitaciones anuales (mm/año), procedentes del Atlas Climatológico Nacional (Font, 1983), y de cobertura de bosque (%), basados en el mapa de bosques de la Comunidad Europea (1987), se obtuvieron superponiendo los respectivos mapas temáticos al del área de estudio y estimando para cada cuadrícula un valor medio para dichas variables. Este conjunto de variables proporciona un buen indicador del clima (Guttman *et al.*, 1997), así como del desarrollo de la cubierta forestal. Es importante señalar aquí que, de acuerdo con nuestras previsiones, el corredor Mediterráneo presentó una mayor variabilidad ambiental que el Atlántico (véase, por ejemplo, los coeficientes de variación en la Tabla 1).

		PWI	TEMP	PLUVIOS	BOSQUE	DIST
Media	Atlántico	132,59	159,64	1411,65	24,95	293,65
	Mediterráneo	149,42	171,25	553,40	30,97	293,37
CV	Atlántico	1,88	1,33	30,75	49,52	58,91
	Mediterráneo	4,61	5,21	47,65	71,56	62,50
Máxima	Atlántico	138,38	163,50	2200	70	599,98
	Mediterráneo	160,20	187,00	1250	90	645,93
Mínima	Atlántico	126,25	155,13	550	10	18,53
	Mediterráneo	126,33	154,83	200	0	0

Tabla 1. Características de las variables ambientales y geográficas de los corredores Atlántico y Mediterráneo. CV: coeficiente de variación.

[Table 1. Environmental and geographical features of Atlantic and Mediterranean corridors. CV: variation coefficient.]

Se utilizó la localización geográfica de las cuadrículas (longitud y latitud), para evaluar la posible existencia de un efecto península. Debido al fenómeno de la autocorrelación espacial en los procesos ecológicos (dos cuadrículas próximas son más parecidas entre sí que a una tercera más alejada por un efecto puramente geográfico), es necesario controlar ese contagio espacial (Legendre, 1993). Para ello, utilizamos un polinomio de tercer grado con las coordenadas geográficas (Borcard *et al.*, 1992):

$$f(x,y) = b_0 + b_1x + b_2y + b_3x^2 + b_4xy + b_5y^2 + b_6x^3 + b_7x^2y + b_8xy^2 + b_9y^3$$

donde x e y representan longitud y latitud, respectivamente, y b_i son los coeficientes de regresión. Dichas coordenadas fueron previamente centradas en sus respectivas medias, estandarizadas y re-escaladas entre -1 y 1 respecto a la dimensión geográfica con mayor variación (Longitud, LON), recalculando el rango de variación de la otra componente geográfica (Latitud, LAT) respecto a la Longitud estandarizada (Carrascal *et al.* 2002).

Aquellas cuadrículas mal muestreadas en la realización del atlas (Purroy, 1997) o sin datos meteorológicos o de satélite fueron excluidas. Para evitar posibles sesgos en la riqueza de especies asociados a diferencias en el tamaño del área muestreada, se excluyeron también las cuadrículas con más del 70 % de su superficie ocupada por mar o situadas fuera de España. De acuerdo con estos criterios, se consideraron un total de 857 cuadrículas para el conjunto de España peninsular, 103 cuadrículas para el corredor Atlántico y 103 cuadrículas para el corredor Mediterráneo.

Análisis

Para sintetizar y controlar los patrones de covariación entre las variables ambientales se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) con las cuatro variables ambientales cuantificadas. La distribución de la riqueza de especies forestales se analizó mediante regresión múltiple utilizando modelos generales lineales, con las componentes obtenidas en el ACP y los nueve términos del polinomio de la latitud-longitud como variables independientes. Por último, con el objeto de evaluar si los patrones observados eran debidos a un efecto península (geográfico) o a las condiciones ambientales, se realizaron regresiones múltiples por pasos hacia delante (*Forward*) y hacia detrás (*Backward*) en los dos corredores definidos. En este último análisis, sólo se utilizaron las componentes ambientales obtenidas en el ACP y la distancia al punto de entrada al corredor (medida como longitud y latitud en los corredores Atlántico y Mediterráneo, respectivamente), ya que esta era la única componente geográfica con un rango de variación significativo. Todos los análisis se realizaron tanto para el conjunto de especies, como para cada uno de los cuatro grupos biogeográficos definidos.

Resultados

Patrones geográficos

La máxima riqueza de aves forestales se encuentra en las áreas más próximas a Europa continental, observándose una pérdida gradual de especies hacia las áreas más meridionales, donde sólo las áreas montañosas parecen mantener valores importantes (Figura 2a). Sin embargo, existen diferencias entre grupos biogeográficos. Mientras el número de especies norteadas, paleárticas y suroeste-paleárticas siguió este mismo patrón (Fig. 2b-d), las especies mediterráneas mostraron un patrón opuesto al aumentar su riqueza hacia el Sur (Fig. 2e).

Variable	PC1	PC2
PWI	0,882*	-0,066
TEMP	0,871*	-0,150*
PLUVIOSIDAD	-0,847*	-0,004
BOSQUE	-0,190*	-0,979*
Autovalor	2,291	0,986
Varianza explicada (%)	57,3	24,7
Varianza acumulada (%)	57,3	82,0

Tabla 2. Análisis de Componentes Principales realizado con las variables ambientales consideradas en este estudio. (* $p < 0,05$; $n = 857$).
[Table 2. Principal Components Analysis performed with the environmental variables considered in this study. (* $p < 0.05$; $n = 857$).]

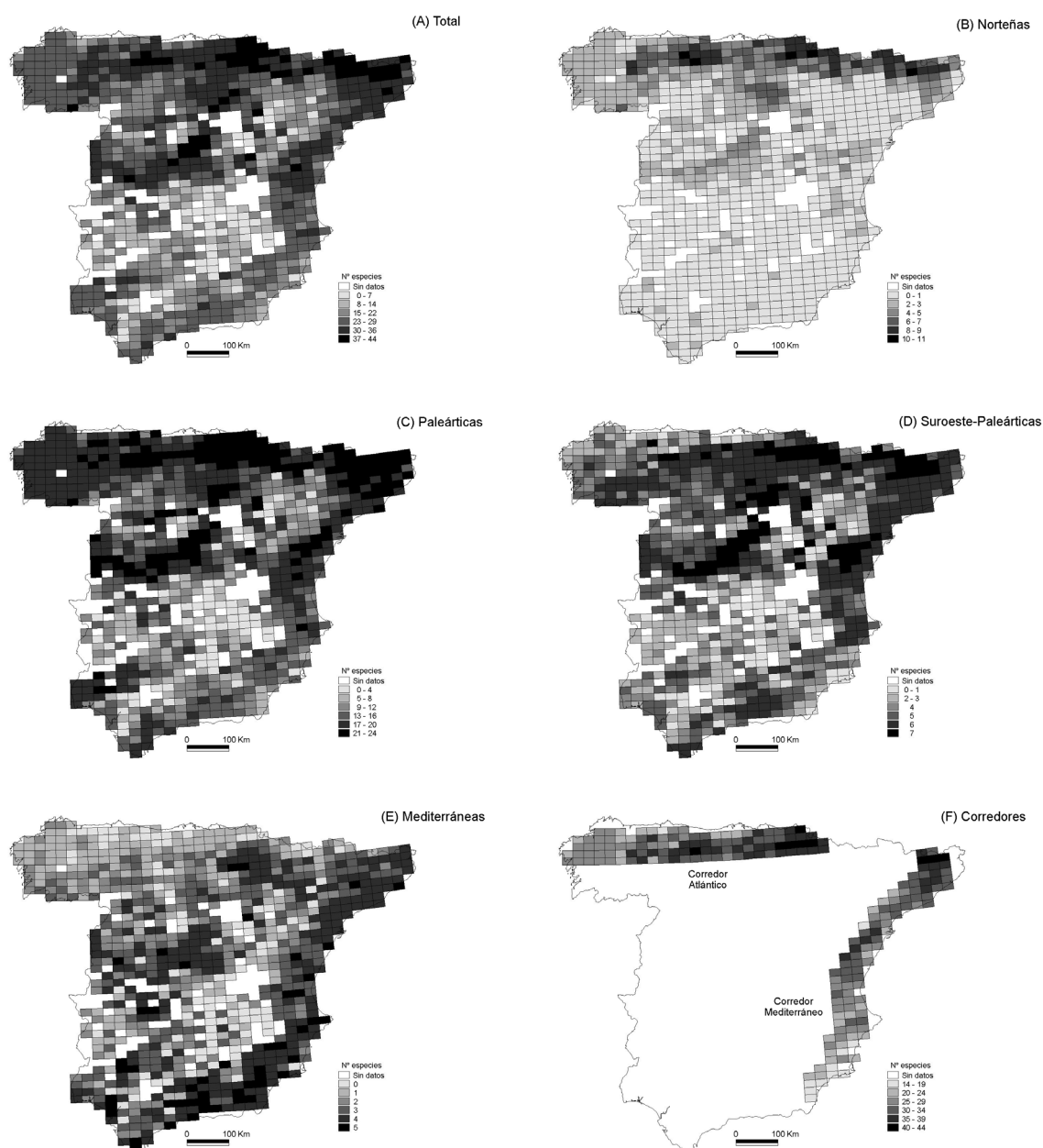


Figura 2. Distribución de la riqueza total de especies de aves forestales en España y de los cuatro grupos biogeográficos definidos: A) Total, B) especies norteñas, C) especies paleárticas, D) especies suroeste-paleárticas, E) especies mediterráneas. Se indican también las cuadrículas contenidas en los corredores Atlántico y Mediterráneo (F).

[Figure 2. Distribution of the total richness of forest birds in Spain as well as the richness of the four biogeographical groups: A) Total, B) northern species, C) palaearctic species and D) south-western palaearctic species, E) mediterranean species. The distribution of the squares contained in the Atlantic and Mediterranean corridors is also shown (F).]

Efectos ambientales y geográficos

El Análisis de Componentes Principales dio lugar a dos componentes que parecen definir sendos gradientes ambientales (Tabla 2). La primera componente (PC1) puede interpretarse como un gradiente climático que diferencia aquellas áreas más cálidas y secas (valores positivos de TEMP y PWI), de las zonas menos térmicas y con mayores precipitaciones (menores valores de Pluviosidad). Esta componente parece describir bien el gradiente climático resultante de la transición Eurosiberiano-Mediterránea característico de la Península Ibérica. La segunda componente (PC2) se asoció principal y negativamente con la variable BOSQUE, separando en un extremo las cuadrículas con menor superficie forestal, de aquellas con mayor cobertura de bosque.

A escala peninsular la riqueza de especies se asoció tanto a los factores ambientales como a los geográficos. El número de especies mostró una asociación negativa con el PC1, indicando una disminución del número de especies con el incremento de la temperatura y la xericidad. De igual manera se observó una asociación negativa con la segunda componente (PC2), lo que indicaría que la riqueza aumentó con la cobertura de bosque. Por grupos de especies, como era de esperar, sólo las especies mediterráneas mostraron un patrón opuesto, asociándose positivamente con la componente climática (PC1). Igualmente, la ubicación geográfica juega un papel relevante en la distribución de la riqueza de aves forestales. Aunque con ciertas variaciones según los grupos de especies, en términos generales se obtuvieron mayores valores de riqueza hacia el norte de España (asociación positiva con la latitud), con ligeros aumentos tanto en los extremos sur, suroeste, este y noreste de la península (Tabla 3), y valores más bajos en las cuadrículas centrales. La habilidad del conjunto de variables seleccionadas para ilustrar los patrones de distribución de la riqueza de especies disminuyó de las aves norteñas y paleárticas a las suroeste-paleárticas y mediterráneas que fueron las peor modelizadas, como puede apreciarse en los valores de varianza explicada (Tabla 3).

Corredores

Los dos corredores mostraron un descenso en la riqueza de especies hacia las zonas más alejadas del centro del continente (Fig. 3). Sin embargo, el porcentaje de varianza explicada por los gradientes geográficos y ambientales fue diferente en los dos corredores. En el corredor Atlántico, la componente geográfica (longitud) tuvo mayor importancia cuantitativa en la varianza explicada (46,2 %), mientras que las variables ambientales sólo explicaron un 3,1 % (PC2) (Tabla 4), por lo que puede concluirse que la componente geográfica fue la principal responsable del patrón observado. Todos los grupos de especies mostraron

igualmente una asociación positiva con la longitud, siendo la componente geográfica la que retuvo la mayor parte de la varianza explicada, y quedando en un segundo plano las variables climáticas. Sólo en las especies mediterráneas, la componente climática (PC1) fue la que retuvo mayor porcentaje de la varianza (Tabla 4), mostrando nuevamente una asociación positiva con dicha componente.

Esto parece reflejar diferencias en la capacidad de colonización de cada uno de los grupos asociadas a sus preferencias de hábitat. En el corredor Mediterráneo, la riqueza total de especies disminuyó hacia el extremo del mismo (Figura 3b). Sin embargo en este corredor, la única variable que apareció como significativa fue la componente climática (PC1), que explicó un 74 % de la varianza para el conjunto de especies. Por grupos de especies el patrón general es el mismo, con una preponderancia de la componente climática sobre la geográfica (2-3 % de la varianza explicada) (Tabla 4). Esto parece apoyar la idea de que el número de especies de aves forestales disminuyó más por el efecto de la temperatura y la sequía que por la lejanía al continente. De nuevo las especies mediterráneas mostraron un patrón opuesto, asociándose positivamente con la componente climática, y volviendo a ser las peor modelizadas (6,2 % de la varianza explicada).

	Mediterráneas		SO-Paleárticas		Paleárticas		Norteñas		Total	
	B	F	B	F	B	F	B	F	B	F
PC1	0,21*	5,4	-0,96**	81,0	-3,86**	159,8	-1,67**	325,9	-6,27**	160,23
PC2	-0,18*	11,6	-0,16*	6,3	-0,69**	14,6	0,09	2,9	-0,94*	10,31
LON	0,52*	5,4	0,48	3,4	1,70*	5,2	-0,43	3,6	2,27	3,54
LAT	1,55**	15,8	4,09**	81,8	6,59**	26,3	-0,56	2,1	11,67**	31,17
LON ²	2,82**	40,9	2,99**	34,1	15,26**	109,9	1,06*	5,8	22,13**	87,50
LAT ²	4,58**	33,4	3,14*	11,7	11,03**	17,7	3,70**	21,7	22,46**	27,83
LONxLAT	-4,49**	44,2	-5,16**	43,4	-16,38**	54,0	0,20	0,1	-25,83**	50,80
LON ² xLAT	-4,43**	16,0	-8,76**	46,6	-36,78**	101,1	-5,71**	26,6	-55,68**	87,81
LONxLAT ²	7,38**	23,3	9,49**	28,7	20,91**	17,2	10,94**	51,3	48,72**	35,31
LON ²	0,84	3,8	0,78	2,5	3,54*	6,3	0,36	0,7	5,51*	5,79
LAT ²	-15,17**	83,4	-20,87**	117,5	-27,76**	25,6	9,67**	33,9	-54,13**	36,92
R ² (%)	26,8		36,0		49,4		68,9		49,4	

Tabla 3. Análisis de Regresión Múltiple entre el número total de especies y el de cada uno de los grupos biogeográficos definidos y las variables ambientales y geográficas. Se indica el coeficiente de regresión (B) y el valor del estadístico (F) para cada una de las variables. También se incluye el porcentaje de varianza explicada (R²) por cada uno de los modelos (**p < 0,001; *p < 0,05; n = 857).

[Table 3. Multiple Regression analyses between total richness and richness of the four biogeographic groups and the environmental and geographic variables. Regression coefficients (B) and F-value (F) are shown. The explained variance (R²) is also shown (**p < 0.001; *p < 0.05; n = 857).]

Corredor Atlántico

	Intercepto	LONGITUD	PC1	PC2	R ² (%)
Mediterráneas	3,02		1,033 (27,6)	-0,526 (14,0)	41,6
SO-Paleárticas	7,88	0,245 (24,9)	0,920 (6,0)	-0,795 (5,9)	36,8
Paleárticas	23,26	0,635 (34,8)			34,8
Norteñas	5,61	0,773 (37,6)	-2,220 (17,3)		54,9
Total	40,06	1,595 (46,2)		-1,764 (3,1)	49,3

Corredor Mediterráneo

	Intercepto	LATITUD	PC1	PC2	R ² (%)
Mediterráneas	3,695		0,229 (6,2)		6,2
SO-Paleárticas	-4,090	0,244 (2,3)	-0,673 (44,1)		46,4
Paleárticas	-12,250	0,763 (2,5)	-2,518 (64,0)		66,5
Norteñas	18,950	-0,410 (2,9)	-2,507 (66,2)		69,1
Total	30,550		-6,372 (74,0)		74,0

Tabla 4. Análisis de Regresión Múltiple por pasos hacia delante entre la riqueza (total y por grupos) y las variables ambientales y geográficas en los corredores estudiados (Atlántico, $n = 103$) y Mediterráneo ($n = 103$). Sólo se han incluido las variables que entraron como significativas ($p < 0,05$) en los modelos. Se indican los valores de los coeficientes de regresión y la varianza explicada por cada una de las variables (entre paréntesis).

[Table 4. Forward Stepwise Regression analyses between richness and environmental and geographic variables at the two corridors (Atlantic, $n = 103$; and Mediterranean, $n = 103$). Only significant variables ($p < 0.05$) included in the models are shown. Regression coefficients and the explained variance (in brackets) are also shown.]

Discusión

Pese a la diversidad de factores determinantes de la distribución de la riqueza de especies en una región, siempre es útil conocer quienes son los responsables de la mayor parte de la variación observada (Currie, 1991; Lobo *et al.*, 2001). Esto permite avanzar en el conocimiento de las restricciones ambientales a las que están sometidas las especies así como interpretar el potencial efecto de la historia sobre su distribución actual. Hay que tener en cuenta, sin embargo, que estas aproximaciones están condicionadas por una serie de limitaciones operativas que restringen la generalización de las conclusiones obtenidas. Estas tienen que ver, en primer lugar, con la escala de estudio ya que los factores que afectan a la riqueza de especies, y su interpretación biogeográfica, pueden cambiar según se aborden a nivel regional o continental (Brown y Lomolino, 1998). En segundo lugar, es importante considerar el escenario en el que se han obtenido los resultados, ya que los rangos de variación de los factores que afectan a las especies pueden cambiar entre regiones con la consiguiente disparidad en la respuesta de la riqueza a una variable geográfica o ambiental determinada (Kerr y Packer, 1997). Y, finalmente, han de tenerse en cuenta las características biológicas de las especies analizadas ya que los resultados basados en el estudio de la

distribución de un gremio o comunidad no tienen por qué ser extrapolables a otros grupos de especies (Kerr, 1997; Prendergast *et al.*, 1993; Waide *et al.*, 1999). Por eso, puede ser útil discutir los resultados desde esta triple perspectiva (escala geográfica, características regionales y composición taxonómica).

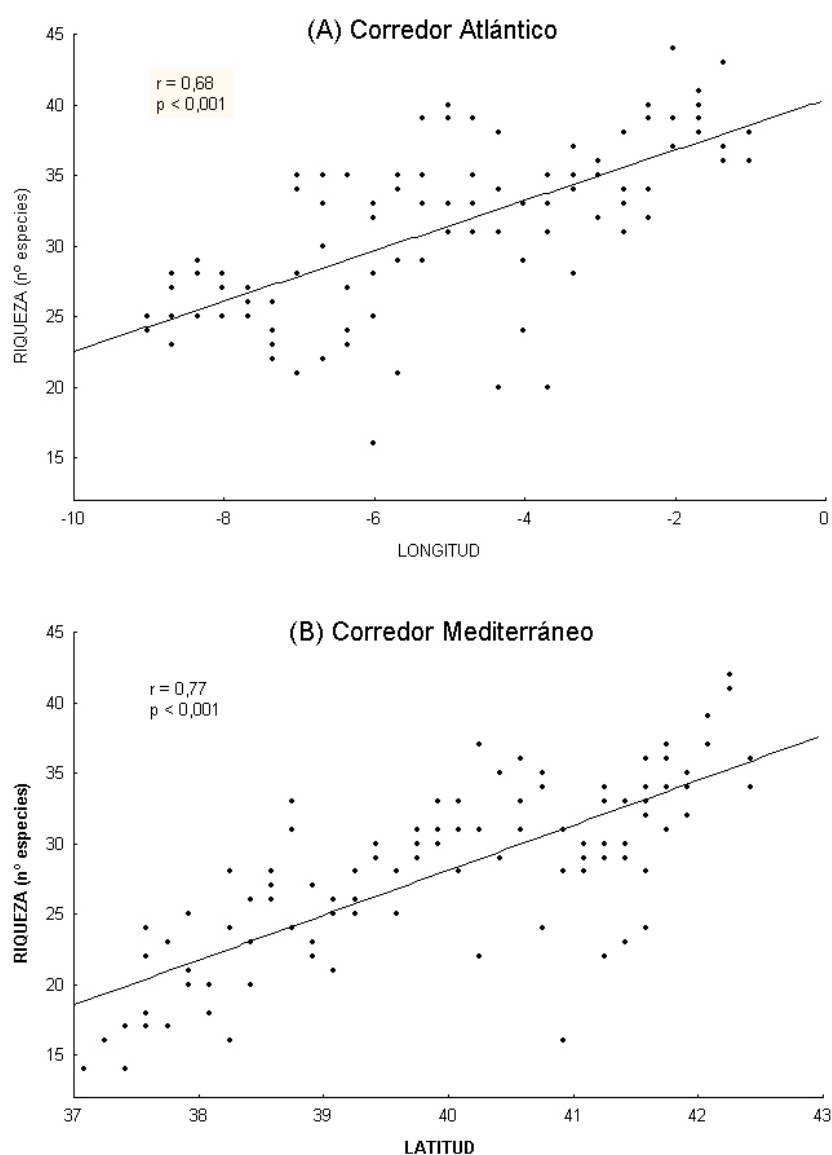


Figura 3. Correlación entre la riqueza total de aves forestales y la distancia a los Pirineos en los dos corredores analizados (Atlántico y Mediterráneo).

[Figure 3. Correlation between the total richness of forest birds and the distance to Pyrenees in Atlantic (A) and Mediterranean (B) corridors.]

Escala geográfica

La distribución de las aves forestales ibéricas es el resultado de las fluctuaciones ambientales que tuvieron lugar en el Paleártico Occidental durante el Cuaternario. A lo largo del Pleistoceno tardío, y a medida que el calentamiento global fue progresando tras la retirada de los hielos y la sequía estival se fue extendiendo desde las áreas más meridionales hacia el norte, el óptimo ecológico de los bosques caducifolios y de coníferas se fue desplazando hacia el centro de Europa (Huntley, 1993; Hewitt, 1999), con la consiguiente retirada de muchas aves forestales (Blondel y Mouver-Chauviré, 1998). En el área mediterránea, estos cambios fueron acompañados de una severa y continua presión humana (Lobo *et al.*, 2001) que favoreció a las especies vegetales heliófilas, esclerófilas y pirófitas, con la consiguiente expansión de las aves asociadas a estos medios más secos y arbustivos (Costa *et al.*, 1990; Blondel y Vigne, 1993). La Península Ibérica, donde la transición de las regiones Eurosiberiana y Mediterránea replica a menor escala estos cambios ambientales continentales, es un escenario amplio y contrastado donde, además, encuentran el límite de su área de distribución muchas aves forestales norteñas (Tellería y Santos, 1993). Esto no se da en otros sectores centroeuropeos donde, tal y como queda reflejado en la estructura y composición de la vegetación (Ozenda *et al.*, 1979), el ambiente es mucho más uniforme y la distribución de las aves no ilustra patrones tan claros como los aquí descritos (Blackburn *et al.*, 1999).

Es también importante resaltar desde esta perspectiva el posible origen de los patrones de distribución peninsular observados. De acuerdo con lo arriba expuesto, la distribución actual de las aves forestales ibéricas parece deberse más a los resultados de un proceso de retracción que a un clásico evento de colonización peninsular desde el continente próximo. Esto no altera, sin embargo, la lógica del efecto península (asimetría en la dinámica de extinciones y colonizaciones en poblaciones periféricas y crecientemente alejadas del grueso poblacional) ni la posibilidad de que la distribución actual de ciertas especies sea el resultado de eventos de colonización recientes no conocidos. Después de todo, ciertas especies de árboles típicamente centroeuropeos (el haya *Fagus sylvatica*) parecen haber irrumpido en el escenario ibérico al retirarse las glaciaciones (Costa *et al.* 1990).

Características regionales

Los resultados obtenidos en este trabajo sugieren que la riqueza de especies de aves forestales de España peninsular está condicionada tanto por el ambiente como por la distancia al continente, variando la importancia de estas según regiones. Esta última parece tener una importancia menor que la calidad ambiental (precipitaciones, desarrollo del bosque...) pues

explica mucha menos varianza de la distribución de la riqueza (Tabla 2). Ese papel secundario de la distancia se ha observado, por ejemplo, en la distribución de la riqueza de plantas leñosas en un conjunto de penínsulas de Norteamérica (Milne y Forman, 1986), y de plantas vasculares en la Península Ibérica (Lobo *et al.*, 2001). En el contexto ibérico, esto puede relacionarse con los mencionados cambios ambientales drásticos asociados a la transición bioclimática entre las regiones Eurosiberiana y Mediterránea que provocan el paso desde los húmedos bosques de los Pirineos o de la Cordillera Cantábrica a las secas formaciones esclerófilas del sureste árido. Parece razonable aceptar, por lo tanto, que de no darse estas contrastadas condiciones ambientales, el efecto de la distancia hubiera sido más acentuado. Afortunadamente, los resultados obtenidos en los corredores parecen corroborar esta interpretación. Mientras que los factores que determinan la distribución de las aves forestales en el corredor Mediterráneo son principalmente ambientales (Tablas 3), la distribución de la riqueza en el corredor Atlántico, mucho más homogéneo ambientalmente (Tabla 1), viene determinada básicamente por la distancia a la zona de contacto con el continente (Tabla 3).

Composición taxonómica

El trabajo ilustra claramente que diferentes grupos de especies responden de forma diferente a la variación ambiental de la Península Ibérica. La mayoría de las aves forestales se asocian mejor con los sectores más húmedos y boscosos del norte o de las montañas ibéricas que con las zonas más secas de la mitad meridional. Esto es lógico si consideramos las peculiaridades ecológicas del grupo estudiado y el hecho de que en estas últimas zonas el arbolado tiende a desarrollarse mal y a defenderse peor del secular proceso de deterioro de la cubierta forestal ibérica (Costa *et al.*, 1990). En los bosques aclarados y de facies arbustiva típicos de amplios sectores del mediterráneo ibérico, muchas especies de aves forestales comunes crían mal (por ejemplo, *Erithacus rubecula*, *Sylvia atricapilla*, *Phylloscopus collybita*, *Sylvia borin*, *Turdus philomelos*), y suelen presentar una condición física deficiente con respecto a sus poblaciones de los bosques más norteños (Carbonell y Tellería, 1998, 1999; Pérez-Tris *et al.*, 2000) y, a menudo, terminan por desaparecer de grandes regiones (Tellería y Santos, 1993; Purroy, 1997). Por el contrario, aquellas especies adaptadas a ambientes más xéricos y deforestados (*Sylvia cantillans*, *S. hortensis*, *S. undata*, *Phylloscopus bonelli*, *Serinus serinus*) tienden a desarrollarse mejor. Esta interpretación parece quedar corroborada por el desigual sentido de la asociación de la riqueza de aves forestales paleártico-norteñas frente a las mediterráneas. Mientras que la riqueza de estas últimas, más adaptadas a los ambientes típicamente mediterráneos, aumenta en los sectores más térmicos y menos húmedos, las primeras parecen encontrar fuertes limitaciones ambientales en ese tipo de medios y se desarrollan mejor en los

bosques húmedos y más desarrollados de ambientes eurosiberianos. Estas diferencias en las preferencias ecológicas explicaría que las especies mediterráneas se desmarquen de los patrones obtenidos para el resto de grupos. Además, la posición relativa de la Península Ibérica en las áreas de distribución de las especies estudiadas, podría estar relacionado con los patrones de distribución de riqueza observados (Brown, 1984; Tellería y Santos, 1983). Esto, y no el efecto península, unido al deterioro de las condiciones ambientales óptimas para las especies mediterráneas, explicaría la pérdida de riqueza de este grupo en el corredor atlántico. Por lo tanto, y pese a su carácter mayoritariamente norteño, las aves forestales ibéricas no son un grupo homogéneo en su respuesta a las condiciones ambientales que determinan la distribución de su riqueza de especies.

Un comportamiento igualmente dispar puede encontrarse en las mariposas ibéricas, donde la pérdida de riqueza hacia el sur para el conjunto de especies (principalmente de origen europeo) se incumple en los grupos de origen africano (Antocharinae) que tienden a diversificarse en las áreas más meridionales (Martín y Gurrea, 1990). Estas diferencias en los patrones de distribución también se pueden observar en otros grupos biológicos, como los lagartos y serpientes (Busack y Hedges, 1984), que aumentan su riqueza de especies en las zonas más térmicas del sur peninsular. Por lo tanto, aunque existe un claro efecto de la distancia en los patrones de distribución de la riqueza de las aves forestales a lo largo de la Península Ibérica, su efecto parece estar claramente condicionado por la identidad taxonómica y preferencias ecológicas de estas especies.

Agradecimientos

Los comentarios de L. M. Carrascal contribuyeron a mejorar el manuscrito original. J. T. García y J. Pérez-Tris, aportaron valiosas sugerencias durante el análisis de datos.

Referencias

- Baquero, R.A. y Tellería, J.L. 2001. Species richness, rarity and endemism of European mammals: a biogeographical approach. *Biodiversity and Conservation*, 10(1): 29-44.
- Bernis, F. 1963. Sobre migración de nuestros passeriformes transaharianos. *Ardeola*, 8: 41-119.
- Blackburn, T.M., Gaston, K.J., Quinn, R.M. y Gregory, R.D. 1999. Do local abundances of British birds change with proximity to range edge?. *Journal of Biogeography*, 26: 493-505.

- Blondel, J. y Vigne, J.D. 1993. Space, time, and man as determinants of diversity of birds and mammals in the Mediterranean region. En: *Species Diversity in Ecological Communities* (ed. by R.S. Ricklefs and D. Schluter), pp. 135-146. University of Chicago Press, Chicago.
- Blondel, J. y Mouver-Chauviré, C. 1998. Evolution and history of the Western Palearctic avifauna. *Trends in Ecology and Evolution*, 13: 488-492.
- Brown, J.H. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *American Naturalist*, 124: 253-279.
- Brown, J.H. y Kodric-Brown, A. 1977. Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. *Ecology*, 58: 445-449.
- Brown, J.H. y Lomolino, M.V. 1998. *Biogeography*. 2ªed. Sinauer, Sunderland.
- Brown, J.W. 1987. The peninsular effect in Baja California: an entomological assessment. *Journal of Biogeography*, 14: 359-365.
- Brown, J.W. y Opler, P.A. 1990. Patterns of butterfly species density in peninsular Florida. *Journal of Biogeography*, 17: 615-622.
- Busack, S.D. y Hedges, S.B. 1984. Is the peninsular effect a red herring? *American Naturalist*, 123: 266-275
- Carbonell, R. y Tellería, J.L. 1998. Selección de hábitat de cinco poblaciones ibéricas de Curruca Capirotada (*Sylvia atricapilla*). *Ardeola*, 45: 1-10.
- Carbonell, R. y Tellería, J.L. 1999. Feather traits and ptilochronology as indicators of stress in Iberian Blackcaps (*Sylvia atricapilla*). *Bird Study*, 46: 243-248.
- Carrascal, L.M., Palomino, D. y Lobo, J.M. 2002. Patrones de preferencias de hábitat y de distribución y abundancia invernal de aves en el centro de España. Análisis y predicción del efecto de factores ecológicos. *Animal Biodiversity & Conservation*, 25: 7-40.
- Costa, M., García, M., Morla, C. y Sáinz, H. 1990. La evolución de los bosques de la Península Ibérica: una interpretación basada en datos paleobiogeográficos. *Ecología*, 1: 31-58.
- Currie, D.J. 1991. Energy and large-scale patterns of animal- and plant-specie richness. *American Naturalist*, 137: 27-49.
- Dias, P.C. 1996. Sources and sinks in population biology. *Trends in Ecology and Evolution*, 11: 326-330.
- Font, I. 1983. *Climatología de España y Portugal*. Instituto Nacional de Meteorología, Madrid.

- Goudie, A.S. 1977. *Environmental change*. Oxford University Press, Oxford.
- Guttman, G., Tarpley, D., Ignatov, A. y Olson, S. 1997. *Global AVHRR-Derived Land Climatology*. National Oceanic and Atmospheric Administration, Boulder.
- Hagemeijer, W. y Blair, M.J. 1997. *The EBCC Atlas of European Breeding Birds*. T & AD Poyser, London.
- Hewitt, G.M. 1999. Post-glacial re-colonization of European biota. *Biological Journal of the Linnean Society*, 68: 87–112.
- Huntley, B. 1993. Species-richness in north-temperate zone forests. *Journal of Biogeography*, 20:163-180.
- Kerr, J.T. 1997. Species richness, endemism, and the choice of areas for conservation. *Conservation Biology*, 11(5): 1094-1100.
- Kerr, J. T. y Packer, L. 1997. Habitat heterogeneity as a determinant of mammal species richness patterns in high-energy regions. *Nature*, 385: 252-254.
- Lawton, J.H. 1993. Range, population abundance and conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 8(11): 409-413.
- Lobo, J.M., Castro, I. y Moreno, J.C. 2001. Spatial and environmental determinants of vascular plant species richness distribution in the Iberian Peninsula and Balearic Islands. *Biological Journal of the Linnean Society*, 73: 233-253.
- MacArthur, R.H. y Wilson, E.O. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press.
- Martín, J. y Gurrea, P. 1990. The peninsular effect in Iberian butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea and Hesperioidea). *Journal of Biogeography*, 17: 85-96.
- Milne, B.T. y Forman, T.T. 1986. Peninsulas in Maine: Woody plant diversity, distance, and environmental patterns. *Ecology*, 67(4): 967-974.
- Mönkkönen, M. 1994. Diversity patterns in Palaearctic and Nearctic forest bird assemblages. *Journal of Biogeography*, 21: 183-195.
- Ozenda, P., Noirfalise, A. y Trautmann, W. 1979. *Carte de la Végétation des états membres du Conseil de L'Europe*. Conseil de L'Europe, Strasbourg.
- Pérez-Tris, J., Carbonell, R. y Tellería, J.L. 2000. Abundance distribution, morphological variation, and juvenile condition of robins *Erithacus rubecula* in their Mediterranean range boundary. *Journal of Biogeography*, 27: 879-888.
- Pleguezuelos, J.M. (ed.). 1997. *Distribución y Biogeografía de los Anfibios y Reptiles en España y Portugal*. Universidad de Granada.

- Prendergast, J.R., Quinn, R.M., Lawton, J.H., Eversham, B.C. y Gibbons, D.W. 1993. Rare species, the coincidence of diversity hotspots and conservation strategies. *Nature* 365: 335-337.
- Purroy, F.J. (ed.) 1997. Atlas de las Aves de España (1975-1995). Lynx, Barcelona.
- Sagarin, R.D. y Gaines, S.D. 2002. The “abundance centre” distribution: to what extent is it a biogeographical rule?. *Ecology Letters*, 5: 137-147.
- Schwartz, M.W. 1988. Species diversity patterns in woody flora on three North American peninsulas. *Journal of Biogeography*, 15: 759-774.
- Simpson, G.G. 1964. Species density of North American recent mammals. *Systematic Zoology*, 13: 57-73.
- Tellería, J.L. y Santos, T. 1993. Distributional pattern of insectivorous passerines in the Iberian forests: does abundance decrease near the border?. *Journal of Biogeography*, 20: 235-240.
- Tellería, J.L. y Santos, T. 1994. Factors involved in the distribution of forest birds in the Iberian Peninsula. *Bird Study*, 41: 161-169.
- Tomiałojć, L. 2000. An East-West gradient in the breeding distribution and species richness of the European woodland avifauna. *Acta Ornithologica*, 35(1): 3-17.
- Waide, R.B., Willig, M.R., Steiner, C.F., Mittelbach, G., Gough, L., Dodson, S.I., Juday, G.P. y Parmenter, R. 1999. The relationship between productivity and species richness. *Annual Review of Ecology and Systematic*, 30: 257-300.
- Wiggins, D.A. 1999. The peninsula effect on species diversity: a reassessment of the avifauna of Baja California. *Ecography*, 22: 542-547.

APÉNDICE I

ESPECIES	Grupo	Cuadrículas	ESPECIES	Grupo	Cuadrículas
<i>Jynx torquilla</i>	P	401	<i>P.collybita</i>	P	482
<i>Picus viridis</i>	P	707	<i>P. trochilus</i>	N	32
<i>Dryocopus martius</i>	N	49	<i>Regulus regulus</i>	N	161
<i>Dendrocopos major</i>	P	530	<i>R. ignicapillus</i>	SW	461
<i>Dendrocopos medius</i>	N	27	<i>Muscicapa striata</i>	P	483
<i>Dendrocopos leucotos</i>	N	6	<i>Ficedula hypoleuca</i>	N	251
<i>Dendrocopos minor</i>	P	142	<i>Aegithalos caudatus</i>	P	613
<i>Lullula arborea</i>	SW	643	<i>Parus palustris</i>	N	103
<i>Anthus trivialis</i>	N	258	<i>P. cristatus</i>	P	512
<i>Erithacus rubecula</i>	P	566	<i>P. ater</i>	P	529
<i>Luscinia megarhynchos</i>	SW	728	<i>P. caeruleus</i>	P	733
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	P	245	<i>P. major</i>	P	792
<i>Turdus merula</i>	P	795	<i>Sitta europaea</i>	P	379
<i>Turdus philomelos</i>	N	324	<i>Certhia familiaris</i>	N	52
<i>Hippolais pallida</i>	M	113	<i>C. brachydactyla</i>	SW	689
<i>Hippolais polyglotta</i>	SW	695	<i>Garrulus glandarius</i>	P	623
<i>Sylvia undata</i>	M	655	<i>Fringilla coelebs</i>	P	738
<i>Sylvia cantillans</i>	M	502	<i>Serinus serinus</i>	P	803
<i>Sylvia melanocephala</i>	M	453	<i>Serinus citrinella</i>	SW	120
<i>Sylvia hortensis</i>	M	369	<i>Carduelis chloris</i>	P	756
<i>Sylvia communis</i>	P	512	<i>Carduelis spinus</i>	N	64
<i>Sylvia borin</i>	N	406	<i>Loxia curvirostra</i>	P	299
<i>S. atricapilla</i>	P	627	<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	N	212
<i>Phylloscopus bonelli</i>	SW	556	<i>Coccothraustes coccothraustes</i>	P	157

Listado de especies incluidas en el presente estudio. Se indican los grupos biogeográficos definidos para cada una de las especies: M (Mediterráneas), SW (Suroeste-Paleárticas), P (Paleárticas) y N (Norteñas). También se indica el número de cuadrículas ocupadas en el total del área de estudio (Cuadrículas).

[List of species included in this study. Biogeographic group: M (Mediterranean), SW (South-western palaearctic), P (Palaearctic) and N (Northern) species (see text). The number of occupied squares (Cuadrículas) by each specie is also shown.]

Distribución de las Aves forestales ibéricas: Identificación de Áreas Importantes y Evaluación de la Red de Espacios Protegidos

Resumen

En este trabajo se estudia la eficacia de algunos de los métodos propuestos para la selección de áreas para la conservación de las aves forestales (61 especies) en España peninsular. Cualquiera de las aproximaciones cuantitativas empleadas (*hotspots* de riqueza de especies, rareza y amenaza) proporcionó mejores resultados que la selección aleatoria de áreas, tanto en el número de especies representadas como, especialmente, en el porcentaje del área de distribución de las especies incluido. Además, estudiamos la eficacia de dos conjuntos de redes de áreas protegidas para conservar a este grupo de especies: las Zonas de Especial Protección para las Aves (ZEPAs), más extensa y diseñada específicamente para este grupo taxonómico, y la Red Nacional de Espacios Naturales Protegidos (ENPs), establecida con unos criterios más amplios que recogen tanto los hábitats de interés como el conjunto de especies de flora y fauna. Las cuadrículas incluidas en estas figuras de protección tienen mayor número de especies, mayor índice de rareza, mayor número de especies amenazadas e incluyen un mayor porcentaje del área de distribución de las especies que las no incluidas (excepto en el caso de la riqueza en las ZEPAs). Las ZEPAs proporcionaron mejores resultados que la red de ENPs. No obstante, se identificaron áreas importantes para la conservación de las aves forestales ibéricas que no se encontraban incluidas en ninguna de las categorías de protección consideradas. En este sentido, los resultados sugieren que los esfuerzos en la conservación de este grupo de aves deberían dirigirse en primer lugar hacia ciertos enclaves del sector eurosiberiano carentes de figuras de protección. Se discuten los resultados obtenidos teniendo en cuenta la situación de este grupo de aves en España: a la distribución restringida de ciertas especies, especialmente aquellas de distribución norteña (*Dendrocopos leucotos*, *Tetrao urogallus*, *Dendrocopos medius*, *Aegolius funereus*...), que además son las más amenazadas, se une el hecho de que la Península Ibérica se encuentra en el extremo del área de distribución de varias de las especies de aves forestales. No obstante, es necesario tener en cuenta la identidad taxonómica de las especies y el hecho de que la aplicación de diferentes escalas en los criterios de amenaza (nacional vs europea) proporcionaron resultados diferentes.

Introducción

La diversidad biológica refleja la dinámica de un lugar en relación con su historia evolutiva y los patrones de perturbación a que se ha visto sometida. Dicha diversidad se utiliza como descriptor de la abundancia y riqueza de los sistemas ecológicos, como expresión de la organización de dichos sistemas y, a partir de la información que proporciona, como criterio para la conservación (Gaston 1996). Debido a que esta diversidad no se distribuye uniformemente, una aproximación eficaz para su mantenimiento es la identificación de las

áreas prioritarias a conservar (aquellas que podrían asegurar la supervivencia de un gran porcentaje de la biota), y el establecimiento de redes de espacios protegidos que logren optimizar el esfuerzo de protección con el mínimo trastorno para las actividades locales (Prendergast *et al.* 1993, Margules y Pressey 2000, Myers *et al.* 2000). El principal objetivo de las redes de áreas protegidas es la conservación de las poblaciones, las especies y/o los hábitats presentes en ellas. Sin embargo, las limitaciones en los recursos, tanto económicos como humanos, dedicados a la conservación de la diversidad biológica, y la frecuente existencia de conflictos de intereses entre la necesidad de preservar el patrimonio natural y el desarrollo económico y social de las regiones, imponen serios obstáculos para la consecución de esos objetivos. De este modo, debido al compromiso de integrar los múltiples intereses de nuestra sociedad, surge la necesidad de centrar los esfuerzos en conservación a un número limitado de áreas u organismos que optimicen el esfuerzo de protección empleado.

Para tratar de resolver este problema ha surgido todo un campo dentro de la Biología de la Conservación, dirigido a mejorar la conservación “*in situ*” de la especie mediante el estudio y análisis de los mecanismos de selección de áreas a proteger. Esta disciplina, que ha experimentado un importante desarrollo en los últimos años, trata de desarrollar algoritmos que tengan en cuenta parámetros como la riqueza, rareza o amenaza de las especies estudiadas. La aplicación inmediata de estos algoritmos es la mejora en el diseño de las redes de espacios protegidos, tanto en la selección jerárquica del número de enclaves a proteger como en su ubicación espacial (Araújo 1999). En esta línea se crean mecanismos que tratan establecer las redes de reservas o espacios protegidos, o bien de optimizar la selección de nuevas reservas teniendo en cuenta las ya existentes, tales como el análisis de solapamientos (*Gap Analysis*) (Scott *et al.* 1993).

Aunque conceptualmente parecidas, ya que el objetivo último de estas aproximaciones es optimizar el diseño y la eficacia de las redes de reservas para el mantenimiento y conservación de la diversidad biológica, existen diferentes aproximaciones en sus estrategias de selección de reservas, estudio de la eficacia de las redes de espacios protegidos, interés conservacionista de las áreas según criterios de selección, etc. Así, y en función de la unidad de estudio, podemos encontrar diferentes estrategias. En unos casos se centran, por ejemplo, en los organismos como criterio de selección. En este contexto surgen conceptos tales como especies paraguas (*umbrella species*) (Kerr 1997), taxones indicadores (*indicator* o *surrogate taxa*) (Prendergast *et al.* 1993, Prendergast y Eversham 1997, Williams y Gaston 1998) o especies insignia (*flagship species*) (Channell y Lomolino 2000). Dichos términos tratan de identificar aquellas especies o grupos de especies cuya protección asegure la protección del

máximo número posible de especies y/o del máximo número de especies raras, endémicas o amenazadas. En otros casos, los criterios están dirigidos a la selección de áreas, desarrollando conceptos tales como los de *hotspots*, *coldspots*, *complementariedad*, *índices de rareza* o *endemidad*, etc. (Prendergast *et al.* 1993, Pressey *et al.* 1993, Myers *et al.* 2000). Este conjunto de aproximaciones operan mediante la obtención de diferentes índices basados en el interés conservacionista de los grupos taxonómicos analizados (riqueza, rareza, amenaza, complementariedad...), que permiten jerarquizar las unidades de estudio y seleccionar conjuntos de áreas para estudiar su eficacia en la representación de la diversidad biológica. Por último, existen aproximaciones que, mediante la clasificación de las unidades del paisaje o tipos de hábitats, tratan de identificar áreas de interés conservacionista por los rasgos de los sistemas ecológicos que albergan (Araújo y Humphries 2001).

Desde que Myers (1988) acuñase el término *hotspot*, para definir aquellas áreas con mayor riqueza de especies, progresivamente se han ido desarrollando estrategias de selección de reservas cada vez más elaboradas. Algunos de estos criterios tratan de seleccionar áreas en las que la riqueza específica es máxima (Myers 1988, Curnutt *et al.* 1994, Williams *et al.* 1996), o albergan un alto número de especies raras, endémicas o amenazadas (Bibby *et al.* 1992, Prendergast *et al.* 1993, Williams *et al.* 1996, Dobson *et al.* 1997, Bonn *et al.* 2002). La existencia de bases de datos más completas y el desarrollo de estas estrategias, ha hecho posible que, poco a poco, se hayan ido añadiendo conceptos que tratan de mejorar las soluciones que estos proporcionan. Así, surgen términos como la *complementariedad* de áreas (mínimo número de áreas que maximizan el número de especies presentes) (Pressey *et al.* 1993, Williams *et al.* 1996), la *persistencia* (selección de áreas que aseguren viabilidad en el tiempo de las especies o poblaciones que incluyen) (Rodrigues *et al.* 2000b), la *vulnerabilidad* (criterios que tienen en cuenta el riesgo de extinción) (Faith y Walker 1996), la *flexibilidad* (Rodrigues *et al.* 2000a), etc. Encontramos así numerosos y diversos métodos encaminados a optimizar el establecimiento de prioridades o de redes de reservas.

Objetivos

Según el cronograma establecido en la Directiva 92/43/CEE (Directiva Hábitats), en junio de 2004 está previsto que finalice la designación, por parte de los países miembros de la Unión Europea, de los Lugares de Interés para su Conservación (LICs), momento en el que quedará establecida la Red Natura 2000. A partir de entonces, comenzará la fase de vigilancia y seguimiento de dicha red. Sin embargo, faltan criterios explícitos que permitan establecer prioridades de conservación tanto en el diseño de las redes de reservas, como en su

mantenimiento. Por el momento, parece que es únicamente la adscripción de las especies y los hábitats a las diferentes categorías de amenaza lo que proporciona una aproximación a dichos criterios. Por ello, es necesario el desarrollo de herramientas que permitan valorar su eficacia y utilidad para conseguir una aproximación efectiva a la conservación de la diversidad biológica y este trabajo pretende ser una primera aproximación en esta línea. A pesar de la elevada biodiversidad que alberga la cuenca mediterránea (Loidi 1999, Blondel y Aronson 1999, Myers *et al.* 2000), en España son pocos los trabajos que han estudiado la distribución de parámetros como la riqueza, rareza o amenaza de los diferentes grupos taxonómicos (Ramírez 2000, De la Montaña y Rey Benayas 2002, Rey Benayas y De la Montaña 2003, Lozano *et al.* 2003). También son muy escasos en nuestro país los estudios sobre métodos de selección de reservas y de identificación de áreas importantes para la conservación, y sobre el solapamiento de estos con las actuales redes de espacios protegidos (Castro *et al.* 1997, De la Montaña y Rey Benayas 2002, Seoane *et al.* 2002, Rey Benayas y De la Montaña 2003, Carbonell *et al. en prep.*). En este contexto, los bosques templados y mediterráneos presentes en la Península ibérica son dos de los ocho tipos de hábitats de mayor importancia para la conservación de las aves en Europa (Tucker y Evans 1997), algunos de ellos incluidos entre los hábitats prioritarios a conservar relacionados en el Anexo I de la Directiva Hábitats (Directiva 92/43/CEE). Por lo tanto, constituyen un buen modelo a escala nacional para abordar este tipo de problemas.

En el presente trabajo trataremos de identificar las áreas importantes para las aves forestales en España peninsular y establecer el interés conservacionista de las diferentes zonas para este grupo de aves. Ciertos grupos biológicos parecen ser buenos indicadores de la riqueza del resto de taxones (las denominadas especies “paraguas”, Kerr 1997), de modo que su protección podría garantizar la de muchos otros organismos. A menudo se han utilizado las aves como posibles indicadores debido a su relativa facilidad de estudio y al exhaustivo conocimiento que se tiene sobre su biología respecto a grupos menos estudiados (Lawton 1996, Williams *et al.* 1996, Prendergast y Eversham, 1997, Williams y Gaston 1998, Ramírez 2000). Mediante la utilización de algunos de los índices propuestos como criterios para la selección de áreas para su conservación (*hotspots* de riqueza, rareza y grado de amenaza), analizaremos la utilidad de estos métodos en la identificación de áreas interesantes para la conservación de las aves forestales en España peninsular. Asimismo, intentaremos valorar la eficacia de la actual red nacional de áreas protegidas para la conservación de este grupo de organismos. Esto pasa por conseguir que la superficie del territorio, o los recursos económicos que se pueden dedicar al mantenimiento de la diversidad biológica, sirvan para

maximizar el número y la importancia de las especies conservadas (entendida ésta según las categorías de amenaza establecidas por las diferentes administraciones). Mediante aproximaciones como el análisis de solapamiento (*Gap Analysis*, Scott *et al.* 1993), se pretende comparar el grado de coincidencia entre parámetros como la riqueza, rareza y amenaza, y la distribución de dos conjuntos de áreas protegidas, uno diseñado específicamente para las aves (las Zonas de Especial Protección para las Aves, ZEPAs) y otro cuyo proceso de selección es más amplio y abarca a otros organismos (la Red de Espacios Naturales Protegidos, ENP) (Ley 4/89). Esta aproximación preliminar permitirá valorar si la red nacional de espacios protegidos es eficaz a la hora de albergar al grupo de especies estudiado o si, por sesgos en la selección de los mismos (Gärdenfors 2001), no se recoge una representación adecuada de la avifauna forestal.

Resumiendo, los objetivos del presente trabajo son:

- 1) Analizar e identificar las áreas de especial interés para la conservación de las aves forestales en España durante el periodo reproductor, así como identificar las especies prioritarias a conservar.
- 2) Estudiar la validez de algunos de los criterios de selección de reservas más frecuentemente utilizados, comparando los resultados que ofrece cada uno.
- 3) Estudiar la eficacia de la actual red nacional de áreas protegidas para recoger la diversidad de este grupo de aves, valorando los problemas que surgen de la aplicación de diferentes criterios de amenaza (nacional y comunitario).

MATERIAL Y MÉTODOS

Se ha utilizado la información contenida en el Atlas de las Aves Reproductoras de España (Martí y Del Moral 2003). En él se recoge la presencia/ausencia de cada una de las especies de aves reproductoras en cuadrículas UTM de 10x10 km. Se han descartado las cuadrículas ubicadas en regiones insulares (Islas Canarias, Baleares, Chafarinas, Columbretes e Isla de Alborán) debido a las peculiares características de las mismas asociadas a los procesos de insularidad, y las tres cuadrículas situadas en el continente africano (Ceuta y Melilla). Tampoco se han tenido en cuenta aquellas cuadrículas con más de un 50 % de su superficie cubierta por mar o fuera del territorio español para evitar posibles problemas asociados al tamaño del área de muestreo. En total, se han estudiado 4911 cuadrículas (Figura 1). Hemos considerado como especies forestales aquellas aves que dependen del arbolado por utilizarlo como sustrato principal de alimentación y/o nidificación durante el periodo reproductor. No se han incluido especies más propias del borde forestal o ecotonos (tales como *Upupa epops*,

Emberiza cirrus, etc.) o de ambientes forestales más abiertos como las dehesas (p. ej. *Ciconia nigra*, *Aegypius monachus* o *Elanus caeruleus*). En total se han seleccionado 61 especies (Apéndice I).

Métodos de Selección de cuadrículas

Se han utilizado algunas de las estrategias cuantitativas más ampliamente utilizadas para la selección de áreas de interés conservacionista (Prendergast *et al.* 1993, Williams *et al.* 1996, Reid 1998, Araújo 1999, entre otros):

- 1) *Hotspots* de riqueza (HOTRIQ): se clasificaron las cuadrículas según el número de especies que albergan.
- 2) *Hotspots* de rareza (HOTRAR): se clasificaron las cuadrículas según la rareza de las especies que contienen. Este índice se obtiene sumando los valores de rareza de todas las especies presentes en una cuadrícula:

$$IR = \sum_{i=1}^n \frac{1}{c_i}$$

donde c_i es el número de cuadrículas en que está presente la especie i y n es el número de especies presentes en la cuadrícula. Este índice informa de lo raras que son las especies que contiene una cuadrícula de modo que, cuanto menor es el número de cuadrículas ocupadas por una especie (distribución más restringida), mayor es su contribución al IR de la cuadrícula. El valor de Rareza de una especie oscilará entre 0 (especies más comunes) y 1 (especies más raras). Por lo tanto, una cuadrícula, a igualdad de número de especies presentes, tendrá mayor valor del Índice de rareza (IR) cuanto más raras sean las especies que alberga.

- 3) *Hotspots* de amenaza a escala europea (HOTDAVES): se clasificaron las cuadrículas según el número de especies amenazadas a escala continental que contienen. Se consideraron como amenazadas aquellas que *requieren medidas especiales de conservación del hábitat* (8 especies) (incluidas en el Anexo I de la Directiva Aves, 79/409/CEE) (Apéndice I).
- 4) *Hotspots* de amenaza a escala nacional (HOTLROJO): se clasificaron las cuadrículas según un índice de amenaza a nivel nacional, considerando aquellas especies incluidas dentro de alguna de las siguientes categorías de amenaza: (LC) preocupación menor (9 especies), (NT) casi amenazada (4 especies), (VU) vulnerable (2 especies), y (EN) en peligro (1 especie), recogidas en el nuevo Libro Rojo de las Aves de España (Madroño, *en prensa.*) (Apéndice I). Para ponderar el valor de cada una de las categorías de amenaza se asignó un

valor de 4 a las especies En Peligro, 3 a las Vulnerables, 2 a las Casi Amenazadas y 1 a las objeto de Preocupación Menor. Esta segunda aproximación se realizó para comparar los resultados obtenidos según la escala de los criterios de amenaza aplicados (europeo vs nacional) (Gärdenfors 2001).

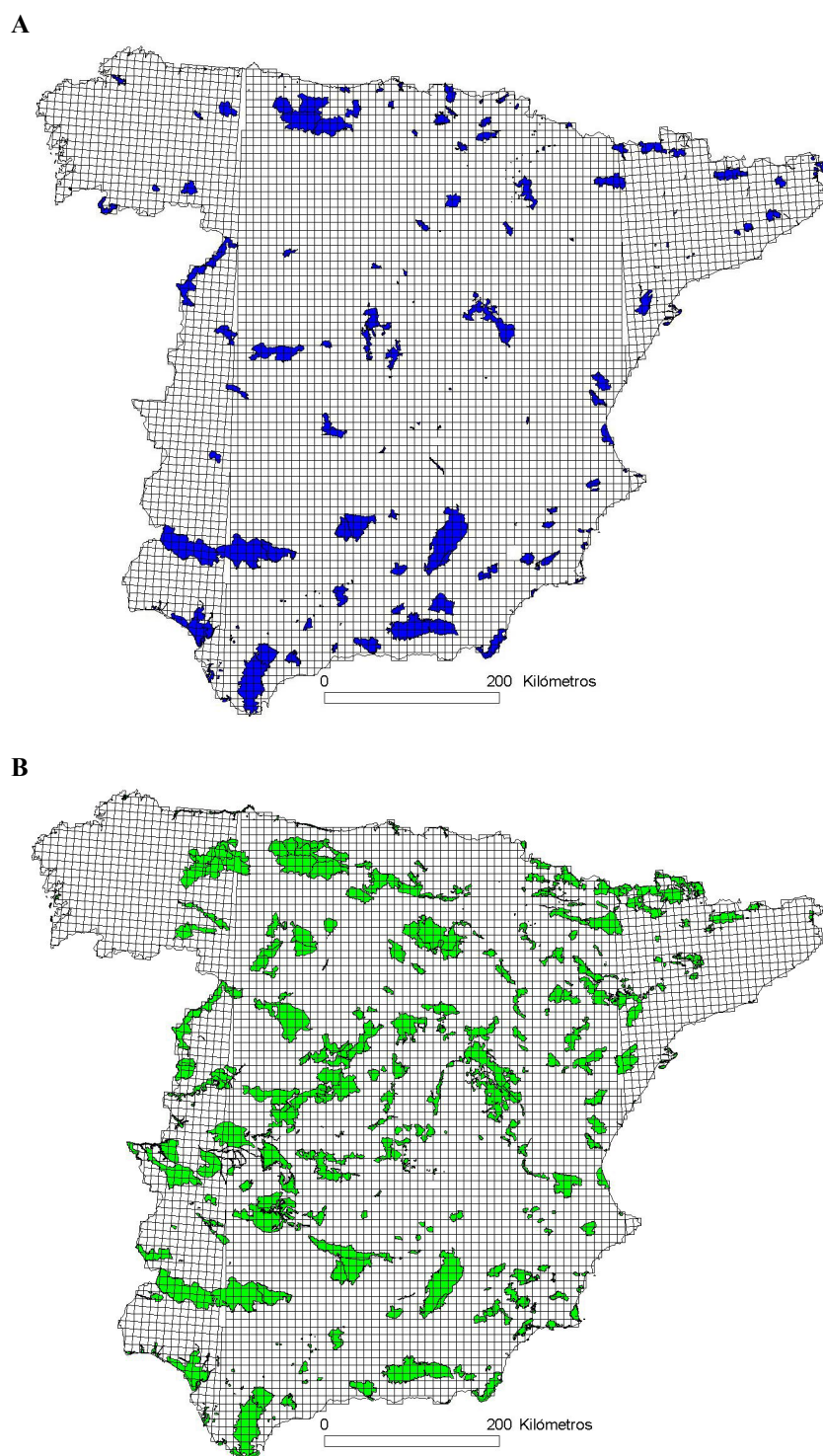


Figura 1. Área de estudio y distribución de las áreas protegidas consideradas. (A) ENPs (Espacios Naturales Protegidos) en azul, y (B) ZEPAs (Zonas de Especial Protección para las Aves) en verde.

Mediante cada una de estas estrategias se seleccionó un conjunto de cuadrículas equivalente al 5 % del área de estudio ($n = 246$ cuadrículas). En cada uno de los conjuntos de cuadrículas obtenidos, se cuantificó el número de especies incluidos en el mismo, así como el número de especies amenazadas que albergaban, clasificadas según los diferentes criterios estudiados (Nacional y Europeo), que albergaban. Además, debido a que la mera presencia de una especie no asegura la conservación de buena parte de sus efectivos (Rodrigues *et al.* 2000b), se obtuvo, a partir del número total de presencias de cada especie en el conjunto de cuadrículas seleccionadas, el porcentaje del total de su área de distribución incluido en dicho conjunto. Esta medida, aunque variable según parámetros como la abundancia por cuadrícula, el área de campeo, o diferentes aspectos de la biología de las especies, aporta una información más adecuada de cara a valorar la utilidad del conjunto de cuadrículas seleccionado para la conservación (cabe esperar que al aumentar el porcentaje del área de distribución incluido, disminuya la probabilidad de desaparición de las especies consideradas).

Para valorar la utilidad de estas cuatro aproximaciones cuantitativas se utilizó un criterio aleatorio de selección de cuadrículas: se realizaron 5.000 simulaciones en las que se seleccionaron al azar conjuntos de 246 cuadrículas. Al igual que en las aproximaciones anteriores, se obtuvieron los valores medios del número de especies y el porcentaje del rango de distribución de cada una de las especies incluidos en las 5.000 simulaciones.

Áreas protegidas

Para evaluar la eficacia de las áreas protegidas se estudió la presencia de cada una de las especies en las cuadrículas que incluían parte o la totalidad de dichas áreas. Se seleccionaron dos conjuntos de áreas protegidas: (1) ZEPAs (Zonas de Especial Protección para las Aves), son áreas creadas exclusivamente para las Aves y delimitadas en base a los criterios que establece la Directiva Aves (79/409/CEE). Se han incluido las zonas declaradas como ZEPA hasta Septiembre de 2003; y (2) ENP (Espacios Naturales Protegidos), que reúne aquellos espacios incluidos dentro de la Red Nacional de Espacios Naturales Protegidos, y cuya delimitación no se basa únicamente en las Aves sino en criterios más amplios que tratan de recoger todo el conjunto de la flora y fauna silvestre (Ley 4/89) (Figura 1). Sólo hemos considerado aquellas categorías de ENPs que implican el desarrollo de un Plan Nacional de Ordenación de los Recursos (PORN) (Ley 4/89), ya que estas son las únicas que aplican criterios efectivos de conservación. En estas categorías se incluyen los Parques Nacionales, Parques Naturales, Parques Regionales y Reservas Naturales (en sus diferentes versiones según comunidades autónomas). Mediante un Sistema de Información Geográfica (Arcview

32), se obtuvo el solapamiento entre las cuadrículas y las áreas protegidas, y se calculó la superficie protegida por cuadrícula. En total 2057 y 948 cuadrículas se encuentran total o parcialmente incluidas en alguna ZEPA o ENP, respectivamente. No obstante, debido a que en ambos casos muchas de las cuadrículas con áreas protegidas, incluían un porcentaje mínimo de la superficie de la cuadrícula, se han seleccionado únicamente aquellas con más de un 20 % de su superficie cubierta por alguna de estas figuras de protección (1140 en el caso de las ZEPAs y 463 en el de los ENPs). Se contabilizó el número de especies presentes en el conjunto de cuadrículas seleccionadas, así como el número de especies amenazadas según los diferentes criterios incluidas en las mismas y el porcentaje de presencias de cada una de las especies sobre el total de cuadrículas ocupadas por la especie en España que era incluido en los diferentes conjuntos de cuadrículas. Igual que con los criterios de selección cuantitativa, tratamos de evaluar la eficacia de las redes de reservas mediante sendos procesos de 5.000 simulaciones de selección aleatoria de cuadrículas, con 463 y 1140 cuadrículas respectivamente, calculando los valores medios de riqueza de especies y porcentaje del área de distribución de cada una de las especies obtenidos en esas 5.000 simulaciones.

Criterio de selección	N	Total	Amenazadas (Europa)	Amenazadas (España)
HOTRIQ	246	61 (100) 3,92	8 (100)	16 (100)
HOTRAR	246	60 (98,4) 25,28	8 (100)	15 (93,8)
HOTDAVES	246	61 (100) 3,92	8 (100)	16 (100)
HOTLROJO	246	61 (100) 3,92	8 (100)	16 (100)
ENPs	463	61 (100) 58,3	8 (100)	15 (93,8)
ZEPAs	1140	61 (100) 39,8	8 (100)	16 (100)
ALEATORIO	246	58,9 ± 0,9 (96,6 ± 1,5)	7,3 ± 0,6 (90,9 ± 7,9)	14,9 ± 0,8 (92,9 ± 5,1)
	463	59,6 ± 0,8 (97,8 ± 1,3)	7,6 ± 0,5 (95,6 ± 6,1)	15,5 ± 0,6 (96,6 ± 3,9)
	1140	60,4 ± 0,6 (98,9 ± 0,9)	7,9 ± 0,2 (99,3 ± 2,8)	15,9 ± 0,2 (99,6 ± 1,6)

Tabla 1. Eficacia de los diferentes criterios de selección de cuadrículas estudiados (N = número de cuadrículas de cada uno de los conjuntos). Se indica el número de especies y el porcentaje sobre el total de cada uno de los grupos (entre paréntesis) incluidas en los conjuntos de cuadrículas seleccionados. HOTRIQ (*Hotspots* de riqueza), HOTRAR (*Hotspots* de rareza), HOTDAVES (*Hotspots* de especies amenazadas a escala europea, según la Directiva Aves), HOTLROJO (*Hotspots* de especies amenazadas a escala nacional, según el Libro Rojo de las Aves de España), ALEATORIO (media ± d.e. de 5.000 simulaciones de selecciones aleatorias de n cuadrículas). Se indican además estos mismos valores para las cuadrículas con más de un 20 % de su superficie incluida dentro de las redes de reservas: ENPs (Espacios Naturales Protegidos) y ZEPAs (Zonas de Especial Protección para las Aves). En cursiva se indica el porcentaje de selecciones aleatorias con un resultado igual o mejor que el obtenido con los respectivos conjuntos de cuadrículas seleccionados. Véase métodos para más detalles.

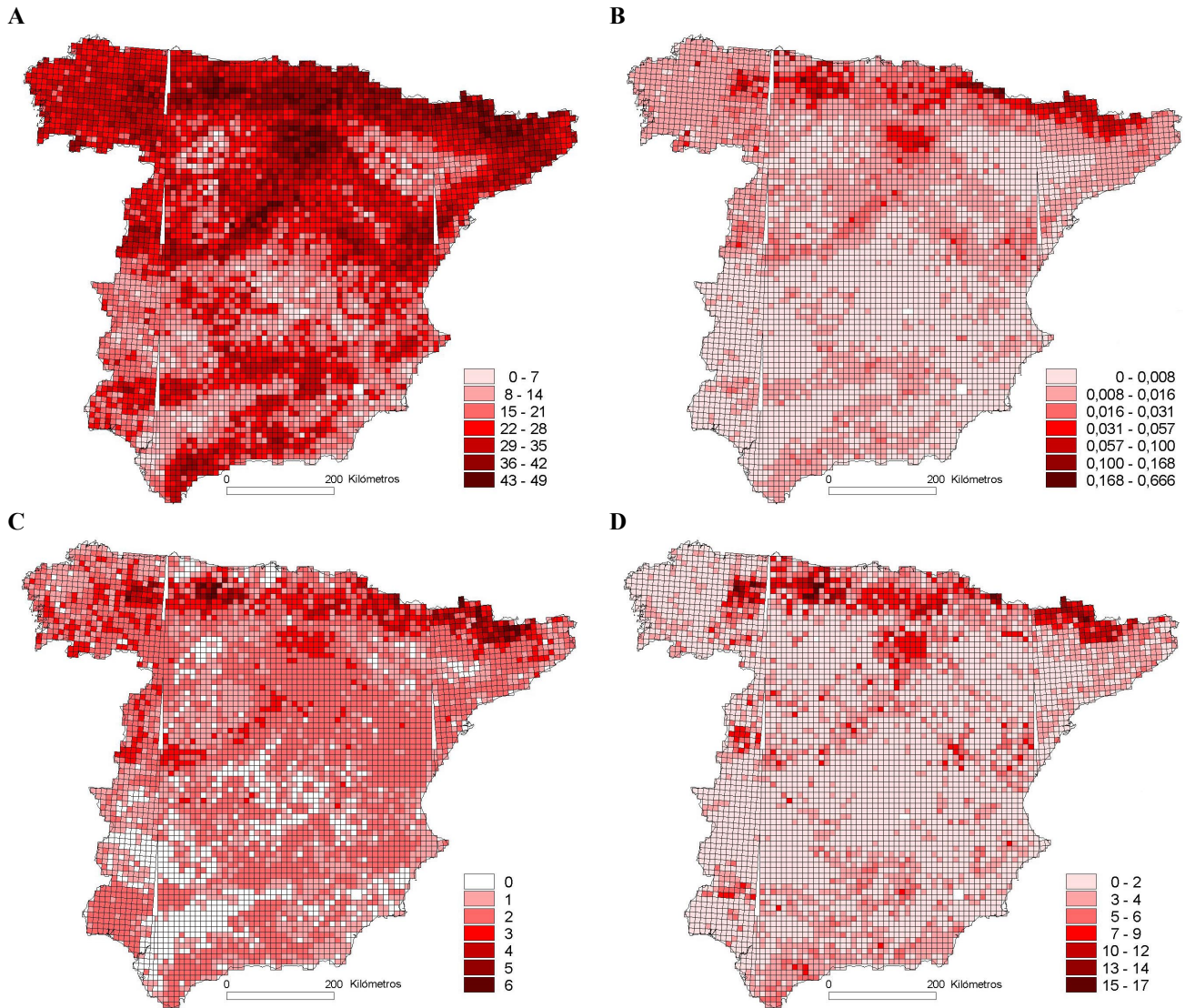


Figura 2. Distribución los diferentes índices obtenidos por cuadrícula UTM 10 x 10 km en España. (A) Riqueza de especies, (B) Índice de Rareza, (C) Especies amenazadas a nivel europeo (Anexo I de la Directiva Aves), y (D), Especies amenazadas a nivel nacional, según el Libro Rojo de las Aves de España. (Para la definición de cada uno de los índices véase Métodos).

RESULTADOS

Selección de áreas

Los índices obtenidos en las cuatro aproximaciones cuantitativas de selección de áreas presentan un patrón de distribución espacial bastante similar. Todas ellas asignaron los mayores valores de sus respectivos índices en el norte de España, disminuyendo estos hacia el sur, donde sólo en las montañas sufrieron ligeros repuntes aunque sin alcanzar los máximos de los sectores más norteños (Figura 2). Este patrón se aprecia muy claramente al seleccionar únicamente las áreas más valiosas (5% de las cuadrículas, Figura 3). Estas se localizaron en tres núcleos principales, generalmente asociadas a sistemas montañosos: los Pirineos, la

Cordillera Cantábrica y el Sistema Ibérico (Sierra de la Demanda). A estos se añadió el Sistema Central (Sierra de Guadarrama) en los índices de riqueza y amenaza a escala europea (Figuras 3a y 3c). En el resto del territorio, sólo aparecieron unas pocas cuadrículas y generalmente bastante dispersas.

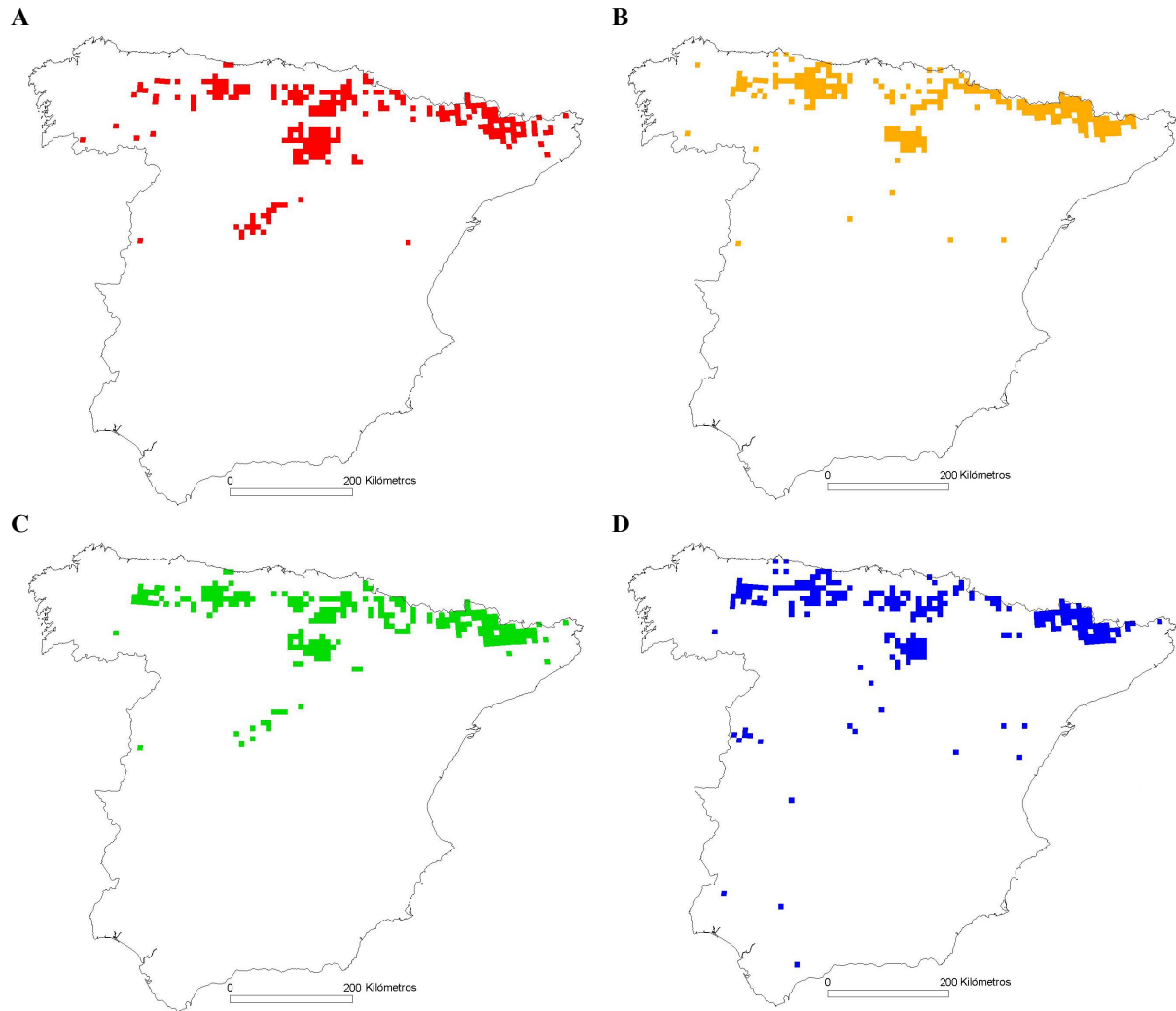


Figura 3. Distribución las cuadrículas seleccionadas por su importancia para las aves forestales ibéricas (5% del área de estudio, $n = 246$ cuadrículas) mediante los criterios cuantitativos de (A) riqueza de especies (HOTRIQ) en rojo, (B) rareza de especies (HOTRAR) en amarillo, (C) número de especies amenazadas a escala europea (Directiva Aves) (HOTDAVES) en verde, y (D) número de especies amenazadas a escala nacional según el nuevo Libro Rojo de las Aves de España (HOTLROJO) en azul.

Excepto para el criterio de la rareza, cualquiera de las aproximaciones cuantitativas empleadas para la selección de áreas con interés conservacionista recogió significativamente un número mayor de especies que las obtenidas mediante selección aleatoria (P = porcentaje de selecciones al azar con las que se obtuvo un número igual o superior de especies, Tabla 1). No obstante, encontramos diferencias en la eficacia de cada una de las cuatro aproximaciones

cuantitativas empleadas. Para el conjunto de las aves forestales ibéricas, con los criterios basados en la riqueza de especies (HOTRIQ) y el grado de amenaza de estas (HOTDAVES y HOTLROJO), estarían representadas todas las especies estudiadas, mientras que con el de la rareza (HOTRAR) quedaría sin incluir una de ellas (el zarcero pálido, *Hippolais pallida*). Con el criterio aleatorio quedarían sin representar un promedio de algo más de dos especies (Tabla 1), lo que sería especialmente relevante en el caso de que dichas especies estuviesen clasificadas como amenazadas. El criterio de la riqueza resultó ser el más efectivo si tenemos en cuenta el número mínimo de cuadrículas necesarias para obtener al menos una representación de cada especie (169 cuadrículas), frente a las 183 necesarias con el criterio de la amenaza a escala nacional, 231 con el de la amenaza a escala europea y 256 con el criterio de la rareza.

No obstante, las diferencias en el número de especies recogido mediante estas cuatro aproximaciones respecto a la selección al azar fueron pequeñas (1-3 especie), probablemente debido a la elevada superficie manejada (el 5 % del área de estudio suponen casi 25.000 km²). Sin embargo, cuando tuvimos en cuenta los porcentajes de las áreas de distribución de cada una de las especies que incluye cada estrategia de selección, las diferencias fueron más acusadas. Con cualquiera de los cuatro métodos cuantitativos se obtuvo, en promedio, un mayor porcentaje del área de distribución de las especies que mediante el criterio aleatorio (Tabla 2). En este aspecto, el criterio de la rareza fue el que proporcionó mejores resultados (25,0 %), aunque con las otras tres aproximaciones obtuvimos valores bastante parecidos, siempre bastante superiores al promedio del 5 % obtenido con las selecciones al azar (Tabla 2). En todas ellas, excepto en la selección aleatoria, los porcentajes se incrementaron en el caso de las especies más raras y de aquellas incluidas en alguna de las categorías de amenaza, tanto a escala nacional (Libro Rojo), como europea (Directiva Aves) (Tabla 2), algo especialmente útil teniendo en cuenta la prioridad de conservar estas especies. Por ejemplo, los diferentes criterios cuantitativos incluyeron entre el 39,7 y el 60,1 % del área de distribución de las especies amenazadas a escala europea, y entre el 50,6 y el 75,3 % del de las 15 especies más raras (Tabla 2).

Respecto a dichos porcentajes, encontramos resultados bastante variables según las especies, tanto dentro de cada una de las estrategias como entre las diferentes estrategias. Como es lógico, las especies más ampliamente distribuidas fueron, en general, las peor representadas (p. ej. *Turdus merula*, *Parus major*, *P. caeruleus*, *Serinus serinus*, *Carduelis chloris*), ya que es necesario aumentar mucho el número de cuadrículas seleccionadas para incrementar el porcentaje incluido. Sin embargo, existió un sesgo bastante marcado según la

adscripción biogeográfica de cada una de las especies. Las especies de distribución nortea resultaron las mejor representadas con cualquiera de las cuatro estrategias (Figura 4), debido a la localización mayoritaria de las áreas seleccionadas en el sector eurosiberiano, mientras que las especies de distribución mediterránea fueron las peor representadas.

	Nº de áreas	Total (%)	Dir. Aves	Libro Rojo	Rareza15
HOTRIQ	246 (5 %)	19,7	39,7	33,5	50,6
HOTRAR	246 (5 %)	25,0	60,1	49,5	75,3
HOTDAVES	246 (5 %)	21,2	48,3	37,9	58,1
HOTLROJO	246 (5 %)	22,6	52,7	44,3	63,8
ALEATORIO	246 (5 %)	5,0	5,0	5,0	5,0
ENPs	463 (9,4 %)	16,2	23,1	19,7	29,6
ZEPAs	1140 (23,2 %)	33,3	46,2	41,1	55,3

Tabla 2. Porcentaje del área de distribución de las especies incluido en las diferentes áreas seleccionadas. Se indica el número de cuadrículas incluidas en cada conjunto (entre paréntesis el porcentaje del área de estudio que suponen) (Nº de áreas), y los valores medios de los porcentajes de las áreas de distribución del conjunto de todas las especies (TOTAL), de las especies amenazadas a escala europea (DIR. AVES), de las amenazadas a escala nacional (LIBRO ROJO), y de las 15 especies más raras (véase Métodos para la definición de las categorías de amenaza).

Eficacia de las áreas protegidas

La red de ZEPAs consiguió representar a todas las especies estudiadas, pero no así la red de ENPs, que no incluyó al mosquitero musical (*Phylloscopus trochilus*), por otro lado una especie muy escasa en España y de distribución dispersa (Martí y Del Moral 2003) (Tabla 1). En promedio, ambos conjuntos de cuadrículas recogieron un mayor número de especies que selecciones al azar, aunque en un 58,3 y 39,7 % de las selecciones aleatorias obtendríamos el mismo o mayor número de especies que las recogidas en las cuadrículas con áreas protegidas, ENPs y ZEPAs respectivamente (Tabla 1). Sin embargo, las redes de áreas protegidas recogieron un mayor porcentaje, en promedio, del área de distribución de las especies (Tabla 2). Igualmente, los valores de los índices obtenidos en las aproximaciones cuantitativas (riqueza, rareza y amenaza), fueron mayores en las cuadrículas incluidas dentro de alguna de las figuras de protección que en aquellas que no lo estaban (con la excepción de la riqueza de especies en cuadrículas dentro y fuera de las ZEPAs) (Figuras 5a-d). Es importante señalar que las especies amenazadas, tanto a escala europea como nacional, se estuvieron mejor representadas que las no amenazadas, especialmente en las ZEPAs (Figura 5e-f). También las especies más raras estarían relativamente bien representadas en las redes de reservas. Sirva como ejemplo que un promedio del 29,6 y el 55,3 % del rango de distribución de las 15 especies más raras, estarían incluidos en la red de ENPs y ZEPAs, respectivamente (Tabla 2, Apéndice II).

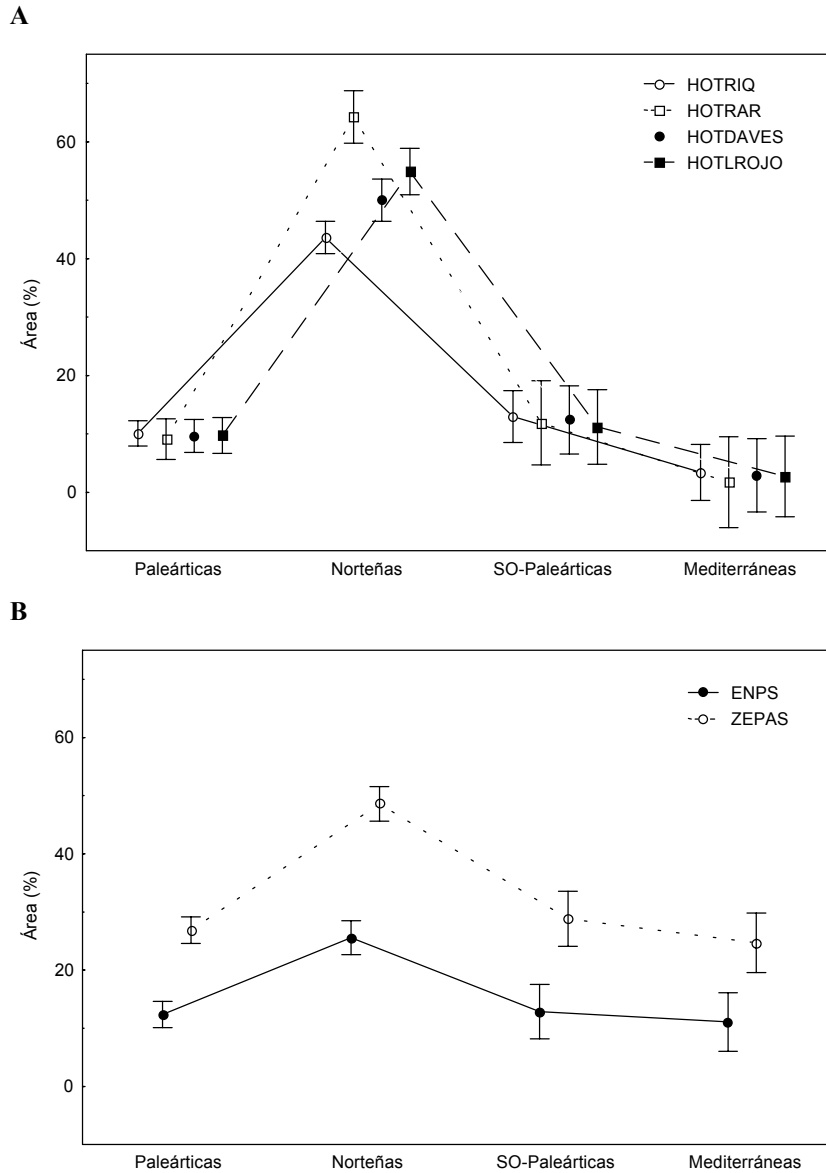


Figura 4. Porcentaje del área de distribución de las especies según grupos biogeográficos incluido en los diferentes conjuntos de cuadrículas estudiados (media $\pm$ d.e.). (A) Criterios de selección de cuadrículas con interés conservacionista (5 % del área de estudio), y (B) Redes de espacios protegidos. (Abreviaturas véase Tabla 1)

Sin embargo, al superponer las redes de áreas protegidas con la distribución de los índices cuantitativos obtenidos, encontramos cuadrículas relevantes para este grupo de especies, tanto en los índices de riqueza como en los de rareza y amenaza, que no estaban incluidas en cuadrículas protegidas (Figura 6). Dichos huecos resultaron menores en la red de ZEPAs que en la de ENPs, y la mayor parte de las cuadrículas prioritarias no incluidas en áreas protegidas se localizaron en el sector eurosiberiano de la Península.

Por otro lado, aunque la localización de las áreas protegidas no presenta un patrón espacial agregado en el norte como ocurría con las cuadrículas seleccionadas con los diferentes criterios cuantitativos, de nuevo encontramos un importante sesgo según la adscripción biogeográfica de las especies. El patrón en los porcentajes del rango de distribución incluido según grupos biogeográficos es parecido al observado en las aproximaciones cuantitativas (Figura 4): a pesar de que los porcentajes son muy variables según las especies (Apéndice II), vuelven a ser las especies de carácter norteño las mejor representadas en las redes de reservas existentes, mientras que las especies paleárticas, suroeste-paleárticas y las de carácter mediterráneo están peor representadas (Figura 4, Apéndice II). Sin embargo, las diferencias entre grupos son mucho menos acusadas.

DISCUSIÓN

Hotspots y distribución de las aves forestales ibéricas

Las áreas seleccionadas por su importancia para la conservación de las aves forestales en España, mediante los diferentes criterios cuantitativos empleados, son un claro reflejo de la respuesta de este grupo biológico a las condiciones de la Península ibérica, tanto actuales como históricas (Font 1983, Blondel y Aronson 1999). Todas las aproximaciones coinciden en asignar una especial importancia a los sectores más húmedos propios de la región eurosiberiana (Figura 2). La distribución de la riqueza de especies y de los índices de rareza y amenaza, reflejan la gradual pérdida de la calidad del hábitat para las aves forestales hacia las áreas más meridionales (Tellería y Santos 1993, 1994; Carrascal y Díaz 2003, Ramírez y Tellería 2003). Dicha pérdida no afecta de manera homogénea a todas las especies, sino que son las de carácter norteño las que parecen acusar más este proceso (Ramírez y Tellería 2003). Es precisamente este grupo el que conforma el grueso de las especies amenazadas (el 50 % y el 63 % de las amenazadas a escala nacional y europea, respectivamente), y de las especies raras (las 13 especies más raras son de distribución norteña) (Apéndice I). Esto, unido a los procesos históricos ocurridos en la cuenca mediterránea (Blondel y Aronson 1999), determina en gran medida la localización mayoritaria de las áreas prioritarias para la conservación de la avifauna forestal ibérica en el norte peninsular y la menor efectividad de dichas áreas para recoger a las especies más propias de ambientes mediterráneos. En este sentido, el progresivo calentamiento del clima actual no haría sino agudizar un síndrome iniciado en el Pleistoceno tardío con la retirada progresiva de los hielos y el desplazamiento del óptimo ecológico de los bosques caducifolios y de coníferas hacia el norte (Huntley 1993, Hewitt 1999). Por ello, parece que los esfuerzos en la conservación de las aves forestales en

España peninsular deberían ir dirigidos principalmente hacia estos sectores de la región eurosiberiana.

Sin embargo, la ubicación geográfica de la Península Ibérica en relación al resto de Europa podría tener importantes implicaciones ecológicas y evolutivas, que es necesario tener en cuenta para el diseño de las estrategias de conservación. Por un lado, las poblaciones situadas en el borde del área de distribución de una especie, como ocurre en estos enclaves eurosiberianos ibéricos con numerosas especies de aves forestales (Hagemeijer y Blair 1997), podrían sufrir procesos de inadaptación a las condiciones locales debido a un deterioro en la calidad del hábitat, disminuyendo su abundancia (Brown 1984) o su condición física (Carbonell y Tellería 1998). Esto los convertiría en áreas subóptimas o sumideros poblacionales en los que podría no ser tan adecuada la inversión de esfuerzos en su conservación (Lesica y Allendorf 1995, Dias 1996). Sin embargo, podría ocurrir un proceso contrario, en el cual, precisamente por ese deterioro en las condiciones ambientales, existiesen procesos de adaptación local que diesen lugar a poblaciones con una identidad propia, muy interesantes debido al aporte de diversidad que suponen. Algunos autores sugieren que, debido a esos procesos de adaptación, estas poblaciones de "borde" tendrían una mayor plasticidad, que las haría muy interesantes desde una perspectiva conservacionista ya que, debido a su mayor capacidad de adaptación, podrían responder mejor ante procesos de alteración del hábitat a gran escala como el cambio climático actual (Lesica y Allendorf 1995, Channell y Lomolino 2000). Igualmente, podría ocurrir que esas poblaciones tuviesen una importante singularidad histórica o biogeográfica. Sirva como ejemplo un caso concreto en nuestras latitudes: diversos estudios parecen indicar que especies comunes, como la curruca capirotada (*Sylvia atricapilla*) o el petirrojo (*Erithacus rubecula*), presentan poblaciones en el sur de Iberia (Sierras de Cádiz) con características morfológicas y genéticas propias que las diferencian del resto de las existentes en el Paleártico, y que podrían ser el origen de las poblaciones que actualmente encontramos en el resto del Paleártico (Tellería y Carbonell 1999, Pérez-Tris *et al.* 2000, Pérez-Tris *et al.*, *en prensa*). En este sentido, los bosques del extremo sur de la Península, que no fueron seleccionados en ninguna de las aproximaciones empleadas, constituirían escenarios con una gran importancia desde el punto de vista evolutivo y, por tanto, de la conservación. Es decir, no debe olvidarse la identidad taxonómica de las especies, así como de aspectos ecológicos y evolutivos más complejos, un aspecto difícil de implementar en los algoritmos utilizados en aproximaciones como la del presente trabajo.

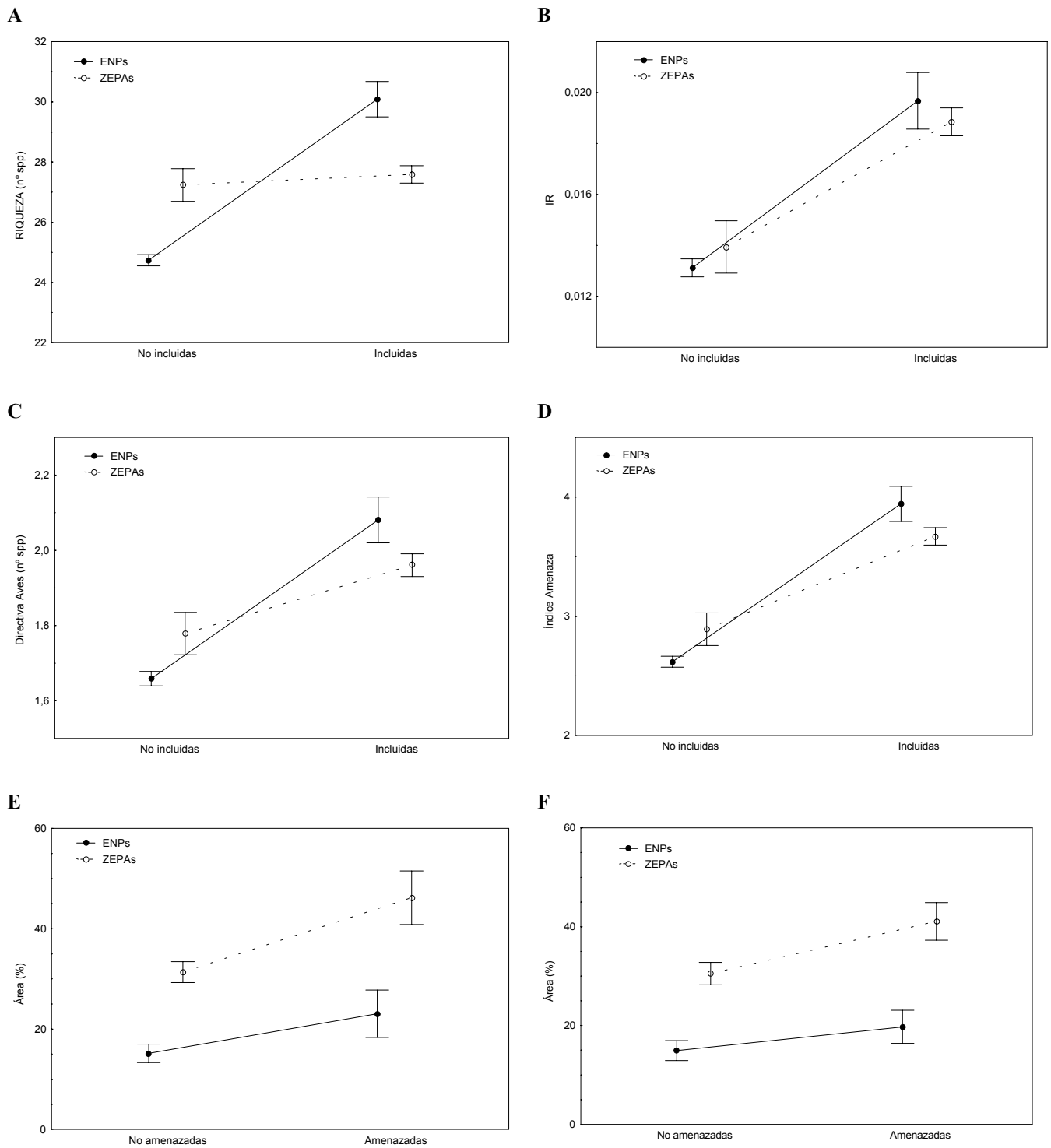


Figura 5. Eficacia de las redes de áreas protegidas para representar la diversidad de especies de aves forestales. Se indican los valores de cada uno de los índices obtenidos (media $\pm$ d.e.) en las cuadrículas incluidas en las áreas protegidas frente a las no incluidas (ENPs con círculos negros y ZEPAs con círculos vacíos): (A) Riqueza, (B) Índice de rareza, (C) Índice de Amenaza a escala europea, (D) Índice de Amenaza a escala nacional, (E) Porcentaje del área de distribución de las especies amenazadas a escala europea y (F) ídem a escala nacional (véase métodos para la definición de cada uno de los índices).

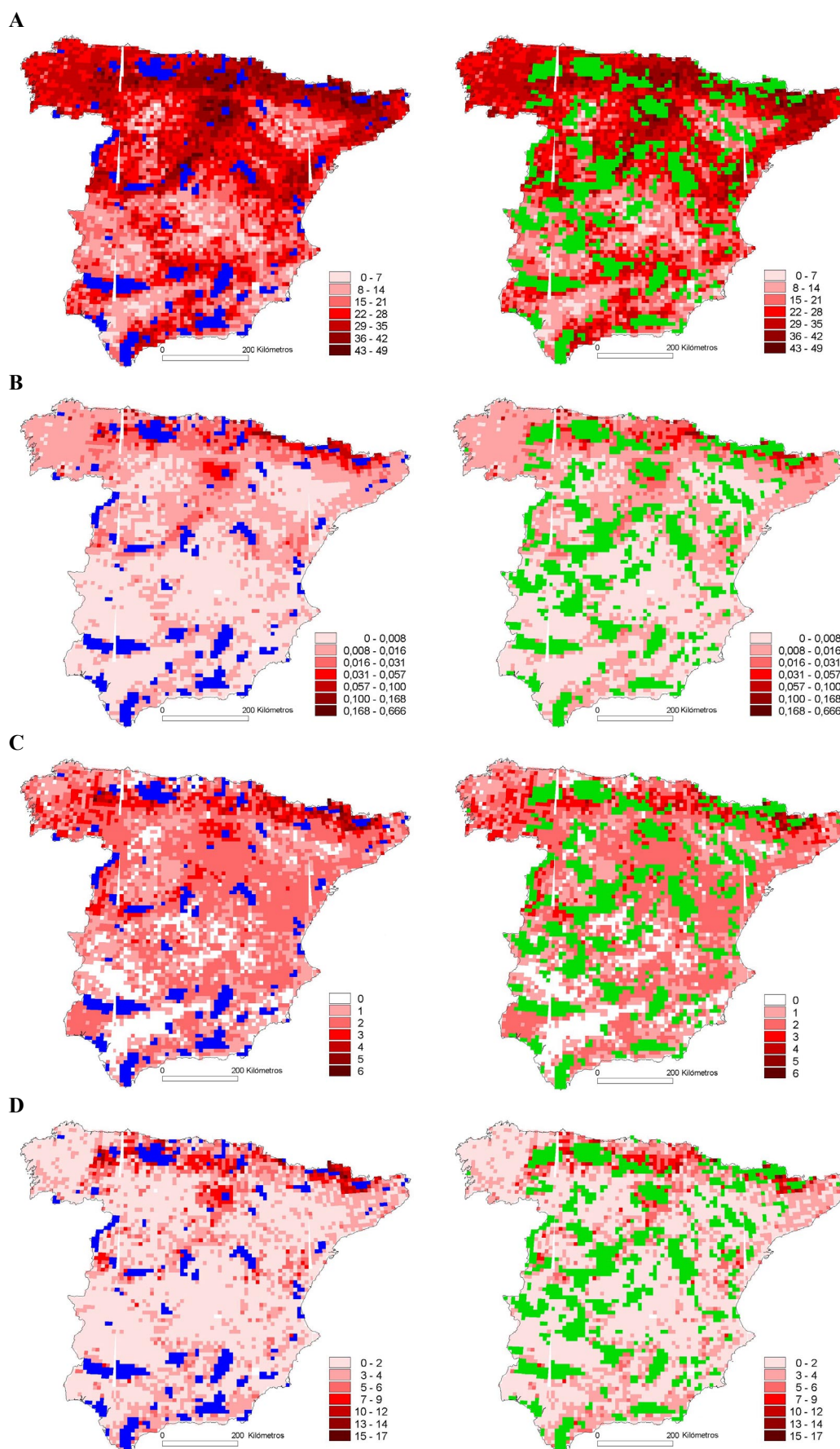


Figura 6. Solapamiento entre las cuadrículas incluidas en las redes de áreas protegidas (ENPs en azul, y ZEPAs en verde), y los índices obtenidos mediante cada una de las cuatro aproximaciones cuantitativas: A) Riqueza de especies, B) Índice de rareza, C) Especies amenazadas a escala europea, y D) Índice de amenaza a escala nacional.

Una excesiva atención hacia especies de carácter norteño, raras en España pero con una amplia representación en Europa (p. ej. *Phylloscopus trochilus* o *Certhia familiaris*), implicaría una menor atención al conjunto de especies propias de nuestras latitudes, como las especies mediterráneas, para los que la Península es especialmente relevante a escala continental (p. ej. *Sylvia undata* y *Lullula arborea*). La aplicación de diferentes criterios de amenaza según la escala de definición de los mismos (nacional vs continental) proporciona resultados diferentes a la hora de establecer prioridades de conservación, lo que condiciona la eficacia de los métodos basados en los criterios de amenaza o rareza (Gärdenfors 2001, Bonn *et al.* 2002). En el presente estudio las categorías de amenaza a escala continental y nacional coinciden en gran medida, aunque aparecen especies con diferente estatus de protección según los criterios aplicados (p. ej. *Phoenicurus phoenicurus*, *Sylvia undata* y *Lullula arborea*, la primera considerada como vulnerable a escala nacional pero no incluida como amenazada a escala europea, y las dos últimas consideradas como amenazadas a escala europea pero no catalogadas como amenazadas a escala nacional). Estas diferencias son mayores si comparamos dichos criterios de amenaza con los índices de rareza de las especies (que también podría utilizarse como un indicador del grado de amenaza de las especies a escala nacional). Teniendo en cuenta este último índice, de las 15 especies más raras en España, siete no se encuentran incluidas en ninguna de las categorías de amenaza a escala nacional, y diez no lo están a escala europea (Apéndice I). Esto origina la existencia de sesgos en los respectivos índices de amenaza según la aplicación de unos criterios u otros. Ante la ausencia de criterios explícitos de selección de reservas, estas incongruencias entre los distintos criterios de amenaza originan problemas como la declaración de áreas protegidas a escala nacional basadas en criterios continentales: llama la atención que el promedio de los porcentajes de las áreas de distribución de las especies incluidos en las redes de ENPs y ZEPAs sean ligeramente mayores para las especies amenazadas a escala europea que para las amenazadas a escala nacional (Tabla 2). Por ello, para la aplicación de las políticas nacionales y autonómicas de conservación, es necesario tener en cuenta tanto las escalas globales como la situación de las especies a menor escala, lo que no implica que los criterios de asignación de las especies a las diferentes categorías de protección deban ser muy diferentes, sino que se deben tratar de aplicar los mismos criterios pero adaptados a las distintas escalas de trabajo (Gärdenfors 2001).

Estos sesgos geográficos en la selección de áreas en regiones tan contrastadas como la Península Ibérica, se podrían reducir mediante la utilización de mecanismos basados en el criterio de *complementariedad* (Pressey *et al.* 1993, Williams *et al.* 1996). Para estudiar si

efectivamente se minimizarían estos sesgos, realizamos una aproximación mediante este procedimiento. Este método consiste en la selección del mínimo número de cuadrículas que albergan al menos una presencia de cada especie, lo que se realiza mediante un procedimiento iterativo de posibles combinaciones de áreas. Sin embargo, por limitaciones debidas a la complejidad creciente en el cálculo de los algoritmos necesarios, no llegamos a seleccionar el 5 % del área de estudio, sino que sólo aplicamos este procedimiento hasta obtener al menos cinco presencias de todas las especies (no tuvimos en cuenta el mosquitero silbador *Phylloscopus sibilatrix*, ya que únicamente está presente en dos cuadrículas). Aunque sólo es una aproximación preliminar, los resultados son bastante indicativos: únicamente fueron necesarias 5 cuadrículas para obtener al menos una presencia de cada especie (con las otras aproximaciones empleadas fueron necesarias entre 169 y 256 cuadrículas), y con sólo 26 cuadrículas obtuvimos al menos cinco presencias de cada una de las 60 especies. Además, la distribución de las cuadrículas seleccionadas aparece más repartida, lo que parece indicar que este procedimiento reduciría los sesgos geográficos observados anteriormente (Figura 7). Sin embargo, a pesar de la mayor eficacia de los métodos de selección basados en este criterio (Pressey *et al.* 1993, Williams *et al.* 1996, Reid 1998, Araújo 1999, Rodrigues *et al.* 2000a), estos también presentan limitaciones, ya que tienden a seleccionar áreas situadas en los extremos del área de distribución de las especies (Araújo y Williams 2001).

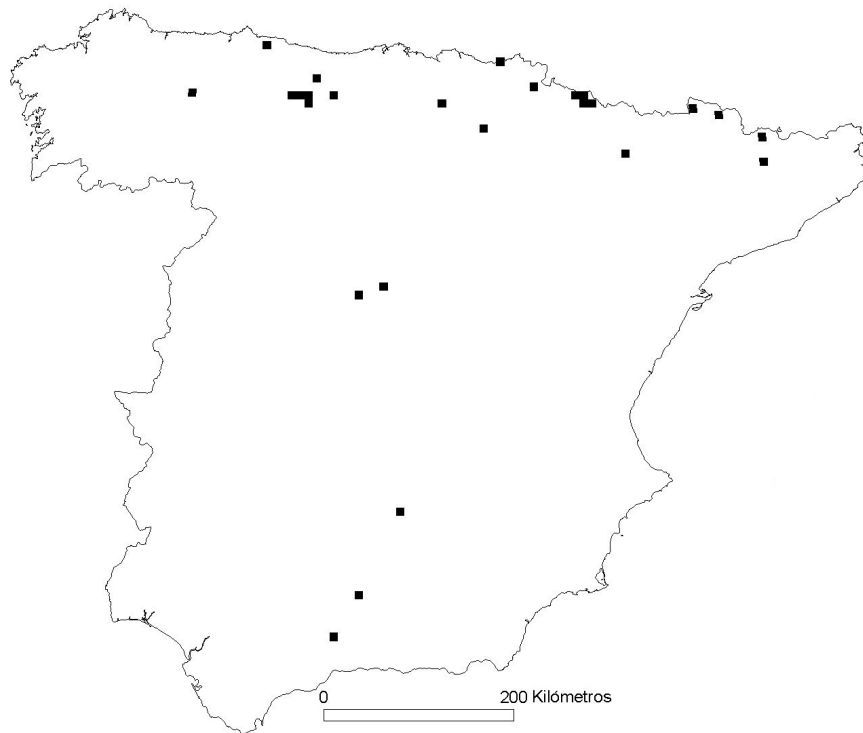


Figura 7. Cuadrículas seleccionadas mediante el criterio de la complementariedad que recogen al menos cinco presencias de cada especie.

Las redes de áreas protegidas: ENPs y ZEPAs

El solapamiento de las redes de reservas con los mapas de los diferentes índices obtenidos muestra la existencia de cuadrículas prioritarias sin proteger. Una razón obvia es la limitación en los recursos dedicados a la conservación, por lo que no es posible conservar todo lo que quisiéramos y, además, es necesario repartir esos recursos al resto de grupos de aves y a muchos otros organismos, algo especialmente notable en el caso de la red de ENPs. Las diferencias en los criterios de amenaza aplicados según la escala también explicarían estos huecos, como hemos mencionado más arriba. A pesar de que las ZEPAs están creadas exclusivamente para la conservación de las aves y sus hábitats, otra de las causas podría ser el hecho de que muchas de ellas se hayan definido sobre ENPs creados previamente, sin la existencia de unos criterios explícitos de selección de áreas que favorecieran a las aves forestales. No obstante, tanto la red de ENPs como la de ZEPAs parecen ser eficaces a la hora de incluir a las aves forestales ibéricas, especialmente aquellas más raras o amenazadas, algo siempre deseable ya que este grupo de especies constituyen uno de los objetivos prioritarios en cualquier estrategia de conservación (Bibby *et al.* 1992, Bonn *et al.* 2002). Las ZEPAs son las que proporcionan una mejor cobertura para el grupo de aves estudiado, debido tanto a la mayor superficie que incluyen (unos 76.100 km² frente a los 31.400 km² de los ENPs), como a los criterios que las definen. Es lógico esperar que las áreas diseñadas para la conservación de las aves (incluso cuando no lo sean específicamente para las aves forestales), sean más eficaces que aquellas que son definidas con criterios diferentes (como ocurre con los ENPs, cuyos objetivos son mucho más amplios). Sin embargo, la existencia de esos huecos que no son cubiertos por ninguna de las redes de espacios protegidos, debe ser tenido en cuenta a la hora de diseñar estrategias de conservación futuras para este grupo de especies. Por ejemplo, para la localización de nuevas áreas protegidas a añadir a las redes de reservas existentes, o la creación de corredores entre reservas.

Los sesgos geográficos observados en las aproximaciones cuantitativas son mucho menores en las redes de reservas (Figura 4). Esto es debido a que las áreas protegidas estudiadas están definidas para un conjunto más amplio de especies (no sólo las aves forestales), con requerimientos muy diversos, por lo que la distribución de las cuadrículas incluidas en ellas es mucho más amplia, de modo que la probabilidad de recoger especies de diferentes orígenes biogeográficos es mayor. En este caso, el mayor porcentaje del área de distribución de las especies norteñas incluido en las áreas protegidas, sería debido al menor número de cuadrículas que ocupan. Las especies norteñas están presentes en un promedio de 403 cuadrículas, frente a las 1989 de las mediterráneas, 2698 de las paleárticas y 2837 de las

suroeste-paleárticas, por lo que resulta mucho más fácil recoger un mayor porcentaje de las primeras (p. ej. para recoger un 25 % del área de distribución de las especies norteadas serían necesarias 101 cuadrículas, mientras que para obtener el mismo porcentaje de las especies mediterráneas harían falta 497).

No obstante, aunque se trata de una aproximación preliminar, es conveniente señalar que la metodología empleada en el presente trabajo presenta ciertas limitaciones. En primer lugar, la presencia de una especie en una cuadrícula no implica que se encuentre dentro de la superficie protegida en aquellos casos en los que la totalidad de la cuadrícula no se encuentre protegida. Por otro lado, la coincidencia espacial de las áreas protegidas y las áreas de interés sólo supone una protección potencial si no va acompañada de medidas explícitas de conservación (Seoane *et al.* 2002).

Conclusiones

Los resultados obtenidos en este trabajo permiten apuntar una serie de ideas sobre algunas de las posibles necesidades futuras para el correcto funcionamiento de las áreas protegidas. En primer lugar, parece obvia la necesidad de seguir ampliando las actuales redes de áreas protegidas, así como el desarrollo de herramientas que permitan valorar la eficacia de la red actual. En segundo lugar, habría que incorporar, tanto a los criterios de selección de reservas como a las herramientas dirigidas a su seguimiento, nuevas aproximaciones que mejoren su eficacia. La mayoría de los métodos cuantitativos propuestos para la selección de áreas para la conservación, como los utilizados en el presente estudio, no incluyen criterios explícitos de persistencia o vulnerabilidad de las poblaciones o especies que acogen (Rodrigues *et al.* 2000b), algo especialmente importante en organismos que, como las aves forestales en España, han sufrido un acusado proceso de reducción y fragmentación de su área de distribución. Entre las asignaturas pendientes con respecto a la localización de reservas y a la valoración de su utilidad se encuentra el estudio del periodo invernal, especialmente para el caso de las aves debido a su gran movilidad y a la gran relevancia de los movimientos migratorios. La excepcional importancia de la Península Ibérica para la invernada de gran número de aves (Moreau 1972, Tellería 1988) y la importancia de este periodo en su ciclo anual y en la regulación de sus poblaciones (Baillie y Peach 1992, Thompson *et al.* 2001), hace necesario el desarrollo de planes dirigidos a cuantificar este fenómeno, empezando por la realización de atlas de distribución invernal, a partir de los cuales se puedan establecer estrategias efectivas de conservación.

Agradecimientos

Txuso García y Roberto Carbonell proporcionaron valiosos comentarios y estimulantes sugerencias que mejoraron notablemente el manuscrito original. Alberto Madroño cedió amablemente los datos correspondientes a las categorías de amenaza del nuevo Libro Rojo de las aves de España. La Dirección General de Conservación de la Naturaleza (Ministerio de Medio Ambiente), proporcionó los datos de distribución de especies y áreas protegidas. A todos los voluntarios que con su esfuerzo han hecho posible la obtención de esta ingente cantidad de datos.

BIBLIOGRAFÍA

- Araújo, M.B. 1999. Distribution patterns of biodiversity and the design of a representative reserve network in Portugal. *Diversity & Distribution*, 5: 151-163.
- Araújo, M.B. y Humphries, C.J. 2001. Would environmental diversity be a good surrogate for species diversity?. *Ecography*, 24: 103-110.
- Araújo, M.B. y Williams, P.H. 2001. The bias of complementarity hotspots towards marginal populations. *Conservation Biology*, 15: 1710-1720.
- Baillie, S.R. y Peach, W.J. 1992. Population limitation in Palaearctic-African migrant passerines. *Ibis*, 134 (suppl.1): 120-132.
- Bibby, C. J., Collar, N. J., Crosby, M. J., Heath, M. F., Imboden, C., Johnson, T. H., Long, A. J., Stattersfield, A. J. y Thirgood, S. J. 1992. *Putting Biodiversity on the Map: priority areas for global conservation*. International Council for Bird Preservation, Cambridge.
- Blondel, J. y Aronson, J. 1999. *Biology and wildlife of the Mediterranean region*. Oxford University Press, Oxford.
- Bonn, A., Rodrigues, A.S.L. y Gaston, K. 2002. Threatened and endemic species: are they good indicators of patterns of biodiversity on a national scale?. *Ecology Letters*, 5: 733-741.
- Brown, J.H. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *American Naturalist*, 124: 253-279.
- Carbonell, R. y Tellería, J.L. 1998. Increased asymmetry of tarsus-length in three populations of Blackcaps *Sylvia atricapilla* as related to proximity to range boundary. *Ibis*, 140: 331-333.
- Carrascal, L.M. y Díaz, L. 2003. Asociación entre distribución continental y regional. Análisis con la avifauna forestal y de medios arbolados de la Península Ibérica. *Graellsia*, 59: 179-207.

- Castro, I., Moreno, J.C., Humphries, C.J. y Williams, P.H. 1997. Strengthening the Natural and National Park system of Iberia to conserve vascular plants. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 121: 189-206.
- Curnutt, J., Lockwood, J., Luh, H-K., Nott, P. y Rusell, G. 1994. Hotspots and species diversity. *Nature*, 367: 326-327.
- Channell, R. y Lomolino, M.V. 2000. Dynamic biogeography and conservation of endangered species. *Nature*, 403: 84-86.
- De la Montaña, E. y Rey Benayas, J.M. 2002. ¿Coinciden los espacios protegidos con las áreas relevantes de diversidad de herpetofauna en España peninsular y Baleares?. *Ecosistemas*, 11(2).
- Dias, P.C. 1996. Sources and sinks in population biology. *Trends in Ecology and Evolution*, 11: 326-330.
- Directiva 79/409/CEE del Consejo relativa a la conservación de las aves silvestres. Diario Oficial, 25-4-1979.
- Directiva 92/43/CEE del Consejo relativa a la conservación de los hábitats naturales y de la fauna y flora silvestres. Diario Oficial, 21-5-1992.
- Dobson, A.P., Rodríguez, J.P., Roberts, W.M. y Wilcove, D.S. 1997. Geographic distribution of endangered species in the United States. *Science*, 275: 550-553.
- Faith, D.P. y Walker, P.A. 1996. Integrating conservation development: incorporating vulnerability into biodiversity-assessment of areas. *Biodiversity & Conservation*, 5: 417-429.
- Font, I. 1983. *Climatología de España y Portugal*. Instituto Nacional de Meteorología, Madrid.
- Gärdenfors, U. 2001. Classifying threatened species at national versus global levels. *Trends in Ecology and Evolution*, 16: 511-516.
- Gaston, K. J. 1996. *Biodiversity: A Biology of Numbers and Difference*. Blackwell Science, Oxford.
- Hagemeijer, W. y Blair, M.J. 1997. *The EBCC Atlas of European Breeding Birds*. T & AD Poyser, London.
- Hewitt, G.M., 1999. Post-glacial re-colonization of European biota. *Biological Journal of the Linnean Society*, 68: 87-112.
- Huntley, B. 1993. Species-richness in north-temperate zone forests. *Journal of Biogeography*, 20: 163-180.

- Kerr, J. T. 1997. Species richness, endemism, and the choice of areas for conservation. *Conservation Biology*, 11: 1094-1100.
- Lawton, J.H. 1996. Population abundances, geographic ranges and conservation: 1994 Witherby Lecture. *Bird Study*, 43: 3-19.
- Lesica, P. y Allendorf, F.W. 1995. When are peripheral populations valuable for conservation? *Conservation Biology*, 9: 753-760.
- Loidi, J. 1999. Preserving biodiversity in the European Union: the Habitats Directive and its application in Spain. *Plant Biosystems*, 133: 99-106.
- Lozano, F.D., Moreno, J.C. y Ollero, H. 2003. Rarity and threat relationships in the conservation planning of Iberian flora. *Biodiversity & Conservation*, 12: 1861-1882.
- Madroño, A. (ed.). *Libro Rojo de las Aves de España*. SEO/Birdlife-MIMA, Madrid (en prensa).
- Margules, C.R. y Pressey, R.L. 2000. Systematic conservation planning. *Nature* 405: 243-253.
- Martí, R. y Del Moral, J.C. 2003. Atlas de las aves reproductoras de España. Dirección General de Conservación de la Naturaleza – SEO. Madrid.
- Moreau, R.E. 1972. *The Palaearctic-African bird migration systems*. Academic Press, Londres.
- Myers, N. 1988. Threatened biotas: “Hotspots” in tropical forests. *Environmentalist*, 8: 187-208.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A.B. y Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403: 853-858.
- Pérez-Tris, J., Carbonell, R. y Tellería, J.L. 2000. Abundance distribution, morphological variation and juvenile condition of robins, *Erithacus rubecula* (L.), in their Mediterranean range boundary. *Journal of Biogeography*, 27: 879-888.
- Prendergast, J.R., Quinn, M.R., Lawton, J.H., Eversham, B.C. y D.W. Gibbons. 1993. Rare species, the coincidence of diversity hotspots and conservation strategies. *Nature*, 365: 335-337.
- Prendergast, J.R. y Eversham, B.C. 1997. Species richness covariance in higher Taxa: empirical tests of the biodiversity indicator concept. *Ecography*, 20: 210-216.
- Pressey, R.L., Humphries, C.J., Margules, C.R., Vane-Wright, R.I. y Williams, P.H. 1993. Beyond opportunism: key principles for systematic reserve selection. *Trends in Ecology and Evolution*, 8: 124-128.

- Ramírez, A. 2000. Utilidad de las aves como indicadores de la riqueza específica regional de otros taxones. *Ardeola*, 47: 221-226.
- Ramírez, A. y Tellería, J.L. 2003. Efectos geográficos y ambientales sobre la distribución de las aves forestales ibéricas. *Graellsia*, 59: 219-231.
- Reid, W.V. 1998. Biodiversity hotspots. *Trends in Ecology and Evolution*, 13: 275-280.
- Rey Benayas, J.M. y De la Montaña, E. 2003. Identifying areas of high-value vertebrate diversity for strengthening conservation. *Biological Conservation*, 114: 357-370.
- Rodrigues, A.S.L., Cerdeira, J.O. y Gaston, K.J. 2000a. Flexibility, efficiency, and accountability: adapting reserve selection algorithms to more complex conservation problems. *Ecography*, 23: 565-574.
- Rodrigues, A.S.L., Gaston, K.J. y Gregory, R.D. 2000b. Using presence-absence data to establish reserve selection procedures that are robust to temporal species turnover. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 267: 897-902.
- Scott, J.M., Davis, F., Csuti, B., Noss, R., Butterfield, B., Groves, C., Anderson, H., Caicco, S., D'Erchia, F., Edwards, T.C., Ulliman, J. y Wright, G. 1993. Gap analysis: a geographic approach to protection of biological diversity. *Wildlife Monographs* 123.
- Seoane, J., Pérez-Tris, J. y Ramírez, A. 2002. Avifauna invernante en Madrid. Biogeografía y Conservación. En: Del Moral, J.C., Molina, B., De la Puente, J. y Pérez-Tris, J. (eds.) *Atlas de las Aves Invernantes de Madrid 1999-2001*. SEO-Monticola y Comunidad de Madrid. Madrid.
- Tellería, J.L. 1992. Gestión forestal y conservación de las aves en España peninsular. *Ardeola*, 39: 99-114.
- Tellería, J.L. y Santos, T. 1993. Distributional pattern of insectivorous passerines in the Iberian forests: does abundance decrease near the border?. *Journal of Biogeography*, 20: 235-240.
- Tellería, J.L. y Santos, T. 1994. Factors involved in the distribution of forest birds in the Iberian Peninsula. *Bird Study*, 41. 161-169.
- Tellería, J.L. y Carbonell, R. 1999. Morphometric variation of five Iberian Blackcap *Sylvia atricapilla* populations. *Journal of Avian Biology*, 30. 63-71.
- Thompson, B.C., Hughes, M.A. y Anderson, M.C. 2001. Effects of including non-breeding bird species on predicted bird distributions for conservation planning in New Mexico. *Biological Conservation* 100: 229-242.

- Tucker, G.M. y Evans, M.I. 1997. *Habitats for birds in Europe: a conservation strategy for the wider environment*. Birdlife International (Birdlife Conservation series nº 6). Cambridge, Reino Unido.
- UICN. 2001. Categorías y Criterios de la Lista Roja de la UICN: Versión 3.1. Comisión de Supervivencia de Especies de la UICN. Gland, Suiza. 33 pp. (véase http://www.redlist.org/info/categories_criteria2001.html).
- Van Jaarsveld, A.S., Freitag, S., Chown, S.L., Muller, C., Koch, S., Hull, H., Bellamy, C., Krüger, M., Endrödy-Yanga, S., Mansell, M. W. y Scholtz, C.H. 1998. Biodiversity assessment and conservation strategies. *Science*, 279: 2106-2108.
- Williams, P., Gibbons, D., Margules, C., Rebelo, A., Humphries, C. y Pressey, R. 1996. A comparison of richness hotspots, rarity hotspots, and complementary areas for conserving diversity of British birds. *Conservation Biology*, 10: 155-174.
- Williams, P.H. y Gaston, K.J. 1998. Biodiversity indicators: graphical techniques, smothing and searching for what makes relationships work. *Ecography*, 21: 551-560.

Apéndice I

ESPECIE	TOTAL (n = 4911)	RAREZA	LIBRO ROJO	Dir. AVES	Grupo Biogeográfico
<i>Pernis apivorus</i>	651	0,00154	LC	I	P
<i>Accipiter gentilis</i>	2040	0,00049	LC		P
<i>Accipiter nisus</i>	2176	0,00046	LC		P
<i>Tetrao urogallus</i>	133	0,00752	EN	I	N
<i>Scolopax rusticola</i>	184	0,00543	LC		N
<i>Strix aluco</i>	2519	0,00040	NE		P
<i>Aegolius funereus</i>	45	0,02222	NT	I	N
<i>Jynx torquilla</i>	1737	0,00058	DD		P
<i>Picus viridis</i>	4144	0,00024	NE		P
<i>Dryocopus martius</i>	255	0,00392	LC	I	N
<i>Dendrocopos major</i>	2970	0,00034	NE		P
<i>Dendrocopos medius</i>	57	0,01754	NT	I	N
<i>Dendrocopos leucotos</i>	11	0,09091	VU	I	N
<i>Dendrocopos minor</i>	413	0,00242	LC		P
<i>Lullula arborea</i>	3386	0,00030	NE	I	SW
<i>Anthus trivialis</i>	1204	0,00083	NE		N
<i>Troglodytes troglodytes</i>	3453	0,00029	NE		P
<i>Erithacus rubecula</i>	2856	0,00035	NE		P
<i>Luscinia megarhynchos</i>	3981	0,00025	NE		SW
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	480	0,00208	VU		P
<i>Turdus torquatus</i>	94	0,01064	LC		N
<i>Turdus merula</i>	4740	0,00021	NE		P
<i>Turdus philomelos</i>	1521	0,00066	NE		N
<i>Turdus viscivorus</i>	3225	0,00031	NE		P
<i>Hippolais pallida</i>	401	0,00249	NT		M
<i>Hippolais polyglotta</i>	3727	0,00027	NE		SW
<i>Sylvia undata</i>	3358	0,00030	NE	I	M
<i>Sylvia cantillans</i>	2583	0,00039	NE		M
<i>Sylvia melanocephala</i>	2877	0,00035	NE		M
<i>Sylvia hortensis</i>	1506	0,00066	LC		M
<i>Sylvia communis</i>	1723	0,00058	NE		P
<i>Sylvia borin</i>	1569	0,00064	NE		N
<i>Sylvia atricapilla</i>	3223	0,00031	NE		P
<i>Phylloscopus bonelli</i>	2462	0,00041	NE		SW
<i>Phylloscopus sibilatrix</i>	2	0,50000	NE		N
<i>Phylloscopus collybita</i>	1917	0,00052	NE		P
<i>Phylloscopus trochilus</i>	17	0,05882	NT		N
<i>Regulus regulus</i>	342	0,00292	NE		N
<i>Regulus ignicapillus</i>	2195	0,00046	NE		SW
<i>Muscicapa striata</i>	1980	0,00051	LC		P
<i>Ficedula hypoleuca</i>	398	0,00251	NE		N
<i>Aegithalos caudatus</i>	3502	0,00029	NE		P
<i>Parus palustris</i>	364	0,00275	NE		N
<i>Parus cristatus</i>	2380	0,00042	NE		P
<i>Parus ater</i>	2365	0,00042	NE		P
<i>Parus caeruleus</i>	4059	0,00025	NE		P
<i>Parus major</i>	4652	0,00021	NE		P
<i>Sitta europaea</i>	1638	0,00061	NE		P
<i>Certhia familiaris</i>	122	0,00820	NE		N
<i>Certhia brachydactyla</i>	3743	0,00027	NE		SW
<i>Oriolus oriolus</i>	3720	0,00027	NE		P
<i>Garrulus glandarius</i>	3125	0,00032	NE		P
<i>Cyanopica cyana</i>	1209	0,00083	NE		M
<i>Fringilla coelebs</i>	4236	0,00024	NE		P
<i>Serinus serinus</i>	4785	0,00021	NE		P
<i>Serinus citrinella</i>	371	0,00270	NE		SW
<i>Carduelis chloris</i>	4503	0,00022	NE		P
<i>Carduelis spinus</i>	69	0,01449	NE		N
<i>Loxia curvirostra</i>	1083	0,00092	NE		P
<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	876	0,00114	NE		N
<i>Coccothraustes coccothraustes</i>	644	0,00155	NE		P

Apéndice I. Especies incluidas en el presente estudio. Se indican el número de cuadrículas ocupadas (TOTAL), la rareza (medida como el inverso del número de cuadrículas ocupadas), el estatus de protección nacional (LIBRO ROJO) (NE: no evaluado, DD: datos insuficientes, LC: preocupación menor, NT: casi amenazada, VU: vulnerable y EN: en peligro) y europeo (Directiva AVES) (I: especies incluidas en el Anexo I de la Directiva Aves), y el grupo biogeográfico al que pertenece cada una (P: Paleárticas, N: Norteñas, SW: Suroeste-Paleárticas, y M: Mediterráneas) (obtenido a partir de Hagemeijer y Blair 1997, véase Ramírez y Tellería 2003).

Apéndice II

ESPECIE	HOTRIQ (n = 246)	HOTRAR (n = 246)	HOTDAVES (n = 246)	HOTLROJO (n = 246)	ALEATORIO (n = 246)	ZEPAs (n = 1140)	ENPs (n = 463)
<i>Pernis apivorus</i>	29,49	25,19	32,10	27,04	5,00 ± 0,80	30,72	14,75
<i>Accipiter gentilis</i>	10,39	9,17	9,61	10,05	5,01 ± 0,37	30,59	14,12
<i>Accipiter nisus</i>	10,48	9,33	9,70	9,97	5,00 ± 0,35	26,61	12,87
<i>Tetrao urogallus</i>	56,39	84,21	75,94	85,71	5,04 ± 1,88	66,92	30,83
<i>Scolopax rusticola</i>	56,52	66,30	58,70	62,50	5,01 ± 1,60	59,78	22,83
<i>Strix aluco</i>	9,65	9,13	9,25	9,17	5,01 ± 0,30	26,72	13,02
<i>Aegolius funereus</i>	68,89	100,00	82,22	93,33	4,99 ± 3,22	64,44	31,11
<i>Jynx torquilla</i>	12,44	9,84	11,69	10,31	5,01 ± 0,43	23,49	9,38
<i>Picus viridis</i>	5,91	5,82	5,89	5,82	5,01 ± 0,13	23,00	9,68
<i>Dryocopus martius</i>	43,53	63,14	57,25	51,37	5,03 ± 1,35	52,16	26,27
<i>Dendrocopos major</i>	8,28	8,18	8,28	8,15	5,01 ± 0,25	26,46	11,55
<i>Dendrocopos medius</i>	70,18	98,25	80,70	89,47	4,99 ± 2,82	59,65	50,88
<i>Dendrocopos leucotos</i>	36,36	100,00	45,45	63,64	4,93 ± 6,56	45,45	9,09
<i>Dendrocopos minor</i>	15,98	12,35	13,56	15,98	5,01 ± 1,04	24,94	15,01
<i>Lullula arborea</i>	6,50	4,78	6,35	5,32	5,01 ± 0,21	25,72	10,48
<i>Anthus trivialis</i>	18,79	18,20	18,12	17,62	5,01 ± 0,55	22,78	9,39
<i>Troglodytes troglodytes</i>	7,13	7,13	7,13	7,10	5,01 ± 0,20	25,35	11,67
<i>Erithacus rubecula</i>	8,62	8,58	8,62	8,58	5,00 ± 0,27	27,15	12,57
<i>Luscinia megarhynchos</i>	5,12	3,89	5,00	4,25	5,01 ± 0,15	23,91	9,82
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	23,75	23,54	19,79	32,08	5,01 ± 0,95	40,83	18,96
<i>Turdus torquatus</i>	64,89	90,43	73,40	77,66	5,03 ± 2,27	67,02	30,85
<i>Turdus merula</i>	5,19	5,19	5,19	5,19	5,01 ± 0,06	23,32	9,69
<i>Turdus philomelos</i>	15,78	15,71	15,78	14,99	5,01 ± 0,48	22,29	10,26
<i>Turdus viscivorus</i>	7,63	7,41	7,57	7,35	5,01 ± 0,22	26,91	11,94
<i>Hippolais pallida</i>	0,25	0,00	0,25	1,50	5,02 ± 1,04	18,45	13,22
<i>Hippolais polyglotta</i>	4,78	3,25	4,21	3,89	5,00 ± 0,18	21,22	9,28
<i>Sylvia undata</i>	6,08	4,85	6,19	5,36	5,01 ± 0,21	24,45	10,99
<i>Sylvia cantillans</i>	4,88	2,67	4,41	3,52	5,02 ± 0,29	25,32	9,64
<i>Sylvia melanocephala</i>	1,91	0,42	1,53	1,01	5,01 ± 0,26	22,95	10,61
<i>Sylvia hortensis</i>	4,78	1,99	4,12	3,45	5,01 ± 0,47	27,03	11,16
<i>Sylvia communis</i>	11,72	8,82	11,14	9,75	5,01 ± 0,43	24,96	10,39
<i>Sylvia borin</i>	15,24	13,71	14,80	13,65	5,00 ± 0,46	25,89	9,89
<i>Sylvia atricapilla</i>	7,60	7,57	7,60	7,60	5,01 ± 0,23	25,01	11,57
<i>Phylloscopus bonelli</i>	9,59	7,96	9,22	8,53	5,01 ± 0,31	27,42	12,14
<i>Phylloscopus sibilatrix</i>	50,00	100,00	100,00	100,00	5,09 ± 15,58	100,00	100,00
<i>Phylloscopus collybita</i>	12,73	12,27	12,37	11,80	5,01 ± 0,39	24,43	10,91
<i>Phylloscopus trochilus</i>	35,29	100,00	35,29	76,47	5,06 ± 5,31	17,65	0,00
<i>Regulus regulus</i>	47,80	53,08	47,51	46,04	5,03 ± 1,13	52,49	22,58
<i>Regulus ignicapillus</i>	11,21	10,98	11,12	10,71	5,00 ± 0,35	27,26	12,85
<i>Muscicapa striata</i>	8,23	7,27	7,73	8,23	5,00 ± 0,38	25,10	13,79
<i>Ficedula hypoleuca</i>	28,64	23,12	24,12	23,62	5,01 ± 1,04	43,97	16,58
<i>Aegithalos caudatus</i>	7,02	6,85	6,94	6,91	5,01 ± 0,20	25,24	11,25
<i>Parus palustris</i>	42,86	49,73	43,68	43,68	4,99 ± 1,11	42,31	22,53
<i>Parus cristatus</i>	10,05	9,75	9,92	9,67	5,01 ± 0,32	28,96	14,08
<i>Parus ater</i>	10,32	10,41	10,28	10,03	5,01 ± 0,32	25,80	11,51
<i>Parus caeruleus</i>	6,04	5,99	6,04	6,01	5,01 ± 0,14	24,56	10,45
<i>Parus major</i>	5,29	5,27	5,27	5,27	5,01 ± 0,07	23,45	9,76
<i>Sitta europaea</i>	14,84	14,65	14,59	14,35	5,02 ± 0,44	34,74	17,03
<i>Certhia familiaris</i>	65,57	90,98	67,21	69,67	5,02 ± 1,98	67,21	33,61
<i>Certhia brachydactyla</i>	6,57	6,39	6,55	6,52	5,01 ± 0,18	24,88	11,14
<i>Oriolus oriolus</i>	4,38	2,88	3,90	3,41	5,01 ± 0,18	21,91	8,58
<i>Garrulus glandarius</i>	7,87	7,87	7,87	7,84	5,01 ± 0,24	26,34	12,45
<i>Cyanopica cyana</i>	2,56	0,41	0,99	1,49	5,02 ± 0,55	29,94	10,84
<i>Fringilla coelebs</i>	5,81	5,81	5,81	5,81	5,01 ± 0,12	24,77	10,25
<i>Serinus serinus</i>	5,14	5,10	5,14	5,10	5,01 ± 0,05	23,10	9,62
<i>Serinus citrinella</i>	47,03	45,95	44,32	39,19	5,01 ± 1,10	51,35	24,32
<i>Carduelis chloris</i>	5,22	4,66	5,04	4,89	5,01 ± 0,09	22,01	9,15
<i>Carduelis spinus</i>	44,93	63,77	36,23	34,78	5,04 ± 2,67	39,13	21,74
<i>Loxia curvirostra</i>	15,70	13,39	14,22	12,37	5,01 ± 0,57	32,23	15,42
<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	23,63	26,26	23,86	24,32	5,00 ± 0,67	25,23	11,53
<i>Coccothraustes coccothraustes</i>	9,78	4,04	7,45	6,37	5,02 ± 0,81	37,73	19,88
Media ± d.e.	19,7 ± 19,5	25,0 ± 31,8	21,2 ± 24,2	22,6 ± 26,9	5,01 ± 1,09	16,2 ± 13,5	33,3 ± 15,8

Apéndice II. Porcentaje del total del área de distribución de cada una de las especies incluido en los diferentes conjuntos de cuadrículas seleccionados. HOTRIQ (Hotspots de riqueza), HOTRAR (Hotspots de rareza), HOTDAVES (Hotspots de especies amenazadas según la Directiva Aves), HOTLROJO (Hotspots de especies amenazadas según el Libro Rojo de las Aves de España), ALEATORIO (media $\pm$ d.e. de 5.000 simulaciones de selecciones al azar), ZEPAs (cuadrículas con más de un 20 % de superficie incluida en ZEPAs) y ENPs (cuadrículas con más de un 20 % de superficie incluida en ENPs). Entre paréntesis se indica el número de cuadrículas seleccionadas con cada uno de los métodos. En **negrita** se señalan aquellas especies incluidas en el Anexo I de la Directiva Aves, y en *cursiva* aquellas consideradas como amenazadas según el Libro Rojo de las Aves de España. Para una descripción detallada de los diferentes criterios véase Métodos.

Efectos de la altitud, estructura del bosque y biología de las especies sobre la estacionalidad de las comunidades de aves forestales ibéricas

Resumen

En este capítulo, mediante una extensa revisión de censos en ambientes forestales, estudiamos la respuesta de las comunidades de aves forestales a una de las principales características ambientales de la Península Ibérica: la estacionalidad. La notable variación altitudinal de esta región da lugar a gradientes ambientales que parecen distorsionar el papel de la latitud a escala continental en la regulación de las poblaciones de aves. Investigamos si las comunidades de pájaros de los bosques ibéricos sufren importantes ajustes numéricos estacionales relacionados con la biología de las especies que las componen, la ubicación altitudinal, su localización geográfica, las condiciones climáticas y el tipo de vegetación. La altitud aparece como uno de los principales determinantes de la dinámica de las poblaciones de aves ibéricas. Los bosques más altos fueron los que sufrieron un mayor empobrecimiento en la riqueza de sus comunidades y mayores pérdidas en sus densidades entre el periodo reproductivo y el invernal. Además, los bosques más norteños sufrieron mayores pérdidas invernales. Se observa como, a partir de una cota de 700-1000 m, las comunidades cambian su comportamiento estacional, con pérdidas de especies e individuos en invierno en las ubicadas en los bosques más altos y ganancias en los bosques más bajos, que actúan como hábitats de invernada. La composición florística del arbolado tuvo importantes consecuencias en las comunidades de aves forestales, dado que los bosques caducifolios muestran una mayor estacionalidad que los bosques perennifolios. Además, ciertas características de las especies también determinaron la intensidad de su respuesta a la estacionalidad, con variaciones más acusadas en las especies de dieta mixta y en las que explotan el suelo. En general, las comunidades de pájaros que sufrieron mayores pérdidas de especies fueron aquellas asentadas sobre bosques caducifolios situados a mayor altitud y dominadas por especies de dieta mixta o que se alimentan en el suelo. Estos resultados son utilizados para discutir el papel de las montañas en el contexto de los circuitos migratorios ibéricos.

Introducción

La distribución de las aves está sujeta a importantes cambios espaciales y temporales dado que, gracias a su capacidad de locomoción, pueden rastrear las variaciones en la disponibilidad de los recursos. De esta forma surge el fenómeno de la migración (Alerstam 1990, Berthold 1993). La variación estacional en las condiciones climáticas causa fluctuaciones paralelas en los ciclos de producción primaria, alternándose periodos más productivos (p. ej. la primavera en el Paleártico) con otros más restrictivos en que la producción es más limitada (p. ej. el invierno) (Herrera 1978, Newton y Dale 1996, Hurlbert y Haskell 2003). La existencia de regiones con periodos de producción primaria

complementarios en el tiempo permite a las aves migradoras explotar diferentes ambientes, siempre y cuando el gasto que suponen los desplazamientos entre regiones sea menor que los beneficios obtenidos en la explotación de los respectivos pulsos productivos (Alerstam 1990). El aumento creciente de la estacionalidad con la latitud origina un patrón latitudinal en los ciclos productivos y da lugar a la existencia de esa complementariedad entre regiones en sus periodos de producción primaria. De esta forma, las regiones más próximas a los polos se caracterizan por pulsos de producción primaria muy cortos pero muy intensos, debidos a primaveras cortas e inviernos largos y severos. Mientras tanto, en las regiones tropicales y subtropicales, más próximas al ecuador, la estacionalidad es mucho menos acusada y la producción primaria se mantiene prácticamente a lo largo de todo el año, regulada por otros procesos cíclicos como el régimen de precipitaciones (Herrera 1978, Newton y Dale 1996). Los grandes movimientos migratorios de las aves entre las áreas de reproducción e invernada surgen como respuesta a estos gradientes de estacionalidad en la producción primaria (Alerstam 1990, Berthold 1993). Estos circuitos migratorios tienen una gran importancia en la regulación de sus poblaciones y son muy conocidos por implicar desplazamientos de grandes poblaciones de aves.

La existencia de variaciones ambientales a menor escala también origina desplazamientos a escalas regionales y locales, como los asociados a los rastreos de frutos de aves tropicales o los movimientos altitudinales practicados por ciertas poblaciones (Rabenold y Rabenold 1985). En latitudes medias y bajas, la altitud origina gradientes en la producción primaria similares a los que tienen lugar con la latitud a mayor escala, que dan lugar a patrones de distribución similares a los gradientes latitudinales responsables de los movimientos migratorios a gran escala (Alerstam 1990). Las zonas más elevadas son asimilables a las regiones ubicadas en altas latitudes, con una estacionalidad muy contrastada entre el corto periodo de primavera-verano, muy productivo, y el prolongado y duro invierno. Estas se complementan con las regiones más bajas, que presentan un clima más estable a lo largo de todo el periodo anual. Estas diferencias pueden dar lugar a migraciones verticales de numerosas poblaciones de aves que se desplazarían hacia cotas más elevadas en el periodo reproductivo para explotar esa mayor productividad y bajarían hacia las cotas bajas en la época invernal, que en este periodo presentan condiciones mucho más benignas.

Una de las principales características del clima mediterráneo es su acusada estacionalidad (Font 1983). Además, en la Península Ibérica, hay otros dos factores que contribuyen a incrementar su heterogeneidad espacial y temporal: (1) la existencia de dos tipos de clima (eurosiberiano y mediterráneo), de fenología productiva parcialmente

complementaria, cuya transición origina un marcado gradiente latitudinal, y (2) su compleja orografía, que da lugar a numerosos climas locales o regionales resultado de los cambios ambientales asociados a la altitud (Font 1983). Por lo tanto, puede postularse que en la Península Ibérica coinciden dos gradientes ambientales muy acusados, latitudinal y altitudinal.

La región mediterránea presenta numerosas montañas que son colonizadas estacionalmente por las aves. En estos movimientos, las especies pueden alternar la explotación invernal de los recursos ofrecidos por las partes bajas de clima más benigno, donde han desaparecido los factores limitantes de la sequía estival, con el uso estival de los pulsos productivos que caracterizan los sectores más elevados (Herrera 1980, Tellería 1988, Tellería *et al.* 2001, Pérez-Tris y Tellería 2002, Carrascal *et al.* 2002). Hay quien piensa, de hecho, que estas montañas habrían dado lugar a una serie de circuitos migratorios altitudinales diferenciados regionalmente, que habrían sido el preludio de la ocupación estacional de los hábitats más norteños disponibles para las aves migradoras al retirarse las glaciaciones (Safriel 1995). Estas variaciones altitudinales en la composición y estructura de las comunidades de aves, podrían alterar el patrón de pérdida latitudinal de especies (Herrera, 1978; Newton y Dale, 1996, Forsman y Mönkkönen 2003).

Pese al interés de estos movimientos mediterráneos de aves, no hay estudios donde se analicen de forma explícita los factores que determinan la estacionalidad ambiental y la respuesta migratoria de las aves en esta región del Paleártico. Algunos estudios individuales ilustran el abandono de los sectores más elevados por parte de determinadas especies (Tellería *et al.* 2001), o el efecto de la estacionalidad sobre diferentes aspectos de la biología de ciertas especies (Pérez-Tris y Tellería 2002), pero no se ha realizado un estudio general sobre la contribución relativa de diferentes factores relacionados con la productividad, la climatología, las características de los hábitats y los propios rasgos de las especies implicadas.

En este trabajo analizamos la distribución estacional de las aves en los bosques de la Península Ibérica, una región caracterizada por presentar marcados gradientes altitudinales y condiciones climáticas y productivas muy contrastadas entre primavera e invierno (Font, 1983). Nuestro objetivo es doble:

Por un lado, pretendemos caracterizar los cambios estacionales de las comunidades de aves en función de la distribución geográfica y altitudinal de los bosques ibéricos. Se trata de rastrear los sectores y regiones y altitudes a partir de los cuales cambia el carácter de las comunidades forestales. Es decir, pasan de ser comunidades ocupadas principalmente durante el invierno a ser bosques que actúan como hábitats de reproducción.

Por otro lado, pretendemos identificar los factores que determinan la intensidad de estos cambios estacionales. Concretamente, analizaremos los siguientes aspectos:

- *Rasgos climáticos*. Los movimientos migratorios se asocian básicamente con la explotación de los óptimos productivos de las regiones ocupadas a lo largo del ciclo anual (Alerstam, 1990; Berthold, 1993). Por ello es de esperar que cambios drásticos en la productividad primaria de los bosques distribuidos a lo largo del gradiente ibérico den lugar a cambios concomitantes en la abundancia y diversidad de las especies que componen las comunidades de aves. Las variables climáticas serían las responsables últimas de estas variaciones en los niveles de producción primaria, por lo que podrían ser indicadores fiables de este tipo de procesos (Forsman y Mönkkönen 2003). Además de este rasgo crítico, es previsible que ciertos factores climáticos puedan definir umbrales que condicionen la distribución estacional de las aves. Este puede ser el caso de la temperatura, en la medida que sectores con inviernos fríos pueden magnificar el efecto de las heladas o de las nevadas sobre el acceso de las aves al alimento o sobre su fisiología.

- *Estructura del hábitat*. La composición de especies de árboles de los bosques va a tener profundos efectos sobre la configuración de las comunidades de aves que se asientan en ellos. Los recursos presentes en los hábitats forestales (alimento, lugares de nidificación, refugios, etc.), varían significativamente con la altura del arbolado, la disponibilidad de los tipos de sustrato o la estructura de la vegetación, características todas ellas que difieren según las especies de árboles que forman el bosque (Holmes 1990). Los bosques experimentan la estacionalidad de forma diversa según su estructura y la composición de especies. Por ejemplo, muchos de ellos tienden a perder el follaje, eliminando la posibilidad de explotación de los invertebrados asociados a dicho sustrato. Los bosques perennifolios, como los pinares (*Pinus* spp.) o ciertas quercíneas como la encina (*Quercus rotundifolia/ilex*), mantienen este sustrato a lo largo del invierno, adecuado para muchos pájaros insectívoros forestales (Carrascal y Tellería 1985, Recher y Holmes 1985, Murakami 2002). Por el contrario, los bosques de caducifolios, pierden las hojas en invierno, que además es uno de los periodos más restrictivos en gran parte de los ambientes ibéricos (Tellería 1988, Carrascal *et al.* 2002). Es previsible, por tanto, que los bosques caducifolios experimenten cambios más acusados en sus comunidades de aves que los bosques perennifolios.

- *Biología de las especies*. Finalmente, para comprender la dinámica de las comunidades de aves y las causas de las variaciones de su abundancia, es necesario considerar la respuesta y la ecología de las especies individuales que las componen (Wiens 1989, Holmes 1990). La capacidad de las especies para reaccionar a las cambiantes condiciones

ambientales puede depender de rasgos de su biología (Martin 1988, Holmes 1990). En el presente trabajo exploramos el efecto de algunos aspectos de la ecología trófica de las aves forestales para analizar el posible efecto de ciertos rasgos biológicos de las mismas. Algunos autores consideran que la disponibilidad de alimento es el principal factor determinante de la estructura de las comunidades de aves forestales (Martin 1988). Por esta razón, estudiaremos el efecto de la dieta y del sustrato de alimentación sobre la intensidad de la respuesta de este grupo de aves a la estacionalidad. Cabe esperar que aquellas especies que dependan de recursos más variables, acusarán más las variaciones estacionales. Por ejemplo, las especies que explotan el follaje serían más resistentes a heladas o nevadas que aquellas que dependen del suelo del bosque.

En resumen, nuestro objetivo consiste en estudiar el efecto de la estacionalidad productiva y de ciertos rasgos biológicos de los árboles y de las aves asociadas, sobre la estacionalidad de las comunidades de passeriformes forestales en la Península Ibérica.

Métodos

Área de estudio y datos utilizados

Se han revisado un total de 83 localidades con censos en hábitats forestales distribuidas a lo largo de la Península Ibérica (Apéndice I) y que, en términos generales, recogen todo el gradiente de condiciones ambientales de esta región. Dichos bosques fueron censados en dos periodos del ciclo anual (primavera e invierno), de manera que pudimos obtener una medida del cambio estacional en las comunidades de aves que los ocupan. Se seleccionaron únicamente aquellos trabajos donde los censos se realizaron mediante el método del taxiado (transectos lineales con una banda de recuento de 25 metros a ambos lados de la línea de progresión), para tratar de minimizar errores asociados a diferencias en la metodología empleada (Tellería 1986). En cada una de estas localidades se obtuvo la riqueza de especies (número de especies) y la densidad de cada una de ellas (aves/10 ha) para cada uno de los dos periodos analizados. La riqueza se cuantificó como el número total de especies presentes en los meses de diciembre-enero (Invierno) y de mayo-junio (Primavera), siempre dentro de la banda de recuento (no se tuvieron en cuenta aquellas especies presentes pero detectadas fuera de banda para tratar de evitar errores asociados a diferentes tasas de detectabilidad) (Tellería 1986). Igualmente, las densidades se obtuvieron como el promedio de los valores de diciembre y enero para los censos de invierno, y de mayo y junio para los censos de primavera, de acuerdo con la fenología de la mayor parte de este grupo de aves (Tellería *et al.* 1999) y las características climatológicas de la Península Ibérica (Font 1983). Únicamente se

utilizaron aquellos estudios que proporcionan estimas de densidad reales, descartando los trabajos en los que las densidades se obtuvieron mediante algún tipo de transformación del tipo “un macho cantor corresponde a 2 aves”, o similar. En algunos casos (Carrascal *et al.* 1983) las densidades se obtuvieron extrapolando los resultados aportados por los autores a partir de la superficie censada.

Hemos seleccionado el grupo de los passeriformes forestales debido a que, al mismo tiempo que resulta un grupo relativamente homogéneo sometido a presiones evolutivas y ambientales bastante similares, presenta una amplia variación en su ecología (comportamiento, dieta, migración, etc.). Seleccionamos un total de 47 especies que presentan una fuerte dependencia de los medios forestales, por explotar de uno u otro modo el sustrato forestal, bien para alimentarse, bien para reproducirse, o ambas cosas (Apéndice II). Para analizar si determinadas características de la biología de las aves podrían asociarse a la intensidad de su respuesta al fenómeno de la estacionalidad, clasificamos las especies en función de dos criterios, ambos relacionados con su ecología trófica, ya que la capacidad de las especies para adaptarse a las diferentes situaciones que se encuentran a lo largo del ciclo anual podría estar determinada en buena medida por factores relacionados con su alimentación (Apéndice II):

(1) *Tipo de dieta*. Este aspecto de la biología de las especies va a condicionar la estructura de las comunidades de aves forestales ya que la disponibilidad de recursos tróficos determina en gran medida sus patrones de distribución (Martin 1988, Holmes 1990). El incremento en las necesidades alimenticias es especialmente acusado en los periodos de reproducción (debido principalmente a las necesidades asociadas al desarrollo de los pollos) e invernada (asociado al incremento del gasto metabólico necesario para sobrevivir al frío) (Blem 1990). De modo que las variaciones en la disponibilidad de los recursos alimenticios imponen serias restricciones a la avifauna (Holmes 1990). Algunos autores sugieren que, mientras que la actividad de los invertebrados es más constante a lo largo del año, los frutos y semillas son un recurso mucho más estacional, con unos pulsos de producción muy concentrados en determinados periodos del ciclo anual debido a que es un recurso muy costoso para las plantas que los producen (Levey y Stiles 1992). Por ello, clasificamos a las especies en *Insectívoras*, aquellas que se alimentan casi exclusivamente de invertebrados, o de dieta *Mixta*, aquellas especies que habitualmente incluyen en su dieta tanto componentes vegetales (semillas, bayas, frutos...) como animales (artrópodos, moluscos, anélidos, etc.).

(2) *Sustrato de alimentación*. El sustrato de obtención del alimento puede asociarse a la existencia de diferentes patrones en la respuesta a la estacionalidad ambiental (Holmes 1990, Murakami 2002). La presencia de nieve y las heladas durante el periodo invernal, provocan que el acceso a los recursos disponibles en el suelo se reduzcan drásticamente, de modo que las aves que explotan este tipo de medios se vean obligadas o bien a modificar su modo de alimentación o bien a desplazarse hacia lugares donde no se produzcan este tipo de procesos (Newton y Dale, 1996), mientras que las aves que se alimentan en la vegetación (troncos, hojas, ramas, arbustos, etc.) no deberían verse tan afectadas por estos eventos climatológicos. En función del sustrato principal de alimentación clasificamos las especies en dos categorías: aquellas que se alimentan en el *Suelo*, frente a las que lo hacen principalmente en la *Vegetación*. En esta última categoría se incluyen las que se alimentan en los estratos arbustivo y arbóreo (follaje, tronco, ramas, etc.). Cabe esperar, por tanto, que este último grupo de especies, sea capaz de amortiguar en mayor medida, las variaciones estacionales en los recursos alimenticios.

La asignación de las especies a cada una de las categorías se realizó en base a los datos recogidos en Cramp (1988, 1992). Estas clasificaciones, aunque demasiado rígidas en algunas especies, nos proporcionan información acerca de la posible asociación entre determinadas características de la biología de las aves y su respuesta al fenómeno de la estacionalidad.

Caracterización de las comunidades de aves

Calculando la diferencia entre los valores invernales y primaverales de la riqueza y la densidad de cada una de las comunidades estudiadas, obtuvimos sendos índices de variación estacional (*IVE*). Estos índices cuantifican la magnitud del cambio estacional en las comunidades de aves. Debido a que no es lo mismo la variación (pérdida o ganancia) de una especie en una comunidad con 20 especies que la misma variación en una comunidad con cuatro especies, obtuvimos un porcentaje de variación relativizando dicha diferencia con los valores primaverales del mismo parámetro (ya que la mayor parte de las comunidades analizadas alcanzan en este periodo los mayores valores tanto de riqueza de especies como de densidad total):

$$IVER = \frac{(riqueza_{invierno} - riqueza_{primavera}) \times 100}{riqueza_{primavera}}$$

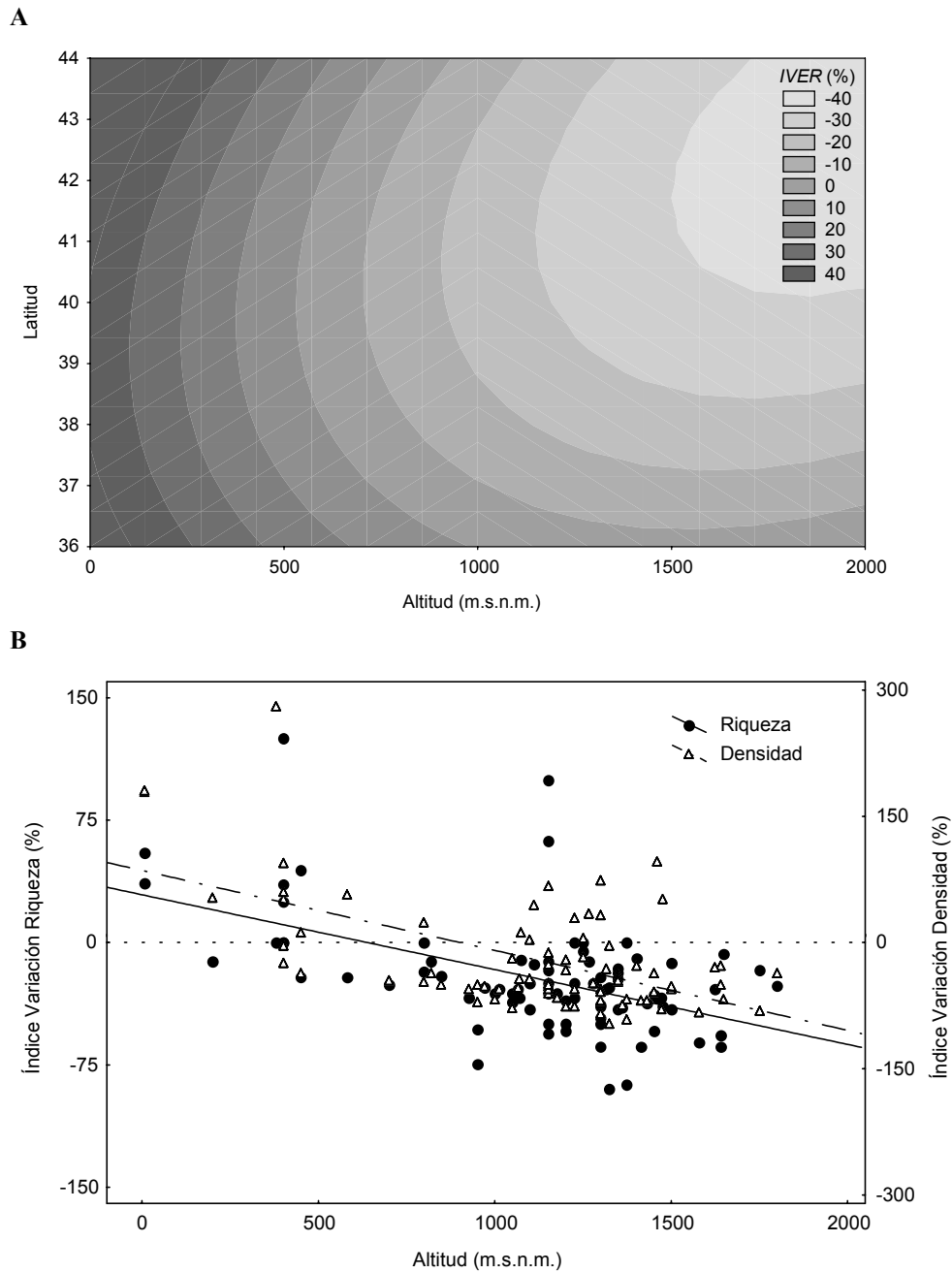


Figura 1.- Relación entre la variación estacional de la riqueza de aves forestales (IVER) respecto a la altitud y la latitud en la Península Ibérica (A), y variación estacional de la riqueza (IVER) y la densidad (IVED) en relación con la altitud (B).

Obtuvimos la posición geográfica (Latitud y Longitud) y la Altitud (m.s.n.m.) de cada una de las localidades a partir de los datos aportados por los autores. Cuando dichos datos no eran consignados, las localidades se asignaron a la población o paraje más próximo citado en el texto. En aquellas localidades en las que el área de estudio era algo más extensa o existía un rango de altitudes, se asignaron los valores medios de dichos rangos.

Para controlar el efecto ambiental sobre la distribución de las aves forestales ibéricas (Tellería 1988; Carrascal y Díaz, 2003; Ramírez y Tellería, 2003) en cada una de estas localidades, se seleccionaron dos variables que definen, a escala regional, la variación estacional de las condiciones ambientales: Rango de variación del Índice de Temperatura de la superficie terrestre (Trango) y Rango de variación del Índice de Diferencia Normalizada de Vegetación (NDVIrango). Los datos de estas variables (Temperatura: canal 4 del sensor AVHRR) proceden del sensor AVHRR situado a bordo de satélites NOAA (NOAA-9 y NOAA-11), correspondientes al periodo 1985-1990 (excepto 1988), y fueron asignados a la coordenada más próxima (máximo 9,5 km.). Los rangos obtenidos corresponden a la diferencia entre los valores medios para primavera (mayo y junio), y los de invierno (diciembre y enero). Dichas variables proporcionan un buen indicador del clima y de la productividad vegetal, respectivamente (Guttman *et al.*, 1997), por lo que los rangos obtenidos proporcionan una medida del cambio estacional en las condiciones ambientales (Hurlbert y Haskell, 2003).

Según la/s especie/s arbóreas dominantes en cada localidad, diferenciamos dos tipos de bosques: perennifolios y caducifolios. Entre los primeros se incluyeron los pinares (*Pinus* spp.), sabinas (*Juniperus thurifera*), pinsapares (*Abies pinsapo*), encinares (*Quercus rotundifolia* y *Q. ilex*) y un eucaliptal (*Eucalyptus globulus*). Clasificamos como bosques caducifolios los hayedos (*Fagus sylvatica*), abedulares (*Betula alba* y *B. celtiberica*), quejigares (*Q. faginea*) y robledales (*Quercus pyrenaica*, *Q. pubescens*, *Q. petraea* y *Q. robur*).

Análisis de datos

Para sintetizar y controlar los patrones de covariación entre las variables ambientales realizamos un Análisis de Componentes Principales (ACP) incluyendo la latitud, altitud, rango de temperaturas (Trango) y el rango de productividad vegetal (NDVIrango). Para cuantificar el efecto de las variables ambientales realizamos sendas regresiones múltiples en las que se utilizaron los porcentajes de variación estacional de la riqueza (*IVER*) y la densidad (*IVED*) como variables dependientes, y los dos componentes obtenidos en el ACP como variables independientes. Para estudiar el efecto del tipo de dieta y del sustrato de alimentación sobre la variación estacional de la riqueza de especies, realizamos sendos ANCOVAs de medidas repetidas, con los valores de riqueza de cada uno de los grupos de especies en cada una de las dos estaciones (dos factores de medidas repetidas: estación y dieta/sustrato), el tipo de bosque como factor de clasificación (perennifolios vs caducifolios),

y dos covariantes (los dos componentes obtenidas en el ACP). Todos los análisis estadísticos se realizaron mediante los módulos *Factor Analysis* y *General Linear Model*, implementados en el programa Statistica 5.5 (Statsoft 1999).

	IVER			IVED		
	R parcial	F	P	R parcial	F	p
PC1	0,142	1,65	0,203	0,253	5,48	0,022
PC2	-0,523	30,10	< 0,001	-0,577	39,95	< 0,001
R ² modelo		0,28			0,36	

Tabla 1.- Resultados de las correlaciones múltiples entre los índices de variación estacional de la riqueza (IVER) y la densidad (IVED) de las comunidades de aves forestales, y las condiciones climáticas de cada una de las localidades (donde PC1 y PC2 son las componentes obtenidas en un análisis de componentes principales) (n = 83 localidades).

Resultados

El Análisis de Componentes Principales extrajo dos componentes (85,5 % de la varianza explicada). La primera de ellas (PC1), es un índice cuyos valores disminuyeron con la latitud y se incrementaron en las áreas con mayor rango de temperaturas y menor rango del índice de producción primaria (autovalor = 2,43; Números-peso: Latitud = -0,855; Altitud = -0,128; Trango = 0,912; NDVIrango = -0,873). Puede interpretarse como un indicador del gradiente climático latitudinal característico de la Península Ibérica, reflejo de la transición eurosiberiano-mediterránea (Font 1983). La segunda componente está definida básicamente por el efecto de la altitud (autovalor = 1,08; Números-peso: Latitud = 0,085; Altitud = 0,980; Trango = -0,092; NDVIrango = -0,322). Dichas componentes pueden interpretarse, por tanto, como un reflejo de los principales patrones ambientales que tienen lugar en la Península: el gradiente ambiental asociado con la latitud y las variaciones a escala más local asociadas a la altitud.

Efecto de la Altitud y la latitud

Los cambios en la composición de especies de las comunidades de aves se ajustaron bien a un patrón de distribución determinado por el efecto de la altitud. Los bosques situados a mayor altitud fueron los que sufrieron un mayor empobrecimiento en la riqueza de sus comunidades y mayores pérdidas en sus densidades entre el periodo reproductivo y el invernol (Figura 1, Tabla 1). También encontramos un efecto significativo de la latitud sobre la variación estacional de las densidades de las comunidades de aves forestales. Los bosques más norteños sufrieron mayores pérdidas en la densidad de aves (índices de variación estacional negativo)

que los situados más al sur, que se comportaron como lugares de acogida de especies en invierno (índices de variación estacional positivos), aunque no encontramos cambios significativos en la variación estacional de la riqueza asociados a la latitud (Tabla 1). De modo que la altitud tuvo un efecto relativo más importante que la latitud. En general, observamos que alrededor de los 700-800 m, se produjo un cambio en el comportamiento de los bosques respecto a su capacidad de acogida de las comunidades de aves (Figura 1). Por debajo de esta altitud los bosques ibéricos se comportarían principalmente como hábitats de invernada, es decir, el índice de variación estacional sería positivo (mayor número de especies en invierno que en primavera), mientras que por encima de ella serían principalmente hábitats de reproducción (índice de variación estacional negativo: mayor número de especies en primavera que en invierno). No obstante, encontramos excepciones a este patrón y al patrón latitudinal, probablemente debidas a la gran heterogeneidad ambiental de la Península Ibérica y a la existencia de numerosos microclimas. Por ejemplo, este patrón aparece algo más desdibujado en cuanto a la densidad de aves, ya que varias localidades de hasta casi 1.500 m, presentaron valores positivos en dicho índice. Esto podría ser debido al gran aporte de individuos de unas pocas especies invernantes (*Turdus iliacus*, *T. philomelos*, *Regulus regulus*...), a irrupciones asociadas a las fugas de tempero, o al marcado gregarismo de ciertas especies durante el invierno (*Carduelis spinus*, *Serinus citrinella*, *Loxia curvirostra*), que aumentarían notablemente las densidades a escala local. Los desplazamientos en altitud que realizan numerosas especies de aves, buscando zonas más bajas y atemperadas en invierno y subiendo hacia cotas más elevadas y productivas en primavera-verano (migraciones verticales), como ocurre con muchos páridos (*Parus ater*, *P. major*, *P. cristatus*, *Aegithalos caudatus*, *Regulus ignicapillus*, *Sitta europaea*...), también podrían alterar los patrones generales observados.

Efecto de la dieta

Hemos observado diferencias según las características asociadas a la ecología trófica de las especies. Tanto la dieta como el sustrato de alimentación influyeron en la respuesta de las comunidades de aves a la estacionalidad ambiental. Según el tipo de dieta, encontramos que en los bosques de perennifolios la riqueza de especies de cada tipo de dieta fue muy similar, pero en los de caducifolios aparecieron más especies insectívoras que de dieta mixta (Tabla 2; Dieta x Bosque: $F_{1,81} = 40,15$; $P < 0,001$). La variación estacional de la riqueza de especies resultó más acusada en las especies de dieta mixta que en las de dieta insectívora (Dieta x Estación: $F_{1,81} = 13,39$; $P < 0,001$), lo que parece indicar que la entomofauna es un recurso

más estable. La interacción triple (Figura 2, Tabla 2; Dieta x Bosque x Estación: $F_{1,81} = 6,33$; $P = 0,014$), resume bien estos resultados. Mientras que en las especies de dieta mixta encontramos una variación estacional de riqueza similar en ambos tipos de bosque (algo más acusada en los caducifolios debido a su carácter más estacional), las especies de dieta insectívora sufrieron una fuerte pérdida de riqueza en los bosques caducifolios en invierno (probablemente asociada a la caída de las hojas), pero no en los bosques perennifolios, más estables, donde no varió su riqueza. El efecto de las covariantes fue diferente según los tipos de dieta: en las especies de dieta mixta la riqueza de especies se asoció positivamente con la componente latitudinal (PC1) en primavera e invierno, y negativamente con la componente altitudinal (PC2) en invierno; mientras que en las especies de dieta insectívora, sólo la componente altitudinal se asoció positivamente con la riqueza de este grupo de especies en el periodo reproductivo.

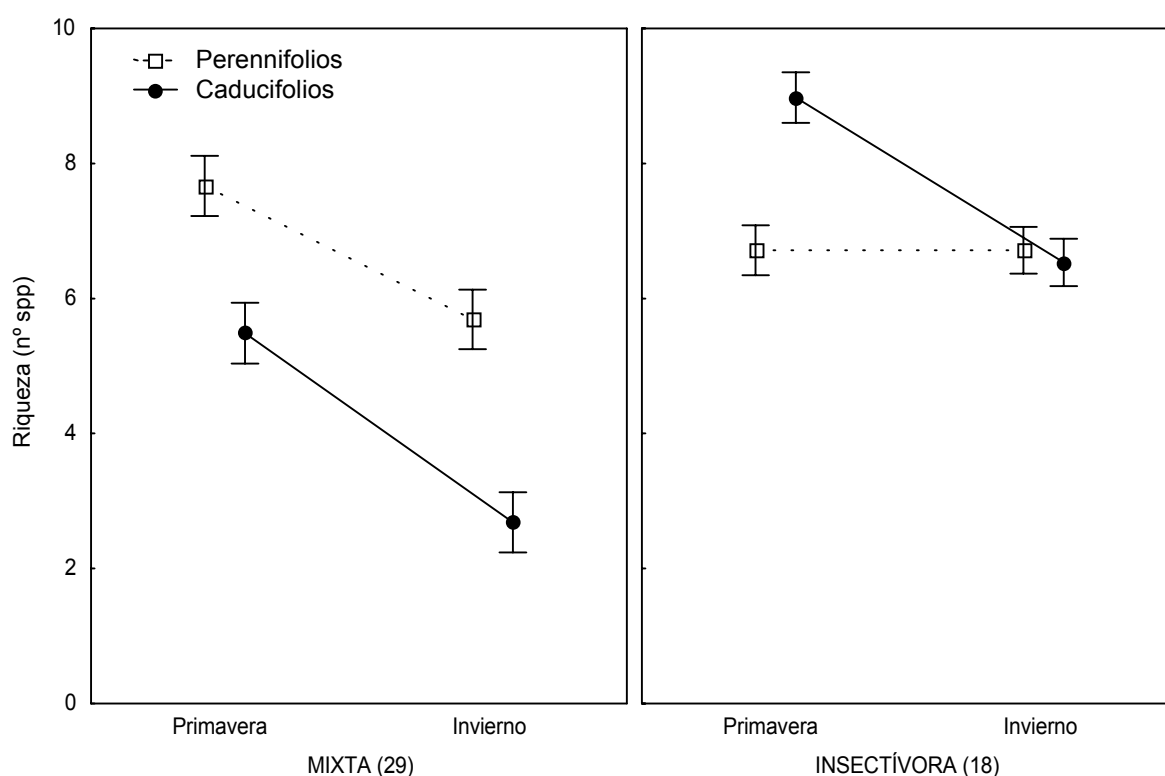


Figura 2.- Variación estacional de la riqueza de aves forestales según el tipo de dieta y el tipo de bosque (Caducifolio vs Perennifolio). Entre paréntesis se indica el número de especies de cada una de las categorías (Apéndice II).

	g.l.	MS	F	P
Bosque	1, 79	0,19	0,01	0,908
Estación	1, 81	270,38	88,80	< 0,001
Dieta	1, 81	285,02	41,75	< 0,001
Bosque x Estación	1, 81	55,38	18,19	< 0,001
Dieta x Bosque	1, 81	274,14	40,15	< 0,001
Dieta x Estación	1, 81	28,45	13,39	< 0,001
Dieta x Bosque x Estación	1, 81	13,45	6,33	0,014

Tabla 2.- Variación estacional de las comunidades de aves forestales según el tipo de dieta (Mixta vs Insectívora). Resultados del ANCOVA de medidas repetidas con la riqueza de especies en las dos estaciones como variable dependiente, la Estación y la Dieta como factores de medidas repetidas (dentro de grupos), el tipo de Bosque (caducifolios vs perennifolios) como factor entre grupos, y las dos componentes obtenidas en el Análisis de Componentes Principales como covariantes.

Efecto del sustrato de alimentación

Según el sustrato de alimentación principal también encontramos diferencias significativas. En ambos tipos de bosque el número de especies que se alimentan en la vegetación fue mayor que las que lo hacen en el suelo (Tabla 3; Sustrato x Bosque: $F_{1,81} = 24,13$; $P < 0,001$), y aunque inicialmente podría parecer que no hubo diferencias en la variación estacional de especies según el sustrato de alimentación (Tabla 3; Sustrato x Estación: $F_{1,81} = 0,03$; $P = 0,853$), los resultados mostraron que la relación sería algo más compleja ya que encontramos diferencias significativas cuando tuvimos en cuenta el tipo de bosque (Figura 3, Tabla 3; Sustrato x Bosque x Estación: $F_{1,81} = 6,79$; $P = 0,011$). Por tanto, en invierno se produjo una importante pérdida de especies que se alimentan en el suelo, similar en ambos tipo de bosque. Sin embargo, la pérdida de especies que se alimentan en la vegetación entre el periodo reproductivo y el invernal fue mucho más acusada en los bosques de caducifolios, resultando mínima en los de perennifolios. El efecto de las covariantes fue diferente según los grupos de especies: la riqueza de aquellas que se alimentan principalmente en el suelo se asoció positivamente con la componente latitudinal (PC1) en primavera e invierno, y negativamente con la componente altitudinal (PC2) en invierno. Sin embargo, en las especies de dieta insectívora, sólo la componente altitudinal se asoció negativamente ($p = 0,051$) con la riqueza de este grupo de especies en el periodo.

Discusión

Los resultados señalan la existencia de una marcada estacionalidad en las comunidades de pájaros forestales de la Península Ibérica. Pese al carácter relativamente homeostático de este tipo de medios, donde el desarrollo del dosel arbóreo garantiza el mantenimiento de gremios

de aves a lo largo de todo el ciclo anual (p. ej. los pariformes), los bosques ibéricos sufren importantes ajustes numéricos que les afectan de forma desigual de acuerdo con la biología de las especies, el tipo de vegetación, la ubicación altitudinal, la localización geográfica y las condiciones climáticas. Se observa como, a partir de una cota de 700-1000 m de altitud, las comunidades cambian su comportamiento estacional, con pérdidas de especies e individuos en invierno en las ubicadas en los bosques más altos y ganancias en los bosques más bajos, que actúan como hábitats de invernada. Este patrón coincide con lo observado en la configuración morfológica de diferentes especies de pájaros forestales, que acentúan los rasgos típicos de las poblaciones migradoras por encima de estas cotas (Tellería *et al.* 2001, Pérez-Tris y Tellería 2002). En consecuencia, tanto el comportamiento de las comunidades como las adaptaciones de las poblaciones de pájaros forestales parecen evidenciar una clara relación entre la estacionalidad ambiental y el desarrollo de migraciones en la Península ibérica.

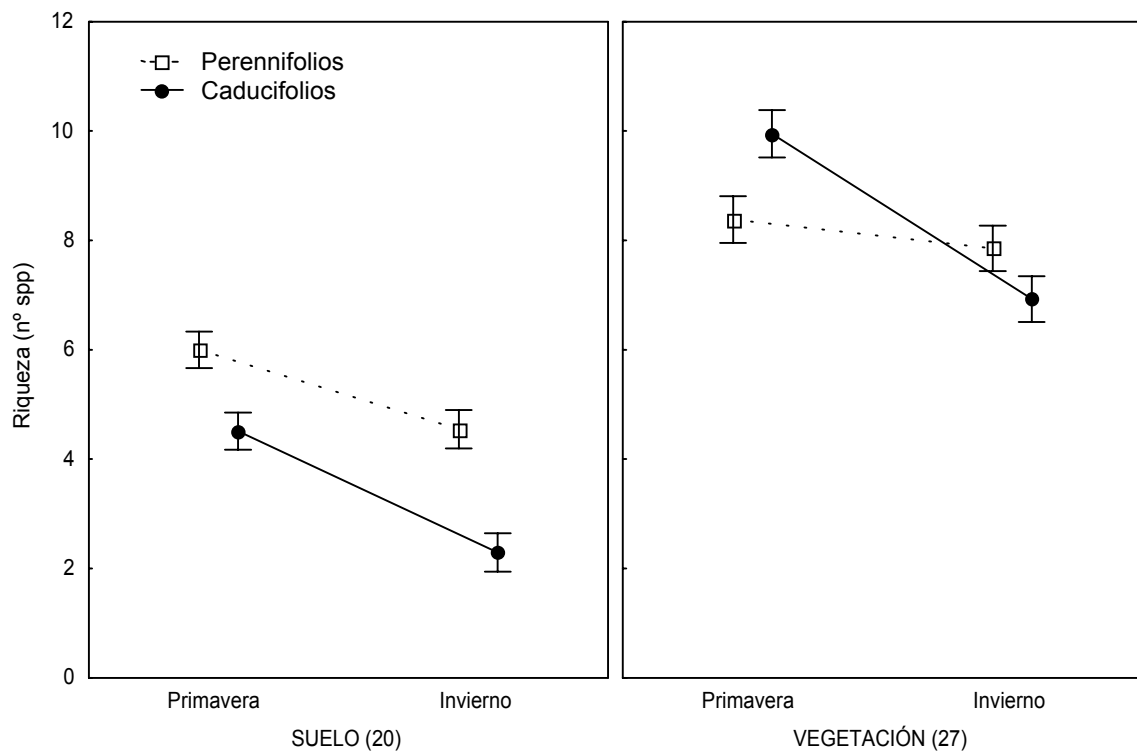


Figura 3.- Variación estacional de la riqueza de aves forestales según el sustrato de alimentación principal y el tipo de bosque (Caducifolio vs Perennifolio). Entre paréntesis se indica el número de especies de cada una de las categorías (Apéndice II).

	g.l.	MS	F	P
Sustrato	1, 81	1288,89	312,16	< 0,001
Sustrato x Bosque	1, 81	99,63	24,13	< 0,001
Sustrato x Estación	1, 81	0,08	0,03	0,853
Sustrato x Bosque x Estación	1, 81	15,59	6,79	0,011

Tabla 3.- Variación estacional de las comunidades de aves forestales según el sustrato de alimentación de las especies (Suelo vs Vegetación). Resultados del ANCOVA de medidas repetidas con la riqueza de especies en las dos estaciones como variable dependiente, la Estación y el Sustrato de alimentación como factores de medidas repetidas (dentro de grupos), el tipo de Bosque (caducifolios vs perennifolios) como factor entre grupos, y las dos componentes obtenidas en el Análisis de Componentes Principales como covariantes.

Estructura del hábitat

El efecto de la estacionalidad ambiental sobre las características del arbolado, parece tener un fuerte impacto sobre las comunidades de aves forestales. Hay que reseñar el importante papel que parece jugar la caída de las hojas sobre la diversidad y abundancia de la avifauna forestal durante el invierno, tal y como preveíamos. Las variaciones en la fauna de invertebrados asociada a este sustrato serían una de las responsables últimas de los patrones de variación observados, ya que este recurso constituye una parte esencial de la dieta de gran número de especies de aves a lo largo de todo el ciclo anual (Cramp 1988, 1992). Numerosos trabajos han mostrado la existencia de una estrecha relación entre la disponibilidad de este recurso trófico y los patrones de distribución de la avifauna (Herrera 1981, Carrascal y Tellería 1985, Recher y Holmes 1985, Holmes 1990).

En primavera, la productividad primaria en nuestras latitudes alcanza su máximo, y la fauna depende en gran medida de este pulso productivo. Muchas especies de insectos, arácnidos, orugas, etc., dependen de las hojas, bien para alimentarse de ellas o por utilizarlas como lugar de refugio ante los depredadores, para la puesta de los huevos, como elemento de construcción de los nidos, etc. En esta época del año, las mayoría de las especies de aves se encuentran en pleno periodo reproductivo, por lo que necesitan un considerable aporte adicional de alimento para la cría de los pollos (Martin 1988, Holmes 1990). Especialmente importante es el aporte de proteínas que proporciona este recurso animal, por lo que resulta fundamental para la cría y desarrollo de los pollos y juveniles. Esto hace que incluso muchas de las especies de dieta principalmente frugívora o granívora añadan cierto componente animal a su dieta durante este periodo (Cramp 1988, 1992).

En invierno las aves se enfrentan a fuertes restricciones ambientales. Su carácter endotermo les obliga a incrementar el gasto metabólico necesario para el mantenimiento de la

temperatura corporal, por lo que su dependencia de los recursos alimenticios es máxima (Herrera 1981, Tellería 1988, Holmes 1990, Blem 1990). Por lo tanto, en este periodo, sus patrones de distribución estarán fuertemente condicionados por la disponibilidad de los recursos tróficos. La mayoría de las comunidades de aves forestales ibéricas sufren una pérdida de diversidad y abundancia debida a las restricciones climáticas y a la disminución general de los recursos tróficos que tiene lugar en invierno en nuestras latitudes (Herrera 1980, Tellería 1988). Sin embargo, esta pérdida es más acusada en los bosques de caducifolios, ya que la caída de las hojas acentuaría el patrón general de disminución de la actividad y abundancia de los invertebrados. Otro efecto negativo para los pájaros forestales de la ausencia de hojas, sería el incremento del riesgo de depredación, debido a la mayor detectabilidad de las aves. Además, la desaparición de este sustrato, eliminaría la barrera física que supone, alterando el microclima del bosque al disminuir su capacidad de regulación de la temperatura e incrementarse la exposición a fenómenos meteorológicos adversos, como la lluvia o el viento. La respuesta de las comunidades de aves a estos fenómenos, refleja esa diferencia de estacionalidad en función de la estructura del hábitat.

Biología de las especies

La ecología trófica de las especies tiene importantes efectos sobre sus patrones de distribución, debido a la estrecha relación existente entre la disponibilidad de alimento y la abundancia de sus consumidores (Herrera 1980), y al hecho de que los patrones de uso del espacio están directamente relacionados con el modo y los lugares de obtención del alimento (Holmes 1990). Los resultados de este trabajo parecen confirmar esta asociación, ya que las limitaciones impuestas por el tipo de dieta y el sustrato de alimentación de las aves condicionan su distribución en los bosques ibéricos. Las aves especializadas en la explotación de la vegetación parecen encajar mejor esos cambios ambientales que aquellas dependientes de los recursos del suelo, que en invierno dejan de ser accesibles en ciertas localidades debido a heladas o nevadas, de acuerdo con nuestras predicciones. Aunque de nuevo la estructura del bosque parece tener un papel fundamental, y son las especies que se alimentan en la vegetación en los bosques caducifolios las que muestran una pérdida estacional de especies más acusada, debido a la desaparición de su principal sustrato de alimentación y de los recursos tróficos asociadas a este.

El componente vegetal (generalmente semillas y frutos) es lo que diferencia a las aves que tienen una dieta mixta de las que se alimentan de invertebrados. La mayor variación estacional en la diversidad de las especies de dieta mixta induce a pensar que los recursos de

los que estas dependen fluctúan de manera más acusada, independientemente de la composición de especies de árboles (Figura 2). La producción de semillas (frutos, bayas, drupas, etc.) por parte de las plantas, supone la movilización de gran cantidad de recursos (nutrientes, hormonas...), por lo que resulta enormemente costoso. Por esta razón, sólo es producido en determinados periodos del año, o incluso una vez cada varios años en el caso de las especies veceras, cuando las condiciones climáticas lo permiten, lo que hace de ellas un recurso muy estacional (Levey y Stiles 1992, Herrera 1998). A pesar de que la abundancia y actividad de los invertebrados presenta importantes fluctuaciones temporales, la menor variación observada en la diversidad de aves insectívoras de los bosques perennifolios, sería un reflejo de la mayor estabilidad de este recurso. Sin embargo, la estructura del hábitat afecta notablemente a este proceso, como muestra la variación de la riqueza de especies insectívoras en los bosques caducifolios.

Muchos pájaros cambian su dieta, con un alto porcentaje del componente animal, más rica en proteínas, durante la época reproductiva, y aumentan su carácter frugívoro en invierno gracias a la superproducción de frutos y semillas, muchos más ricos en lípidos, de diversas especies de árboles y arbustos que tiene lugar en las tierras bajas mediterráneas (Herrera 1980, 1981, 1998, Cramp 1988, 1992, Tellería 1988).

La respuesta de las aves a esta estacionalidad en los recursos es la migración. En los ambientes ibéricos, esta estrategia permitiría complementar la explotación de los máximos productivos de las zonas elevadas en primavera con los pulsos invernales de producción de frutos en las zonas bajas mediterráneas. No obstante, los costes asociados a estos desplazamientos, y las ventajas del sedentarismo (mejor conocimiento del hábitat, establecimiento en los parches de mejor calidad merced a su presencia previa a la llegada de los migradores...), origina que el carácter migrador no sea la única opción (Tellería *et al.* 2001, Pérez-Tris y Tellería 2002). En este sentido, parece que la diversificación de la dieta podría ser una preadaptación a la migración (Safriel 1995, Levey y Stiles 1992, pero véase Chesser y Levey 1998). Aquellas especies capaces de alimentarse de una mayor variedad de recursos, serán capaces de explotar los diferentes pulsos de productividad con mayor eficacia. Sin embargo, un razonamiento parecido, nos llevaría a pensar que aquellas especies con una mayor plasticidad en su dieta deberían ser capaces de soportar mejor las variaciones estacionales en la disponibilidad de los recursos sin tener que recurrir a los costes asociados a la migración (Alerstam 1990, Berthold 1993). Por lo tanto, parece ser la interacción entre los dos tipos de factores (dieta y tipo de hábitat), la responsable de el carácter migrador.

Rasgos climáticos

La altitud juega un papel fundamental en la regulación de las poblaciones de aves forestales ibéricas (Tellería *et al.* 2001, Pérez-Tris y Tellería 2002, Carrascal *et al.* 2002). Esta variable carece de sentido biológico en si misma, pero es un reflejo de las condiciones locales de temperatura, insolación, productividad vegetal, etc., similar a la latitud a mayor escala (Herrera 1978, Newton y Dale 1996, Forsman y Mönkkönen 2003). Al aumentar la altitud se incrementa la estacionalidad, de modo que, a medida que ascendemos, las primaveras se acortan pero aumenta su productividad primaria, y los inviernos se hacen más severos. Esto, tiene un efecto directo sobre las poblaciones de aves, aumentando sus variaciones estacionales. En primavera, muchas especies de aves acuden a las zonas altas para capitalizar esos pulsos de productividad primaria y reproducirse. Sin embargo, en invierno, el descenso de las temperaturas y la menor disponibilidad de alimento desplazan a gran parte de esas poblaciones, bien mediante migraciones de larga distancia o bien hacia zonas más bajas de condiciones más favorables (Carrascal *et al.* 2002). En la Península Ibérica, en las zonas bajas de los ambientes mediterráneos, las lluvias relativamente abundantes de otoño y a los inviernos con temperaturas más benignas, permiten el mantenimiento de cierta actividad de la fauna invertebrada y la fructificación de numerosos árboles y arbustos (*Quercus ilex*, *Olea europaea*, *Pistacia lentiscus*, *Arbutus unedo*...), que proporcionan una enorme abundancia de recursos para las aves (Tellería 1988). Esto se une al clima atemperado, que proporciona unas condiciones mucho menos severas que las que tienen lugar en ambas Mesetas y las zonas altas de la Península, y hace de las tierras bajas mediterráneas uno de los principales cuarteles de invernada del Paleártico occidental, donde coinciden poblaciones ibéricas de zonas más elevadas y poblaciones migradoras procedentes de latitudes más norteñas (Tellería 1988).

Como se ha comentado en la introducción, los incrementos de la productividad se encuentran en la base del desarrollo del comportamiento migrador, dado que las poblaciones migradoras tienden a capitalizar en su beneficio los excesos productivos de las regiones limitadas por el clima durante el periodo invernal (Newton y Dale 1996). Por lo tanto, la altitud, como indicador de las condiciones ambientales locales jugaría un papel fundamental en el desarrollo de circuitos de migración propios en la Península Ibérica (Safriel 1995), desfigurando el efecto de la latitud a mayor escala (Herrera 1978, Newton y Dale 1996, Forsman y Mönkkönen 2003). El efecto de la altitud, debiera haber quedado anulado al cuantificar los cambios latitudinales en la temperatura y la productividad primaria (recogidos en el PC1). Sin embargo, el efecto relativo de estos últimos factores, afectaron en menor medida a la estructura de las comunidades de aves pese a ser los principales determinantes del

desarrollo del comportamiento migrador de las aves (Alerstam 1990, Berthold 1993, Newton y Dale 1996, Hurlbert y Haskell 2003, Forsman y Mönkkönen 2003). Los patrones de productividad latitudinales se han señalado como los principales responsables de los grandes fenómenos migratorios, mientras que los cambios altitudinales en la productividad originan presiones selectivas similares en las aves propias de latitudes bajas e intermedias (Alerstam 1990). La naturaleza de la información utilizada para caracterizar ambas variables no sea la adecuada para ilustrar el efecto de estos factores sobre los bosques objeto de estudio, dado que la caracterización vía satélite que nosotros hemos manejado, es más adecuada para ilustrar las condiciones a escalas geográficas más amplias (debido a la interpolación de los datos, estos no se ajustan a las condiciones concretas de las localidades de censo, sino a las características ambientales de la región). Desde esta perspectiva, la altitud sería un mejor indicador de las condiciones locales y de las restricciones climáticas y productivas a los que estarían sometidos los bosques.

Conclusiones

Resumiendo, puede concluirse que las comunidades de pájaros que sufrieron mayores pérdidas de especies fueron aquellas asentadas sobre bosques caducifolios situados a mayor altitud y compuestas por especies de dieta mixta o que se alimentan en el suelo. Estos resultados abundan en la necesidad de considerar los eventos reproductivos e invernales a la hora de estudiar los factores limitantes de la distribución de las especies de aves, de cara a establecer y diseñar criterios efectivos para su conservación, especialmente las migradoras (Marra *et al.* 1998, Rappole *et al.* 2003). No obstante, las diferencias en la ecología de las distintas especies hacen necesarios más estudios que incluyan a otros gremios de aves y trabajos más concretos para analizar el efecto de la estacionalidad sobre cada una de las especies. La elevada heterogeneidad ambiental y altitudinal que encontramos en la Península Ibérica, confieren a esta región unas características idóneas para realizar este tipo de estudios, por lo que constituye un escenario muy adecuado para estudios de migración y de los movimientos en circuitos a escalas más regionales. En este contexto, las montañas ibéricas constituyen “universos migratológicos” en miniatura, a los que las especies responderían mediante desplazamientos estacionales de diferente magnitud, por lo que proporcionan un marco ideal donde estudiar este tipo de procesos, ya que resultan pequeños experimentos evolutivos y ecológicos.

Agradecimientos

José A. Díaz soportó estoicamente, y resolvió, todas nuestras dudas relacionadas con los análisis estadísticos, además de contribuir a mejorar el manuscrito original. Este trabajo no habría sido posible sin el enorme esfuerzo de las personas que participaron en los censos cuyos datos hemos utilizado. Gracias a todas ellas.

Bibliografía

- Alerstam, T. 1990. *Bird migration*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Álvarez, A. 1983. Comparación de los métodos del taxiado, IKA e IPA aplicados en un bosque montano de coníferas de León. En: *Bird census and Mediterranean landscape*, pág. 107-112 (F. Purroy, Ed.). Proceedings VII International Conference of Bird Census, IBCC. Universidad de León, León.
- Álvarez, A. 1989. Avifauna de los pisos de vegetación de la Cordillera Cantábrica. Tesis Doctoral. Universidad de León, León.
- Antúnez, A., Vargas, J. M. y Pleguezuelos, J. M. 1989. Análisis biogeográfico de las comunidades de aves de los bosques de *Abies pinsapo*. *Acta Biologica Montana*, 9: 217-224.
- Berthold, P. 1993. *Bird migration. A general survey*. Oxford University Press, Oxford.
- Blem, C.R. 1990. Avian energy storage. *Current Ornithology*, 7: 59-113.
- Carrascal, L.M. 1986. Caracterización ecológica y biogeográfica de la avifauna de un macizo montañoso vizcaíno (País Vasco). *Munibe*, 38: 9-14.
- Carrascal, L.M. y Tellería, J.L. 1985. Estudio multidimensional del uso del espacio en un grupo de aves insectívoras forestales durante el invierno. *Ardeola*, 32: 95-113.
- Carrascal, L. M., Potti, J. y Sánchez-Aguado, F. J. 1987. Spatio-temporal organization of the bird communities in two Mediterranean montane forests. *Holarctic Ecology*, 10: 185-192.
- Carrascal, L.M., Palomino, D. y Lobo, J.M. 2002. Patterns of habitat preference and distribution and abundance of wintering bird fauna in central Spain. Analysis and prediction of the effect of ecological factors. *Animal Biodiversity & Conservation*, 25: 7-40.
- Carrascal, L. M. y Díaz, L. 2003. Asociación entre distribución continental y regional. Análisis con la avifauna forestal y de medios arbolados de la Península Ibérica. *Graellsia*, 59: 179-207.

- Costa, L. 1984. Composición de la comunidad de aves en pinares del Parque Nacional de Doñana (suroeste de España). *Doñana Acta Vertebrata*, 11: 151-183.
- Costa, L. 1993. Evolución estacional de la avifauna en hayedos de la Montaña Cantábrica. *Ardeola*, 40: 1-11.
- Costa, L. y Purroy, F. J. 1990. Avifauna reproductora e invernante en abedulares de la Montaña Cantábrica. *Munibe*, 41: 101-105.
- Cramp, S. 1988. *The birds of the Western Palaearctic. Vol. V.* Oxford University Press, Oxford.
- Cramp, S. 1992. *The birds of the Western Palaearctic. Vol. VI.* Oxford University Press, Oxford.
- Fernández, A. y Galarza, A. 1986. Estructura y estacionalidad de las comunidades de aves en distintos medios del tramo costero del País Vasco. *Boletín Estación Central Ecología*, 29: 59-66.
- Font, I. 1983. Climatología de España y Portugal. Instituto Nacional de Meteorología, Madrid.
- Forsman, J. T. y Mönkkönen, M. 2003. The role of climate in limiting European resident bird populations. *Journal of Biogeography*, 30: 55-70.
- Galarza, A. 1998. Variación estacional de la avifauna en dos encinares (*Quercus ilex*) del norte de la Península Ibérica. *Miscel-lània Zoològica*, 21: 45-55.
- Guttman, G., Tarpley, D., Ignatov, A. y Olson, S. 1997. *Global AVHRR-Derived Land Climatology*. National Oceanic and Atmospheric Administration, Boulder.
- Herrera, C. 1978. On the breeding distribution pattern of European migrant birds: MacArthur's theme reexamined. *The Auk*, 95: 496-509.
- Herrera, C.M. 1980. Evolución estacional de las comunidades de passeriformes en dos encinares de Andalucía occidental. *Ardeola*, 25: 145-180.
- Herrera, C.M. 1981. Evolución temporal en las comunidades de aves. *Doñana Acta Vertebrata*, 8: 79-101.
- Herrera, C.M. 1998. Long-term dynamics of Mediterranean frugivorous birds and fleshy fruits: a 12-year study. *Ecological Monographs*, 68, 511-538.
- Holmes, R.T. 1990. The structure of a temperate deciduous forest bird community: variability in time and space. En: Keast, A. (ed.) *Biogeography and ecology of forest bird communities*, pág. 121-139. SPB Academic Publishing, La Haya.
- Hurlbert, A. H. y Haskell, J. P. 2003. The effect of energy and seasonality on avian species richness and community composition. *The American Naturalist*, 161: 83-97.

- Levey, D.J. y Stiles, F.G. 1992. Evolutionary precursors of long-distance migration: resource availability and movement patterns in Neotropical landbirds. *The American Naturalist*, 140: 447-476.
- Marra, P. P., Hobson, K. A. y Holmes, R. T. 1998. Linking winter and summer events in a migratory bird by using stable-carbon isotopes. *Science*, 282: 1884-1886.
- Murakami, M. 2002. Foraging mode shifts of four insectivorous bird species under temporally varying resource distribution in a Japanese deciduous forest. *Ornithological Science*, 1: 63-69.
- Newton, I. y Dale, L. 1996. Relationship between migration and latitude among west European birds. *Journal of Animal Ecology*, 65: 137-146.
- Obeso, J. R. 1987. Comunidades de passeriformes en bosques mixtos de altitudes medias de la Sierra de Cazorla. *Ardeola*, 34: 37-59.
- Pérez-Tris, J. y Tellería, J. L. 2002. Regional variation in seasonality affects migratory behaviour and life-history traits of two Mediterranean passerines. *Acta Oecologica*, 23: 13-21.
- Potti, J. 1985. La sucesión de las comunidades de aves en los pinares repoblados de *Pinus sylvestris* del Macizo de Ayllón (Sistema Central). *Ardeola*, 32: 253-277.
- Purroy, F. J. 1975. Evolución anual de la avifauna de un bosque mixto de coníferas y frondosas en Navarra. *Ardeola*, 21: 669-697.
- Rabenold, K.N. y Rabenold, P.P. 1985. Variation in altitudinal migration, winter segregation, and site tenacity in two species of dark-eyed juncos in the Southern Appalachians. *The Auk*, 102: 801-819.
- Ramírez, A. y Tellería, J. L. 2003. Efectos geográficos y ambientales sobre la distribución de las aves forestales ibéricas. *Graellsia*, 59: 219-231.
- Rappole, J.H., King, D.I. y Diez, J. 2003. Winter- vs. breeding-habitat limitation for an endangered avian migrant. *Ecological Applications*, 13: 753-742.
- Recher, H.F. y Holmes, R.T. 1985. Foraging ecology and seasonal patterns of abundance in a forest avifauna. En: Keast, A., Recher, H.F., Ford, H. Y Saunders, D. (eds) *Birds of eucalypt forests and woodlands: ecology, conservation, management*, pp.79-96. Royal Australasian Ornithologists Union - Surrey Beatty & Sons.
- Safriel, U.N. 1995. The evolution of Palearctic migration - The case for southern ancestry. *Israel Journal of Zoology*, 41: 417-431.
- Sánchez, A. 1991. Estructura y estacionalidad de las comunidades de aves de la Sierra de Gredos. *Ardeola*, 38: 207-231.

- Santos, T. y Suárez, F. 1983.. The bird communities of the heathlands of Palencia. The effects of coniferous plantations. En: *Bird census and Mediterranean landscape*, pág. 172-179 (F. Purroy, Ed.). Proceedings VII International Conference of Bird Census, IBCC. Universidad de León, León.
- Santos, T., Suárez, F. y Tellería, J. L. The bird communities of Iberian juniper woodlands (*Juniperus thurifera* L.). En: *Bird census and Mediterranean landscape*, pág. 79-88 (F. Purroy, Ed.). Proceedings VII International Conference of Bird Census, IBCC. Universidad de León, León.
- StatSoft, Inc. 1999. *STATISTICA for Windows (Computer program manual)*. StatSoft, Inc., Tulsa.
- Suárez, F. y Santos, T. 1988. Estructura y estacionalidad de las comunidades de aves en un rebollar (*Quercus pyrenaica* Willd.) de la Submeseta norte. *Miscel-lania Zoologica*, 12: 379-383.
- Tellería, J. L. 1986. *Manual para el censo de los vertebrados terrestres*. Ed. Raíces, Madrid.
- Tellería, J. L. 1988. *Invernada de aves en la Península Ibérica*. Monografías, 1. SEO, Madrid.
- Tellería, J. L. y Galarza, A. 1990. Avifauna y paisaje en el norte de España: Efecto de las repoblaciones con árboles exóticos. *Ardeola*, 37: 229-245.
- Tellería, J. L., Asensio, B. y Díaz, M. 1999. Aves Ibéricas. Vol. 2. Passeriformes. J.M. Reyero, Madrid.
- Tellería, J. L., Pérez-Tris, J. y Carbonell, R. 2001. Seasonal changes in abundance and flight-related morphology reveal different migration patterns in Iberian forest passerines. *Ardeola*, 48: 27-46.
- Wiens, J.A. 1989. The ecology of bird communities. Volume 1: Foundations and patterns. Cambridge University Press, Cambridge.
- Zamora, R. y Camacho, I. 1984a. Evolución estacional de la comunidad de aves en un encinar de Sierra Nevada. *Doñana Acta Vertebrata*, 11: 25-43.
- Zamora, R. y Camacho, I. 1984b. Evolución estacional de la comunidad de aves en un robledal de Sierra Nevada. *Doñana Acta Vertebrata*, 11: 129-150.

Referencia	Localidad	Latitud	Longitud	Altitud	Bosque	Especie dominante
Santos y Suárez (1983)	Guardo	42,47	-4,50	1100	P	<i>Pinus sylvestris</i>
Santos <i>et al.</i> (1983)	Sto Domingo de Silos	41,58	-3,25	1150	P	<i>Juniperus thurifera</i>
Santos <i>et al.</i> (1983)	Calatañazor	41,42	-2,50	1150	P	<i>J. thurifera</i>
Santos <i>et al.</i> (1983)	Maranchón	40,50	-2,11	1200	P	<i>J. thurifera</i>
Santos <i>et al.</i> (1983)	Torremocha del Pinar	40,54	-2,03	1150	P	<i>J. thurifera</i>
Santos <i>et al.</i> (1983)	Teruel	40,24	-1,26	1300	P	<i>J. thurifera</i>
Tellería y Galarza (1990)	País Vasco	43,00	-2,45	700	C	<i>Fagus sylvatica</i>
Suárez y Santos (1988)	Guardo	42,45	-4,45	1100	C	<i>Quercus pyrenaica</i>
Sánchez (1991)	Gredos	40,05	-5,10	380	P	<i>Q. rotundifolia</i>
Sánchez (1991)	Gredos	40,10	-5,14	580	C	<i>Q. pyrenaica</i>
Sánchez (1991)	Gredos	40,12	-5,05	820	P	<i>P. pinaster</i>
Sánchez (1991)	Gredos	40,15	-5,14	1280	P	<i>P. pinaster</i>
Sánchez (1991)	Gredos	40,17	-5,16	1460	P	<i>P. sylvestris</i>
Sánchez (1991)	Gredos	40,18	-5,16	1470	C	<i>Q. pyrenaica</i>
Sánchez (1991)	Gredos	40,21	-5,19	1265	P	<i>Q. rotundifolia</i>
Obeso (1987)	Roblehondo	37,56	-2,48	1350	P	<i>P. nigra</i>
Obeso (1987)	Roblehondo	37,56	-2,48	1350	P	<i>P. nigra</i>
Zamora y Camacho (1984b)	Guejar Sierra	37,08	-3,24	1650	C	<i>Q. pyrenaica</i>
Costa (1984)	P.N. Doñana	36,51	-6,23	6	P	<i>P. pinea</i>
Costa (1984)	P.N. Doñana	36,50	-6,23	6	P	<i>P. pinea</i>
Zamora y Camacho (1984a)	Guejar Sierra	37,09	-3,23	1800	P	<i>Q. rotundifolia</i>
Herrera (1980)	Higuera de la Sierra	37,54	-6,23	450	P	<i>Q. ilex</i>
Herrera (1980)	Higuera de la Sierra	37,54	-6,23	450	P	<i>Q. ilex</i>
Purroy (1975)	Izco	42,39	-1,27	1000	C	<i>Q. pubescens</i>
Potti (1985)	Ayllón	41,05	-3,27	1500	P	<i>P. sylvestris</i>
Potti (1985)	Ayllón	41,09	-3,14	1500	P	<i>P. sylvestris</i>
Potti (1985)	Ayllón	41,12	-3,08	1450	P	<i>P. sylvestris</i>
Carrascal (1986)	Ganekogorta	43,13	-2,58	400	P	<i>P. radiata</i>
Costa y Purroy (1990)	Murias de Paredes	42,51	-6,11	1580	C	<i>Betula alba</i>
Carrascal <i>et al.</i> (1987)	La Hiruela	41,04	-3,27	1300	C	<i>Q. pyrenaica</i>
Carrascal <i>et al.</i> (1987)	S ^a de Guadarrama	40,40	-4,08	1750	P	<i>P. sylvestris</i>
Tellería <i>et al.</i> (inédito)	Ávila	40,05	-5,10	400	P	<i>Q. rotundifolia</i>
Tellería <i>et al.</i> (inédito)	Ávila	40,05	-5,10	400	P	<i>Q. rotundifolia</i>
Tellería (inédito)	Quintanilla	42,02	-3,39	800	P	<i>Q. rotundifolia</i>
Tellería (inédito)	Cebrecos	41,58	-3,35	800	P	<i>Q. rotundifolia</i>
Álvarez (1989)	Valdeteja	42,56	-5,26	1300	C	<i>F. sylvatica</i>
Álvarez (1989)	Valporquero	42,55	-5,34	1300	C	<i>F. sylvatica</i>
Álvarez (1989)	Canseco	42,59	-5,32	1450	C	<i>F. sylvatica</i>
Álvarez (1989)	Lavandera	42,57	-5,31	1325	C	<i>F. sylvatica</i>
Álvarez (1989)	Cofiñal	43,02	-5,16	1315	C	<i>F. sylvatica</i>
Álvarez (1989)	Boñar	42,53	-5,16	1300	C	<i>F. sylvatica</i>
Álvarez (1989)	Pto. de Panderrueda	43,07	-4,59	1375	C	<i>F. sylvatica</i>
Álvarez (1989)	Valdeteja	42,55	-5,26	1325	C	<i>Q. petraea</i>
Álvarez (1989)	Boñar	42,53	-5,16	1375	C	<i>Q. petraea</i>
Álvarez (1989)	Sabugo	42,50	-6,06	1360	C	<i>Q. petraea</i>
Álvarez (1989)	Remolina	42,55	-5,03	1150	C	<i>Q. petraea</i>
Álvarez (1989)	Boca de Huérgano	42,59	-4,56	1200	C	<i>Q. petraea</i>
Álvarez (1989)	Pedrosa del Rey	42,59	-5,01	1200	C	<i>Q. petraea</i>
Álvarez (1989)	Tejerina	42,55	-5,01	1150	C	<i>Q. petraea</i>
Álvarez (1989)	Boñar	42,53	-5,16	1350	C	<i>F. sylvatica</i>
Álvarez (1989)	Valdeteja	42,55	-5,26	1300	C	<i>F. sylvatica</i>
Álvarez (1989)	Rioscuro	42,56	-6,17	1415	C	<i>B. celtiberica</i>
Álvarez (1989)	Murias de Paredes	42,51	-6,11	1640	C	<i>B. celtiberica</i>
Álvarez (1989)	Fasgar	42,49	-6,14	1640	C	<i>B. celtiberica</i>

Referencia	Localidad	Latitud	Longitud	Altitud	Bosque	Especie dominante
Álvarez (1989)	Pto. de la Magdalena	42,52	-6,13	1625	C	<i>B. celtiberica</i>
Álvarez (1989)	Las Salas	42,56	-5,06	1110	C	<i>Q. pyrenaica</i>
Álvarez (1989)	Coladilla	42,53	-5,33	1225	C	<i>Q. pyrenaica</i>
Álvarez (1989)	Cistierna	42,47	-5,08	1065	C	<i>Q. pyrenaica</i>
Álvarez (1989)	Valle de las Casas	42,46	-5,03	1070	C	<i>Q. pyrenaica</i>
Álvarez (1989)	Robledo de la Guzpeña	42,48	-5,01	1150	C	<i>Q. pyrenaica</i>
Álvarez (1989)	Cistierna	42,48	-5,08	1050	C	<i>Q. faginea</i>
Álvarez (1989)	Valmartino	42,47	-5,06	1150	C	<i>Q. faginea</i>
Álvarez (1989)	Vegamián	42,56	-5,17	1225	P	<i>Q. rotundifolia</i>
Álvarez (1989)	Mirantes de Luna	42,52	-5,51	1225	P	<i>J. thurifera</i>
Álvarez (1989)	Crémenes	42,44	-5,08	1075	P	<i>J. thurifera</i>
Álvarez (1989)	Velilla del río Carrión	42,50	-4,50	1400	P	<i>J. thurifera</i>
Álvarez (1989)	Collada de Cármenes	42,57	-5,37	1430	P	<i>P. sylvestris</i>
Álvarez (1989)	Boñar	42,53	-5,19	1150	P	<i>P. sylvestris</i>
Álvarez (1989)	Cistierna	42,48	-5,08	1175	P	<i>P. sylvestris</i>
Álvarez (1989)	Camposagrado	42,44	-5,44	1050	P	<i>P. sylvestris</i>
Álvarez (1989)	Manzaneda de Torío	42,45	-5,30	950	C	<i>Q. pyrenaica</i>
Álvarez (1989)	Candanedo de Boñar	42,48	-5,20	1010	C	<i>Q. pyrenaica</i>
Álvarez (1989)	Sahechores	42,38	-5,12	925	C	<i>Q. pyrenaica</i>
Álvarez (1989)	Llamas de Rueda	42,38	-5,08	970	C	<i>Q. pyrenaica</i>
Álvarez (1989)	Villapadierna	42,42	-5,09	950	C	<i>Q. pyrenaica</i>
Antúnez <i>et al.</i> (1989)	Grazalema	36,46	-5,24	1250	P	<i>Abies pinsapo</i>
Antúnez <i>et al.</i> (1989)	Yunqueira	36,43	-4,55	1350	P	<i>A. pinsapo</i>
Álvarez (1983)	Puebla de Lillo	43,00	-5,16	1475	P	<i>P. sylvestris</i>
Fernández y Galarza (1986)	Muskiz	43,18	-3,08	400	P	<i>Eucalyptus globulus</i>
Fernández y Galarza (1986)	Muskiz	43,18	-3,08	400	P	<i>P. radiata</i>
Costa (1993)	Oseja de Sajambre	43,08	-5,02	1250	C	<i>F. sylvatica</i>
Galarza (1998)	Urdaibai	43,23	-2,40	200	P	<i>Q. ilex</i>
Galarza (1998)	S ^a de Arkamo	42,51	-2,58	850	P	<i>Q. ilex</i>

Apéndice I. Listado de localidades muestreadas en el presente estudio. Localización geográfica (LATITUD y LONGITUD, en grados sexagesimales), ALTITUD (m.s.n.m.), Tipo de Bosque (C, caducifolio, y P, perennifolio; véase métodos para aclaraciones sobre la clasificación), y especie arbórea dominante.

ESPECIE	DIETA	SUSTRATO
<i>Lullula arborea</i>	Mixta	Suelo
<i>Anthus trivialis</i>	Mixta	Suelo
<i>Troglodytes troglodytes</i>	Insectívora	Vegetación
<i>Erithacus rubecula</i>	Mixta	Suelo
<i>Luscinia megarhynchos</i>	Mixta	Suelo
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	Mixta	Suelo
<i>Turdus torquatus</i>	Mixta	Suelo
<i>Turdus merula</i>	Mixta	Suelo
<i>Turdus pilaris</i>	Mixta	Suelo
<i>Turdus philomelos</i>	Mixta	Suelo
<i>Turdus iliacus</i>	Mixta	Suelo
<i>Turdus viscivorus</i>	Mixta	Suelo
<i>Hippolais polyglotta</i>	Insectívora	Vegetación
<i>Sylvia undata</i>	Mixta	Vegetación
<i>Sylvia cantillans</i>	Mixta	Vegetación
<i>Sylvia melanocephala</i>	Mixta	Vegetación
<i>Sylvia hortensis</i>	Mixta	Vegetación
<i>Sylvia borin</i>	Mixta	Vegetación
<i>Sylvia atricapilla</i>	Mixta	Vegetación
<i>Phylloscopus bonelli</i>	Insectívora	Vegetación
<i>Phylloscopus collybita</i>	Insectívora	Vegetación
<i>Phylloscopus trochilus</i>	Insectívora	Vegetación
<i>Regulus regulus</i>	Insectívora	Vegetación
<i>Regulus ignicapillus</i>	Insectívora	Vegetación
<i>Muscicapa striata</i>	Insectívora	Suelo
<i>Ficedula hypoleuca</i>	Insectívora	Suelo
<i>Aegithalos caudatus</i>	Insectívora	Vegetación
<i>Parus palustris</i>	Insectívora	Vegetación
<i>Parus cristatus</i>	Insectívora	Vegetación
<i>Parus ater</i>	Insectívora	Vegetación
<i>Parus caeruleus</i>	Insectívora	Vegetación
<i>Parus major</i>	Insectívora	Vegetación
<i>Sitta europaea</i>	Insectívora	Vegetación
<i>Certhia familiaris</i>	Insectívora	Vegetación
<i>Certhia brachydactyla</i>	Insectívora	Vegetación
<i>Oriolus oriolus</i>	Mixta	Vegetación
<i>Garrulus glandarius</i>	Mixta	Suelo
<i>Cyanopica cyana</i>	Mixta	Suelo
<i>Fringilla coelebs</i>	Mixta	Suelo
<i>Fringilla montifringilla</i>	Mixta	Suelo
<i>Serinus serinus</i>	Mixta	Suelo
<i>Serinus citrinella</i>	Mixta	Suelo
<i>Carduelis chloris</i>	Mixta	Suelo
<i>Carduelis spinus</i>	Mixta	Vegetación
<i>Loxia curvirostra</i>	Mixta	Vegetación
<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	Mixta	Vegetación
<i>Coccothraustes coccothraustes</i>	Mixta	Vegetación

Apéndice II. Listado de especies forestales analizadas en el presente trabajo. Se señala la clasificación de las mismas según el tipo de dieta y el sustrato principal de obtención del alimento.

Reducción de la competencia intraespecífica invernal entre aves migradoras y residentes mediante la explotación estacional de hábitats complementarios

Este capítulo reproduce el texto íntegro del siguiente manuscrito:

Ramírez, A., Pérez-Tris, J. & Tellería, J.L. Seasonally complementary habitats reduce winter competition between migratory and resident conspecific birds (manuscrito enviado).

RESUMEN

En este capítulo estudiamos el efecto que podría tener la competencia entre las poblaciones residentes y las poblaciones migradoras de aves durante el periodo invernal, sobre los patrones de distribución de la avifauna forestal ibérica durante la reproducción. La competencia con los conespecíficos migradores durante el periodo invernal, podría dificultar la existencia de poblaciones reproductoras en las áreas de invernada de muchas especies de aves migradoras. Este podría ser un proceso clave para comprender la evolución de los movimientos de aves desde las migraciones parciales a las migraciones totales. Analizamos esta hipótesis en dos passeriformes con migración parcial ampliamente extendidos, el petirrojo (*Erithacus rubecula*) y la curruca capirotada (*Sylvia atricapilla*). Para ello utilizamos los datos de distribución de ambas especies en el periodo reproductor, las recuperaciones invernales de aves anilladas y datos ambientales obtenidos mediante sensores remotos (satélite), para 2462 cuadrículas UTM (100 km²) en España, incluyendo sus principales áreas de invernada ibéricas. Ambas especies presentan en el sur de la Península Ibérica pequeñas poblaciones sedentarias, cuya supervivencia podría verse afectada por la llegada del enorme contingente de conespecíficos que acuden a pasar el invierno en esas mismas áreas. Las variables climáticas relacionadas con el desarrollo forestal fueron las principales determinantes de la presencia y abundancia de estas dos especies durante el periodo reproductor. Tras controlar estos efectos ambientales, las poblaciones reproductoras no estuvieron afectadas por la abundancia de invernantes migradores. Además, y dentro del rango de distribución de las especies durante la reproducción, las áreas más utilizadas para la invernada tuvieron peor calidad para la reproducción, lo que apoyaría la hipótesis de que los migradores prefieren invernar en áreas no utilizadas por los sedentarios, que son más productivas en este periodo (p. ej. con mayor abundancia de arbustos productores de frutos).

Estos resultados no apoyan una menor probabilidad de presencia ni una menor abundancia de las poblaciones reproductoras del sur peninsular debida a un efecto de las poblaciones migradores, sino que sugieren que su supervivencia estaría relacionada con la calidad del hábitat (p. ej. desarrollo forestal). Por lo tanto, la eventual extinción de las poblaciones locales sedentarias (lo que conduciría a patrones de migración total, con áreas de invernada y reproducción separadas), podría originarse más por cambios globales (p.ej. incremento de la sequía estival), que por la competencia con los conespecíficos migradores.



Seasonally complementary habitats reduce winter competition between migratory and resident conspecific birds

Álvaro Ramírez, Javier Pérez-Tris y José Luis Tellería

Abstract

Competition during winter with migratory conspecifics might have caused the extinction of breeding populations in the wintering range of many migratory birds, a necessary event in the evolutionary transition from partial to disjunct migration. We analysed if either the probability of occurrence or the abundance of breeding robins *Erithacus rubecula* and blackcaps *Sylvia atricapilla* decrease in Mediterranean areas with abundant migrant conspecifics. We used large-scale breeding distribution surveys, ringing recoveries of wintering birds, and environment remote sensing data available for 2462 Spanish UTM squares (100 km²) that included the most important wintering grounds of these species. Climatic variables related to forest development primarily determined the breeding occurrence and abundance of resident breeding birds in both species, which were not affected by the abundance of wintering migrants. In addition, within the breeding range of each species, the areas with a high abundance of wintering conspecifics had a worse quality for breeding than those not used by migrants, even if this analysis was restricted to the driest Mediterranean area, the least favourable for breeding. Our results show that, while residents breed in developed forests, migrants prefer to settle in other habitats that are very productive during winter, such as fruit-rich Mediterranean scrublands. This prevents any negative effect of migratory populations on Mediterranean breeding populations. If disjunct migration patterns in European birds arose after the extinction of Mediterranean resident populations, this might represent the necessary outcome of global changes affecting habitat quality (such as increasing summer drought), rather than the consequence of competition with migratory conspecifics.

Introduction

Many bird species migrate to winter at low latitudes in the temperate zone, where some of them meet local conspecifics. When wintering in sympatry, migratory individuals often outnumber residents, which may result in competition with local populations. Competition in winter has been advocated as a putative mechanism for the evolution of disjunct migration in the temperate zone, in light of the theory that originally partially migratory species turned into completely migratory species with separate breeding and wintering areas (Gauthreaux 1982). In this paper we ask whether there is evidence for such competition in two bird species from the Iberian Peninsula.

In principle, if migrants and residents compete for the same winter resources, the annual recruitment of residents should be lower than that of migrants, because residents have a smaller population size and a reduced fecundity in their comparatively poor breeding environments (residents live in southern, non-seasonal areas, which are the least productive in the species' range; Bell 2000). However, so far there is no clear evidence of a negative effect of migratory birds on their resident conspecifics, although in many species both populations do winter in sympatry using the same resources (Pérez-Tris & Tellería 2002a; Tellería & Pérez-Tris 2004). In addition, processes other than competition, such as the deterioration of breeding habitats or unlike habitat preferences of migrants and residents, could also explain the evolution of disjunct migration patterns (Hutto 1980; Cox 1985). To date, the idea that ancestral resident populations became extinct due to competition with migrants has not received empirical support.

An important factor in the interaction between migratory and sedentary conspecifics may be the availability of suitable wintering habitats, a major limiting factor for migratory bird populations (Baillie & Peach 1992; Marra *et al.* 1998; Webster *et al.* 2002; Rappole *et al.* 2003). Habitat segregation may affect body condition and winter survival, time of departure on spring migration, and body condition during breeding (Sherry & Holmes 1996; Marra *et al.* 1998; Marra 2000; Marra & Holmes 2001). In wintering areas that are already occupied by local conspecifics, habitat preferences, social behaviour or availability of resources may determine whether locals will be able to stay in their breeding habitats or will be displaced by arriving migrants. If locals forced migrants to settle outside their breeding habitats (Cox 1985), or both populations had different habitat preferences (Hutto 1980), the quality of the breeding habitats of residents would remain unaffected by overwintering migrants. However, if arriving migrants induced conspecific interactions, locals might become less abundant or even go extinct in areas otherwise suitable for breeding (Bell 2000; Yom-Tov & Geffen 2002).

We studied the effect of abundance of wintering conspecifics on the breeding distribution and abundance of two Iberian forest passerines, the European robin (*Erithacus rubecula*) and the blackcap (*Sylvia atricapilla*). In the Iberian Peninsula, these species breed in developed forests with dense undergrowth, showing a wide but heterogeneous distribution, with increasingly fragmented populations towards the driest Mediterranean sectors in southern Spain (Pérez-Tris *et al.* 2000; Carbonell *et al.* 2003). In winter, this geographic area receives the largest part of northern migrant populations, which extend the species' range into habitats not used for breeding, such as fruit-rich shrublands and cultivations (Rey 1995;

Herrera 1998; Tellería *et al.* 1999). This scenario is ideal to test whether Iberian breeding populations are less likely to occur as breeders in areas used for wintering by migrant conspecifics, or if their distribution is best explained by other factors, such as the quality of breeding habitats. If there are negative effects of migrants on Mediterranean breeding populations, two predictions follow. First, locals should breed less frequently or less abundantly in the most important wintering areas. Second, within these areas, locals should breed in high-quality habitats, in order to achieve a higher reproductive success that allows them to counterbalance the negative effects of competition with migrant conspecifics during winter (Bell 2000; Yom-Tov & Geffen 2002).

Methods

Study Area

The Iberian Peninsula (Fig. 1) shows a climatic gradient from Atlantic to Mediterranean areas. In summer, northern areas are fresh and moist, but southern regions suffer a strong drought that prevents the development of moist forests (Font 1983). As a consequence, forest bird communities gradually lose species southwards, particularly those typical of northern regions in Europe (Ramírez & Tellería 2003). However, the southern Mediterranean areas are the main wintering ground of Palaearctic migrant birds in the Iberian Peninsula (Tellería 1988). This seasonal pattern is distorted in the south by mountain ranges and coastal sectors (Font 1983), where a higher humidity favours the presence of sedentary populations of many passerines. Because of the lack of detailed information on the distribution of birds in Portugal, we restricted our study to Spain, which covers the whole range of environmental variation described above, including the most important wintering area for short-distance migrants in the western Mediterranean (Fig. 1).

Distribution of birds

The breeding distribution of robins and blackcaps in Spain was obtained from the Spanish breeding bird atlas (Martí & Del Moral 2003). This atlas reports presence or absence of the species in each 10 × 10 km UTM squares in the country, and in most cases also scores abundance using a six-category scale, based on estimates of the number of breeding pairs (none, 1-9, 10-99, 100-999, 1,000-9,999, and above 9,999; see Martí & Del Moral 2003).

The distribution of wintering migrants in Spain was determined using ringing recoveries obtained between 1919 and 1997. We considered wintering birds all those ringed or recovered in Spain between 1 December and 15 February ($n = 342$ robins and 466

blackcaps), thus excluding individuals on ongoing migration (Cantos 1995; Bueno 1998). We used the number of recoveries in each UTM square as a measure of abundance of wintering robins and blackcaps. This estimate could be biased by spatial variation in the probability of recapture, for example due to heterogeneous ringing and -in older times- hunting activity. However, the large size of our data set diminishes this bias (see also Bairlein 2001). In fact, the distribution of ringing recoveries of wintering robins and blackcaps is highly consistent with estimates of winter abundance obtained by direct census in Spain (Tellería *et al.* 1999), and it also matches the distribution of important winter resources that affect their abundance patterns at local and regional scales, such as fruits (Cantos 1996).

We are aware that some ringing recoveries obtained in winter may correspond to local individuals, thus inflating the abundance of wintering birds in areas occupied by sedentary populations. To evaluate this bias, we determined the proportion of local birds by distinguishing between (1) genuine migrant birds, recorded in winter in Spain and in different localities at other times, usually at migratory stopovers further north, (2) genuine resident birds, captured at the same site in winter and in the breeding season, from 15 May to 31 July (Cantos 1995; Bueno 1998), and (3) birds that were ringed and recovered in winter at the same site, and thus may be either site-faithful migrants or true residents. Of the unambiguously assigned birds (250 robins and 260 blackcaps), 99% of robins and 95% of blackcaps were identified as wintering migrants. Because the proportion of recoveries from local birds was so small, we considered birds of unknown origin as genuine migrants, assuming that the benefit obtained from increased sample size should largely offset an small potential bias of our estimates of abundance.

Environmental and geographic variables

We used remote sensing data collected by the Advanced Very High Resolution Radiometer (AVHRR) sensor on board the NOAA satellites (NOAA-9 and NOAA-11). For each square, we calculated mean values of three climatic variables recorded both during the breeding season (April to July) and the winter (December and January), from 1985 to 1990 (except 1988). We measured the average surface temperature (channel 4 of the AVHRR sensor), the Normalized Difference Vegetation Index (NDVI, an index of vegetation biomass), and the Precipitable Water Index (PWI, an index of moisture and evapotranspiration). Given the close relationship between these variables and forest development, their combination allows a very accurate characterisation of general habitat suitability for forest birds (Guttman *et al.* 1997; Ramírez & Tellería 2003).

Neighbouring squares are more likely to have more similar environmental conditions and bird communities than distantly located squares, which has to be taken into account to reliably interpret relationships between variables in a geographically explicit context. We controlled the spatial component of species distribution in our analyses, including non-linear effects that might describe complex spatial features of the data, by using the third-order polynomial (Borcard *et al.* 1992):

$$f(x,y) = b_0 + b_1x + b_2y + b_3x^2 + b_4xy + b_5y^2 + b_6x^3 + b_7x^2y + b_8xy^2 + b_9y^3$$

where x and y represent longitude and latitude of the centre of squares, respectively, and b_i are regression coefficients. To avoid analytical problems in multiple regression with polynomial terms, the coordinates were standardized to mean equal to 0, scaled between -1 and 1 with respect to longitude (the geographic dimension with the widest range), and recalculated for latitude accordingly (Carrascal *et al.* 2002).

We excluded squares with missing data or with a too small census area (more than 50% of territory offshore or outside the Spanish border, which was not surveyed for the breeding bird atlas; Martí & Del Moral 2003). This rendered a final sample size of 2462 squares.

Statistical analyses

We first conducted a Principal Component Analysis (PCA) on climatic variables measured during summer and winter, to obtain general patterns of variation in habitat quality for forest birds, and to analyse variation in environmental suitability in space and time.

We tested if breeding populations of robins and blackcaps have a lower probability of occurrence in the squares that are most densely populated with wintering conspecifics. To do so, we conducted a logistic regression with presence or absence of the species as the dependent variable, and habitat quality (obtained by PCA from climatic variables), abundance of wintering conspecifics (log-transformed) and all terms in the third-degree polynomial with geographic coordinates as independent variables. Secondly, we tested whether robins and blackcaps show a lower breeding abundance in areas with many migrant conspecifics, using a stepwise linear regression with the same explanatory variables, but breeding abundance in the squares as the dependent variable. The results obtained with forward and backward model building methods were compared to check for stability of the results. Ringing recoveries were missing in many squares, which may create a statistical problem by accumulation of zero

values. In addition, areas without recoveries could be non-wintering grounds where migrants might have never affected local populations. To prevent any confusion, we repeated the analyses using squares with at least one ringing recovery in winter.

Finally, we analysed variations in habitat quality within the breeding range of robins and blackcaps (squares with breeding presence of the species). We tested whether the squares occupied by wintering populations had a higher quality than squares without wintering populations, thus supporting the idea that populations breeding within the wintering grounds are restricted to habitats of the highest quality. We first analysed the whole breeding area in Spain, but to make sure that our results were not biased by regions unfavourable for wintering but very favourable for breeding (e.g., the northern plateau and Atlantic areas; Pérez-Tris & Tellería 2002b), we repeated the analysis within the main wintering grounds in the Iberian Peninsula. These areas were situated south of 38° 30'N and east of 1°W, which roughly correspond to the warm Mediterranean lowlands where most migrants spend the winter (Font 1983; Tellería 1988; Fig. 2).

Results

Seasonal changes in habitat quality

The PCA from climatic variables measured in spring extracted a single component (Spring PC1; 80.5% of variance), whose scores increased in moist and temperate areas with a high vegetation biomass (factor loadings: temperature = -0.906; NDVI = 0.898; PWI = -0.887), therefore indicating habitat quality for breeding of forest birds. Using winter data, the PCA extracted two components (91% of variance explained). The Winter PC1 (eigenvalue = 1.67) was again an index of increasing temperature and evapotranspiration (factor loadings: temperature = 0.932; NDVI = 0.044; PWI = 0.896), thus being interpretable as an index of habitat quality for wintering (warmer and more productive winters). In fact, Winter PC1 scores were positively correlated with the abundance of ringing recoveries of wintering robins (effect in a multiple regression including Winter PC2 and geographic effects: $\beta = 0.32$, $F_{1,2450} = 45.05$, $P < 0.0001$) and blackcaps ($\beta = 0.26$, $F_{1,2450} = 31.23$, $P < 0.0001$). The PCA showed an uncoupling between this index of habitat quality in winter and forest development (NDVI), which was the main contributor to Winter PC2 (eigenvalue = 1.07; factor loadings: temperature = 0.138; NDVI = -0.989; PWI = -0.268). For the analyses, we changed the sign of PC2 scores to make them increase with vegetation biomass.

These indices of habitat quality showed strong geographic patterns, but of very different shape in summer and winter according to the seasonal change in the distribution of

temperature and precipitation in the Iberian Peninsula. In the breeding season, habitat quality decreased southwards, while the opposite was found in winter (Fig. 1), leading to a strong negative correlation between habitat quality for breeding and wintering (effect of Winter PC1 on Spring PC1 in a multiple regression including Winter PC2 and geographic effects: $\beta = -0.54$; $F_{1,2450} = 1338$; $P < 0.0001$). This correlation was still stronger when the analysis was restricted to the main wintering area of robins and blackcaps, in the Mediterranean lowlands ($\beta = -0.69$; $F_{1,909} = 611$; $P < 0.0001$). Spring PC1 and Winter PC2 were positively correlated, as forest development contributed similarly to form both components.

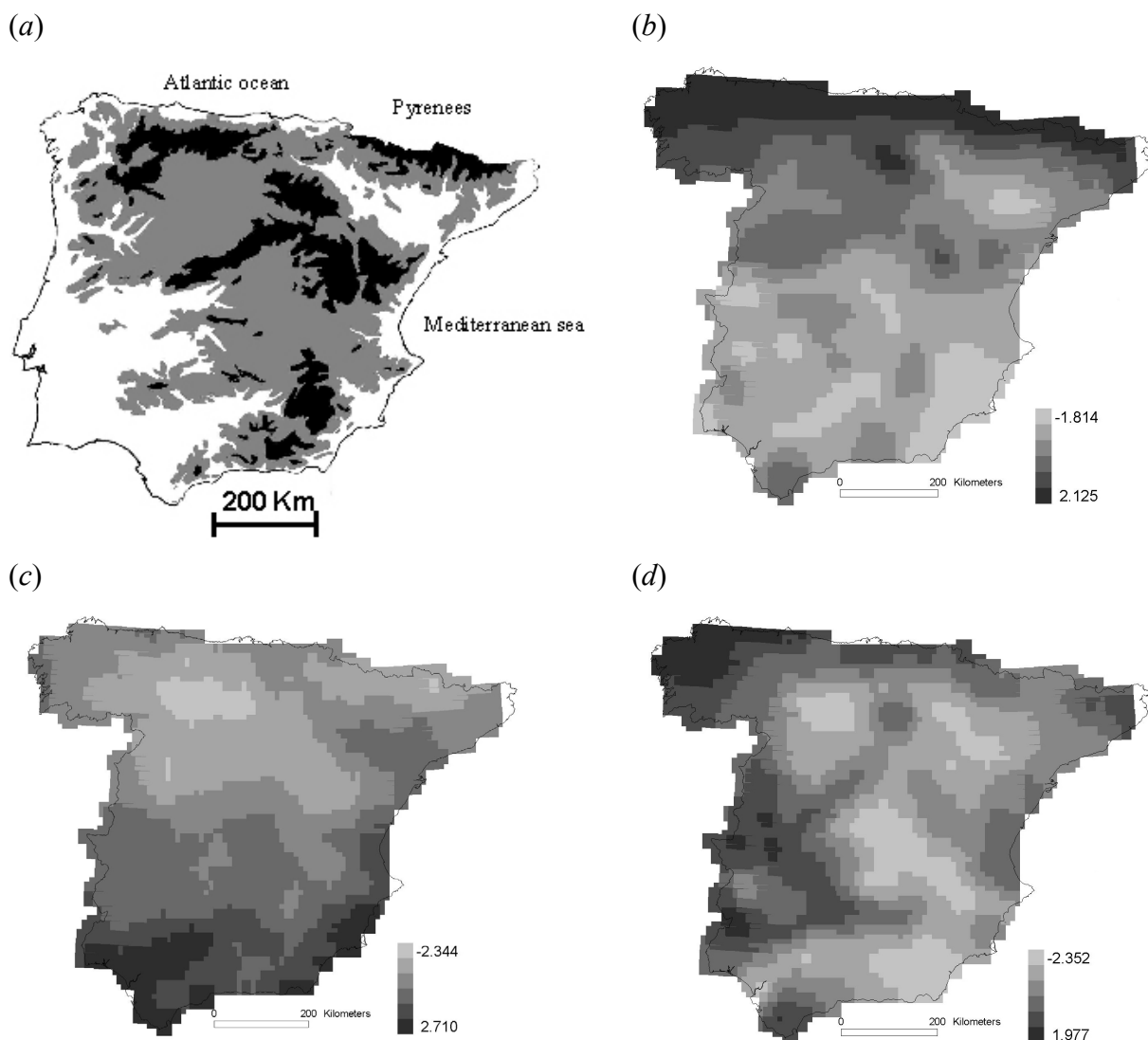


Figure 1.- A: Topographical features of the Iberian Peninsula (areas above 500-m elevation in grey, and above 1000 m in black). B-D: Variation from spring to winter in habitat quality for forest passerines, obtained by PCA from climatic variables: Spring PC1 (B, an index of spring productivity and forest development), Winter PC1 (C, winter productivity) and Winter PC2 (D, forest development, see text for details).

Seasonal distribution of birds

Both robins and blackcaps showed a very similar breeding distribution in Spain (Fig. 2). They were common and abundant in the north, but showed a more fragmented distribution southwards, disappearing from the least forested areas in dry regions. Ringing recoveries in winter were abundant in southern areas and the Mediterranean coast, particularly so in blackcaps (which were almost absent from the Iberian plateaux and the Atlantic Belt; Fig. 2). Robins had a broader distribution in winter (202 squares with recoveries) than blackcaps (92 squares), but blackcaps showed more variation in abundance (0-118 recoveries/square) than robins (0-14 recoveries/square).

Breeding occurrence

The abundance of wintering conspecific had no effect on the breeding distribution of robins or blackcaps, which was best predicted by habitat quality estimated from climatic variables (Table 1). This result held when only the genuine wintering areas were considered (squares with ringing recoveries of migrants; Table 1). Both species occurred in squares with a high habitat quality, measured by Spring PC1 scores (mild areas with dense vegetation), controlling for geographic location (Table 1). Spatial patterns depicted the increasing fragmentation and decreasing abundance of populations towards the driest sectors in southern Iberia (Table 1).

	All squares (n = 2462)			Wintering area (n = 202)		
Robins	Estimate	Wald	P	Estimate	Wald	P
Spring PC1	3.07	367.79	< 0.0001	2.73	22.22	< 0.0001
Conspecifics	0.10	0.25	0.62	0.35	0.63	0.43
Geographic effects	$-y; x; -y^2; -x^2; y \times x^2$			$-y; -y \times x; y^2; y^3$		
	All squares (n = 2462)			Wintering area (n = 92)		
Blackcaps	Estimate	Wald	P	Estimate	Wald	P
Spring PC1	1.41	133.19	< 0.0001	12.56	7.30	< 0.0001
Conspecifics	0.24	2.09	0.14	-0.64	1.20	0.27
Geographic effects	$-x; y \times x; y^2; -x^2; y \times x^2$			$x; -y \times x; y^2; y^3; -x^3; -y^2 \times x; y \times x^2$		

Table 1. Results of logistic regression models predicting the presence of breeding robin and blackcap populations, in relation to habitat quality (Spring PC1) and abundance of wintering conspecifics. The results for the wintering area exclude squares without winter recoveries. Significant geographic variables (y = latitude; x = longitude) and the signs of their effects are indicated.

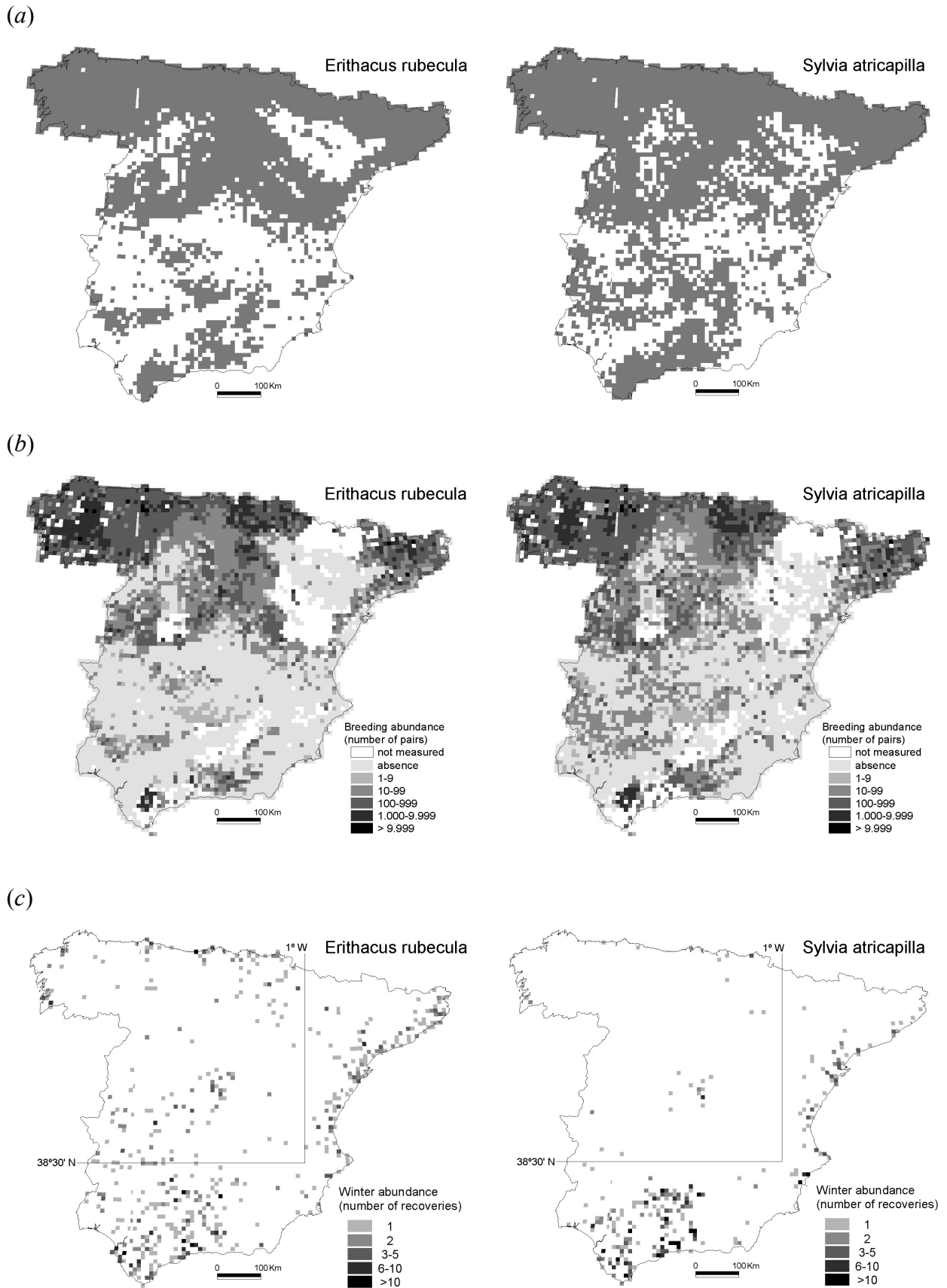


Figure 2. Distribution of breeding robins and blackcaps in Spain (dark squares; *a*) and variation in abundance of breeding (*b*) and wintering populations (*c*, the main wintering grounds -Mediterranean lowlands- are located at the bottom right side of the line), obtained from the breeding bird atlas (Martí & Del Moral 2003) and ringing recoveries.

Breeding abundance

Habitat quality was also the best predictor of the breeding abundance of robins and blackcaps. This effect was revealed by both forward and backward stepwise regression, which only differed by including slightly different sets of geographic effects in the models (results not shown). Also, the effects were similar regardless all squares or only squares with ringing recoveries were analysed (Table 2). In robins, we found a very small, positive effect of abundance of wintering conspecifics on breeding abundance, which was close to significance in blackcaps too. However, this effect disappeared when only the squares with winter recoveries were analysed. In that case, habitat quality explained around 55% and 31% of the variance in abundance of robins and blackcaps, respectively (Table 2). In both species, geographic effects had a minor role in determining abundance, compared to habitat quality (Table 2).

	All squares (n = 2210)				Wintering area (n = 185)			
Robins	beta	F	P	R ²	beta	F	P	R ²
Spring PC1	0.87	1282.2	< 0.0001	0.59	0.74	224.7	< 0.0001	0.55
Conspecifics	0.03	4.48	0.035	0.001	out	0.73	0.39	-
Geographic effects	-y×x;-y ³ ;y×x ²			0.016	all out			-
Final model		694.7	< 0.0001	0.61		224.7	< 0.0001	0.55
	All squares (n = 2169)				Wintering area (n = 76)			
Blackcaps	beta	F	P	R ²	beta	F	P	R ²
Spring PC1	0.49	221.0	< 0.0001	0.42	0.70	61.02	< 0.0001	0.31
Conspecifics	out	3.80	0.051	-	out	0.08	0.78	-
Geographic effects	-x;-y×x;y ² ;-y ³ ;x ³ ;y ² ×x;y×x ²			0.042	-x ² ;-y ³ ;y×x ²			0.24
Final model		233.0	< 0.0001	0.46		21.45	< 0.0001	0.55

Table 2. Results of forward stepwise regression for robin and blackcap abundance, in relation to habitat quality (Spring PC1) and abundance of wintering conspecifics. The results for the wintering area exclude squares without ringing recoveries. The geographic variables (y = latitude; x = longitude) included in the model and the signs of their effects are indicated. The R² values indicate the gain in variance explained by the model that incorporates the corresponding variable (the variance explained by geographic effects has been summed up).

Habitat quality for breeding

The environmental quality of the squares occupied by breeding robins and blackcaps was not higher if they were also important as wintering grounds. In fact, we found the opposite trend; habitat quality for breeding (Spring PC1) tended to be highest in squares without ringing recoveries, controlling for the effect of geographic location. Using all squares with breeding populations (Fig. 3), this effect was nearly significant in robins (results of ANCOVA with

presence of wintering recoveries as the factor, and geographic effects –results not shown– as covariates: $F_{1,1416} = 3.35$, $P = 0.067$) and significant in blackcaps ($F_{1,1606} = 5.82$, $P = 0.016$). When only the main wintering grounds in the Mediterranean lowlands were considered, these effects remained very similar (Fig. 3), gaining importance in robins ($F_{1,429} = 7.65$, $P = 0.006$), but losing some strength in blackcaps ($F_{1,513} = 3.56$, $P = 0.059$). The same results were obtained when the abundance of wintering conspecifics was measured as a continuous variable: habitat quality for breeding always decreased with increasing abundance of migrants (all four beta values ranging between -0.01 and -0.06), but the effect was significant only for robins in the Mediterranean wintering areas ($P = 0.007$; all other three effects with P between 0.08 and 0.10).

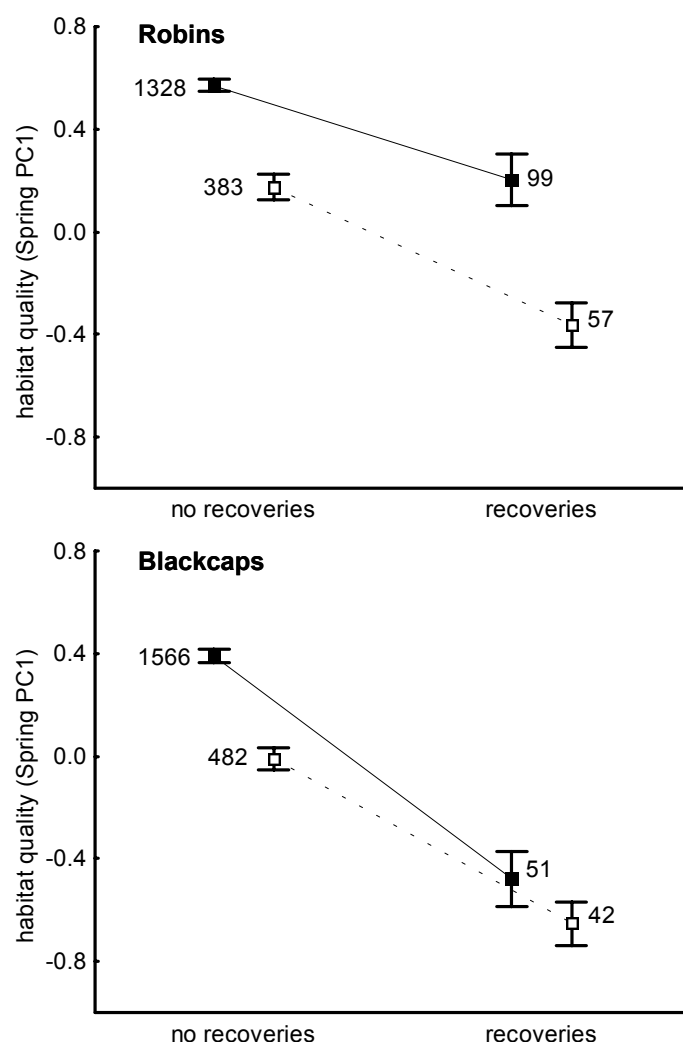


Figure 3. Variation in habitat quality (Spring PC1) among squares occupied by breeding robins and blackcaps, with or without ringing recoveries of wintering conspecifics (means, s.e. and sample sizes). Filled squares represent the whole breeding range in Spain, and open squares the breeding range within the main wintering grounds in the Mediterranean lowlands.

Discussion

Our results do not support the idea that competition with conspecific migrants negatively affects resident populations of robins and blackcaps in the Iberian Peninsula, one of the most important wintering grounds for these species in Europe. We did not find a reduced probability of occurrence, or a reduced population abundance, of breeding robins and blackcaps in areas with abundant wintering conspecifics. Both occurrence and abundance of breeding populations were primarily dependent on climate, particularly on precipitation and temperature through their effect on forest development. This agrees with the fact that summer drought is one of the most important limiting factors determining the distribution and breeding success of forest birds in Mediterranean environments (Tellería & Santos 1994; Pérez-Tris *et al.* 2000; Carbonell *et al.* 2003).

It still could be argued that the extant distribution of Iberian breeding populations was influenced by competition with migrants in the past, which caused the extinction of locals in many areas that would otherwise have breeding populations (Bell 2000; Yom-Tov & Geffen 2002). However, our results do not support this idea, as populations breeding in areas occupied by most migratory conspecifics during winter did not use habitats that were particularly adequate for reproduction; in fact, the best habitats in the breeding range were scarcely used by migrant populations. This result was obtained even in the southernmost sectors of the Iberian Peninsula, where the intense summer drought should have accentuated any tendency of residents to be restricted to highest-quality habitats if their population recruitment were impaired by competition with migrants. A potential pitfall in our analysis is that some of the populations breeding in the Iberian Peninsula are migratory, particularly those in the northern plateau (Pérez-Tris & Tellería 2002*b*). We do not know if these Iberian migrants coexist with other, northern migrants, or even with resident conspecifics in southern Iberia, and how this potential coexistence affects their population dynamics. However, our conclusions remained unchanged when we restricted our analyses to the main wintering grounds in the Mediterranean (where no migrants breed), which rules out any possible confusion from heterogeneity of migratory behaviours among Iberian robins and blackcaps.

Why does competition with migrants fail to explain the distribution of breeding and wintering populations? Perhaps the most important conceptual limitation of this model is its view of migrants as invaders of the residents' range, and of residents as passive hosts which, in the best case, only benefit from prior occupancy of the area during competition contests (Bell 2000). But the model disregards other mechanisms that can prevent, or at least reduce, the negative effects of competition between both populations, such as the selection of

different habitat types by migrants or the local adaptation of birds breeding in wintering areas. Locals may show breeding-site fidelity if this improves their breeding success the next spring (Ketterson & Nolan 1983). However, migrants have no breeding interests in the area, being free to choose different habitat types for wintering if this may improve survival. In Mediterranean environments, there is a seasonal alternation in quality between forests, suitable for breeding, and Mediterranean shrublands, more adequate for wintering (Tellería 1988; Blondel & Vigne 1993). This complementariness of breeding and wintering habitats is revealed in our results by a seasonal uncoupling between habitat quality (measured by precipitation and temperature) and forest development (measured by the NDVI). But this difference is not just a matter of climate. Both robins and blackcaps rely on fruits as a major food resource during winter (Rey 1995; Herrera 1998), and the fruit-richest habitats, such as the shrublands or olive groves of the Mediterranean area, are rarely used for breeding. Although some migrants may settle in the habitats occupied by local populations (Pérez-Tris & Tellería 2002a; Tellería & Pérez-Tris 2004), largely available fruit-rich habitats can prevent the saturation of the breeding range of locals during the periods of highest abundance of migrants, acting as buffer habitats (Gill *et al.* 2001; Tellería *et al.* 2001). This could explain why large populations of many migrant birds apparently occupy an ecological vacuum in wintering grounds, avoiding a strong competition in the breeding areas of conspecifics or close relatives (Hutto 1980; Cox 1985).

Another mechanism to decrease the potential effects of competition with migrants may be the local adaptation of Mediterranean populations. For example, robins and blackcaps breeding in Mediterranean environments obtain a better breeding output than the one expected from direct measurements of environmental quality (Pérez-Tris *et al.* 2000; Carbonell *et al.* 2003). It might be argued that this improved breeding success of residents results from decreased competition among survivors after a strong population limitation during winter, due to coexistence with migrants (Yom-Tov & Geffen 2002). However, so far we know that resident robins and blackcaps outcompete migrant conspecifics in sympatric wintering areas (Pérez-Tris & Tellería 2002a; Tellería & Pérez-Tris 2004).

In summary, a more realistic interpretation of both the existing interactions in sympatric wintering grounds and the distribution of extant populations breeding in wintering areas would regard the arrival of migrants as an ecological factor that has long affected local populations, allowing them to evolve consequently. From this perspective, the extinction of resident populations, a necessary event in the evolution of disjunct migration among temperate bird species, would have been primarily related to factors other than competition

with migrants during winter (Cox 1985; Pérez-Tris & Tellería 2002a). For example, resident populations of some European forest birds could have disappeared due to the climate changes occurred during the recent history of the Mediterranean region, such as the progressive increase of the summer drought that certainly impaired habitat quality for these species (Blondel & Vigne 1993).

Acknowledgments

The comments by J.T. García, J.A. Díaz and H. Dingle contributed to improve an early version of the manuscript. L.M. Carrascal helped us with statistical analyses. The Spanish Ringing Scheme (Oficina de Anillamiento, DGCN, Ministerio de Medio Ambiente) provided ringing recovery data, and the DGCN facilitated access to digitised distribution data. This research was funded by the Spanish Ministry of Science and Technology (Project BOS 2000-0556). J. P-T was supported by a Marie Curie Fellowship of the European Community, under contract number HPMF-CT-2002-02096.

References

- Baillie, S.R. & Peach, W.J. 1992. Population limitation in Palaearctic-African migrant passerines. *Ibis*, 134 (suppl.1): 120-132.
- Bairlein, F. 2001. Results of bird ringing in the study of migration routes. *Ardea*, 89: 7-19.
- Bell, C.P. 2000. Process in the evolution of bird migration and pattern in avian ecogeography. *Journal of Avian Biology*, 31: 258-265.
- Blondel, J. & Vigne, J.D. 1993. Space, time, and man as determinants of diversity of birds and mammals in the Mediterranean region. En: *Species Diversity in Ecological Communities* (ed. by R.S. Ricklefs and D. Schluter), pp. 135-146. University of Chicago Press, Chicago.
- Borcard, D., Legendre, P. & Drapeau, P. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*, 73: 1045-1055.
- Bueno, J.M. 1998. Migración e invernada de pequeños turdinos en la península Ibérica. V. Petirrojo (*Erithacus rubecula*). *Ardeola*, 45(2): 193-200.
- Cantos, F.J. 1995. Migración e invernada de la curruca capirotada (*Sylvia atricapilla*) en la península Ibérica. *Ecología*, 9: 425-433.
- Cantos, F.J. 1996. Análisis de los factores asociados a la invernada de los sílvidos presaharianos en la Península Ibérica en base a los resultados del anillamiento científico. *Ecología*, 10: 429-436.

- Carbonell, R., Pérez-Tris, J. & Tellería, J. L. 2003. Effects of habitat heterogeneity and local adaptation on the body condition of a forest passerine at the edge of its distributional range. *Biological Journal of the Linnean Society*, 78: 479-488.
- Carrascal, L.M., Palomino, D. & Lobo, J.M. 2002. Patterns of habitat preference and distribution and abundance of wintering bird fauna in central Spain. Analysis and prediction of the effect of ecological factors. *Animal Biodiversity & Conservation*, 25: 7-40.
- Cox, G.W. 1985. The evolution of avian migration systems between temperate and tropical regions of the new world. *The American Naturalist*, 126: 451-474.
- Font, I. 1983. *Climatología de España y Portugal*. Instituto Nacional de Meteorología, Madrid.
- Gauthreaux, S.A. 1982. The ecology and evolution of avian migration systems. *Avian Biology*, 1: 93-168.
- Gill, J.A, Norris, K., Potts, P.M., Gunnarsson, T.G., Atkinson, P.W. & Sutherland, W.J. 2001. The buffer effect and large-scale population regulation in migratory birds. *Nature*, 436-438.
- Guttman, G., Tarpley, D., Ignatov, A. & Olson, S. 1997. *Global AVHRR-Derived Land Climatology*. National Oceanic and Atmospheric Administration, Boulder.
- Herrera, C. 1998. Long-term dynamics of Mediterranean frugivorous birds and fleshy fruits: a 12-year study. *Ecological Monographs*, 68: 511-538.
- Hutto, R. L. 1980. Winter habitat distribution of migratory land birds in western Mexico, with special reference to small foliage gleaning insectivores. *Migrant birds in the Neotropics: ecology, behavior, distribution, and conservation* (eds A. Keast & E.S. Morton), pp. 181-203. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Ketterson, E.D. & Nolan, V. 1983. The evolution of differential bird migration. Pp: 357-402 in R.F. Johnston (ed). *Current Ornithology*, vol 1. Plenum Press, New York.
- Marra, P.P. 2000. The role of behavioural dominance in structuring patterns of habitat occupancy in a migrant bird during the non-breeding season. *Behavioral Ecology*, 11(3): 299-308.
- Marra, P.P., Hobson, K.A. & Holmes, R.T. 1998. Linking winter and summer events in a migratory bird by using stable-carbon isotopes. *Science*, 282: 1884-1886.
- Marra, P.P. & Holmes, R.T. 2001. Consequences of dominance-mediated habitat segregation in American redstarts during the nonbreeding season. *Auk*, 118: 92-104.

- Martí, R. & Del Moral, J.C. 2003. *Atlas de las aves reproductoras de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-SEO/Birdlife. Madrid
- Pérez-Tris, J., Carbonell, R. & Tellería, J.L. 2000. Abundance distribution, morphological variation and juvenile condition of robins, *Erithacus rubecula* (L.), in their Mediterranean range boundary. *Journal of Biogeography*, 27: 879-888.
- Pérez-Tris, J. & Tellería, J.L. 2002a. 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. & Tellería, J.L. 2002b. Regional variation in seasonality affects migratory behaviour and life-history traits of two Mediterranean passerines. *Acta Oecologica*, 23: 13-21.
- Ramírez, A. & Tellería, J.L. 2003. Efectos geográficos y ambientales sobre la distribución de las aves forestales ibéricas. *Graellsia*, 59: 219-231.
- Rappole, J.H., King, D.I. & Diez, J. 2003. Winter- vs. breeding-habitat limitation for an endangered avian migrant. *Ecological Applications*, 13: 735-742.
- Rey, P. J. 1995. Spatio-temporal variation in fruit and frugivorous bird abundance in olive orchards. *Ecology*, 76: 1625-1635.
- Sherry, T.W. & Holmes, R.T. 1996. Winter habitat quality, population limitation, and conservation of Neotropical-Nearctic migrant birds. *Ecology*, 77: 36-48.
- Tellería, J.L. (ed.). 1988. *Invernada de aves en la Península Ibérica*. Monografías, 1. SEO, Madrid.
- Tellería, J.L., Asensio, B. & Díaz, M. 1999. *Aves Ibéricas. Vol. 2. Passeriformes*. J.M. Reyero, Madrid.
- Tellería, J.L. & Pérez-Tris, J. 2004. Consequences of the settlement of migrant European Robins *Erithacus rubecula* in wintering habitats occupied by conspecific residents. *Ibis* 146: 258-268.
- Tellería, J.L., Pérez-Tris, J., Ramírez, A., Fernández-Juricic, E. & Carbonell, R. 2001. Distribution of Robins (*Erithacus rubecula*) in wintering grounds: effects of conspecific density, migratory status and age. *Ardea*, 89: 363-373.
- Tellería J.L. & Santos, T. 1994. Factors involved in the distribution of forest birds in the Iberian Peninsula. *Bird Study*, 41: 161-169.
- Webster, M.S., Marra, P.P., Haig, S.M., Bensch, S. & Holmes, R.T. 2002. Links between worlds: unraveling migratory connectivity. *Trends in Ecology & Evolution*, 17: 76-83.

Yom-Tov, Y. & Geffen, E. 2002. Examining Ashmole's hypothesis: are life-history parameters of residents passerines related to the proportion of migrants? *Evolutionary Ecology Research*, 4: 673-685.

Factores determinantes de la abundancia de passeriformes frugívoros en las áreas de invernada del Sur de España

RESUMEN

En este capítulo se estudian algunos de los principales factores responsables de los patrones de distribución invernales de los passeriformes frugívoros en el área del Campo de Gibraltar (Sur de España), una región representativa de las condiciones de la invernada en la región mediterránea. Para ello utilizamos los datos obtenidos durante cuatro inviernos en los que se estudiaron las comunidades de aves asentadas en esta región. Mediante datos de censos se cuantificó la abundancia y diversidad de las aves frugívoras, y se caracterizó el hábitat de la zona mediante una serie de variables que definen la estructura de la vegetación y la disponibilidad de alimento. Los censos se realizaron en ocho localidades, que recogen una buena parte del gradiente de condiciones ambientales y tipos de hábitat característicos de las tierras bajas mediterráneas. Los resultados obtenidos muestran la existencia de fuertes variaciones interanuales en la abundancia de frutos y de aves frugívoras, una característica típica de los ambientes mediterráneos. Además de estas variaciones, encontramos que la abundancia y diversidad de aves frugívoras dispersantes de semillas se asoció positivamente a la disponibilidad de arbustos productores de frutos (principalmente acebuche *Olea europaea sylvestris* y lentisco *Pistacia lentiscus*). También observamos un fuerte efecto negativo de la altitud sobre las comunidades de aves frugívoras. La disminución de las temperaturas y el aumento del riesgo de heladas a medida que aumenta la altitud, serían los responsables de este patrón. Además, analizamos estos mismos parámetros sobre las dos especies más abundantes de este gremio de aves, la curruca capirotada (*Sylvia atricapilla*) y el petirrojo (*Erithacus rubecula*), para estudiar el posible efecto de la biología de las especies sobre su selección de hábitat. Estas especies, de características muy similares, difieren en su estrategia de uso del territorio, lo que podría condicionar sus mecanismos de selección de hábitat. Ambas especies se asociaron negativamente con la altitud y positivamente con la distribución de los recursos tróficos (con la abundancia de arbustos con frutos en el caso de la curruca capirotada y con la riqueza de los mismos en el petirrojo).

Estos resultados son utilizados para proponer algunas medidas dirigidas a la conservación de estas poblaciones de aves y sus hábitats de invernada. Los bosques mediterráneos, y especialmente las áreas arbustivas localizadas en las tierras bajas y las zonas costeras del área mediterránea, son particularmente interesantes para la conservación de las aves, dada su gran relevancia durante la invernada. Sin embargo, la intensa presión a que están siendo sometidas la mayoría de estas zonas (intensificación agrícola, desarrollo urbanístico y creación de infraestructuras asociadas a un turismo creciente...), podrían alterar de manera importante la dinámica de las poblaciones de aves invernantes en estas regiones. En los ambientes forestales, la protección de los arbustos productores de frutos debería ser especialmente considerada por los gestores forestales a la hora de planificar las rutinas de aclarado y limpieza de la cubierta vegetal que se desarrolla bajo el dosel arbóreo. También es necesario prestar una especial atención a la preservación de las orlas arbustivas que rodean a los bosques ubicados en el interior de las sierras, ya que acogen durante el invierno grandes cantidades de aves frugívoras, especialmente individuos migradores procedentes de mayores latitudes. De modo que los efectos de la alteración del hábitat, trascenderían mucho más allá de la escala local a la que tienen lugar dichas acciones. Además, la desaparición de estas orlas arbustivas podría originar el desplazamiento de estas poblaciones de migradores hacia los bosques, donde permanecen acantonadas poblaciones reproductoras de esas mismas especies. Esto aumentaría sobremanera la presión sobre estas poblaciones, algunas de ellas de gran importancia debido a su singularidad, pudiendo llevarlas incluso a su extinción.



Factors affecting abundance of frugivorous passerines in Mediterranean wintering grounds

José Luis Tellería, Álvaro Ramírez y Javier Pérez-Tris

Summary

This paper analyses the factors affecting the distribution of frugivorous passerines in Southern Spain during four study winters. This guild account for the main part of the bird communities in Mediterranean forests and shrublands and develop an important role as seed dispersers of fleshy-fruit shrubs in these habitats. Results support the view that there is a clear association between abundance and richness of these birds and availability of fruiting shrubs (mainly *Olea europaea sylvestris* and *Pistacia lentiscus*). In addition, there was a negative effect of altitude on bird distribution, a pattern related to the increasing effect of some abiotic factors (low temperatures, frosts...) at the higher localities of the wintering area. These results are used to propose some management guidelines for conserving the carrying capacity of the area for wintering birds. Protection of fruiting shrubs must be specifically considered by foresters when planning routine cleanings of forest undergrowth for preventing summer fires. And, given the pervasive effect of altitude on bird distribution, forests and shrublands located in warm Mediterranean lowlands must be considered of particular conservation concern for protecting these birds.

Introduction

The full understanding of the mechanisms underlying regulation of migratory bird populations around the year is the basis of any approach to the conservation of this group (Bibby 2003). This changing spatio-temporal linking of migratory populations supports the need of exploring the way ecology affects migrants in wintering grounds, a period in which populations can face strong limitations for survival (Terborgh 1989, Baillie & Peach 1992, Newton 1998, Goss-Custard *et al.* 2002, Rappole *et al.* 2003). In winter, habitat distribution is thought to be a major factor involved in population regulation given that individuals occupying the best habitats will increase their survival rates (Fretwell 1980, Greenberg 1986, Sherry & Holmes 1996, Gill *et al.* 2001). As a consequence, considering that the features affecting birds will vary according to regions, habitats and species, it seems interesting to

elucidate the key-factors operating on the carrying capacity of each particular wintering area for selected species or guilds.

It is commonly accepted that Southern Iberian Peninsula is, together the coastal sectors of Morocco, one of the most important wintering grounds for terrestrial birds in the Western Palearctic (Bernis 1966-1971, Moreau 1972, Tellería 1988). The ability of this region for maintaining huge numbers of migrants has been related to the autumn-winter distribution of its productive boom, complementary to the spring-summer productive output of central and northern Europe. In mild Mediterranean lowlands and coastal areas, autumnal rains eliminate the pervasive effects of summer drought increasing primary productivity and favouring the ripening of many fleshy-fruit plants on which rely huge numbers of wintering birds (Herrera 1985, Fuentes 1992). This is the reason why the frugivorous species are the main fraction in the wintering bird communities of Mediterranean woodlands and shrubs where, in addition, they develop an active role as seed-dispersers of many plants (Herrera 1984, 1985, Jordano 1992). Given the numerical and functional importance of this guild, it seems interesting to investigate the potential factors affecting their conservation status in Southern Spain. This is related to the increasing interest for designing management plans directed to protect frugivorous birds and bird-dispersed plants in regions or habitats where these interacting organisms are important components of biodiversity (e.g. McCarty *et al.* 2002, Moegenburg & Levey 2003).

In this study we approach the factors affecting abundance and richness of seed-disperser frugivorous passerines in the Gibraltar area, a region in the core of the western Mediterranean wintering grounds (Figure 1). However, this basic objective can be altered by a number of difficulties. The main one concerns to the fact that abundance of wintering birds in a given area is strongly affected by a number of features ruling at different temporal and spatial scales. Inter-annual changes in breeding success of migratory populations or the sporadic effect of some climatic events (e.g. cold waves) can modify inter-winter numbers of wintering individuals recorded at local or regional scales (Newton 2004). Consequently, these changes will affect the ability of local studies to explain bird abundance according to immediate standards of habitat quality. In addition, bird abundance will be also affected by unpredictable inter-annual variations in some local features (e.g. changes in food resources) increasing the uncertainty of predictions. As a consequence, for preventing uninformative "snapshots" resulting from short-term approaches (Herrera 1988, 1998), it seems important to study bird wintering along a number of years.

Here, we have evaluated the abundance and richness of fruiting plants and seed-disperser frugivorous passerines during four study winters. We have also included specific analyses of factors affecting abundance of blackcaps (*Sylvia atricapilla*) and robins (*Erithacus rubecula*), the two most abundant frugivorous passerines in Mediterranean forests and shrublands (Herrera 1984). This abundance of robins and blackcaps supports the view that their populations trends will strongly affect the patterns of the whole guild. We have approached the analysis of factors affecting distribution of birds from two complementary views:

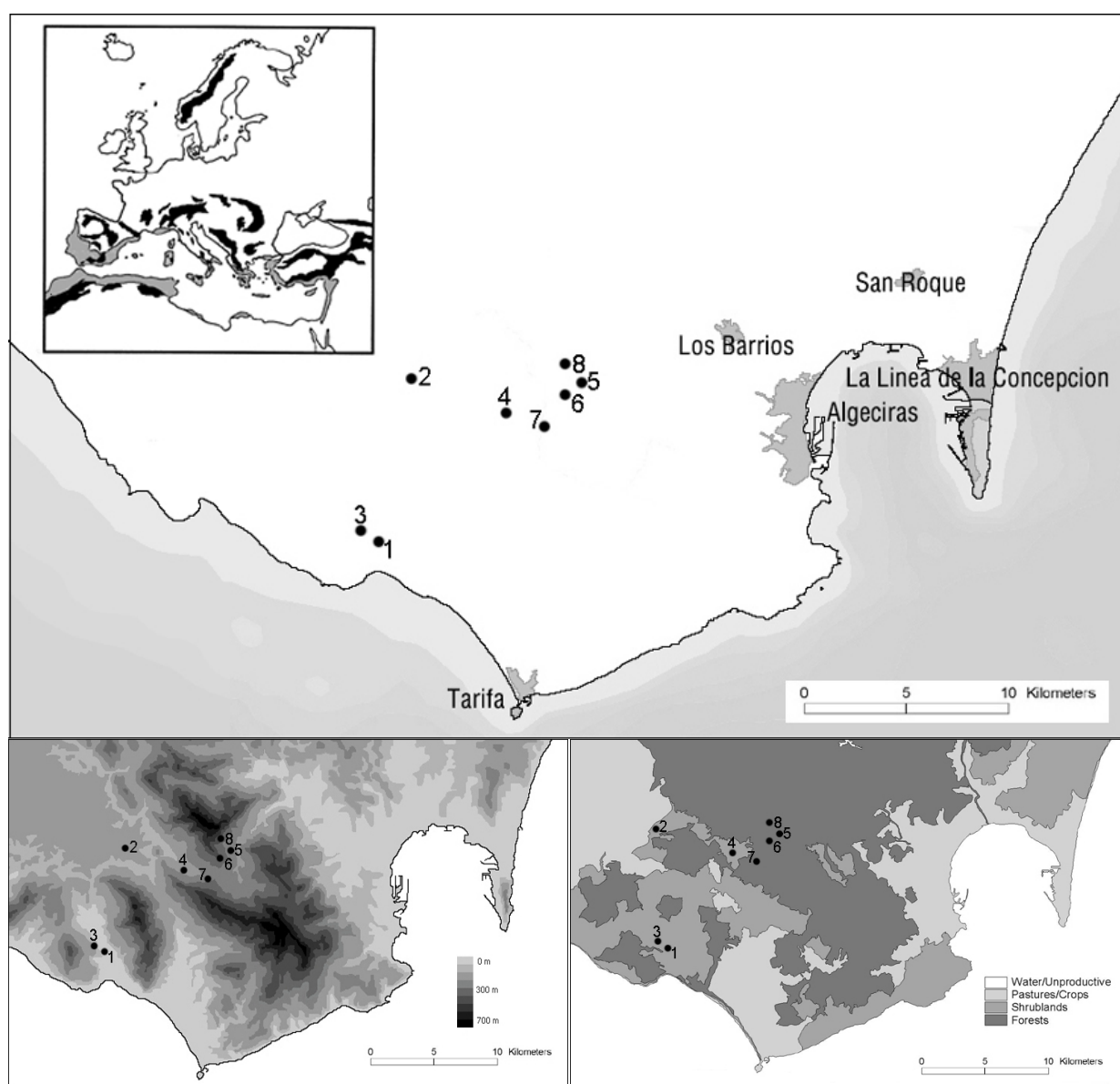


Figure 1. Map of the study area. Above: distribution of the study sites (1: Río Valle; 2: Tornos; 3: Betis; 4: Almodóvar; 5: San Carlos; 6: Pista; 7: Ojén; 8: Alcornocal). The corner box show the western Palearctic distribution of warm Mediterranean areas (in grey) (according to Aschmann 1971), which constitutes the main wintering area, and mountains (in black). Below: altitudinal distribution (Left) and vegetation types (Right).

a) We have explored the strength of inter-winter changes in bird abundance and richness to assess the predictability of numbers of frugivorous birds wintering in the area. We have also studied if inter-winter changes in bird abundance are related to changes in fruit availability or are related to large scale features difficult to be predicted at local scales.

b) We have used mean scores of bird and fruit abundance resulting of the four study winters for assessing the factors affecting the mean carrying capacity of the study for this guild. Despite *fruit availability* affects abundance patterning of frugivorous birds in southern Spain (Rodríguez *et al.* 1986, Rey 1995; but see Herrera 1998), these relationships can't be universal if food is not limiting, birds are unable to track differences in food availability or rely on alternative food resources (Jordano 1992). This means that fruit availability will fall as predictor of bird abundance in favour of other environmental traits. Herrera (1998) has suggested, for instance, the disrupting role of *climate* on the relationships between fruit and bird abundance. According to this view, some abiotic factors (low temperatures, frosts, snowfalls...) could prevail on fruit abundance in determining bird abundance in mountainous areas of the Mediterranean region. To explore this, we will assess the effects of altitude on regional distribution of birds given that mean temperatures and other meteorological events (frosts, snowfalls...) change with altitude (see Font 1983 for Southern Spain). Finally, frugivorous species are forest and shrubland birds whose distribution can be strongly affected by innate habitat preferences for covered areas (Hutto 1985).

Methods

Study area

We studied an area of about 200 Km² at the northern side of the Gibraltar Strait (36°01'N, 5°36'W; Figure 1) during January of 1999, 2000, 2002 and 2003. The area is crossed from north to south by several parallel low-elevation mountain ranges, which causes a rough topography with ranges from the sea level to a maximum elevation of 786 m.a.s.l. These mountains are mainly covered by cork-oak forests *Quercus suber*, which are mixed with African oaks *Quercus canariensis* in the moister ravines. Surrounding these mountains, the lowlands are typical dry Mediterranean environments, which are covered by shrublands, grasslands and croplands that extend westwards to the Atlantic Ocean and eastwards to the Mediterranean Sea (Figure 1). Both forests and shrublands have a shrub cover composed by fruit-producer shrubs (dominated by pistachio *Pistacia lentiscus* and wild olive *Olea europaea sylvestris*). During autumn, the region is colonised by a large amount and variety of wintering birds that in some cases (e.g. blackcaps and robins) meet to some local conspecifics

restricted to interior, moist forests in the mountain ranges (Tellería *et al.* 2001, Pérez-Tris & Tellería 2002). In this area, we delimited 8 study sites along an altitudinal gradient which ranges from sea-level to 265 m.a.s.l. (Figures 1 and 2). Four of them were located in mixed *Quercus suber* and *Quercus canariensis* forests (Ojén, Alcornocal, San Carlos and Pista; Figure 1) while the rest were located in shrublands of the hill slopes and valleys (Río Valle, Betis, Tornos, Almodóvar; Figure 1).

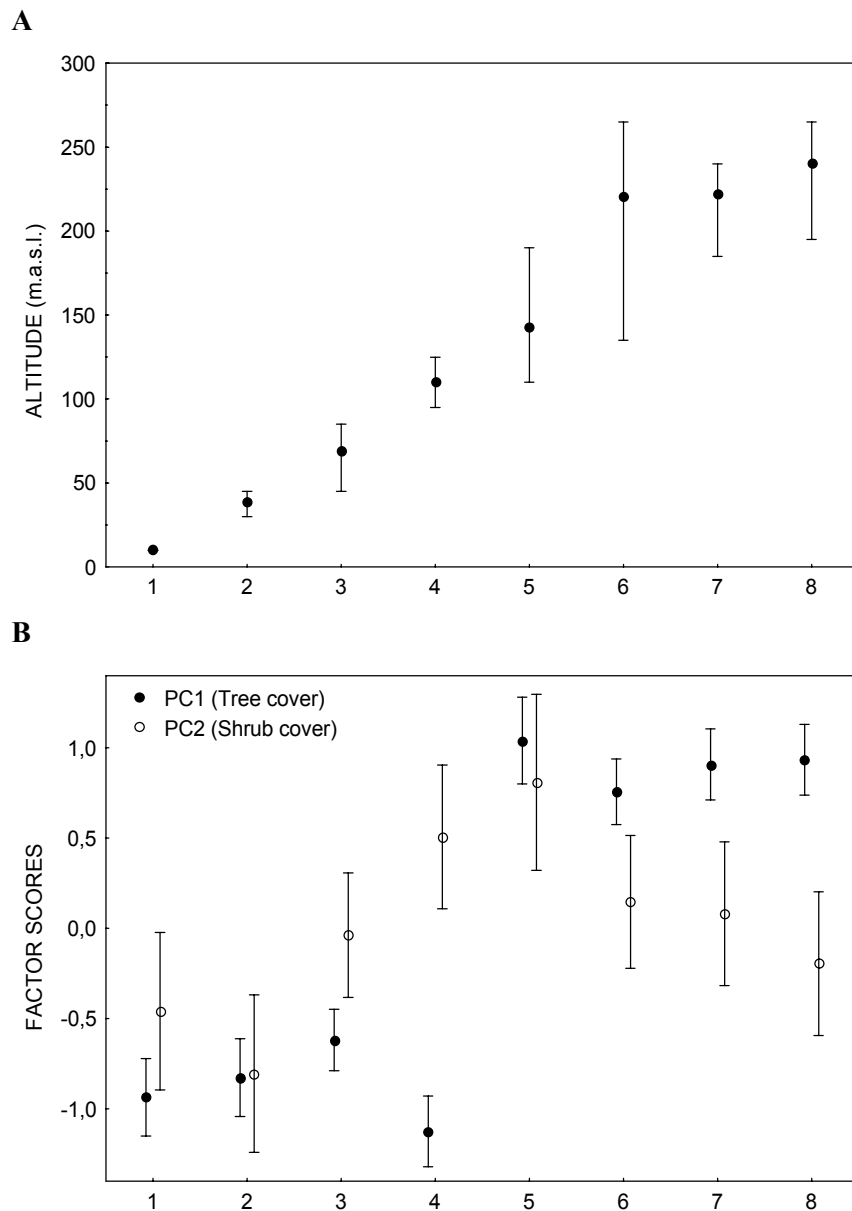


Figure 2. Variations in altitude (A) and habitat features (B) (factor scores of both components in table 1) of each study sites (site labels as in Figure 1).

	PC1	PC2
Tree cover	0.938	0.118
Number of trunks over 10 cm dbh	0.550	-0.062
Number of trunks 10- 30 cm dbh	0.853	-0.030
Number of trunks over 30 cm dbh	0.841	0.073
Shrub cover	-0.084	0.876
Tree and shrub species	0.109	0.836
Eigenvalues	2.64	1.49
Explained Variance (%)	43.97	24.83
Cumulative Variance (%)	43.97	68.80

Table 1. Results (factor loadings) of a Principal Component Analysis on the variables describing the habitat structure of the study sites.

Bird counts, habitat features and analyses

We counted birds along 47 line transects, 500-m long and 50-m wide (25 m at either side of the progression line) distributed across the study sites. The same transects were used in the four study years, using landmarks and GPS devices to relocate them. All censuses were made by the same person (J-L. T.) to avoid inter-personal biases. We defined the guild of seed-dispersing frugivorous passerines according to previous studies on the food habits of birds wintering in southern Spain (Herrera 1984, 1985, 1998, Jordano 1985). Fruit-seed predators (e.g. tits, some finches...) have been discarded of this study. During the bird censuses, we measured fruit abundance by counting the number and species of fleshy-fruited plants holding ripe fruits in a 10-m wide belt, 5 m at either side of the progression line of transects. In this way we accounted for the availability and diversity of fruit resources. We measured cover of shrubs (vegetation below 2-m height), cover of trees, density of trees (number of trunks above 10, 30 or 50 cm dbh) and number of tree and shrub species. We measured these habitat variables in 25-m radius circles distributed at 200-m intervals along the line transects (Larsen & Bock 1986). To work with a reduced number of variables, we conducted a Principal Component Analysis (PCA) on the variables describing habitat structure. In this way, habitat structure was assessed by the factor scores of each study sites along the gradient defined by the components. The resulting components reflected the existence of two sharp gradients related to increasing tree cover (PC1) and increasing shrub cover (PC2; Table 1). We measured altitude over sea level of each line-transect as a surrogate of climate hardness in the area (Figures 1 and 2).

We used repeated-measures factorial ANOVA for exploring the effect of winters on fruiting plant and bird abundance and richness. When we identified significant inter-annual changes in bird abundance, we explored the role of fruit availability by including annual

counts of fruit abundance and richness as changing covariates. We also used ANCOVA designs for evaluating the factors affecting mean bird abundance and richness. In these cases, after controlling for the effect of the study sites (8 localities; Figure 1), we evaluated the role of mean fruit abundance and richness, altitude and habitat physiognomy on wintering birds. These analyses were made by using the Visual GLM module implemented in Statistica 5.5 (StatSoft 1999).

Results

Fruit abundance

As a rule, fleshy-fruit plants were dominated by *Pistacia lentiscus* and *Olea europea sylvestris* during the four study winters. These shrubs, that accounted for 84% of the mean fruiting plants in the area (mean $\pm$ s.e., *Pistacia*: 52.9 ± 0.05 , *Olea*: 31.1 ± 0.04 , $n = 47$ line transects), were, together some scattered racemes of *Smilax aspera*, the only fruit producer in shrub-dominated landscapes (they were also covered by different species of the genera *Erica*, *Genista*, *Calluna*, *Calicotome*, *Cistus*...). In addition to pistachio and wild olive, other fleshy-fruits plants occurred depending on year in tree-covered sites (e.g. *Myrtus communis*, *Phillyrea latifolia*, *Hedera helix*, *Arbutus unedo*, etc). Fleshy-fruits plants changed along the winters in abundance ($F_{3, 126} = 6.60$, $p < 0.001$) and richness ($F_{3, 126} = 4.26$, $p < 0.01$).

After controlling for the effects of inter-site variation (sector), mean abundance and richness of fruiting plants across the study region were strongly correlated to PC2 (Table 2), a component that defines a gradient of increasing shrub cover and richness (Table 1; Figure 3). This suggests that the cover and diversity of shrubland communities are the best predictors of fruit resources in the study area.

	d.f.	Fruit richness				Fruit abundance			
		MS	F	<i>p</i>	Beta	MS	F	<i>p</i>	Beta
Altitude	1	0,025	1,76	0,193	-1,14	0,012	0,13	0,717	-0,26
PC1	1	0,005	0,35	0,560	0,19	0,028	0,30	0,585	0,15
PC2	1	0,062	4,42	0,042	0,33	0,741	8,16	0,007	0,37
Sector	7	0,020	1,46	0,212		0,249	2,75	0,022	
Error	36	0,014				0,091			
R ² (model)		0.36				0.57			

Table 2. - Results of one-way ANCOVA analyses in which mean fruiting, shrub richness and abundance were used as independent variables, altitude (log-transformed) and habitat structure (Principal Components obtained in PCA of table 1) were used as covariates and the study sector as a factor. Significant associations in bold.

Inter-winter changes in bird abundance and richness

The guild of seed-disperser frugivorous birds was composed by *Erithacus rubecula*, *Turdus merula*, *Turdus philomelos*, *Turdus iliacus*, *Turdus viscivorus*, *Sylvia atricapilla* and *Sylvia melanocephala*. These species accounted for the 60% (mean $\pm$ s.e., 60.5 ± 0.03 , $n = 47$ line transects) of the mean ($\pm$ e.s.) densities of bird communities wintering the area. This ratio increased in shrublands (69.3 ± 0.03 , $n = 24$) if compared to tree-covered sectors (51.4 ± 0.04 , $n = 23$), a habitat with higher densities of insectivorous and seed-eater birds (tits, finches, etc.). The guild was dominated by blackcaps and robins that accounted for 70% of individuals (blackcaps: 36.9 ± 0.02 ; robins: 33.0 ± 0.02).

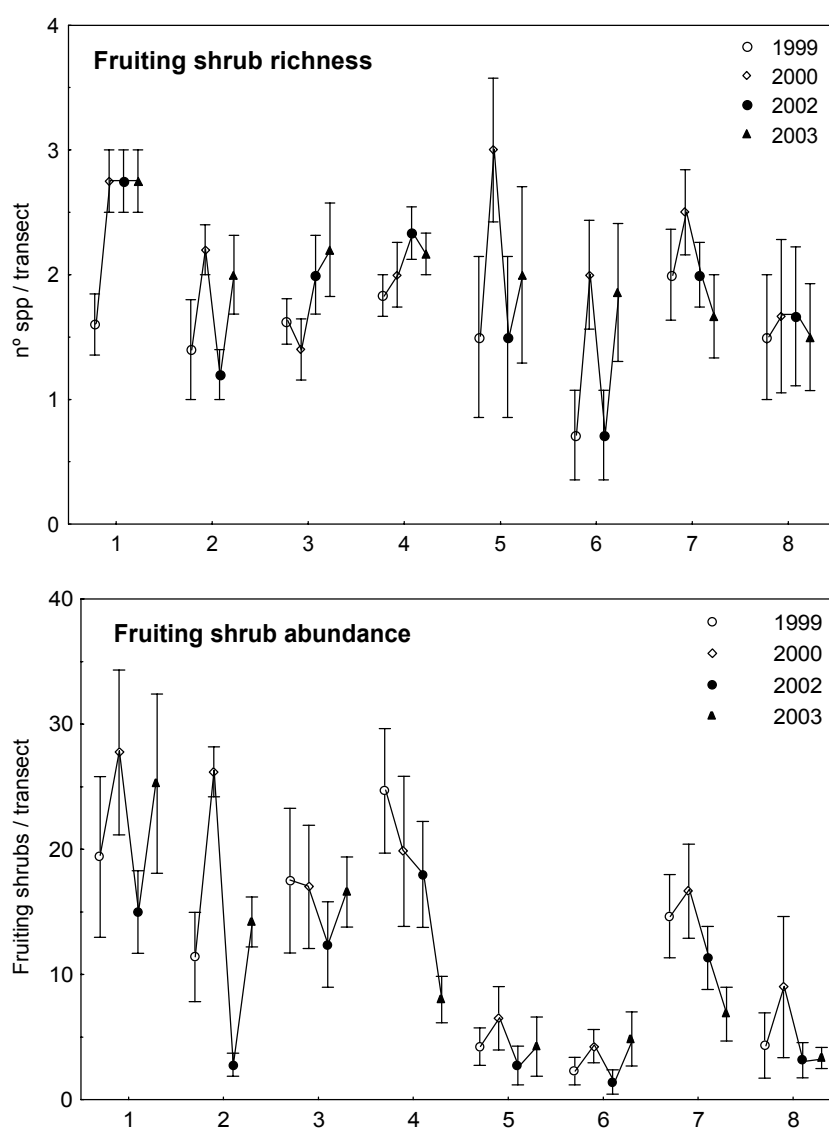


Figure 3. Variations of fruiting shrubs richness and fruiting-shrubs abundance (mean $\pm$ s.e.) among years and study sites (Site labels see Figure 1).

There were no significant inter-winter variations in abundance ($F_{3,126} = 2.65$, $p = 0.051$) and richness ($F_{3,126} = 1.02$, $p = 0.386$) of the frugivorous guild. A similar results was observed in blackcaps ($F_{3,126} = 1.89$, $p = 0.135$) but not in robins, that changed abundance abruptly along the study winter ($F_{3,126} = 5.97$, $p < 0.001$). After controlling for the effect of fruit abundance and richness (used as changing covariates), inter-winter changes in Robin abundance were explained by changes in fruit availability ($F_{3,120} = 0.64$, $p = 0.589$; covariates: Wilk's Lambda = 0.102, Rao $R_{32,115} = 3.10$, $p < 0.001$).

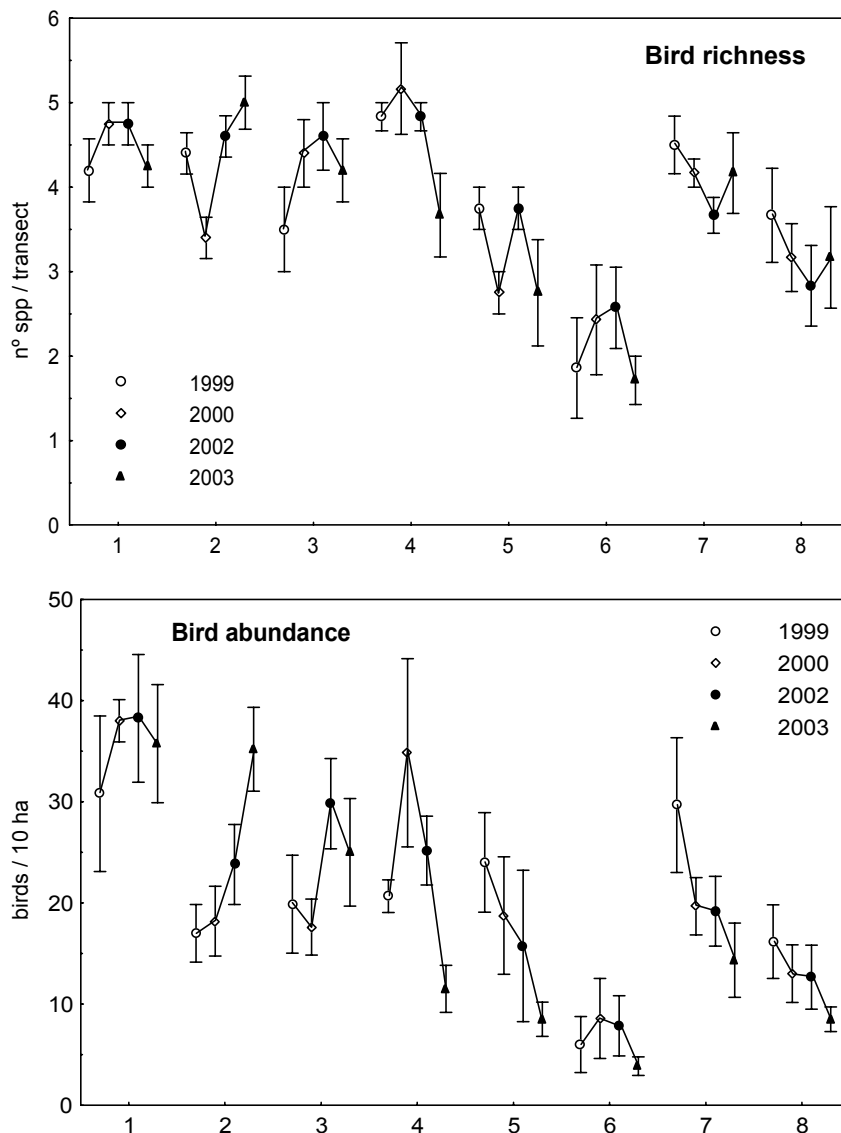


Figure 4. Variations of seed-disperser birds richness and abundance (mean $\pm$ s.e.) among years and study sites (Site labels see Figure 1).

	d.f.	Bird richness				Bird abundance			
		MS	F	<i>p</i>	Beta	MS	F	<i>p</i>	Beta
Altitude	1	0,005	1,46	0,236	-0,63	0,054	4,47	0,042	-0,77
PC1	1	0,002	0,44	0,511	-0,13	0,001	0,06	0,815	0,03
PC2	1	0,002	0,58	0,451	0,08	<0,001	0,02	0,889	0,01
Fruit richness	1	0,001	0,27	0,609	0,08	0,065	5,40	0,026	0,26
Fruit abundance	1	0,020	5,79	0,022	0,47	0,143	11,88	0,002	0,46
Sector	7	0,010	2,78	0,021		0,055	4,59	0,001	
Error	34	0,003				0,012			
R ² (model)			0.79				0.90		

Table 3.- Results of ANCOVAs showing seed-disperser birds richness and abundance explained by topographical variation (altitude), habitat structure (Principal Components) and fruit availability as covariates, and sector as factor. Altitude, fruit richness and abundance were log-transformed. Significant associations in bold.

Factors affecting the mean carrying capacity for wintering birds

Mean abundance and richness of frugivorous birds per line-transect were correlated to fruit abundance (Table 3). In addition, abundance was also affected by the richness of fruiting plants and altitude (negative). The results were similar in blackcaps and robins given that they were negatively correlated to altitude and positively correlated to fruit availability. However, while Blackcap abundance was related to mean abundance, robin was correlated to the richness of fleshy fruit plants (Table 4 and Figure 5). These results, that support the view that fruit availability and altitude are the main factors affecting abundance patterning of frugivorous passerines in the study area, reflect the poor role of habitat structure (as defined by PC1 and PC2 in table 1) in determining the abundance distribution of these birds.

Discussion

Fruit abundance

Abundance and richness of fruiting shrubs changed among winters, a feature common to the Mediterranean region where fruit crops of some species suffer dramatic inter-year fluctuations (Jordano 1985, 1992, Herrera 1998). These changes in fruit availability seem to be usually determined by temporal variations in some key factors affecting shrub reproduction in spring at local scales, as the success of plant flowering and pollination or the effect of precipitation on fruiting processes (Herrera 1998). However, neither tree cover (PC1) nor altitude, two features potentially related to micro and meso-climatic environmental conditions (moisture, wind, frosts, etc.) affecting the flowering and/or fruiting of shrubs, were related to the abundance patterning of this resource. Shrub cover and species richness, as defined by factor scores in PC2 of Table 1, were the only factors related to mean abundance distribution of this

resource across the region. This association of fruit availability to shrubby, open areas can be probably affected by the preferences of dominant pistachios and wild olives for sunny, open areas or forest gaps (López 2001).

Inter-winter changes in bird abundance and richness

Abundance and richness of frugivorous birds did not change along the study period, a pattern that contrasts with the observed inter-winter changes in fruit availability. This means that, as a whole, the frugivorous guild was composed by a similar number of species and individuals along the four study winters. It is interesting to point out, however, that changes in abundance were sharper (and almost significant, $p \cong 0.05$) than in species richness. This lack of significant variation in inter-winter abundance of frugivorous birds can result of an array of features acting at larger scales and difficult to be interpreted from a local perspective. A first reason concerns to the lack of cold waves and other episodic meteorological events during the study period. But there are, however, some evidences related to the study area that can be used for evaluating these patterns.

The relative inter-winter constancy in abundance of this guild could be related to the situation of Gibraltar area in the core of west-European wintering grounds (Figure 1). As we stressed above, and can be shown from ringing recoveries (e.g. Tellería *et al.* 1999), these warm areas of the Western Palearctic concentrate large amounts of frugivorous passerines coming from Central Europe. If we agree that the availability of food resources in wintering grounds is a key process in the design of bird migratory strategies (Gauthreaux 1982), the study region, will be considered as one of the best wintering area for frugivorous birds. In this context, it is quite possible that interchanges of birds among wintering areas will be regulated by buffer effects (Gill *et al.* 2001). This effect, that also works at local scales regulating inter-habitat distribution of birds (Fretwell & Lucas 1970), occurs when areas vary in quality and fluctuations in populations size are mirrored by large changes in animal numbers in poor-quality sites but only small changes in good quality sites. Hence the poor sites "buffer" the good sites preventing sharp inter-winter changes. This hypothesis, that need of further investigations, could explain the observed relative inter-year constancy in the abundance and richness of the whole frugivorous guild in Gibraltar area. It is one of the best areas in Spain by the extension and diversity of fruiting shrubs (e.g. in this region, extensions of wild olives of lowlands in this area seem to be the ecological equivalent to extensive Holm oak forests *Quercus ilex* of more xeric sectors of Iberian Peninsula; Castro *et al.* 1997).

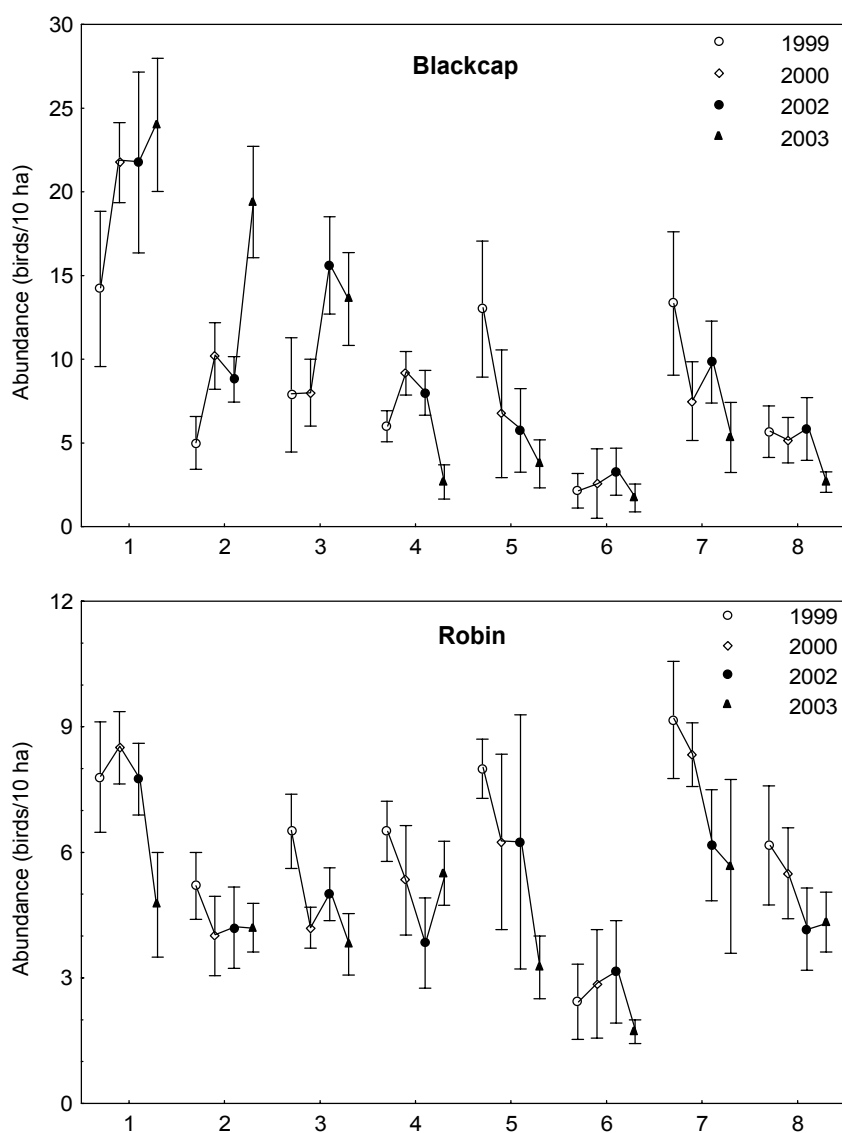


Figure 5. Variations of Blackcap and Robin abundance (mean $\pm$ s.e.) among years and study sites (Site labels see Figure 1).

	d.f.	Blackcap				Robin			
		MS	F	<i>p</i>	Beta	MS	F	<i>p</i>	Beta
Altitude	1	0,169	4,23	0,047	-1,06	0,047	5,23	0,028	-1,18
PC1	1	<0,001	0,01	0,930	0,02	0,012	1,36	0,252	0,22
PC2	1	0,003	0,08	0,781	0,03	<0,001	0,02	0,886	0,01
Fruit richness	1	0,011	0,29	0,597	0,08	0,042	4,64	0,038	0,34
Fruit abundance	1	0,650	16,23	0,0002	0,77	0,022	2,39	0,131	0,29
Sector	7	0,074	1,86	0,108		0,040	4,40	0,001	
Error	33	0,040				0,009			
R^2 (model)			0.80				0.80		

Table 4.- Results of ANCOVAs showing blackcap and robin abundance explained by topographical variation (altitude), habitat structure (Principal Components) and fruit availability as covariates, and sector as factor. Altitude, Fruit richness and Fruit abundance were log-transformed. Significant associations in bold.

We must consider in this point the potential role of local conspecifics in determining these patterns. The area maintains breeding populations of several frugivorous birds (e.g. *Erithacus rubecula*, *Sylvia atricapilla*, *Turdus merula*, *Sylvia melanocephala*). Several studies have shown that adult locals of some of these birds maintain themselves in breeding sites (normally, tree-covered sectors) during winter, preventing a part of migrants of occupying these habitats (Tellería *et al.* 2001, Perez-Tris & Tellería 2002, Tellería & Pérez-Tris 2004). These local populations inhabiting the area will probably buffer inter-winter abundance changes produced by the arrival of migratory individuals.

Finally, it seems important to realize that inter-winter patterns result of a mixture of processes affecting individual bird species of this guild. Despite species can react similarly to some events (strong changes in food resources, cold waves, etc.), annual patterns of abundance will probably differ among individual species. This is the case, in fact, of blackcaps and robins considered in this study. While robins showed strong inter-year changes in abundance (related to changes in fruit resources), blackcaps did not change significantly along the winters. These differences can be related to some biological traits of the species. It is known that wintering blackcaps move across very large areas in the search for fruits, developing a mild to null territorial activity. Because of this, inter-annual changes in blackcap abundance will be affected by movement of individuals tracking fruit resources at larger geographical scales (Tellería & Pérez-Tris 2003). However, robins are territorial and show a pre-emptive distribution (Cramp 1988, 1992; see Rey 1995, Tellería *et al.* 2001, Tellería & Pérez-Tris 2003). This probably means that populations of territorial and quite frequently philopatric robins (Cuadrado 1997, Johnstone 1998) will tend to be more constrained by food resources at local scales. In this way, inter-year changes in abundance will reflect local changes in fruit availability.

Factors affecting mean carrying capacity of habitats for frugivorous birds

Despite the potential role for winter studies to elucidate the ecological factors important in migratory bird distributions, much previous research has focussed on documenting distributional patterns of birds in winter, while investigation on the ecological mechanisms behind these patterns has received less attention (e.g. Johnson & Sherry 2001). However, the understanding of these mechanisms are the basis of any management policy designed for conserving these birds (Caughley 1994).

Our results support the hypothesis that food availability is a main determinant of local distribution of seed-disperser passerines. They agree with the observed close relationships

between fruit abundance and frugivorous birds in lowland regions of southern Spain (Rey 1995) and support the extended idea on the ability of frugivorous species for tracking fruit resources (Herrera 1985, 1998, Levey & Stiles 1992, Johnson & Sherry 2001, Moegenburg & Levey 2003). In addition to the effect of fruiting plant abundance, bird abundance was positively correlated to the richness of fleshy-fruit plant species.

The ability of blackcaps for tracking fruit abundance in the area by crowding in the best places has been illustrated elsewhere (Tellería & Pérez-Tris 2003), but the positive relationship of robins with fruiting plant richness suggests the selection of sectors with high diversity of food resources. This can be a suitable strategy given that high diversity of fruiting plants can maintain better territorial frugivorous thanks to the sequential production of fruits along the winter. In addition, this can reduce the negative effect on populations of frequent, synchronised losses of the annual crops of mono-specific shrub patches.

The correlation of altitude on bird distribution (Tables 3 and 4) is, perhaps, the most prominent results in this study because supports the role of abiotic factors related to altitude on the abundance patterning of frugivorous birds in the Mediterranean (Herrera 1998). Despite the relative small altitude range of the Gibraltar area (Figure 1), we have recorded frequent evidences of the strength of low temperatures in the highest sites of the area, as episodic frosts (even permanent winter snow cover in the highest peaks near our study the area; e.g. Sierra Nevada in Granada). This climatic gradient related to altitude seems to affect strongly the distribution of small passerines. Birds need to accumulate body reserves to survive during winter nights and these requirements increase as temperature fall down (Blem 1990, McNamara & Houston 1990). Acquiring energy resources for facing this challenge is costly as food searching takes time that could otherwise be used for other activities (e.g. anti-predatory behaviour). From this follows that, other things being equal (e.g. fruit availability), birds will tend to prefer warmer sectors in lowlands.

Conclusions

Our findings on the role of fruit abundance and altitude on local distribution of frugivorous birds can be used for advancing some general guidelines directed to the conservation of frugivorous birds in Southern Spain and other similar areas around the Mediterranean sea (Figure 1).

A first issue refers to the negative role of altitude (a surrogate of climate hardness) on the distribution of these species. This means that forests and shrublands located in warm Mediterranean lowlands and coastal areas are of particular conservation concern for

protecting this guild. Unfortunately, lowlands in river valleys or coastal areas of the Mediterranean are under strong human pressure from many centuries ago (Blondel & Aronson 1999). This is the reason why forest and shrubland remains are located in the higher sectors (hills, mountains) or are restricted to isolated patches surrounded by croplands, urban areas and infrastructures (Castro *et al.* 1997, Ruiz de la Torre 2002). In addition to this historical exclusion of forest and shrub patches from lowlands, we attend today to an intensive process of urban encroachment and agriculture intensification (irrigations, greenhouses...) that is affecting these vegetation remains in the narrow coastal belt that ranges from France to Portugal (the situation is quite similar in other European countries; Figure 1). In a context of ongoing European schemes for habitat conservation, it seems important to protect these lowland vegetation remains plenty of fleshy-fruited plants useful as wintering habitats of frugivorous birds.

A second result refers to the management of these wintering habitats. Forest management practices that remove fruited plants (*Pistacia*, *Olea*, *Rhamnus*, *Phyllirea*, *Myrtus*...) are common in Southern Spain (Ojeda *et al.* 2000, Andrés & Ojeda 2002, Alejano & Martínez 2003; see also McCarty *et al.* 2002). Management activities such as mechanical treatments that remove understory shrubs are often needed to reduce fuel loads and prevent summer fires or to maintain selected species (usually trees for logging) and communities (e.g. grasslands for cattle). It is true that, in some cases, this traditional management of Mediterranean forests and shrublands is the responsible of the restoration and maintain of biodiversity. But this removal, if excessive, can strongly affect fruit resources for birds and other wildlife. It is important to realise that, according to our results, birds select sectors of high abundance and richness of fruited shrubs, but not shrub cover of other shrub species some of which can be removed according to a proper design (see Ojeda *et al.* 2000 for a description of the conservation interests of these shrub communities). This supports the compatibility of conserving patches of fruit-producer shrubs despite the cleaning of other common bush species. So, management practices that take fruit production for birds into account will likely be more effective at maintaining biodiversity than those that do not (McCarty *et al.* 2002).

References

- Alejano, R. & Martínez, E. 2003. La selvicultura mediterránea en Andalucía. Respuestas técnicas ante los objetivos actuales. *Ecosistemas*, 12.

- Andrés, C. & Ojeda, F. 2002. Effects of afforestation with pines on woody plant diversity of Mediterranean heathlands in southern Spain. *Biodiversity & Conservation*, 11: 1511-1520.
- Aschmann, H. 1971. Distribution and peculiarity of Mediterranean ecosystems. In: di Castri, F. & Mooney, H.A. (eds). *Mediterranean Type Ecosystems*, pp.11-19. Springer-Verlag, Berlin.
- Baillie, S.R. & Peach, W.J. 1992. Population limitation in Palearctic-African migrant passerines. *Ibis*, 134: S120-S132.
- Bernis, F. 1966-1971. *Aves migradoras ibéricas*. SEO, Madrid.
- Bibby, C.J. 2003. Conservation of migratory birds. In: Berthold, P., Gwinner, E. & Sonnenschein, E. (eds). *Avian Migration*. Springer-Verlag, Berlin, pages: 407-420.
- Blem, C.R. 1990. Avian energy storage. *Current Ornithology*, 7: 59-113.
- Blondel, J. & Aronson, J. 1999. *Biology and wildlife of the Mediterranean region*. Oxford University Press, Oxford.
- Castro, E.B., Casado, M.A., Costa, M., Escribano, R., García, M., Génova, M., Manzaneque, A.G., Moreno, J.C., Morla, C., Regato, P. & Sáinz, H. 1997. *Los bosques ibéricos: una interpretación geobotánica*. Editorial Planeta, Barcelona.
- Caughley, G. 1994. Directions in Conservation Biology. *Journal of Animal Ecology*, 63: 215-244.
- Cramp, S. 1988. *The birds of the Western Palaearctic. Vol. V*. Oxford University Press, Oxford.
- Cramp, S. 1992. *The birds of the Western Palaearctic. Vol. VI*. Oxford University Press, Oxford.
- Cuadrado, M. 1997. Why are migrant Robins (*Erithacus rubecula*) territorial in winter?: the importance of the anti-predatory behaviour. *Ethology, Ecology & Evolution*, 9: 77-88.
- Font, I. 1983. *Climatología de España y Portugal*. Instituto Nacional de Meteorología, Madrid.
- Fretwell, S.D. 1980. Evolution of migration in relation to factors regulating bird numbers. In: A. Keast & E.S. Morton (eds). *Migrant birds in the Neotropics: ecology, behavior, distribution, and conservation*, pages: 517-527. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Fretwell, S. & Lucas, H.L. 1970. On territorial behaviour and other factors influencing habitat distribution in birds. I. Theoretical development. *Acta biotheoretica*, 19: 16-36.

- Fuentes, M. 1992. Latitudinal and elevational variation in fruit phenology among Western European bird-dispersed plants. *Ecography*, 15: 177-183.
- Gauthreaux, S.A. Jr. 1982. The ecology and evolution of avian migration systems. *Avian Biology*, 6: 93-168.
- Gill, J.A, Norris, K., Potts, P.M., Gunnarsson, T.G., Atkinson, P.W. & Sutherland, W.J. 2001. The buffer effect and large-scale population regulation in migratory birds. *Nature*, 412: 436-438.
- Goss-Custard, J.D., Caldow, R.W.G., Clarke, R.T., Durell, S.E.A. le V. dit, Urfi, J. & West, A.D. 1994. Consequences of habitat loss and change to populations of wintering migratory birds: predicting the local and global effects from studies of individuals. *Ibis*, 137: S56-S66.
- Greenberg, R. 1986. Competition in migrant birds in the nonbreeding season. *Current Ornithology*, 3: 281-307.
- Herrera, C.M. 1984. A study of avian frugivores, bird-dispersed plants, and their interaction in Mediterranean scrublands. *Ecological Monographs*, 54: 1-23.
- Herrera, C.M. 1985. Habitat-consumer interaction in frugivorous birds. In: Cody, M.L. (ed.) *Habitat selection in birds*: 341-365. Orlando: Academic Press.
- Herrera, C.M. 1988. Variaciones anuales en las poblaciones de pájaros frugívoros y su relación con la abundancia de frutos. *Ardeola*, 35: 135-142.
- Herrera, C.M. 1998. Long-term dynamics of Mediterranean frugivorous birds and fleshy fruits: a 12-year study. *Ecological Monographs*, 68: 511-538.
- Hutto, R.T. 1985. Habitat selection by non-breeding migratory landbirds. In: Cody, M. L. (ed.) *Habitat selection in birds*, pages: 455-476. Academic Press, New York.
- Johnson, M.D. & Sherry, T.S. 2001. Effects of food availability on the distribution of migratory warblers among habitats in Jamaica. *Journal of Animal Ecology* 70: 546-560.
- Johnstone, I. 1998. Territory structure of the Robin *Erithacus rubecula* outside the breeding season. *Ibis*, 140: 244-251.
- Jordano, P. 1985. El 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. 1992. Fruits and frugivory. In: Fenner, M. (ed.), *Seeds. The ecology of regeneration in plant communities*, pages: 105-156. C.A.B. International.

- Larsen, D.L. & Bock, C.E. 1986. Determining avian habitat preference by bird-centered vegetation sampling. In: Verner, J., Morrison, M.L. & Ralph, C.J. (eds) *Wildlife 2000: Modelling habitat relationships of terrestrial vertebrates*, pages: 37-43. University of Wisconsin Press, Madison.
- Levey, D.J. & Stiles, F.G. 1992. Evolutionary precursors of long-distance migration: resource availability and movement patterns in Neotropical landbirds. *American Naturalist*, 140: 447-476.
- López, G.A. 2001. Los árboles y arbustos de la Península Ibérica y Baleares. Ed. Mundi-Prensa, Madrid.
- McCarty, J.P., Levey, D.J., Greenberg, C.H. & Sargent S. 2002. Spatial and temporal variation in fruit use by wildlife in a forested landscape. *Forest Ecology and Management* 164: 277-291.
- McNamara, J.M. & Houston, J.A. 1990. The value of fat reserves and the trade-off between starvation and predation. *Acta Biotheoretica*, 38, 37-61.
- Moegenburg, S.M. & Levey, D.J. 2003. Do frugivores respond to fruit harvest? An experimental study of short-term responses. *Ecology* 84: 2600-2612.
- Moreau, R.E. 1972. *The Palaearctic-African bird migration systems*. Academic Press, Londres.
- Newton, I. 1998. *Population limitation in birds*. Academic Press, San Diego.
- Newton, I. 2004. Population limitation in migrants. *Ibis*, 146: 197-226.
- Ojeda, F., Marañón, T. & Arroyo, J. 2000. Plant diversity patterns in the Aljibe Mountains (S. Spain): a comprehensive account. *Biodiversity & Conservation*, 9: 1323-1343.
- Pérez-Tris, J. & Tellería, J.L. 2002. Migratory and sedentary blackcaps in sympatric non-breeding grounds: implications for the evolution of avian migration. *Journal of Animal Ecology*, 71: 211-224.
- Rappole, J.H., King, D.I. & Diez, J. 2003. Winter- vs. breeding-habitat limitation for an endangered avian migrant. *Ecological Applications*, 13: 735-742.
- Rey, P.J. 1995. Spatio-temporal variation in fruit and frugivorous bird abundance in olive orchards. *Ecology*, 76: 1625-1635.
- Rodríguez, M., Cuadrado, M. & Arjona, S. 1986. Variation in the abundance of Blackcaps (*Sylvia atricapilla*) wintering in an olive (*Olea europaea*) orchard in southern Spain. *Bird Study*, 33: 81-86.
- Ruiz de la Torre, J. 2002. *Mapa forestal de España 1:1.000.000*. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.

- Sherry, T.W. & Holmes, R.T. 1996. Winter habitat quality, population limitation, and conservation of Neotropical-Nearctic migrant birds. *Ecology*, 77: 36-48.
- StatSoft, Inc. 1999. *STATISTICA for Windows (Computer program manual)*. StatSoft, Inc., Tulsa.
- Tellería, J.L. & J. Pérez-Tris 2003. Seasonal distribution of a migratory bird: effects of local and regional resource tracking. *Journal of Biogeography*, 30: 1583-1591.
- Tellería, J.L. & Pérez-Tris, J. 2004. Consequences of the settlement of migrant European Robins *Erithacus rubecula* in wintering habitats occupied by conspecific residents. *Ibis*, 146: 258-268.
- Tellería, J.L. 1988. *Invernada de aves en la Península Ibérica*. Monografías, 1. SEO, Madrid.
- Tellería, J.L., Asensio, B. & Díaz, M. 1999. *Aves Ibéricas. Vol. 2. Passeriformes*. J.M. Reyero, Madrid.
- Tellería, J.L., Pérez-Tris, J., Ramírez, A., Fernández-Juricic, E. & Carbonell, R. 2001. Distribution of Robins (*Erithacus rubecula*) in wintering grounds: effects of conspecific density, migratory status and age. *Ardea*, 89: 363-373.
- Terborgh J.W. 1989. *Where have all the birds gone?*. New Jersey: Princeton Univ. Press.

Conclusiones y Perspectivas

Esta Tesis demuestra que la distribución de las aves forestales en la Península Ibérica responde a un complejo conjunto de factores, tanto geográficos como ambientales y biológicos. La gran heterogeneidad ambiental que caracteriza a la Península Ibérica, resultado de la sucesión de eventos históricos ocurridos y de la gran variabilidad climática y fisiográfica que tiene lugar en ella, hacen de esta región un marco ideal para el estudio de los patrones biogeográficos, a pesar de su relativamente pequeña extensión. Sin embargo, pese a ser un área importante por su diversidad biológica, la biogeografía de la fauna ibérica dista mucho de estar clara. Precisamente esa heterogeneidad ambiental y geográfica, principal responsable de la elevada diversidad que caracteriza a esta región, ha dado lugar a que concurran en ella numerosos fenómenos que complican notablemente los patrones de distribución de las especies. Por ello, son necesarios estudios más detallados que, mediante aproximaciones como la empleada en el capítulo 2 de la presente memoria, contemplen diferentes hipótesis acerca de los patrones de distribución y de los procesos implicados, para tratar de evitar confusiones a la hora de valorar los resultados obtenidos. Este tipo de procedimientos, donde se estudian patrones similares en situaciones ambientales contrastadas, ayudarían a esclarecer algunos de los procesos implicados en la biogeografía de la fauna ibérica.

Factores geográficos

La geografía tiene importantes efectos sobre la distribución de la avifauna forestal ibérica. En primer lugar, la situación de la Península en la zona de transición entre las regiones eurosiberiana y mediterránea, origina la presencia de elementos faunísticos pertenecientes a ambos tipos de ambientes. A esto hay que añadir su proximidad al continente africano, del que sólo le separan una franja de agua de escasamente 14 km, y que, debido a la existencia de puentes terrestres temporales, consecuencia de las fluctuaciones históricas en el nivel del mar, habría dado lugar a un continuo contacto con una fauna muy diferente de aquella propia de la región Paleártica. Estos contrastes generan presiones selectivas diferentes según la localización geográfica, que condicionan de forma muy marcada la distribución de las especies. En el caso concreto de las aves forestales, la ubicación de la Península en el extremo occidental del Paleártico condiciona notablemente los patrones de distribución de las especies

que aparecen en ella. El grueso de este conjunto de especies tiene una distribución paleártica o nortea, con el centro de sus áreas de distribución en regiones próximas a Centroeuropa. Por lo tanto, para muchas de ellas la región ibérica constituye el borde de su área de distribución, lo que parece tener importantes implicaciones en sus patrones biogeográficos, tal como predice la teoría de Brown (1984) de la dinámica centro-perifería de las áreas de distribución. De hecho, los resultados obtenidos señalan que son precisamente esos dos grupos de aves, nortea y paleárticas, las que muestran de forma más acentuada una pérdida de especies en la Península. Al mismo tiempo, su ubicación en la cuenca mediterránea, confiere a gran parte de la región unas condiciones ambientales propias del clima mediterráneo, lo que permite la presencia de numerosos elementos representantes de este tipo de avifauna. La progresiva pérdida de ese carácter mediterráneo hacia el norte y noroeste de la Península, origina una disminución de la riqueza de este grupo de aves hacia dichos sectores. Todo ello, parece haber contribuido a la alta diversidad biológica de la Península Ibérica, pero también ha añadido una notable complejidad a los patrones de distribución de las especies presentes en ella.

En segundo lugar, su configuración geográfica también tiene un efecto relevante en la distribución de la avifauna forestal. Su carácter peninsular habría dado lugar un patrón biogeográfico conocido como efecto península, similar al que se ha descrito en ciertos grupos, como los reptiles (Busack y Hedges 1984) y las mariposas (Martín y Gurrea 1990). Este patrón predice una pérdida de especies en las penínsulas desde la zona de contacto con el continente hacia el extremo de la península. La disminución del número de especies observada en los dos corredores definidos en el capítulo 2, desde la frontera con Francia hacia los extremos de la misma, apunta en este sentido. En el sector eurosiberiano, correspondiente en buena medida con el corredor Atlántico, dicho patrón parece ser claramente debido al aumento de la distancia al istmo, mientras que en el corredor Mediterráneo, este sería debido a la degradación progresiva de las condiciones ambientales. En ambos casos, las aves, pese a su gran capacidad de desplazamiento, encontrarían mayores dificultades para asentarse en las zonas más alejadas, por lo que la pérdida de especies hacia estas áreas, sería debida a una dificultad creciente en los procesos de colonización.

Factores ambientales

Las condiciones ambientales también determinan en buena medida la biogeografía de este grupo de aves. Los resultados obtenidos en los capítulos 2 y 5 de esta Tesis, a pesar de las diferentes resoluciones empleadas (cuadrículas de 100 km² y cuadrículas de aproximadamente 540 km²), coinciden en señalar al clima y su efecto sobre la vegetación, cuantificados

mediante variables indicadoras de la temperatura, humedad y desarrollo forestal, como los principales determinantes, a gran escala, de los patrones de distribución de la avifauna forestal ibérica. El incremento de las temperaturas y la disminución de la humedad y la cobertura forestal, originan un deterioro en la calidad del hábitat adecuado para la mayor parte de las especies, dando lugar a pérdidas concomitantes en la riqueza de aves. Esto explica el gradiente latitudinal de riqueza de especies que observamos en Iberia, con una pérdida creciente hacia los sectores meridionales durante el periodo reproductor. Esta pérdida de calidad de hábitat va acompañada de un deterioro en la condición física de las aves, que se ve depauperada en los ambientes más limitantes, secos y calurosos de la región mediterránea (Carbonell y Tellería 1998, 1999).

A menor escala, su distribución también está fuertemente asociada con las condiciones climáticas locales, la estructura de la vegetación y la distribución de los recursos tróficos, tanto en el periodo reproductor como en invierno. Uno de los resultados más interesantes obtenidos en la presente Tesis es el destacado papel de la altitud en la regulación de la dinámica de las comunidades de aves forestales ibéricas. Al gradiente latitudinal descrito que caracteriza a la Península, originado en gran medida por la transición climática entre las regiones eurosiberiana y mediterránea, se añade una notable variación altitudinal. A través de las variaciones ambientales asociadas a la altitud (clima, tipos de vegetación, efecto de las interferencias humanas...), esta variable se perfila como uno de los principales determinantes de la distribución de la avifauna forestal en la Península Ibérica. Debido a que las diferencias ambientales entre primavera e invierno se acentúan con la altitud, la variación altitudinal genera gradientes de estacionalidad similares a los observados con la latitud a mayor escala. Las áreas más elevadas se caracterizan por primaveras cortas pero muy productivas e inviernos largos y severos. Frente a ellas, las zonas más bajas presentan una estacionalidad menos acusada, con un pulso de productividad primaria en primavera menos intenso pero más prolongado, e inviernos más atemperados y productivos, que atraen a importantes contingentes de aves en esta época. De esta manera, la creciente estacionalidad asociada a la altitud origina una complementariedad espacial y temporal de hábitats, que serían explotados de manera alterna por las aves: durante el periodo reproductivo, muchas especies de aves acuden a las zonas altas para explotar ese pulso de productividad, mientras que en invierno, el descenso de las temperaturas y el aumento de la probabilidad de heladas y nevadas con la altitud, genera un desplazamiento generalizado de la avifauna hacia sectores más bajos y atemperados, como hemos podido comprobar en el capítulo 6 con la distribución de un grupo de passeriformes frugívoros.

Además, las características de los bosques también afectan a la intensidad de estas variaciones, que resultan más acusadas en los bosques caducifolios debido a la pérdida invernal de sus hojas y de los recursos tróficos asociados a estas. La estacionalidad tiene, por tanto, profundos efectos sobre las comunidades de aves forestales ibéricas, dando lugar a complejos circuitos migratorios a escala local, muy importantes en la regulación y distribución de este conjunto de especies, y que podrían haber sido el origen de los grandes fenómenos migratorios que tienen lugar a escala continental. Así, las montañas ibéricas resultan pequeños experimentos evolutivos y ecológicos, por lo que proporcionan un marco ideal donde estudiar este tipo de procesos.

Factores biológicos

Todos estos factores dibujan un variado mosaico de situaciones ambientales, al que las especies responden de forma diferente según determinados aspectos de su biología. Los grupos biogeográficos definidos, que son en sí mismos un reflejo de esas diferencias, muestran esta variación asociada a las características biológicas de las especies en las respuestas frente a similares presiones selectivas. Las especies de carácter más norteño, propias de ambientes forestales más desarrollados, húmedos y frescos, acusaron más el incremento de temperatura y sequía, mientras que las especies de carácter mediterráneo, propias de bosques más abiertos, térmicos y secos, mostraron un patrón contrario gracias a su mejor adaptación a este tipo de ambientes.

La respuesta al fenómeno de la estacionalidad también depende de la biología de las especies. Hemos encontrado que ciertos aspectos de su ecología trófica determinan la intensidad de la respuesta a las variaciones ambientales que tienen lugar entre los periodos reproductor e invernal, lo que tiene profundos efectos sobre los patrones de distribución de este grupo de aves. Las comunidades de pájaros que sufrieron mayores variaciones fueron aquellas compuestas por especies de dieta mixta. Parece que las especies que dependen de recursos más estacionales, como son los frutos, se ven obligadas a rastrear intensamente la abundancia de dicho recurso, lo que daría lugar a desplazamientos de mayor entidad y, por tanto, a cambios más acusados en las comunidades de aves. Además, las aves que se alimentan en el suelo también mostraron un patrón de variación estacional más acusado, debido a la pérdida de este sustrato de alimentación en invierno por las nevadas y las heladas.

Estos procesos parecen estar directamente relacionados con el comportamiento migrador de las aves. Aquellas especies con una mayor plasticidad, serían capaces de responder a estos cambios ambientales modificando su dieta o el sustrato de alimentación, lo

que les permitiría permanecer en las mismas localidades durante todo el ciclo anual sin tener que desplazarse. Esto, además de reducir los costos asociados a la migración (gasto metabólico, riesgo de depredación, impredecibilidad de los recursos...), iría acompañado de las ventajas asociadas a su presencia previa en los mejores lugares de nidificación y/o invernada. Por el contrario, las especies menos plásticas, incapaces de cambiar ciertos aspectos de su biología, se verían obligadas a desplazarse en busca de recursos, dando lugar a movimientos migratorios de diferente magnitud. Estas especies, mediante la explotación de los diferentes óptimos productivos, compensarían en parte los costos asociados a los movimientos migratorios. Así pues, este es el comienzo de una interesante vía de investigación en la que es necesario profundizar, y que, por sus implicaciones evolutivas, podría tratar de ayudar a comprender el origen de la migración de las aves y cómo ciertos aspectos de la biología de las especies podrían constituir preadaptaciones a la aparición de este fenómeno.

Por otro lado, algunos de los resultados más interesantes de esta Tesis, por las implicaciones evolutivas que tienen, se basan en los procesos de interacción entre especies. Precisamente, los procesos de competencia por los recursos han llevado a diversos autores a plantear que, en aquellas áreas donde coexisten poblaciones de aves migradoras y sedentarias durante la invernada, la presión ejercida por la llegada de enormes contingentes de migradores podría desplazar, e incluso dar lugar a procesos de extinción local, a las poblaciones residentes. Este incremento de la presión de invernantes tendría importantes consecuencias sobre los patrones de distribución de estas especies, y de gran parte de la avifauna ibérica debido a la importancia de esta región para la invernada en el Paleártico. La desaparición de esas poblaciones residentes daría lugar a patrones de migración total, con las áreas de reproducción e invernada separadas. Sin embargo, los resultados obtenidos para las poblaciones ibéricas de especies comunes como el petirrojo (*Erithacus rubecula*) y la curruca capirotada (*Sylvia atricapilla*), señalan que este proceso no parece ser el responsable de sus patrones de distribución en primavera, que estarían determinados principalmente por la calidad del hábitat. La existencia de mecanismos que hiciesen desaparecer o relajasen esta competencia, podrían favorecer la coexistencia de ambas fracciones poblacionales. La explotación de diferentes recursos por parte de las poblaciones migradoras, o su expulsión por parte de las poblaciones residentes gracias a ventajas competitivas como su mayor tamaño corporal o la mejor explotación de los recursos gracias a su mejor conocimiento de la zona, serían algunos de estos mecanismos. Por lo tanto, este trabajo supone una importante aportación para tratar de comprender la evolución de la migración.

Sin embargo, actualmente estamos estudiando la posible existencia de un proceso de atracción por heteroespecíficos en los patrones de distribución invernal de algunos passeriformes frugívoros. La abundancia de miembros de otras especies que dependen de recursos muy similares, sería utilizada por las aves como indicador de la calidad del hábitat, condicionando sus patrones de distribución. Esta estrategia sería especialmente útil para las especies migradoras. A pesar de que muchas de ellas presentan una gran fidelidad por las áreas de invernada o reproducción, en una región tan estacional y con variaciones interanuales tan acusadas como la Península Ibérica, las condiciones climáticas o los recursos tróficos disponibles son difícilmente predecibles. Por lo tanto, el uso de señales que les permitiesen cuantificar la calidad del hábitat o la cantidad de recursos disponibles podrían resultarles de gran utilidad a su llegada a las localidades de descanso, invernada o reproducción, tras el largo viaje migratorio. Sin embargo, estos procesos de atracción también podrían dar lugar a fenómenos de competencia en los años en que la abundancia de recursos fuese limitada. De hecho, en las mismas localidades estudiadas y con las mismas especies, se ha comprobado la existencia de procesos de segregación espacial en función del estatus migratorio y la edad de las aves, a pesar de la abundancia de recursos tróficos (Pérez-Tris y Tellería 2002, Tellería y Pérez-Tris 2004). Por lo tanto, cabe preguntarse cómo pueden afectar este tipo de interacciones a los patrones de asentamiento de las poblaciones migradoras y a su posterior redistribución en las localidades de invernada, así como el efecto sobre las poblaciones de especies residentes. El esclarecimiento de este tipo de fenómenos y de los posibles mecanismos que los regulan, plantea una serie de interrogantes que merecen la pena ser estudiados en profundidad y abren una interesante vía de investigación.

Aplicaciones en conservación y gestión de especies y espacios protegidos

De los resultados obtenidos se pueden deducir importantes consecuencias para la conservación de este conjunto de especies. El marcado carácter norteño de muchas de las especies de aves forestales que aparecen en la Península Ibérica, que da lugar a algunos de los patrones de distribución descritos en esta memoria, condiciona en gran medida las estrategias dirigidas a su conservación. El fuerte sesgo geográfico de dichos patrones, en los que tanto la riqueza de especies, como el grado de rareza y amenaza se concentran en determinadas regiones, podría dar lugar a políticas de conservación poco eficaces. En el caso concreto de las aves forestales, los mecanismos de selección de áreas empleados nos llevarían a seleccionar preferentemente, como áreas prioritarias para su conservación, ciertos enclaves de la región eurosiberiana. Esto daría lugar, por un lado, a una infravaloración de las aves y los

ambientes forestales típicamente mediterráneos, para los que España es especialmente importante a escala europea. Al mismo tiempo, supondría la selección de zonas que se encuentran en el límite del área de distribución de varias de las especies, algunas de ellas comunes a escala continental, con las implicaciones ecológicas y evolutivas que eso podría tener (Brown 1984, Lesica y Allendorf 1995). También hemos podido comprobar que la aplicación de diferentes criterios de amenaza (europea vs española), da lugar a diferentes combinaciones de áreas prioritarias, lo que condiciona la eficacia de las mismas. Por tanto, la excesiva rigidez de los criterios cuantitativos de selección de áreas empleados, en los que resulta difícil incluir algoritmos que tengan en cuenta los procesos ecológicos y evolutivos, podría limitar su eficacia a la hora de su implementación en mecanismos de selección de reservas.

Por último, debemos señalar la necesidad de tener en cuenta los procesos que tienen lugar durante el periodo invernal en la Península Ibérica para la conservación de la avifauna forestal. A pesar de que su importancia para la invernada de buena parte de las aves migradoras del Paleártico ya ha sido señalada anteriormente (Bernis 1966-1971, Moreau 1972, Tellería 1988), la mayoría de trabajos realizados en España, tanto en las aproximaciones a nivel de comunidades, como en los diferentes atlas de distribución, se han dirigido principalmente hacia la época de reproducción y a las áreas ocupadas durante dicho periodo. Esto ha condicionado en buena medida el diseño de las estrategias de conservación. No obstante, la profunda modificación del hábitat que está teniendo lugar en numerosas áreas del mediterráneo, generalmente asociada al desarrollo humano (construcción de infraestructuras, crecimiento urbanístico, turismo creciente, intensificación agrícola y ganadera, etc.), podrían alterar determinados procesos que tienen lugar en esas áreas de invernada, lo que hace necesario tenerlos muy en cuenta.

Los efectos de la alteración del hábitat para las especies residentes se deducen de forma casi inmediata, y su afección se limita, en general, a una escala local. Sin embargo, en las especies migradoras, la estrecha relación entre los procesos reproductivos e invernantes, y la importancia de las áreas de invernada en la regulación de sus poblaciones (Webster *et al.* 2002, Rappole *et al.* 2003), podrían originar que la trascendencia de esos procesos fuese mucho más allá de la escala local de la mayoría de las actuaciones. La presencia en las regiones de invernada de poblaciones procedentes de áreas de reproducción diferentes, implicaría una repercusión mucho más amplia, ya que sus efectos se extenderían también a las áreas de reproducción de las poblaciones, distantes cientos o miles de kilómetros. Al mismo tiempo, podría causar la alteración de los complejos procesos de interacción entre las

poblaciones residentes y migradoras en aquellas áreas donde coexisten durante la invernada, lo que podría tener importantes implicaciones evolutivas (como muestran los resultados obtenidos en esta Tesis, tanto entre miembros de la misma especie como de especies diferentes), que señalan la necesidad de conservar determinados procesos evolutivos (Crandall *et al.* 2000).

Bibliografía

- Bernis, F. 1966-1971. *Aves migradoras ibéricas*. SEO, Madrid.
- Brown, J.H. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *American Naturalist*, 124: 253-279.
- Busack, S.D. y Hedges, S.B. 1984. Is the peninsular effect a red herring? *American Naturalist*, 123: 266-275
- Carbonell, R. y Tellería, J.L. 1998. Increased asymmetry of tarsus-length in three populations of Blackcaps *Sylvia atricapilla* as related to proximity to range boundary. *Ibis*, 140: 331-333.
- Carbonell, R. y Tellería, J.L. 1999. Feather traits and ptilochronology as indicators of stress in Iberian Blackcaps *Sylvia atricapilla*. *Bird Study*, 46: 243-248.
- Crandall, K.A., Bininda-Emonds, O.R.P., Mace, G.M. y Wayne, R.K. 2000. Considering evolutionary processes in conservation biology. *Trends in Ecology and Evolution*, 15: 290-295.
- Font, I. 1983. *Climatología de España y Portugal*. Instituto Nacional de Meteorología, Madrid.
- Lesica, P. y Allendorf, F.W. 1995. When are peripheral populations valuable for conservation? *Conservation Biology*, 9: 753-760.
- Martín, J. y Gurrea, P. 1990. The peninsular effect in Iberian butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea and Hesperioidea). *Journal of Biogeography*, 17: 85-96.
- Moreau, R.E. 1972. *The Palaearctic-African bird migration systems*. Academic Press, Londres.
- Rappole, J.H., King, D.I. & Diez, J. 2003. Winter- vs. breeding-habitat limitation for an endangered avian migrant. *Ecological Applications*, 13: 735-742.
- Pérez-Tris, J. y Tellería, J.L. 2002. Migratory and sedentary blackcaps in sympatric non-breeding grounds: implications for the evolution of avian migration. *Journal of Animal Ecology*, 71: 211-224.
- Tellería, J. L. 1988. *Invernada de aves en la Península Ibérica*. Monografías, 1. SEO, Madrid.

Tellería, J.L. y Pérez-Tris, J. 2004. Consequences of the settlement of migrant European Robins *Erithacus rubecula* in wintering habitats occupied by conspecific residents. *Ibis*, 146: 258-268.

Webster, M.S., Marra, P.P., Haig, S.M., Bensch, S. & Holmes, R.T. 2002. Links between worlds: unraveling migratory connectivity. *Trends in Ecology & Evolution*, 17: 76-83.

