

Distribución y abundancia de las aves en la península ibérica.

Una aproximación biogeográfica y macroecológica.

Luis M. Carrascal
Departamento de Biodiversidad y Biología Evolutiva.
Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC.
28006 Madrid.

mnc152@mncn.csic.es

Introducción

La situación de la Península Ibérica en el suroeste del Paleártico Occidental ha tenido enormes consecuencias sobre su avifauna. La distribución geográfica de las aves en Iberia es el resultado de la interacción entre fenómenos paleogeográficos y paleoclimáticos (Morales 2004), evolutivos relacionados con centros de especiación, y ecológicos asociados con las preferencias ambientales de las especies (requerimientos tróficos y fisiológicos), y su posibilidad de dispersión. Desde la desaparición del puente del Atlántico Norte en el Eoceno-medio hasta la última glaciación europea (Würm) en el Pleistoceno, la avifauna del Hemisferio Norte ha estado sometida a grandes presiones selectivas. Los casquetes de hielo bajaron latitudinalmente, desplazando a las especies vegetales y su fauna asociada hacia el sur. Estos cambios paleoclimáticos han tenido una enorme trascendencia sobre la avifauna europea en general, y en la ibérica en particular (Blondel, 1990, Covas y Blondel 1997, Blondel y Mourer-Chauviré 1998).

Desde los inicios de la ornitología española, en que los estudios tuvieron un marcado corte faunístico y de puro inventario (ver una presentación sucinta en Carrascal y Lobo 2003), se puso especial énfasis en identificar el carácter inédito de la avifauna ibérica y la importancia de la península en el contexto del Paleártico Occidental (tanto por su importancia en las rutas migratorias de las aves -Telleria 2004-, como por su

nivel de acogida de aves en el invierno, como por ser el último reducto de muchas especies amenazadas a escala europea -De Juana 2004-). Pasados ya más de 50 años desde estos primeros estudios, es conveniente recapitular para saber hasta dónde hemos llegado en el conocimiento biogeográfico de la avifauna ibérica.

El objetivo de este trabajo de revisión es sintetizar los principales logros alcanzados en relación con el conocimiento que tenemos sobre los patrones de distribución y abundancia de las aves en Iberia, poniendo especial énfasis en los patrones existentes a gran escala (tanto geográfica como taxonómica). Para ello, se ha revisado la literatura científica publicada hasta la fecha relativa a la distribución de las aves sobre grandes superficies, evitando entrar en la concreción de preferencias de hábitat y modelos de distribución de las especies a escala local. Para acabar, se valorará la conveniencia de seguir con las aproximaciones correlacionales utilizadas hasta la fecha para generar patrones a escala peninsular, proponiéndose nuevos frentes de investigación que enriquezcan la comprensión de los mecanismos subyacentes a los patrones obtenidos.

Variación geográfica de la composición, abundancia y diversidad de especies

Patrones estivales

Distribución peninsular

Carrascal y Lobo (2003) analizan la variación geográfica de la diversidad de especies en la Península Ibérica utilizando los datos del atlas de las Aves (Martí y Del Moral 2003). Globalmente, se puede explicar el 65% de la variabilidad geográfica observada en la diversidad gamma de aves en bloques UTM de 50x50 km (Figura 1). Una gran proporción de la variabilidad observada (31% de la varianza) es explicada por el efecto principal de la geografía: la diversidad de especies aumenta globalmente del

suroeste al noreste de la Península Ibérica, alcanzando los mayores valores en áreas centro-septentrionales próximas al sector occidental de los Pirineos. Los factores ambientales de tipos de paisaje y usos del suelo fueron responsables exclusivos del 20% de la variabilidad observada en la diversidad de aves, aumentando linealmente al disminuir la extensión de los bosques de coníferas y con la presencia de zonas húmedas en forma de marismas y/o embalses. Además, la diversidad de especies disminuye con la cobertura de cultivos y covaría no linealmente con la cobertura de matorrales (la diversidad aumenta primero con la cobertura de matorrales para luego disminuir cuando la extensión de estas formaciones vegetales es máxima). De modo parecido, la existencia de formaciones montanas rocosas y herbáceas contribuyen a incrementar la diversidad, aunque ésta tiende a disminuir si estos paisajes ocupan una enorme extensión. Por último, el incremento de la cobertura de formaciones agropecuarias arboladas abiertas (*e.g.*, dehesas, fresnedas, olivares, frutales), asociado al aumento de la diversidad de paisajes, potencia la diversidad de aves, alcanzándose los valores máximos de este parámetro en el extremo más positivo de este gradiente (consecuencia de la heterogeneidad ambiental y/o el manejo humano del medio que crea un paisaje fragmentado en mosaico). Los factores geoclimáticos son responsables por si solos del 7% de la variabilidad observada en la diversidad de especies, aunque se producen efectos no puramente lineales de incremento o disminución (cuadráticos): la diversidad de aves aumenta con las precipitaciones y disminuye con el grado de insolación, aunque en las áreas de la Península Ibérica con precipitaciones máximas la diversidad de aves disminuye ligeramente.

Regiones ornitogeográficas

Bernis (1955) es el primero que propone una regionalización de la Península

Ibérica en función de su avifauna, distinguiendo dos grandes sectores con varios subsectores cada uno. Distingue dos principales regiones, una mediterránea y otra nórdica localizada en lo que hoy se entiende como región eurosiberiana. Este autor ya identifica el carácter poco norte-europeo de la avifauna del sector nórdico, y la importancia que tienen los elementos faunísticos mediterráneos (iberomediterráneos según su denominación).

Carrascal y Lobo (2003) y Carrascal y Díaz (2003) han analizado recientemente este fenómeno a la luz de una base mucho más completa sobre la avifauna de Iberia (Atlas de las Aves de España; Martí y Del Moral 2003). Una buena parte de las regiones ornitogeográficas definidas por estos autores coinciden con las propuestas por Bernis cincuenta años antes, y son coincidentes con las regionalizaciones fitoclimáticas previamente efectuadas por numerosos autores en la Península Ibérica (ver, por ejemplo, la Introducción de Costa *et al.* 1998). Sin embargo, contrastan con otras regionalizaciones obtenidas para otros taxa en la península (por ejemplo, Doadrio 1988 para peces de aguas continentales; Puente *et al.* 1998 para gasterópodos terrestres; Márquez *et al.* 1997, 2001 para pteridofitos; Vargas *et al.* 1998 para anfibios y peces continentales). Estos contrastes pueden ser debidos a aspectos históricos asociados con la evolución de los organismos y su interacción con cambios geológicos y climáticos en el pasado, y fenómenos autoecológicos relacionados con su posibilidad de dispersión y franquear fronteras ambientales (cadenas montañosas, ríos, etc). El aporte principal del trabajo de Carrascal y Lobo (2003) es que las once regiones identificadas pueden ser distinguidas casi de modo perfecto (99% de la variación geográfica en la composición de la avifauna) atendiendo a rasgos geomorfológicos, climatológicos y de tipos de paisajes o usos del suelo (Figura 2). A una escala taxonómica y geográfica más reducida, Martínez y Purroy (1993; aves de medios estepáricos para toda la península) y

Calabuig *et al.* (1983; toda la avifauna de la provincia de León) también analizan la regionalización faunística, encontrando fuertes asociaciones entre sectores ornitogeográficos y variables climatológicas y de uso del suelo.

Distribución geográfica de especies concretas

A nivel específico, la distribución geográfica de las especies en la Península Ibérica es un fenómeno explicable, en gran medida, atendiendo a modelos sencillos que incluyen factores ambientales geomorfológicos, climáticos, de uso del suelo y de posición geográfica (más del 50% de la devianza explicada en Carrascal y Lobo 2003 y Carrascal y Díaz 2003). Esto es, la distribución espacial de las aves es muy predecible a una escala espacial enorme de cientos de miles de km².

Otro tanto han encontrado diferentes autores trabajando con la abundancia y aparición de especies en localidades concretas a través de toda la península, habiéndose refinado a lo largo de los últimos 10 años las técnicas estadísticas utilizadas (González *et al.* 1990, Carrascal *et al.* 1993, Donazar *et al.* 1993, Sánchez-Zapata y Calvo 1999, Gainzarain *et al.* 2000, Lane *et al.* 2001, Osborne *et al.* 2001, Carrete *et al.* 2002, Martínez *et al.* 2003, Suárez *et al.* 2003). Los resultados de estos autores varían en función de qué especies sean consideradas (p.e., medios sobre los que se ejercen las preferencias de hábitat, problemas de conservación a los que están sometidos), pero todos ellos ponen de manifiesto que a partir de la modelización de la distribución de la avifauna estamos en situación de inducir los principales factores responsables de la distribución de cada una de las especies a escala biogeográfica. De este modo, podemos construir modelos que, previamente validados para corroborar su potencial predictivo, puedan ser utilizados como herramientas de gestión ambiental para la ordenación del territorio y la conservación, desarrollar cartografías predictivas, trabajar con escenarios

de simulación en evaluación ambiental para encontrar respuestas a cuestiones del tipo ‘qué pasaría si...’, identificar áreas potencialmente adecuadas para una especie donde actualmente es muy escasa y poder definir planes de recuperación (p.e., Bustamante 1997, Suárez-Seoane *et al.* 2002a, Seoane *et al.* 2003; Figura 3).

Distribución de grupos ecológicos de aves

En un contexto supraespecífico, dos grupos de aves han sido repetidamente utilizados para explorar patrones biogeográficos: las aves de medios arbolados y las aves migrantes transaharianas (ver Tellería 2004 en este volumen). Para los migrantes transaharianos, Herrera (1978a) encuentra que su importancia relativa en la Península Ibérica es menor que en latitudes más septentrionales europeas, ya que a escala de toda Europa existe una marcada covariación positiva entre la proporción de este grupo de especies y la latitud. Las zonas con más proporción de migrantes son aquellas caracterizadas por un clima invernal muy duro y veranos con productividad muy alta. El tipo de hábitat no incidiría de modo sustancial sobre la proporción de migrantes, aunque éstos tienen mayor incidencia en medios abiertos que en bosques. Potti (1985) matiza este patrón general dentro de Iberia teniendo en cuenta la estructura de la vegetación. El porcentaje de migrantes tropicales varía significativamente entre diferentes hábitats, siendo menor en los bosques de coníferas que en los matorrales y bosques de fagáceas. Asimismo, parece existir una mayor proporción de migrantes en los diversos medios del piso supramediterráneo que en sus homólogos meso y termomediterráneos, subalpinos y eurosiberianos. Este autor sugiere que la mayor cobertura y complejidad de los pinares en invierno puede propiciar un mayor grado de sedentarismo y especialización en su avifauna residente que podría estar impidiendo la colonización de estos bosques por aves de invernada transahariana.

Ramírez y Tellería (2003) encuentran que la variación geográfica en Iberia de la riqueza de especies de aves forestales puede explicarse al 49%, asociándose directamente con la latitud, la precipitación anual, la extensión de las masas forestales, e inversamente con la temperatura media anual. No obstante, estos patrones globales a escala peninsular manifiestan una considerable heterogeneidad entre grupos de especies considerando su adscripción a grupos biogeográficos concretos, aunque en todos los casos puede explicarse un elevado porcentaje (82-52%) de la variación observada en la variación geográfica de riqueza, (véase Carrascal y Díaz 2003; Figura 4). La insolación (*i.e.*, número de días despejados al año) fue la variable más influyente sobre la riqueza de especies de aves forestales de amplia distribución Europea y Paleártica (efecto negativo), mientras que la latitud tuvo un fortísimo efecto negativo sobre las especies Mediterráneas y con amplia distribución en África. El carácter montañoso de las áreas afectó positivamente, aunque en mucha menor medida que la insolación, a la riqueza de especies de los grupos biogeográficos Paleártico, Holártico, Europeo y Euroturquestano. Suárez-Seoane *et al.* (2002b) también encuentran una distinta respuesta de la avifauna al abandono de las áreas agrícolas y desarrollo subsiguiente de la vegetación en una zona supramediterránea del norte de España. La diversidad de especies de aves eurosiberianas aumentó a lo largo de un gradiente sucesional con el incremento de la complejidad estructural y volumen de la vegetación. Esta tendencia no fue observada para las especies mediterráneas. Por otro lado, los factores que afectan a la riqueza de este grupo de especies varían dependiendo de qué regiones de Iberia sean estudiadas (Ramírez y Tellería 2003). Así, la riqueza de especies de aves forestales en el norte de España se asocia directamente con la cobertura de bosques y la longitud geográfica, interpretándose esta última asociación como consecuencia del efecto península (Figura 5a). Sin embargo, a lo largo de un amplio sector a través de la costa mediterránea, la

riqueza de especies de aves forestales sólo se relaciona con la precipitación (positivamente) y con la temperatura media anual (inversamente).

Estos resultados ponen de manifiesto la dificultad para efectuar generalizaciones a escala espacial muy amplia trabajando con todas las especies de aves sin distinguir sus características autoecológicas y biogeográficas y regiones geográficas dentro de la península. Más aun, también existe una variación considerable en la magnitud del efecto de diferentes factores ecológicos dependiendo de la escala espacial en la que éstos se exploran. Aunque el efecto de variables climatológicas se manifiesta de enorme importancia sobre la riqueza y diversidad de la avifauna de medios arbolados sobre grandes superficies (p.e., bloques UTM de 100-2500 km²; Carrascal y Díaz 2003, Ramirez y Tellería 2003), su importancia se mitiga a escala de hábitat-localidad en la que el efecto de la estructura de la vegetación se hace preponderante (madurez y densidad del arbolado y composición florística del mismo; Tellería *et al.* 1992).

Tellería y Santos (1993, 1994) encuentran que la densidad de algunas especies de Passeriformes norteñas, o con amplia distribución en el Paleártico, de aves forestales disminuye con la distancia al centro-norte de la península (frontera política entre España y Francia). Aunque la temperatura y la pluviosidad ejercen un papel importante sobre la variación geográfica en la densidad de estas especies, el efecto de la distancia al istmo peninsular se sigue manteniendo al controlar el efecto de las variables climatológicas (Tellería y Santos 1994). Estos resultados son interpretados a la luz de la hipótesis del “efecto península”. Esta hipótesis biogeográfica postula una disminución en la riqueza de especies desde el istmo de una masa terrestre hacia el extremo de la península, consecuencia de la disminución de la tasa de inmigración y el aumento en las probabilidades de extinción con la distancia al istmo. No obstante, y como han apuntado Carrascal y Díaz (2003), estos patrones también podrían explicarse atendiendo a la

hipótesis de los centros de abundancia que postula una disminución de la densidad y frecuencia de aparición de las especies hacia los bordes de las áreas de distribución continentales (Sagarin y Gaines 2002). Para complicar más las cosas, en el espacio geográfico definido por Iberia hay fuertes cambios ambientales de vegetación y climatología, con lo cual los efectos ‘península’ y borde de ‘distribución’ pueden confundirse con meras respuestas con bases autoecológicas considerando los requerimientos ambientales de las especies. Sólo contemplando simultáneamente estos tres fenómenos con un numeroso grupo de especies será posible discernir entre estos fenómenos sin las limitaciones derivadas de los efectos confundidos en los estudios previamente realizados.

Factores determinantes de la distribución a escala regional

Estos patrones globales a escala peninsular han sido también abordados a otras escalas espaciales más reducidas. Descripciones de la variación en la composición de la avifauna, densidad, riqueza y diversidad de aves se han efectuado en diferentes zonas de España (p.e., Purroy 1977, Carrascal 1986, Tellería 1987, Zamora 1987, Sánchez 1991, Rey *et al.* 1997, Bernis 1988), y formaciones vegetales (p.e., Santos *et al.* 1983, Carrascal 1985, Potti 1988, Tellería *et al.* 1988a, Martínez y Purroy 1993, Tellería 2001), aunque debido a su carácter local comparando diferentes comunidades de aves sus conclusiones no son muy generalizables. Sin embargo, otros trabajos han analizado la avifauna en función de factores ambientales para comprender los patrones geográficos y ecológicos de la biodiversidad ornítica. Así, Amat (1984) trabajando con las poblaciones de aves acuáticas de las lagunas andaluzas a lo largo de un ciclo anual encuentra que las diversidades alfa y gamma estuvieron afectadas por los niveles del agua. Las variaciones en la diversidad dentro de cada laguna fueron menos

pronunciadas en las lagunas más estables que en las más inestables. Bustamante *et al.* (1988), obtienen que el principal factor que determina la distribución de las aves en Navarra es el clima (déficit hídrico). Otros factores importantes fueron, por orden, la altitud, presencia de zonas húmedas, y la estructura de la vegetación (bosques). La densidad de población humana apenas tiene influencia sobre la avifauna de esta región. Curiosamente, la degradación ambiental consecuencia de las actividades humanas puede influir positivamente sobre la diversidad y abundancia de aves, hecho que se ha constatado en zonas agrícolas del sureste peninsular (Mota *et al.* 1996), grandes extensiones de monocultivo de olivo (Rey 1993), y zonas cerealistas (Díaz y Tellería 1994, Suárez 2004). Atauri y de Lucio (2001) analizan la relación existente entre rasgos ambientales y la riqueza de especies de aves, encontrando que la heterogeneidad de paisajes a gran escala es el factor más importante determinando este parámetro en la región de Madrid, mientras que otros factores tales como la identidad de las formaciones ambientales existentes juegan un papel menos destacado.

La insularidad de las localidades o hábitats concretos también ejerce un papel muy importante sobre la avifauna durante el período reproductor (ver Santos 2004 en este volumen). A escala interinsular, la cantidad de especies de aves reproductoras en el archipiélago Canario fue un fenómeno muy determinista (95% de la varianza explicada), aumentando al ser mayor la superficie y la diversidad de hábitats, y menor la distancia al continente. Ni la antigüedad de las islas, ni la complejidad estructural de las formaciones vegetales presentes en éstas, afectó a la riqueza de especies (Carrascal y Palomino 2002; Figura 6). Aunque las variaciones actuales en la riqueza de especies entre islas pueden ser explicadas atendiendo a fenómenos en el tiempo ecológico, los fenómenos paleogeográficos determinantes de las diferencias entre islas en la composición de su avifauna han debido de ser muy importantes, aunque la presencia

humana a lo largo de los últimos 2000 años ha reducido su importancia, tal y como se ha demostrado para el archipiélago Balear (Palmer *et al.* 1999).

En archipiélagos de hábitat dentro del continente se ha encontrado que la distribución de los parches en el espacio a escala regional es un aspecto clave determinando su conexión para las aves a través de procesos relacionados con los movimientos y patrones de migración de éstas (ver capítulo de Santos 2004 en esta obra). La consecuencia del efecto de la pérdida de zonas húmedas concretas sobre la avifauna a escala regional es mucho mayor de lo que se esperaría considerando la pérdida directa de hábitat. Esto tiene considerables repercusiones para la gestión de la avifauna, ya que la biodiversidad ornítica a escala regional es mucho más que la suma de los patrones de riqueza a escala local (Amézaga *et al.* 2002). A escala de una misma formación vegetal dentro de la península Ibérica (pinares), se ha encontrado que el tamaño de los fragmentos de hábitat y su aislamiento son responsables tanto de la riqueza de especies como de la presencia-ausencia de numerosas especies, en una medida muy superior al papel jugado por la estructura de la vegetación (Díaz *et al.* 1998, Brotons y Herrando 2001, Santos *et al.* 2002; ver Figura 7 en Santos 2004). Así, hay especies que están ausentes en grandes áreas de terreno, aunque tengan fragmentos de hábitat favorables disponibles, si estos no superan determinado tamaño mínimo (al menos 25 ha de superficie para numerosas especies de aves forestales; Díaz *et al.* 1998).

Patrones invernales

Distribución peninsular

Aunque la Península Ibérica desempeña un papel muy destacado en la invernada de la avifauna del Paleártico Occidental (Bernis 1966, 1966-1971, Moreau 1972), existe una gran variación espacial en su distribución dentro de esta región. La abundancia

invernal de aves de medios terrestres cambia fuertemente entre pisos bioclimáticos (Figura 7), de manera que tanto la densidad como la diversidad se ordenan del siguiente modo: piso termomediterráneo > pisos mesomediterráneo y eurosiberiano > piso supramediterráneo > piso crioromediterráneo (Santos y Tellería 1985). Las variaciones en estos dos parámetros son muy similares tanto para la avifauna de medios arbolados como para la de formaciones arbustivas. Este patrón biogeográfico casi desaparece al contemplar la variación en la densidad de aves de medios agrícolas, debido a la fuerte disponibilidad de alimento que ofrecen durante el período invernal. Otro tanto ocurre con las aves frugívoras (Jordano 1985), cuya distribución peninsular parece rastrear de modo grosero la variación espacial en las condiciones locales de productividad (disponibilidad de plantas productoras de frutos): globalmente suponen una fracción muy importante de las comunidades de aves en los pisos termo y mesomediterráneo (tanto de matorrales como de bosques), aunque pueden alcanzar densidades y proporciones muy altas en bosques y matorrales del piso supramediterráneo donde existan enebros y sabinas (ver la Figura 2 en Herrera 2004). En general, las especies de aves frugívoras de pequeño tamaño fueron más frecuentes en el sur que en el norte de la Iberia (Rey 1993), lo cual podría explicarse por la mayor diversidad y cantidad de frutos de pequeño tamaño en los montes mediterráneos naturales del sur de la península.

En el caso de las aves acuáticas invernantes en la Península Ibérica, Amat y Ferrer (1988) encuentran que tanto su diversidad como distribución están afectadas por la variabilidad ambiental generada por cambios interanuales en el nivel de inundación de las zonas palustres. Las especies que presentan cambios menos pronunciados en su abundancia son las que poseen los nichos más amplios, respondiendo a la variabilidad ambiental mediante una mayor utilización de hábitats alternativos y una mayor diversidad de métodos de alimentación durante los períodos adversos.

Factores determinantes de la distribución a escala regional

Estos grandes patrones obtenidos a escala peninsular han sido también estudiados con más detalle a escala regional con el objeto de inferir sus determinantes ecológicos próximos. Carrascal *et al.* (2002) encuentran que la avifauna terrestre del centro de la Península Ibérica varió de un modo predecible (37-70% de la varianza explicada) en función de unas pocas variables sintéticas que definen la situación geográfica y altitudinal de las localidades y las características básicas de la estructura y tipología de las formaciones vegetales. La densidad total de aves aumentó globalmente hacia las zonas más térmicas (*i.e.*, cuenca del Tajo), fue mayor en altitudes medias que en los extremos del rango altitudinal y aumentó con el desarrollo vertical y volumen de la vegetación, el uso agrícola del suelo y la presencia de agua en forma de arroyos, ríos o áreas encharcadas. La riqueza de especies fue mayor hacia el occidente del área de estudio (efecto climático-geográfico de la cuenca del Tajo frente a los páramos de la Alcarria), aumentó con el volumen y desarrollo vertical de la vegetación y disminuyó al ascender en altitud. Las comunidades de aves menos diversas fueron aquellas que habitan medios agrícolas y/o zonas situadas a mayores altitudes. Estos resultados obtenidos a nivel local y de hábitats utilizando transectos lineales fueron muy similares a los proporcionados por Seoane *et al.* (2002) trabajando sobre grandes superficies de terreno (cuadrículas UTM de 10x10 km). Estos últimos autores también encuentran que el deterioro ambiental del territorio afectó negativamente a la riqueza de especies, aunque no tuvo un efecto significativo sobre la densidad de aves, ya que las zonas agrícolas y urbanas mantenían unas comunidades de aves muy densas (ver además Tellería *et al.* 1988b).

La densidad de aves invernantes en medios agrícolas del norte de España

(Tellería y Santos 1985) manifestó un patrón de variación geográfica muy acusado y predecible atendiendo al uso del suelo (tierra labrada vs praderas) y la temperatura. La densidad de aves granívoras se asoció positivamente con la cobertura de suelo agrícola, e inversamente con la cobertura de herbáceas (ver también Díaz y Tellería 1994), no viéndose afectada por la temperatura ambiental. Sin embargo, para las aves insectívoras existió una fuerte relación positiva con la temperatura. Otro tanto se ha encontrado con la fracción de especies de aves insectívoras de las subestepas Ibéricas (Tellería *et al.* 1988a).

La densidad de aves frugívoras en matorrales mediterráneos naturales (con mayor diversidad de plantas productoras de frutos) fue mayor que en acebuchares naturales, alcanzando los monocultivos extensivos de olivo los menores valores de riqueza y densidad de aves (Rey 1993). Este gradiente no tuvo las mismas consecuencias para todas las especies, ya que afectó menos a las aves de mayor tamaño y más a los paseriformes más pequeños que fueron más abundantes en el matorral mediterráneo natural. Este efecto puede explicarse considerando la menor complejidad estructural de los monocultivos de olivo, y la escasa variedad de bayas y tamaños de fruto que ofrecen (ver Herrera 2004 para una revisión más extensa de este grupo de aves).

La temperatura es la principal variable subrogada explicativa de estas asociaciones, a través del efecto que ejerce sobre la productividad ambiental y disponibilidad de alimento (ver revisión de Tellería *et al.* 1988c). Esto es muy patente en organismos poiquiloterms como los artrópodos. Así, la disponibilidad de artrópodos para el Carbonero Común (*Parus major*) fue mayor en una localidad del piso termomediterráneo de la costa catalana que en otra de clima continental frío del piso supramediterráneo montano del Sistema Central (Carrascal *et al.* 1998). No obstante,

otros factores no asociados con la temperatura pueden ser los principales causantes de las variaciones en la productividad ambiental. Así, las fluctuaciones interanuales muy marcadas en la producción de frutos en bosques mediterráneos estuvieron determinadas por el nivel de precipitaciones la primavera previa (Herrera 1998). Por otro lado, las variaciones en los ciclos de cultivo-reposo de las tierras agrícolas rompen a escala local cualquier asociación entre temperatura y productividad ambiental para las aves granívoras.

La temperatura también podría ejercer su efecto como variable subrogada indicativa de la radiación solar. En las áreas de clima frío con mayor radiación solar durante el invierno, las aves tendrían menores gastos de termorregulación durante el día, lo cual favorecería su balance energético diario (Carrascal *et al.* 2001). Consistente con este efecto térmico de consecuencias metabólicas, la densidad de varias especies de aves de pinares montanos del Sistema Central se asoció significativamente con los niveles de radiación recibidos por distintas parcelas de bosque, siendo este efecto más intenso cuanto menor era el tamaño de las especies (más disipación de calor en estas últimas debido a su mayor relación superficie / volumen; Huertas y Díaz 2001).

El efecto negativo muy fuerte de la altitud puede entenderse como consecuencia de su asociación inversa con la temperatura y la productividad ambiental: mayores gastos de termorregulación a mayor altitud y menor temperatura y disminución de la disponibilidad de alimento con el descenso de la temperatura y aumento de la innivación a mayores altitudes (p.e, Carrascal *et al.* 2001 para artrópodos). La complejidad estructural y volumen de la vegetación ejercerían su efecto debido a que los medios más complejos estructuralmente promueven la existencia de un mayor número de nichos espaciales que pueden ser explotados por más especies, y a que las formaciones vegetales con mayor volumen de vegetación suelen ofrecer mayor

abundancia y diversidad de recursos tróficos con lo que pueden soportar mayores abundancias de consumidores (ver revisión de Wiens 1989).

La influencia de la disponibilidad de alimento sobre la distribución invernal de aves en Iberia ha sido inferida más que demostrada en la mayoría de las ocasiones. Es un hecho obvio que la disponibilidad de bancos de semillas y de plantas productoras de frutos afecta la presencia de densas poblaciones de aves granívoras y frugívoras en comparación con otras localidades y hábitats donde estos recursos son más escasos o inexistentes. No obstante, no está claro que las poblaciones de aves en invierno estén severamente afectadas por la disponibilidad de alimento o que tengan capacidad para rastrear sus variaciones espaciales. Así, las variaciones interanuales en la disponibilidad de alimento (semillas) de una localidad de invernada importante para las grullas (*Grus grus*), y la variación espacial de sus efectivos sólo afectó parcialmente la cantidad de grullas invernantes o su distribución espacial, principalmente a mediados de invierno cuando la cantidad de alimento era menor en proporción a la cantidad de aves invernantes (Bautista *et al.* 1992, 1995). Díaz y Tellería (1994) encuentran que los requerimientos energéticos de las comunidades de aves que habitan los campos de cultivo durante el invierno son un orden de magnitud menores que lo ofertado por la disponibilidad de semillas existente. En esta situación de ‘superabundancia’ de alimento no se encontró que la densidad de aves granívoras rastrease la disponibilidad de semillas (ver también Tellería *et al.* 1988b). Las variaciones anuales en la abundancia local de dos especies de pájaros frugívoros (*Erithacus rubecula* y *Sylvia atricapilla*) en bosques mediterráneos montanos (Sierra de Cazorla) no se asoció significativamente con las variaciones en la disponibilidad de frutos (Herrera 1988). Más aun, la variación interanual en la condición física de estas especies (acúmulos de grasa), y la composición de su dieta otoño-invernal, no estuvieron relacionadas significativamente con la

disponibilidad de frutos (total o distinguiendo entre las distintas especies de plantas; Herrera 1998). La abundancia de pájaros dispersantes de las semillas de los frutos en este bosque mediterráneo montano sólo se relacionó positivamente con la temperatura máxima en noviembre (Herrera 1998). No obstante, Pérez-Tris y Tellería (2002) y Tellería y Pérez-Tris (2003) obtienen que la abundancia de plantas productoras de frutos, y la disponibilidad de éstos, explicaron las variaciones geográficas y locales en la abundancia de la Curruca capirotada (*Sylvia atricapilla*). Por otro lado, Rey (1995) encuentra una considerable heterogeneidad interespecífica en la capacidad de distintas especies de aves frugívoras para rastrear la disponibilidad de frutos en olivares, tanto a escala local como regional. En el Carbonero Común, una especie forestal omnívora durante el invierno, la adición de alimento suplementario (cacahuete pelado) en una localidad de clima continental frío incrementó sustancialmente su densidad (8 veces más en comparación con la densidad ecológica máxima regional; Carrascal *et al.* 1998 y 2002). Sin embargo, los carboneros hicieron poco uso de las fuentes suplementarias de alimento, siendo más intensamente utilizados los comederos en la localidad de clima frío de montaña (Sierra de Guadarrama, 6% de la energía consumida) que en la del piso termomediterráneo costero (Barcelona, 0,6% de la energía; Carrascal *et al.* 1998). Por último, en una especie de ave estrictamente insectívora (Agateador Común, *Certhia brachydactyla*), la variación de su densidad invernal entre diferentes parcelas de pinares montanos del Sistema Central no estuvo asociada con la disponibilidad de artrópodos en los troncos (Carrascal *et al.* 2001).

A pesar del efecto obvio de la oferta de alimento a gran escala determinando la distribución invernal de aves (p.e., aves fruívoras en áreas con presencia de frutos), estos resultados parecen descartar su papel preponderante en la distribución de la avifauna (i.e., mayor oferta que demanda, ausencia generalizada de covariación entre

cantidad de alimento y densidad de aves, poco uso de fuentes suplementarias de alimento y escaso o nulo efecto sobre la dieta o condición física). Muy posiblemente otros factores como las condiciones muy limitantes en el norte y centro de Europa, la diferencia entre pisos bioclimáticos de la península Ibérica en la impredecibilidad climatológica y la existencia de situaciones climatológicas muy adversas (temporales polares de aparición impredecible unos pocos días a lo largo de todo el invierno), la disponibilidad real de alimento por restricciones climatológicas (p.e., innivación) a escala local, o los gastos metabólicos diurnos y nocturnos asociados con la temperatura ambiental sean los principales responsables de la variación geográfica en la distribución invernal de la avifauna en Iberia. Por otro lado, la distribución de invernal de especies migrantes parece ajustarse a la localización geográfica de los corredores que sirven de entrada y distribución por la la Península Ibérica (mayor cantidad de invernantes en los extremos del Pirineo). Desde estos corredores, la densidad invernal de aves migrantes provenientes del norte y centro de Europa disminuye con la distancia a los mismos (Galarza y Tellería 2003; Figura 5b).

Estacionalidad de la avifauna

Otro fenómeno asociado con la avifauna invernal ha sido la estacionalidad en la composición, densidad y riqueza de la avifauna a escala peninsular. Para la avifauna de medios arbolados, Tellería (2001) obtiene que existen fuertes determinantes de la estacionalidad asociados con la altitud sobre el nivel del mar (como variable indicativa de la estacionalidad productiva y de condiciones limatológicas): los bosques localizados en zonas bajas aumentaron en invierno sobre los valores medidos en primavera la densidad de aves y riqueza de especies más que los localizados a mayor altitud (Figura 8). Globalmente, un medio tan sometido al manejo humano como las dehesas de encina

mostró un gran poder de acogida de aves durante el invierno. Para la avifauna de medios estepáricos, Tellería *et al.* (1988a) obtienen que la estacionalidad en la densidad de aves se asocia con la temperatura y la posición dentro de los pisos bioclimáticos ibéricos: los cambios de densidad entre primavera e invierno fueron menos pronunciados en los semidesiertos naturales localizados en los pisos más térmicos (meso y termomediterráneos) y mostraron una asociación positiva con los cambios estacionales de la temperatura. A pesar de la importancia de este fenómeno, en pocas ocasiones se han analizado los determinantes autoecológicos de la estacionalidad de comunidades de aves (Herrera 1978b, Carrascal *et al.* 1987, Tellería *et al.* 2001). La morfología de las especies y la interacción entre su nicho espacial y la productividad ambiental se han identificado como los principales determinantes de dicha estacionalidad.

Patrones macroecológicos

Distribución peninsular: extensión del área de distribución y baricentro geográfico

Los patrones biogeográficos previamente definidos, también han sido analizados desde una perspectiva macroecológica utilizando a las especies como unidades muestrales. El objetivo principal de esta aproximación es inferir los principales limitantes comunes a todas las especies (i.e., generalizables) que determinan los patrones de distribución y abundancia observados.

Carrascal y Lobo (2003) analizan porqué unas especies tienen distribuciones geográficas más extensas que otras en la Península Ibérica durante el periodo reproductor. Las especies con menor extensión geográfica ocupan los extremos de un gradiente de xericidad que combina precipitaciones, temperatura e insolación, y manifiestan marcadas preferencias por ambientes acuáticos (*p.e.*, marismas, lagunas, embalses), o áreas montanas-alpinas de roquedos o pastizales, o medios agropecuarios

arbolados abiertos (p.e., dehesas), o áreas agrícolas tanto de regadío como de secano. Por el contrario, las especies con rangos de distribución más extensos habitan en regiones con niveles de precipitación e insolación medios y están vinculadas principalmente a formaciones arbustivas, o a bosques de coníferas, o a zonas con presencia abundante de ríos y arroyos. Estas preferencias ambientales medias a gran escala explican el 69% de la variación interespecífica en la extensión del área de distribución de 257 especies de aves en la Península Ibérica. Por otro lado, el 71% de la variación interespecífica en la extensión geográfica se relaciona inversamente con la especialización ambiental de la especie en factores geoclimáticos y de uso del suelo. Esto es, las especies cuyos requerimientos ambientales a gran escala difieren más de las condiciones promedio peninsulares son aquellas con áreas de distribución más restringidas.

Trabajando con datos de preferencias de hábitat de 101 especies de Passeriformes, Carrascal y Lobo (2003) obtienen que las especies con una mayor extensión de distribución en Iberia son aquellas que no ocupan preferentemente los extremos de los gradientes ambientales de estructura física del hábitat y de distribución altitudinal. Globalmente, son especies cuyas preferencias medias se establecen por formaciones arbustivas o ecotónicas de arbolado disperso localizadas a altitudes comprendidas entre 700 y 1000 m. La valencia ecológica, medida por la amplitud de ocupación de medios con distinta estructura de la vegetación, se asocia positivamente con la extensión del área de distribución. La amplitud de distribución altitudinal no tiene un efecto significativo cuando se controla la influencia de la amplitud de hábitat. La extensión geográfica del área de distribución en la España peninsular también está asociada con la densidad ecológica máxima. Esto es, las especies más densas y con mayor capacidad para ocupar distintas formaciones vegetales son aquellas más

ampliamente distribuidas en la Península Ibérica (Figura 9). Estos resultados demuestran la estrecha vinculación existente entre distribución geográfica y fenómenos autoecológicos asociados con el uso del medio por parte de las especies.

Los grandes patrones de distribución geográfica y preferencias ambientales a gran escala de las aves de medios arbolados en la Península Ibérica reflejan los patrones de distribución a una escala geográfica mayor (Europa; Carrascal y Díaz 2003). El baricentro de distribución de las especies en Iberia y en Europa están muy relacionados: las especies que en la Península Ibérica tienen distribuciones más septentrionales ocupan en Europa baricentros geográficos más occidentales y septentrionales. La especialización ambiental de las especies en Iberia también está muy asociada con el patrón de distribución geográfica en Europa (40,2% de la variabilidad interespecífica explicado): las especies con unas preferencias ambientales menos exigentes en la península tuvieron una distribución europea más amplia, y fueron más escasas en latitudes septentrionales de Europa.

Densidad y preferencias de hábitat

Carrascal y Tellería (1991) obtienen que la densidad ecológica máxima (*i.e.*, límite superior de la abundancia que una especie puede alcanzar) de las especies a nivel regional está limitada por el tamaño corporal a través de procesos que operan sobre la delimitación de las áreas de campeo de las especies en función de sus demandas de recursos durante la primavera. Este patrón común a todas las especies es independiente de efectos filogenéticos, y cambia dependiendo de las distintas formaciones vegetales estudiadas: es más intenso en aquellos medios tridimensionalmente complejos que presentan mayor superficie plegada y más variación de tallas corporales (bosques) que en formaciones vegetales más simples estructuralmente (pastizales, matorrales) en

donde las especies tienen tallas corporales proporcionalmente mayores (Tellería y Carrascal 1994).

Polo y Carrascal (1999) obtienen que las preferencias de hábitat, nicho espacial (uso de sustratos mientras las aves buscan alimento) y talla corporal están fuertemente asociados en Passeriformes, a pesar de que el peso en este grupo de especies tiene un marcado efecto filogenético. Sus resultados muestran que a lo largo de la historia evolutiva de las Aves del Paleártico Occidental se han producido variaciones en la talla corporal asociadas con sus preferencias de hábitat y nicho espacial. Las especies de medios estructuralmente complejos son globalmente de menor tamaño que las que habitan formaciones con menor volumen de vegetación y estructura más sencilla. Esto ocurre debido a que ha existido una mayor radiación de especies de pequeño tamaño en los medios estructuralmente complejos.

Estado de la cuestión y proyección futura.

Limitaciones de las aproximaciones extensivas basadas en metodologías de atlas

En numerosas ocasiones se han descrito los patrones geográficos de distribución y abundancia de especies. El caso más paradigmático es el de los atlas ornitológicos, en los cuales se proporcionan descripciones geográficas acerca de la distribución de las especies a la luz de los mapas obtenidos. En la inmensa mayoría de las ocasiones estas descripciones no han aportado ninguna información relevante de carácter biogeográfico, o relacionada con los factores responsables de la distribución de las especies o la determinación de sus límites de distribución. Sin embargo, en algunas ocasiones se han desarrollado aproximaciones comparadas para sacar mayor información a estos datos. Así, Urios *et al.* (1991) publicaban, junto al mapa de distribución de las especies en la Comunidad Valenciana, otros relativos a la abruptuosidad del terreno, presencia de

diferentes tipos de paisaje, climatología etc (ver también Pleguezuelos 1992 para la descripción de patrones altitudinales en la avifauna de las sierras Béticas). Globalmente puede decirse que la mayoría de este enorme esfuerzo de muestreo invertido en los atlas ha quedado desaprovechado. Más bien parece como si los organizadores de los atlas estuviesen interesados en la publicación de libros presentando mapas para justificar la financiación recibida, que en profundizar en la descripción y comprensión de los patrones de distribución de la avifauna. No obstante, un limitante a esta utilización de los atlas en estudios biogeográficos ha sido, sin lugar a dudas, la falta de información ambiental referente a las cuadrículas prospectadas.

Un problema añadido a estas aproximaciones de atlas es que el esfuerzo invertido ha sido proporcionalmente muy escaso. Así, en la inmensa mayoría de las cuadrículas de los atlas efectuados hasta la fecha se han invertido menos de 150 h de muestreo, cantidad mínima necesaria para detectar a la mayoría de las especies si se tienen en cuenta las 40-45 h para cuadrículas UTM de 5x5 km propuestas por Roberge y Svensson (2003) trabajando en Suecia en áreas geográficas ambientalmente mucho más homogéneas que la Península Ibérica. La constatación de la presencia de una especie, salvo error de identificación, es una estima objetiva de su presencia. No obstante, la no constatación no es indicativa de que no exista, sino que puede ocurrir que no se ha encontrado por falta de prospección y/o escasa abundancia de la especie. En una superficie tan grande como 100 km² una especie puede pasar fácilmente desapercibida si es escasa por motivos ecológicos (p.e., límite de su distribución, o escasez de hábitats favorables de acuerdo con sus preferencias). El carácter binomial de la variable 'ocupación de una cuadrícula' (dos estados, si-1 vs. no-0) introduce un considerable error en relación con su espectro total de variación (error de 1 si la especie está presente y no se observa), lo cual dificulta la estima de efectos estadísticos y su significación, así

como su utilidad a la hora de proponer modelos predictivos ya que se incrementan considerablemente los errores de omisión al predecir que una especie puede estar presente cuando no se la ha encontrado aun existiendo (Boone y Krohn 1999). Por tanto, los datos de los atlas están fuertemente sesgados en la calidad de la información que proporcionan. Esto condiciona sustancialmente su utilización en análisis de biogeografía ecológica, ya que al trabajar con variables binomiales (0-ausencia, 1-presencia) el error cometido es enorme. Este problema ha empezado a corregirse recientemente con la aparición de atlas semicuantitativos en los que se proporciona para cada cuadrícula prospectada la cantidad de individuos observados por unidad de esfuerzo (ver del Moral *et al.* 2002 para la avifauna invernante en Madrid, o el de Martín 1987 para la avifauna de Tenerife). Carrascal y Díaz (2003) sugieren una aproximación analítica para minimizar el error trabajando con los datos existentes de presencia-ausencia. Proponen reunir las cuadrículas UTM de 10x10 km incluidas en cada bloque UTM de 50x50 km, de manera que la presencia de una especie en cada bloque de 50x50 km indica su frecuencia de aparición con 26 niveles (0: ninguna observación de la especie en 25 cuadrículas *-i.e.*, virtualmente ausente por la consistencia en la no observación-; 25: la especie está ampliamente repartida y es ‘segura’ su amplísima extensión geográfica por la repetida constatación de su aparición). De este modo, los niveles intermedios de frecuencia de aparición tienen menos errores relativos en relación con el espectro total de variación de la variable dependiente.

Considerando la enorme cantidad de trabajo requerido por las aproximaciones atlas, y la escasa información obtenida hasta la fecha (*i.e.*, publicaciones científicas) a partir de sus datos sobre patrones biogeográficos y determinantes ecológicos de la

distribución de especies sobre grandes escalas de espacio, se dan las siguientes recomendaciones para contrarrestar estas tendencias en el futuro:

- 1) efectuar los atlas en cuadrículas UTM de 5x5 km a escala regional, o de 10x10 km a nivel nacional, invirtiendo un mínimo de 150 h por cada 100 km² prospectados,
- 2) repartir el esfuerzo de muestreo proporcionalmente a la disponibilidad de las diferentes formaciones ambientales, para que los datos obtenidos sean representativos de los bloques UTM prospectados (ver por ejemplo del Moral et al. 2002)
- 3) estimar abundancias relativas de las especies (p.e., aves observadas por 10 h) para de este modo minimizar los problemas inherentes al significado de las falsas ausencias (ver también del Moral et al. 2002)
- 4) hacer accesibles dichos datos a la comunidad científica y de técnicos involucrados en la gestión y conservación de especies y espacios protegidos

Limitaciones de las aproximaciones a gran escala

La síntesis anteriormente expuesta expone los resultados más destacados sobre la distribución y abundancia a gran escala de la avifauna ibérica obtenidos por la comunidad científica española. Es claro que el trabajo desarrollado ha aportado mucha información que ha sido lo suficientemente relevante como para ser publicada en revistas internacionales, algunas de las cuales tienen un elevado prestigio. A partir de los resultados obtenidos, y considerando las aproximaciones utilizadas hasta la fecha, a continuación se enuncian las principales limitaciones observadas que dificultan nuestra comprensión de los patrones biogeográficos y macroecológicos de la avifauna ibérica. Además, propongo las líneas por las cuales creo que debería orientarse la investigación futura.

Las aproximaciones extensivas tienen limitaciones, tanto en relación con los datos que usan, como en relación a los datos que generan. Los patrones a gran escala tienen como principal problema que los fenómenos que describen están muy desvinculados de los procesos ecológicos próximos. Estos patrones servirán para describir fenómenos, pero no para comprender su funcionamiento. Por otro lado, los análisis con variables sinecológicas (abundancia total, riqueza o diversidad de toda la avifauna, proporciones de grupos ecológicos de especies, composición faunística) son el resultado de la suma de múltiples respuestas heterogéneas de la avifauna, considerando sus rasgos autoecológicos y biogeográficos. Los patrones globales obtenidos son por tanto contingentes, al depender de las bases faunísticas que se analizan considerando su identidad taxonómica. Diferentes patrones pueden ser el mero resultado no de distintos procesos, sino de distintas avifaunas. Para complicar más las cosas, a esta escala geográfica amplia numerosos fenómenos pueden estar confundidos (p.e., covariación entre el efecto península, climatología y la distancia a los centros de distribución europeos). La aproximación repetidamente utilizada por varios autores de analizar por separado estos fenómenos ha conducido a generar mucha literatura científica realmente poco relevante por su carácter parcial e incompleto. Con las bases de datos existentes en la actualidad es posible analizar, de modo consistente, los efectos simultáneos de las hipótesis climática – efecto península – centros/bordes de distribución. La comparación de distintos grupos ecológicos o biogeográficos de especies puede permitir comprender mejor los patrones de distribución observados en la actualidad e identificar si existen modelos de distribución globales y generalizables.

Aunque los grandes patrones supraespecíficos a escala peninsular puedan ser matizados, se considera que poca información realmente nueva emanará utilizando las aproximaciones clásicas utilizadas hasta la fecha. Se postula que la mera modernización

de las bases de datos existentes, o las técnicas estadísticas e informáticas usadas, no contribuirán sustancialmente a la generación de nuevo conocimiento inédito y relevante (i.e, más de lo mismo pero más tecnificado). Una aproximación que puede resultar enriquecedora, generando nuevos patrones, es comparar la variación de abundancia, riqueza, diversidad y composición de asociaciones de aves en situaciones similares en áreas geográficas distintas dentro del Paleártico Occidental. Ejemplos de este tipo de trabajos los encontramos en Carrascal (1984), Fernández-Juricic y Jokimaki (2001), Tellería *et al.* (2003).

El crecimiento exponencial de los estudios que analizan estadísticamente los factores que afectan a la distribución y abundancia de las especies a gran escala están ‘condenados’ a quedar relegados a meras descripciones refinadas y técnicamente complicadas de especies concretas (*i.e.*, casuística descriptiva). A pesar de la modernización de las bases de datos y las herramientas de exploración de datos disponibles, no se identifica una contribución sustancial a la teoría ecológica en el contexto de la comprensión de los fenómenos asociados con la distribución y la abundancia. Esto se debe a que la mayoría de los trabajos efectuados hasta la fecha están basados en la pura inferencia estadística y/o son dependientes de las condiciones particulares de cada especie (ecológicas, taxonómicas y de problemas de conservación). Este tipo de trabajos sí que pueden ser de utilidad para describir patrones de distribución y preferencias de hábitat en obras generales (p.e., Díaz *et al.* 1996, Tellería *et al.* 1999; Carrascal 2002) generar cartografías predictivas orientadas a la gestión de poblaciones, ordenación del territorio, definición de programas de futuros de prospección y delimitación de áreas potencialmente importantes para las aves (ver, por ejemplo, Seoane *et al.* 2003).

Más interesante que continuar refinando las aproximaciones metodológicas para

llevar a cabo estas descripciones cuantitativas, es abordar los fenómenos asociados con las extinciones locales, o las reducciones y expansiones de las áreas de distribución. De este modo es posible obtener una visión dinámica de la biogeografía. Ejemplos de estos trabajos los podemos encontrar en González *et al.* (1989), Ferrer *et al.* (1991), Bustamante (1997), Olea *et al.* (1999), Rocha-Camero y Trucios (2002), Alonso *et al.* (2003). Otra aproximación innovadora, y que puede arrojar mucho conocimiento acerca de los limitantes que afectan a la distribución y abundancia de las especies, es analizar las variaciones intraespecíficas en la morfología, condición física o conducta de los individuos sobre grandes superficies. Ejemplos de estos trabajos son Carrascal *et al.* (1992, 1994, 1998), Carbonell y Tellería (1998, 1999), Tellería y Carbonell (1999), Pérez-Tris *et al.* (2000), Carbonell *et al.* (2003). La gran heterogeneidad en las condiciones climatológicas de la Península Ibérica en particular y el Paleártico Occidental en general, y la gran variabilidad interanual de la meteorología a escala local en Iberia, permiten además estimar los efectos que las variaciones climáticas tienen sobre parámetros reproductivos de las aves. Vincular la reproducción con los tamaños poblacionales y sus consecuencias demográficas ayudarán a comprender los fenómenos de crecimiento-decrecimiento de las abundancias de las especies y sus áreas de distribución (ver, en concreto, Ontiveros y Pleguezuelos 2003; para aproximaciones continentales generales consúltese Sanz 1997, 1998, 2002).

La consideración de que las poblaciones ibéricas de aves son entidades homogéneas está muy lejos de ser una realidad. Estudios de diferenciación genética entre subpoblaciones ibéricas, o de separación respecto a otras europeas, puestos en contexto biogeográfico (localización y asociación con factores ambientales y problemas de dispersión) nos permitirán comprender mejor los procesos de especiación y vicarianza (véase Negro e Hirando 1994, Haavie *et al.* 2000, Pitra *et al.* 2000, Martín *et*

al. 2002, Godoy et al. 2004).

Todavía existe mucho potencial para explorar fenómenos macroecológicos que permitan comprender los fenómenos de rareza a través de amplios contextos taxonómicos. La Península Ibérica plantea muchas posibilidades debido a su gran heterogeneidad ambiental concentrada en una escasa superficie en el límite SW del Paleártico Occidental. La proyección orientada de la macroecología a la definición objetiva del fenómeno de la rareza ecológica y geográfica puede ser de gran utilidad para definir criterios de amenaza, listas rojas y prioridades de conservación. En este contexto, las comparaciones entre especies para definir modelos suprataxonómicos juegan un papel fundamental. Ejemplos de estas aproximaciones las encontramos en Green (1996), Carrascal *et al.* (2002), Sol *et al.* (2002) y Carrascal y Lobo (2003).

Agradecimientos

A lo largo de mi carrera he interactuado con muchos profesionales de la investigación. De todos ellos he aprendido cosas importantes. De bastantes, aspectos intelectualmente mediocres o conductas negativas a evitar o corregir. De otros, cosas muy positivas a imitar o potenciar. Francisco Bernis se encontraba dentro de estos últimos. De él aprendí actividades de marketing para maximizar el currículo profesional a través de la fragmentación, redundancia, culto al tópico obvio y a la precipitación en el trabajo de investigación. Por desgracia, siempre le recriminaré no haberme inculcado estas cualidades tan en boga hoy en día y necesarias para una rápida progresión académica. Sin embargo, y a pesar de lo muy criticado que fue por algunos debido a su carácter y forma de trabajar, de él sí que aprendí otras cualidades por las cuales le estoy profundamente agradecido. Y esto, sólo a través de la impronta de un contacto breve durante los años 1985 y 1987 cuando él ya pasaba los 60 años.

De Francisco Bernis aprendí la recompensa íntima y personal que uno obtiene del trabajo, no siempre reconocido, en los comienzos de cualquier actividad en condiciones de precariedad. También aprendí a ‘no matar moscas a cañonazos’ demostrando, mediante técnicas modernas de moda, obviedades importadas de otras disciplinas. Y... la necesidad de tener una sólida base de historia natural y experiencia con los sistemas biológicos que estudiamos. Y... la conveniencia de estar seguro del alcance de nuestro trabajo a través de la consistencia en nuestros resultados, huyendo ‘como de la peste’ de la precipitación a la hora de comunicarlos. También comprendí (aunque no lo suficientemente a tiempo para ponerlo en práctica en el plano personal) que lo más importante es disfrutar con ilusión del trabajo que realizamos cada día y las experiencias que a través de él obtenemos, ya que la proyección de nuestras actividades y esfuerzos dejan muy pocas huellas, y a la larga (y no tan larga) acaban desapareciendo. En este último punto se confundió, ya que para algunos esto no siempre funciona. Y en su caso, así fue y sigue siendo. ¡Gracias, Sr. Bernis!

Referencias

- Alonso, J.C., Palacín, C. y Martín, C.A. (2003). Status and recent trends of the great bustard (*Otis tarda*) population in the Iberian peninsula *Biological Conservation* 110:185-195.
- Amat, J.A. (1984). Las poblaciones de aves acuáticas en las lagunas andaluzas: composición y diversidad durante a un ciclo anual. *Ardeola* 31:61-79.
- Amat, J.A. y Ferrer, X. (1988). Respuestas de los patos invernantes en España a diferentes condiciones ambientales. *Ardeola* 35:59-70.
- Amézaga, J.M., Santamaría, L. y Green, A.J. (2002). Biotic wetland connectivity - supporting a new approach for wetland policy. *Acta Oecologica* 23:213-222.

- Atauri, J.A., de Lucio, J.V. (2001). The role of landscape structure in species richness distribution of birds, amphibians, reptiles and lepidopterans in Mediterranean landscapes. *Landscape Ecology* 16:147-159.
- Bautista, L.M., Alonso, J.C. y Alonso, J.A. (1992). A 20-year study of wintering common crane fluctuations using time series analysis. *Journal of Wildlife Management* 56:563-572.
- Bautista, L.M., Alonso, J.C. y Alonso, J.A. (1995). A field test of ideal free distribution in flock-feeding common cranes. *Journal of Animal Ecology* 64:747-757.
- Bernis, F. (1955). An ecological view of Spanish Avifauna with reference to Nordic and Alpine birds. *Proceedings of the XI Inter. Ornithol. Congress*, Basel, pp. 417-423.
- Bernis, F. (1966) *Migración en aves. Tratado teórico y práctico*. SEO, Madrid.
- Bernis, F. (1966-1971). *Aves migradoras ibéricas*. SEO, Madrid.
- Bernis, F. (1988). *Aves de los medios urbano y agrícola en las mesetas españolas*. SEO, Madrid.
- Blondel, J. (1990). Biogeography and history of forest bird faunas in the Mediterranean zone. En: Allen Keast (ed). *Biogeography and ecology of forest bird communities*. SPB Academic Publishing bv. The Hague: 95-107.
- Blondel, J. y Mourer-Chauviré, C. (1998). Evolution and history of the western Palearctic avifauna. *TREE* 13:488-492.
- Boone, R.B. y Krohn, W.B. (1999). Modeling the occurrence of bird species: are the errors predictable? *Ecological Applications* 9:835-848.
- Brotons, L. y Herrando, S. (2001). Factors affecting bird communities in fragments of secondary pine forests in the north-western Mediterranean basin *Acta Oecologica* 22:21-31.

- Bustamante, J. (1997). Predictive models for lesser kestrel *Falco naumanni* distribution, abundance and extinction in southern Spain. *Biological Conservation* 80:153-60.
- Bustamante, J., Gaona, P. y Calvo, M. (1988). Relación entre factores ambientales y la distribución de aves nidificantes en una transición climática templado-Mediterránea. *Ecología* 2:257-268.
- Calabuig, E.L. y Purroy, F.J. (1983). Análisis y valoración del método del itinerario con estaciones de escucha, aplicado a la elaboración de un atlas ornitológico regional. En: F.J. Purroy (ed.). *Censos de Aves en el Mediterráneo. Proceedings VII Int. Con. Bird Census IBCC, V Meeting*, pp. 35-56. Univ. de León.
- 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. 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., 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. (1984). Organización de la comunidad de aves de los bosques de *Pinus sylvestris* de Europa en sus límites latitudinales de distribución. *Ardeola* 31:91-101.
- Carrascal, L.M. (1985). Selección de hábitat en un grupo de aves forestales del norte de la Península Ibérica: importancia de la estructura de la vegetación y competencia interespecífica. *Doñana Acta Vertebrata* 12:72-92.
- 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. (2002). Agateador Común – *Certhia brachydactyla*. Distribución geográfica. Hábitat. En: *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles*. Carrascal, L. M., Salvador, A. (Eds.). Museo. Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. <http://www.vertebradosibericos.org/aves/habitat/cerbraha.html> y [cerbradi.html](http://www.vertebradosibericos.org/aves/habitat/cerbradi.html)
- 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. (2003). Respuestas a viejas preguntas con nuevos datos: estudio de los patrones de distribución de la avifauna española y su aplicación en conservación. En: Martí, R y Del Moral, J.C. 2003. *Atlas de las aves nifcantes de España*. Sociedad Española de Ornitología. Madrid: 651-668.
- Carrascal, L.M. y Tellería, J.L. (1991). Bird size and density: a regional approach. *American Naturalist* 138:777-84.
- Carrascal, L.M., Bautista L.M. y Lázaro, E. (1993). Geographical variation in the density of the white stork *Ciconia ciconia* in Spain: influence of habitat structure and climate. *Biological Conservation* 65:83-87.
- Carrascal, L.M., Díaz, J.A., Huertas, D.L. y Mozetich, I. (2001). Behavioral thermoregulation by treecreepers: Trade-off between saving energy and reducing crypsis. *Ecology* 82:1642-1654.
- Carrascal, L.M., Moreno, E., Valido, A. (1994). Morphological evolution and changes in foraging behaviour of island and mainland populations of Blue Tit, *Parus caeruleus*. A test of convergence and ecomorphological hypotheses. *Evolutionary Ecology* 7:25-35.

- Carrascal, L.M., Palomino, D. (2002). Determinantes de la riqueza de especies de aves en las islas Selvagem y Canarias. *Ardeola* 49:211-221.
- 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 and Conservation* 25:7-40.
- 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., Senar, J.C., Mozetich, I., Uribe, F. y Domenech, J. (1998). Interactions among environmental stress, body condition, nutritional status, and dominance in great tits. *Auk* 115:727-738.
- Carrascal, L.M., Tellería, J.L. y Valido, A. (1992). Habitat distribution of canary chaffinches among islands: competitive exclusion or species-specific habitat preferences? *Journal of Biogeography* 19:383-390.
- Carrete, M., Sánchez-Zapata, J.A., Martínez, J.E., Sánchez, M.A. y Calvo, J.F. (2002) Factors influencing the decline of a Bonelli's eagle *Hieraaetus fasciatus* population in southeastern Spain: demography, habitat or competition? *Biodiversity and Conservation* 11:975-985.
- Costa, M., Morla, C. y Sáinz, H. (eds.) (1998). *Los bosques ibéricos. Una interpretación geobotánica*. Geoplaneta. Barcelona. 597 pp.
- Covas, R. y Blondel, J. (1997). Biogeography and his-tory of the mediterranean bird fauna. *Ibis*, 140:395-407.

- De Juana, E. (2004). Ornitología y conservación de la Biodiversidad. En: Tellería, J.L. (ed.). *La Ornitología hoy. Homenaje al Profesor Francisco Bernis*. Editorial Complutense, Univ. Complutense, Madrid.
- Del Moral, J.C., Molina, B., De la Puente, J. y Pérez-Tris, J., eds. (2002). *Atlas de las aves invernantes de Madrid 1999-2001*. SEO-Monticola y Comunidad de Madrid, Madrid.
- Díaz, M., Asensio, B. y Tellería, J.L. (1996). *Aves Ibéricas I. No Paseriformes*. J.M. Reyero Ed., Madrid.
- Díaz, M. y Tellería, J.L. (1994). Predicting the effects of agricultural changes in central spanish croplands on seed-eating overwintering birds. *Agriculture Ecosystems & Environment* 49:289-298.
- Díaz, M., Carbonell, R., Santos, T. y Tellería, J.L. (1998). Breeding bird communities in pine plantations of the Spanish plateaux: biogeography, landscape and vegetation effects. *Journal of Applied Ecology* 35:562-74.
- Doadrio, I. (1988). Delimitation of areas in the Iberian Peninsula on the basis of freshwater fishes. *Bonner Zoologische Beiträge* 39:113-128.
- Donazar, J.A., Hiraldo, F. Y Bustamante J. (1993). Factors influencing nest-site selection, breeding density and breeding success in the bearded vulture (*Gypaetus barbatus*). *Journal of Applied Ecology* 30:504-514.
- Fernández-Juricic, E. y Jokimaki, J. (2001). A habitat island approach to conserving birds in urban landscapes: case studies from southern and northern Europe. *Biodiversity and Conservation* 10:2023-2043
- Ferrer, X., Motis, A. y Peris, S.J. (1991). Changes in the breeding range of starlings in the Iberian Peninsula during the last 30 years: competition as a limiting factor. *Journal of Biogeography* 8:631-636

- Gainzarain, J.A., Arambarri, R. y Rodríguez, A.F. (2000). Breeding density, habitat selection and reproductive rates of the Peregrine Falcon *Falco peregrinus* in Alava (northern Spain). *Bird Study* 47:225-231.
- Galarza, A. y Tellería, J.L. (2003). Linking processes: effects of migratory routes on the distribution of abundance of wintering passerines. *Animal Biodiversity and Conservation* 26:19-27.
- Godoy, J.A., Negro, J.J., Hiraldo, F. y Donázar, J.A. (2004) Phylogeography, genetic structure and diversity in the endangered bearded vulture (*Gypaetus barbatus*, L.) as revealed by mitochondrial DNA. *Molecular Ecology* 13:371-390
- González L.M., Bustamante, J. e Hiraldo, F. (1990). Factors influencing the present distribution of the Spanish imperial eagle *Aquila adalberti*. *Biological Conservation* 51:311-319.
- González, L.M., Hiraldo, F., Delibes, M. y Calderón, J. (1989). Reduction in the range of the spanish imperial eagle (*Aquila adalberti* Brehm, 1861) since AD 1850. *Journal of Biogeography* 16:305-315.
- Green, A.J. (1996). Analyses of globally threatened anatidae in relation to threats, distribution, migration patterns, and habitat use. *Conservation Biology* 10:1435-1445.
- Haavie, J., Saetre, G.P. y Moum, T. (2000) Discrepancies in population differentiation at microsatellites, mitochondrial DNA and plumage colour in the pied flycatcher - inferring evolutionary processes *Molecular Ecology* 9:1137-1148
- Herrera, C.M. (1978a). On the breeding distribution pattern of European migrant birds: MacArthur's theme reexamined. *Auk* 95:496-509.

- Herrera, C.M. (1978b). Ecological correlates of residence and non-residence in a Mediterranean passerine bird community. *Journal of Animal Ecology* 47:871-890.
- Herrera, C.M. (1988). Variaciones anuales en las poblaciones de pájaros frugívoros y su relación con la abundancia de frutos. *Ardeola* 35:135-42.
- Herrera, C.M. (1998). Long-term dynamics of Mediterranean frugivorous birds and fleshy fruits: a 12-year study. *Ecological Monographs* 68:511-358.
- Herrera, C.M. (2004). Ecología de los pájaros frugívoros ibéricos. En: Tellería, J.L. (ed.). *La Ornitología hoy. Homenaje al Profesor Francisco Bernis*. Editorial Complutense, Univ. Complutense, Madrid.
- Huertas, D.L. y Díaz, J.A. (2001). Winter habitat selection by a montane forest bird assemblage: the effects of solar radiation. *Canadian Journal of Zoology* 79:279-284.
- Jordano, P. (1985). El ciclo anual de los Paseriformes frugívoros en el matorral mediterráneo del sur de España: importancia de su invernada y variaciones interanuales. *Ardeola* 32:69-94.
- Lane, S.J., Alonso, J.C. y Martín, C.A. (2001). Habitat preferences of great bustard *Otis tarda* flocks in the arable steppes of central Spain: Are potentially suitable areas unoccupied? *Journal of Applied Ecology* 38:193-203.
- Márquez, A. L., Real, R. y Vargas, J. M. (2001). Methods for comparison of biotic regionalizations: the case of pteridophytes in the Iberian Peninsula. *Ecography* 24: 659-670.
- Márquez, A. L., Real, R., Vargas, J. M. y Salvo, A.E. (1997). On identifying common distribution pat-terns 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 la Conservación de la Naturaleza-Sociedad Española de Ornitología. Madrid. 733 pp.
- Martín, A. (1987). *Atlas de las Aves nidificantes en la isla de Tenerife*. Instituto de Estudios Canarios. Monografía 32. Tenerife.
- Martín, C.A., Alonso, J.C., Alonso, J., Pitra, C. y Lieckfeldt, D. (2002). Great bustard population structure in central Spain: concordant results from genetic analysis and dispersal study. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences Series B*. 269:119-125.
- Martínez, F.J. y Purroy, F.J. (1993). Avifauna reproductora en los sistemas esteparizados ibéricos. *Ecología* 7:391-401.
- Martínez, J.A., Serrano, D. y Zuberogoitia, I. (2003). Predictive models of habitat preferences for the Eurasian eagle owl *Bubo bubo*: a multiscale approach. *Ecography* 26:21-28.
- Morales, A. (2004). Arqueornitología de la Península Ibérica. En: Tellería, J.L. (ed.). *La Ornitología hoy. Homenaje al Profesor Francisco Bernis*. Editorial Complutense, Univ. Complutense, Madrid.
- Moreau, R.E. (1972) *The Palaearctic-African bird migration systems*. Academic Press, London.
- Mota, J.F., Penas, J., Castro, H., Cabello, J. y Guirado, J.S. (1996). Agricultural development vs biodiversity conservation: The Mediterranean semiarid vegetation in El Ejido (Almeria, southeastern Spain). *Biodiversity and Conservation* 5:1597-1617.
- Negro, J.J. e Hiraldo, F. (1994). Lack of allozyme variation in the spanish imperial eagle *Aquila adalberti*. *Ibis* 136:87-90.

- Olea, P.P., García, J. y Falagán, J. (1999). Expansión del buitre leonado *Gyps fulvus*: tamaño de la población y parámetros reproductores en un área de reciente colonización. *Ardeola* 46:81-88.
- Ontiveros, D. y Pleguezuelos, J.M. (2003). Influence of climate on Bonelli's eagle's (*Hieraaetus fasciatus* V. 1822) breeding success through the Western Mediterranean. *Journal of Biogeography* 30:755-760.
- Osborne, P.E., Alonso, J.C. y Bryant, R.G. (2001). Modelling landscape-scale habitat use using GIS and remote sensing: A case study with great bustards. *Journal of Applied Ecology* 38:458-471.
- Palmer, M., Pons, G.X., Cambefort, I. y Alcover, J.A. (1999). Historical processes and environmental factors as determinants of inter-island differences in endemic faunas: the case of the Balearic Islands. *Journal of Biogeography* 26:813-823.
- 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.
- 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.
- Pitra, C., Lieckfeldt, D. y Alonso, J.C. (2000). Population subdivision in Europe's great bustard inferred from mitochondrial and nuclear DNA sequence variation. *Molecular Ecology* 9:1165-1170.
- Pleguezuelos, J.M. (1992). *Avifauna nidificante en las Sierras Béticas Orientales y Depresiones de Guadix, Baza y Granada. Su cartografiado*. Servicio de publicaciones, Universidad de Granada, Granada.

- Polo, V. y Carrascal, L.M. (1999). Shaping the body mass distribution of Passeriformes: habitat use and body mass are evolutionarily and ecologically related. *Journal of Animal Ecology* 68:324-337.
- Potti, J. (1985). Sobre la distribución de los migrantes transahianos en la península Ibérica. *Ardeola* 32:57-68.
- Potti, J. (1988). Densidad y riqueza de aves en comunidades nidificantes de la Península Ibérica. *Miscellania Zoologica* 10:267-276.
- Puente, A.I., Altonaga, K., Prieto, C.E. y Rallo, A. (1998). Delimitation of biogeographical areas in the Iberian Peninsula on the basis of Helicoidea species (Pulmonata: Stylommatophora). *Global Ecology and Biogeography Letters* 7:97-113.
- Purroy, F.J. (1977). Avifauna nidificante en hayedos, quejigales y encinares del Pirineo. *Boletín de la Estación Central de Ecología* VI-11: 93-103.
- Ramírez, A. y Tellería, J.L. (2003). Efectos geográficos y ambientales sobre la distribución de las aves forestales ibéricas. *Graellsia* 59:219-231.
- Rey, P.J. (1993). The role of olive orchards in the wintering of frugivorous birds in Spain. *Ardea* 81:151-160.
- Rey, P.J. (1995). Spatio-temporal variation in fruit and frugivorous bird abundance in olive orchards. *Ecology* 76:1625-1635.
- Rey, P.J., Valera, F. y Sánchez-Lafuente, A.M. (1997). Avifauna reproductora y estructura del hábitat en la campiña y sierras subbéticas de Jaén. *Doñana Acta Vertebrata* 24:115-142
- Roberge, J.M. y Svensson, S. (2003). How much time is required to survey land birds in forest-dominated atlas squares? *Ornis Fennica* 80:111-120.
- Rocha-Camarero, G. y De Trucios, S.J.H. (2002). The spread of the Collared Dove

- Streptopelia decaocto* in Europe: colonization patterns in the west of the Iberian Peninsula. *Bird Study* 49:11-16.
- Sagarin, R.D. y Gaines, S.D. (2002). The 'abundant centre' distribution: to what extent is it a biogeographical rule? *Ecology Letters* 5:137-147.
- Sánchez, A. (1991). Estructura y estacionalidad de las comunidades de aves de la Sierra de Gredos. *Ardeola* 38:207-231.
- Sánchez-Zapata, J.A. y Calvo, J.F. (1999). Raptor distribution in relation to landscape composition in semi-arid Mediterranean habitats. *Journal of Applied Ecology* 36:254-262.
- Santos, T. (2004). Aves y paisaje: Respuesta de las comunidades de aves a la pérdida y fragmentación del hábitat. En: Tellería, J.L. (ed.). *La Ornitología hoy. Homenaje al Profesor Francisco Bernis*. Editorial Complutense, Univ. Complutense, Madrid.
- Santos, T. y Tellería, J.L. (1985). Patrones generales de la distribución invernal de Passeriformes en la península Ibérica. *Ardeola* 32:17-30.
- Santos, T., Suárez, F. y Tellería, J.L. (1983). The bird communities of Iberian juniper woodlands (*Juniperus thurifera* L.). En: F.J. Purroy (ed.). *Censos de Aves en el Mediterráneo. Proceedings VII Int. Con. Bird Census IBCC, V Meeting*, pp. 35-56. Univ. de León.
- Santos, T., Tellería, J.L. y Carbonell, R. (2002). Bird conservation in fragmented Mediterranean forests of Spain: effects of geographical location, habitat and landscape degradation. *Biological Conservation* 105:113-125.
- Sanz, J.J. (2002). Climate change and breeding parameters of great and blue tits throughout the western Palaearctic. *Global Change Biology* 8:409-422.
- Sanz, J.J. (1997). Geographic variation in breeding parameters of the Pied Flycatcher

Ficedula hypoleuca. *Ibis* 139:107-114.

Sanz, J.J. (1998). Effects of geographic location and habitat on breeding parameters of great tits. *Auk* 115:1034-1051.

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*, pp. 52-65. SEO-Monticola y Comunidad de Madrid, Madrid.

Seoane, J., Viñuela, J., Díaz-Delgado, R. y Bustamante, J. (2003). The effects of land use and climate on red kite distribution in the Iberian peninsula. *Biological Conservation* 111:401-414.

Sol, D., Timmermans, S. y Lefebvre, L. (2002). Behavioural flexibility and invasion success in birds. *Animal Behaviour* 63:495-502.

Suárez, F. (2004). Aves y agricultura en España peninsular: una revisión sobre el estado actual de conocimiento y una previsión sobre su futuro. En: Tellería, J.L. (ed.). *La Ornitología hoy. Homenaje al Profesor Francisco Bernis*. Editorial Complutense, Univ. Complutense, Madrid.

Suárez, F., Garza, V. y Morales, M.B. (2003). The role of extensive cereal crops, dry pasture and shrub-steppe in determining skylark *Alauda arvensis* densities in the Iberian peninsula. *Agriculture Ecosystems and Environment* 95:551-557.

Suárez-Seoane, S., Osborne, P.E. y Alonso, J.C. (2002a). Large-scale habitat selection by agricultural steppe birds in Spain: Identifying species-habitat responses using generalized additive models. *Journal of Applied Ecology* 39:755-771.

Suárez-Seoane, S., Osborne, P.E. y Baudry, J. (2002b). Responses of birds of different biogeographic origins and habitat requirements to agricultural land abandonment in northern Spain. *Biological Conservation* 105:333-344.

- Tellería, J.L. (1987). Biogeografía de la avifauna nidificante en España Central. *Ardeola* 34:145-166.
- Tellería, J.L. (2001). Passerine bird communities of Iberian dehesas: A review. *Animal-Biodiversity and Conservation* 24:67-78.
- Tellería, J.L. (2004). Migración de aves en el Paleártico Occidental: aspectos ecológicos y evolutivos. En: Tellería, J.L. (ed.). *La Ornitología hoy. Homenaje al Profesor Francisco Bernis*. Editorial Complutense, Univ. Complutense, Madrid.
- Tellería, J.L., Asensio, B. y Díaz, M. (1999). *Aves Ibéricas. II. Paseriformes*. J.M. Reyero Editor, Madrid.
- Tellería, J.L. y Carbonell, R. (1999). Morphometric variation of five Iberian Blackcap *Sylvia atricapilla* populations. *Journal of Avian Biology* 30:63-71.
- Tellería, J.L. y Carrascal, L.M. (1994). Weight-density relationships between and within bird communities: implications of niche space and vegetation structure. *American Naturalist* 143:1083-1092.
- Tellería, J.L. y Pérez-Tris, J. (2003). Seasonal distribution of a migratory bird: effects of local and regional resource tracking. *Journal of Biogeography* 30:1583-1591.
- Tellería, J.L. y Santos, T. (1993). Distributional patterns 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., Baquero, R. y Santos, T. (2003). Effects of forest fragmentation on European birds: implications of regional differences in species richness *Journal of Biogeography* 30:621-628.

- 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.
- Tellería, J.L., Santos, T. (1985). Avifauna invernante en los medios agrícolas del Norte de España. 1. Caracterización biogeográfica. *Ardeola* 32:203-225.
- Tellería, J.L., Santos, T., Álvarez, G., & Sáez-Royuela, C. (1988b). Avifauna de los campos de cereales del interior de España. En: F. Bernis (ed.). *Aves de los medios urbano y agrícola en las mesetas españolas*, pp. 173-319. SEO, Madrid.
- Tellería, J.L., Santos, T., Sánchez, A. y Galarza, A. (1992). Habitat structure predicts bird diversity distribution in iberian forests better than climate. *Bird Study* 39: 63-68.
- Tellería, J.L., Suárez, F. y Santos, T. (1988a). Bird communities of the Iberian shrubsteppes. *Holarctic Ecology* 11:171-177.
- Tellería, J.L.; Santos, T. y Carrascal, L.M. (1988c). La invernada de los paseriformes (O. Passeriformes) en la Península Ibérica. En: J.L. Tellería (ed.). *Invernada de Aves en la Península Ibérica*, pp. 153-166. Sociedad Española de Ornitología, monogr. 1, Madrid.
- Urios, V., Escobar, J.V., Pardo, R. y Gómez, J.A. (1991). *Atlas de las Aves nidificantes de la Comunidad Valenciana*. Conselleria d'Agricultura i Pesca. Generalitat Valenciana, Valencia.
- Vargas, J. M., Real, R. y Guerrero, J. C. (1998). Biogeographical regions of the Iberian peninsula based on freshwater fish and amphibian distributions. *Ecography* 21:371-382.
- Wiens, J.A. (1989). *The ecology of bird communities. Vol.1: foundations and patterns*. Cambridge University Press, Cambridge.

Zamora, R. (1987). Variaciones altitudinales en la composición de las comunidades nidificantes de aves de Sierra Nevada (Sur de España). *Doñana Acta Vertebrata*14:83-106.

Figura 1. Variación geográfica de la diversidad de aves en la Península Ibérica durante el periodo reproductivo, y factores que la afectan (Carrascal y Lobo 2003). El tamaño de las flechas es proporcional a la magnitud del efecto. El signo + denota asociaciones positivas y el signo – relaciones negativas con los gradientes ambientales señalados. Las cuadrículas señalan bloques UTM de 50x50 km.

Figura 2. Regiones ornitogeográficas de la Península Ibérica y factores ambientales implicados en su regionalización (Carrascal y Lobo 2003). Para cada región ornitogeográfica A-K se proporciona el número de especies observado durante el período reproductor en 2500 km² y 100 km². Los bloques UTM utilizados son de 50x50 km. En la parte inferior de la figura se muestran las principales variables responsables de la distinción entre las diferentes regiones ornitogeográficas y el porcentaje de la variabilidad ambiental entre regiones explicado por la selección de variables (análisis de regresión logístico por pasos). El signo a derecha e izquierda de cada variable indica su influencia en la discriminación de las distintas regiones.

Figura 3. Cartografía predictiva de la distribución de tres especies de aves estepáricas (*Otis tarda*, *Tetrax tetrax* y *Melanocorypha calandra*). 1, 2, y 3 denotan los tonos de gris donde, respectivamente, es esperable encontrar una, dos o tres especies de estas aves (Suárez-Seoane *et al.* 2002a).

Figura 4. Árboles de regresión de la riqueza de especies en bloques UTM de 10x10 km de los grupos biogeográficos Europeo (a) y Mediterráneo (b; Carrascal y Díaz 2003). Los valores de las puntas indican el número medio de especies de esos grupos biogeográficos que se pueden observar durante el período reproductor en cuadrículas UTM de 10x10 km. Los criterios hacen referencia a las ramas de la izquierda. La longitud de las ramas es proporcional a la devianza explicada por

cada criterio (*i.e.*, a mayor longitud, mayor variabilidad explicada). Latitud (LAT), Altitud media (ALT), Rango altitudinal (RALT), Precipitación anual (MMAN), Temperatura media anual (TMAN), Días despejados al año (DSAN), % bosques de hoja ancha (PLMX), % bosques de coníferas (CONIF), km de cursos fluviales (RIOS).

Figura 5. ‘Efecto península’ sobre la distribución de aves en el norte de la Península Ibérica. (a) Variación de la riqueza de especies de aves forestales en 525 km² con la longitud durante el período reproductor (Ramírez y Tellería 2003); (b) Variación de la densidad de aves migrantes (eje y, aves observadas por km recorrido, barras negras) y el número de recuperaciones de aves anilladas en el centro y norte de Europa (barras blancas, números sobre las barras) en las campiñas del norte de España (Galarza y Tellería 2003). El sector I es el más occidental dentro de la Cornisa Cantábrica, mientras el V es el más oriental.

Figura 6. Modelo de variación interinsular de la riqueza de especies de aves reproductoras en el archipiélago Canario (‘path analysis’; Carrascal y Palomino 2002). La anchura de las flechas es proporcional a la intensidad de cada relación. Los valores muestran los coeficientes de los efectos. U: Variabilidad no explicada expresada en proporción. ns: $P > 0.05$; ***: $P < 0.001$.

Figura 7. Variación geográfica de la densidad (círculos pequeños) y diversidad de aves (círculos grandes) invernantes a lo largo de los diferentes pisos bioclimáticos de la Península Ibérica (Santos y Tellería 1985). En la parte baja de la figura se dan las temperaturas medias de Enero de cada piso bioclimático. Círculos negros: bosques; círculos blancos: matorrales.

Figura 8. Estacionalidad de la densidad de aves en medios arbolados de la Península Ibérica (Tellería 2001).

Figura 9. Covariación entre la extensión del área de distribución (número de cuadrículas UTM de 10x10 km ocupadas en la España peninsular mostrado entonos de gris; ver la caja dentro de la figura), la densidad ecológica máxima y la amplitud de hábitat para 101 especies de Passeriformes durante el período reproductor (Carrascal y Lobo 2003). Cada punto representa a una especie.