

ATLAS DE LAS AVES EN INVIERNO EN ESPAÑA



Servicio de Vida Silvestre
Subdirección General de Medio Natural Dirección General de Calidad
y Evaluación Ambiental y Medio Natural



Sociedad Española de Ornitología
(SEO/BirdLife)

Madrid, 2012

Variación geográfica de la riqueza de especies invernantes en la Península Ibérica. Estacionalidad y determinismo ambiental

Luis M. Carrascal (MNCN-CSIC) y David Palomino (SEO/BirdLife)

■ INTRODUCCIÓN

La situación de la península Ibérica en el suroeste del Paleártico occidental tiene una enorme influencia sobre toda la avifauna europea durante el invierno, al convertirse en uno de los más importantes lugares de destino para sobrevivir este periodo crítico anual caracterizado por su menor productividad ambiental, menor duración de los días y mayor severidad climatológica, que dispara el gasto metabólico de las aves (Senar y Borrás, 2004; Tellería, 2004). Desde mediados del pasado siglo XX, la escasez de datos al respecto ha motivado una creciente tendencia en Europa por cuantificar el fenómeno de la invernada, cuantificando el número de aves y representando su distribución en forma de atlas basados en distintas mallas geográficas (Gibbons *et al.*, 2007; Dunn y Weston, 2008). Nuestro país, aunque con cierto retraso, no ha sido ajeno a este interés (por ejemplo, Tellería, 1988), que con el paso del tiempo se ha manifestado bajo la forma de importantes obras colectivas a escala regional (Del Moral *et al.*, 2002; Gainzarain, 2006; Herrando *et al.*, 2011).

A lo largo de la mayor parte de las páginas de este libro se ilustran, para cada una de las especies de aves invernantes en España sus patrones geográficos de distribución y abundancia invernal, y sus preferencias de hábitat, especificando las respuestas particulares de cada una de ellas a fenómenos relacionados con la geografía, el clima, la productividad y otras características del hábitat. En las páginas siguientes se pretende complementar esta visión autoecológica, centrada en la descripción de los patrones invernales de especies concretas, con otra de tipo sinecológico, centrada en el análisis del número total de especies de aves invernantes. Las preguntas principales que motivan este trabajo son:

- ¿Cómo varía geográficamente la riqueza invernal de especies en la península Ibérica?
- Estos patrones geográficos, ¿cambian estacionalmente respecto al periodo reproductor?
- ¿Cuáles son los principales factores ambientales potencialmente responsables de la variación geográfica observada en la riqueza invernal de especies?

Las respuestas a estas tres preguntas se analizan e integran dentro del contexto de la literatura publicada a distintas escalas espaciales por los numerosos autores que durante los últimos años han estado trabajando en la invernada de aves en España.

■ METODOLOGÍA

A continuación se comentan algunas cuestiones metodológicas empleadas en este trabajo, si bien para los aspectos más técnicos y complejos, cuya explicación pormenorizada alargaría excesivamente el texto, se deben consultar las referencias indicadas y el capítulo de *Metodología* del presente libro.

La variable en torno a la que se estructura este trabajo, el número total de especies de aves presentes en invierno, se cuantificó y analizó a la misma escala que el resto del trabajo de este atlas: la cuadrícula UTM de 10x10 km. Aunque durante el trabajo de campo realizado se obtuvieron datos correspondientes a 2.121 cuadrículas de toda España, aquí el tamaño muestral se limita a 1.628 cuadrículas del territorio peninsular, una vez eliminadas aquellas con menos de 50 recorridos acumulados, y todas las de Canarias y Baleares (cuyas rique-

zas de especies, por su condición insular, requerirían ser analizadas al margen de los datos peninsulares).

Para hacer comparable entre las cuadrículas el número de especies detectadas por los participantes, fue necesario estandarizar dos factores de sesgo importantes: a) las diferencias en identificar especies raras o poco conspicuas existentes entre ornitólogos "profesionales" muy cualificados y muchos de los ornitólogos voluntarios menos experimentados; y b) el distinto esfuerzo de muestreo invertido en cada cuadrícula, que varió en un amplio rango entre 50 y 260 recorridos (promedio de 63 recorridos, equivalentes a 15,8 h de muestreo). Así, los ornitólogos expertos vieron en promedio 2,9 especies más por cuadrícula que los amateur. Un modelo ANCOVA que contemplaba ambos factores proporcionó los valores del número de especies por 100 km² ajustados a un promedio de 63 transectos de 15 minutos, y un grado de conocimiento ornitológico medio (experiencia ornitológica como variable binomial: profesional vs. aficionado; esfuerzo de muestreo como variable continua: logaritmo del número de recorridos efectuados).

A partir de los valores estandarizados de riqueza invernal de especies en las 1.628 cuadrículas consideradas, se predijo el número de especies que correspondería a las cuadrículas que no fueron muestreadas. Al igual que para los mapas por especie realizados en este atlas, la riqueza se modelizó mediante "boosted regression trees" (De'ath, 2007; Elith *et al.*, 2008; capítulo *Resultados por especies comunes*), considerando las varias decenas de predictores geográficos, climáticos y de hábitat-usos del suelo disponibles. Se realizaron seis procesos de análisis "boosted regression trees" con diferentes subconjuntos de datos para analizar y predecir (70% vs. 30% de los datos respectivamente). El grado de asociación entre los valores predichos y los observados de riqueza de especies fue muy elevado ($r = 0,834$; $n = 1.628$ cuadrículas; $p \ll 0,001$), indicando este hecho que los mapas de riqueza construidos tienen una verosimilitud muy grande. El mapa finalmente representado en la figura 1 es la media de los seis procesos de modelización.

Para examinar qué variables ambientales determinaron con mayor intensidad la riqueza invernal de especies por cuadrícula se emplearon modelos GAM ("generalized additive models"; Hastie y Tibshirani, 1997; Guisan *et al.*, 2002). Este tipo de análisis identifica patrones complejos, no lineales, de asociación entre variables ambientales y la riqueza de especies. Para simplificar la verbalización de los patrones más importantes, un subconjunto reducido de los descriptores del porcentaje de cuadrícula dedicado a los hábitats-usos del suelo principales presentes en España fueron reducidos a un nú-

mero menor de factores multivariantes, concretamente nueve, mediante un PCA ("principal component analysis"; Zuur *et al.*, 2007). Estos factores retuvieron la mayor parte de la variabilidad existente entre las variables originales, pero en forma de gradientes ambientales multivariantes que deben expresarse aludiendo a cuán intensamente predomina en el paisaje de una cuadrícula unos u otros tipos de hábitat-uso del suelo de entre varios considerados. La tabla 1 ilustra el resultado del PCA destacando las variables ambientales de hábitat-uso del suelo más asociadas con cada factor. Además se consideraron también siete variables relacionadas con la diversidad de usos del suelo (según el índice de Shannon), las componentes geográficas (latitud y longitud), la orografía (altitud media y desnivel máximo) y el clima (precipitación y temperatura mínima invernales) de las cuadrículas, con lo que el análisis fue realizado considerando 16 predictores.

Para examinar la medida en que los patrones de riqueza invernal de aves cambiaron estacionalmente, se obtuvo el número de especies de aves por cuadrícula de 10x10 km durante el periodo reproductor de Martí y Del Moral (2003).

Todos los análisis se llevaron a cabo utilizando Statistica 10.0 (StatSoft, 2010).

RESULTADOS

VARIACIÓN GEOGRÁFICA DE LA RIQUEZA INVERNAL DE ESPECIES

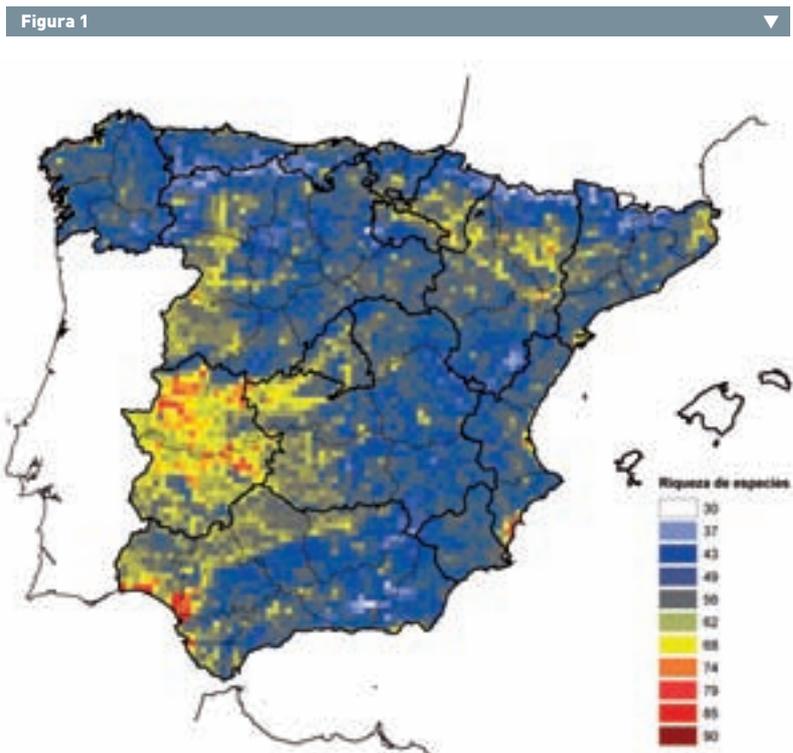
El número medio de especies detectadas por cuadrícula UTM de 10x10 km tras un promedio de 15,8 h de prospección fue de 53,3 con un rango de variación muy amplio que osciló entre 19 y 108 especies (valores ajustados teniendo en cuenta el grado de conocimiento ornitológico de los participantes y los transectos de 15 minutos efectuados). La figura 1 ilustra la variación geográfica de la riqueza de especies en el sector español de la península Ibérica.

Las mayores extensiones geográficas donde se registran las riquezas de especies más elevadas se localizan en el suroeste de España, incluyendo Extremadura, Sierra Morena, Huelva, Cádiz y sectores occidentales de las provincias de Toledo y Ciudad Real. La riqueza de especies también alcanza elevados valores en las zonas menos montañosas de la parte occidental de la submeseta norte (León, Zamora y Salamanca) y en buena parte del valle del Ebro. Por último, valores altos de riqueza de especies se observan en áreas con menores extensiones geográficas repartidas por la costa mediterránea, atlántica y cantábrica, coincidiendo principalmente con importantes zonas húmedas (e.g., albuferas y arrozales, salinas, marjales y rías). La configuración ambiental que maximiza la riqueza de especies en las cuadrículas UTM de 10x10 km es aquella en la que existe más de un 7,8% de masas de agua (e.g., principalmente amplios humedales lénticos como marismas, lagunas o embalses), y

Tabla 1

	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8	F9
Índice de desarrollo de la vegetación		-0,69							
Cobertura de bosques esclerófilos	-0,92								
Cobertura de bosques caducifolios		-0,67							
Cobertura de bosques mixtos		-0,76							
Cobertura de bosques de coníferas			-0,83						
Cobertura de enebros y sabinas			-0,76						
Cobertura de bosques abiertos	-0,85								
Cobertura de matorrales				-0,95					
Cobertura de praderas y pastizales							-0,99		
Cobertura de suelo agropecuario arbolado							-0,96		
Cobertura de mosaicos agropecuarios					-0,95				
Cobertura de cultivos herbáceos		0,50							
Cobertura de masas de agua dulce								-0,99	
Cobertura de suelo urbanizado									-0,99
Autovalor	2,06	1,91	1,66	1,25	1,13	1,13	1,08	1,03	1,02
% de la variabilidad retenida	14,71	13,62	11,84	8,92	8,09	8,04	7,75	7,36	7,31

Resultado del análisis de las componentes principales efectuado con 14 variables que definen la cobertura de hábitats y usos del suelo en las cuadrículas UTM de 10x10 km en el sector español de la península Ibérica. Los valores presentados son los pesos de cada variable en cada factor (equivalentes a correlaciones entre variables y factores); sólo se muestran aquellas variables con pesos > 0,5 (i.e., aportan un contenido informativo a ese factor mayor del 25%). El índice del desarrollo de la vegetación pondera la estructura media de los hábitats de cada cuadrícula ordenada según la cobertura y desarrollo vertical (e.g., roquedos<herbazales<matorrales<bosques abiertos<bosques jóvenes densos<bosques maduros).



Variación geográfica del número total de especies de aves invernantes en cuadrículas UTM de 10x10 km (especies observadas en 945 min de prospección). Los valores se han obtenido a partir de las predicciones de modelos "boosted regression trees" trabajando con 1.628 cuadrículas para las que se obtuvieron suficientes datos cuantitativos para toda la avifauna.

la montaña es escasa (altitud máxima menor de 664 m s.n.m.); en estas zonas se ha detectado un promedio de 73 especies (DE = 16,1; n = 40 cuadrículas).

Por el contrario, las menores riquezas de especies se han registrado a lo largo de las grandes cadenas montañosas con altitudes superiores a los 2.000

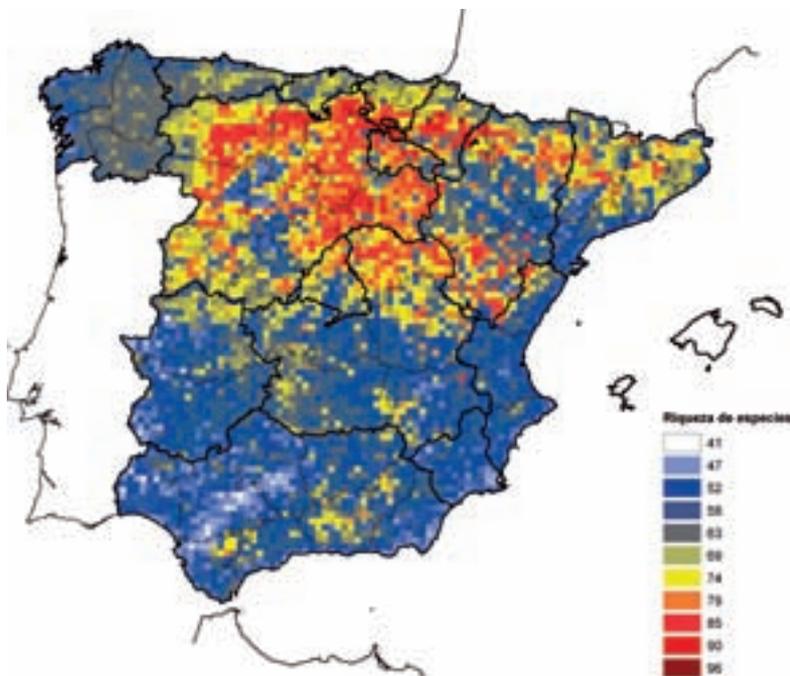
m, como son los Pirineos, la cordillera Cantábrica, Sistema Ibérico (tanto septentrional como meridional), y las sierras más elevadas de los sistemas Bético y Penibético. La configuración ambiental que minimiza la riqueza de especies en las cuadrículas UTM de 10x10 km es aquella en la que las cuadrículas están situadas en el tercio norte de la península Ibérica (por encima de los 42° 30') y que alcanzan altitudes superiores a 1.436 m s.n.m.; en estas circunstancias se ha detectado un promedio de 38,5 especies (DE = 8,5; n = 57 cuadrículas).

VARIACIÓN ESTACIONAL DE LA RIQUEZA DE ESPECIES

Existe un fuerte contraste en la variación geográfica en la riqueza de especies entre invierno y primavera (i.e., periodo reproductor para la gran mayoría de las especies peninsulares). Este contraste queda claramente de manifiesto al comparar la riqueza de especies en las figuras 1 y 2 (invierno y primavera, respectivamente). Globalmente hay una baja relación entre la riqueza primaveral e invernal de especies, ya que ambas medidas están muy poco correlacionadas ($R^2 = 3,6\%$; figura 3). La figura 4 ilustra la variación geográfica en el cambio en el número de especies entre primavera e invierno en las cuadrículas UTM de 10x10 km. Las zonas que más aumentan la riqueza de especies en primavera respecto al invierno se corresponden con aquellas localizadas en las zonas montañosas, el centro-norte peninsular, y muy especialmente las que ocupan los pisos bioclimáticos Eurosiberiano y Supramediterráneo. Por el contrario, las áreas donde hay mayores riquezas en invierno que en primavera se localizan principalmente en el suroeste peninsular, el valle del Ebro, y los grandes humedales costeros peninsulares (especialmente de la costa del Mediterráneo). No obstante, existen algunas similitudes geográficas en la variación espacial de la riqueza de especies en primavera e invierno. Las más destacadas son la menor riqueza global en Galicia, sureste peninsular y muchas áreas de la costa mediterránea, llanuras de las submesetas norte y sur y del valle del Guadalquivir, y la mayor riqueza del extremo occidental de la submeseta norte.

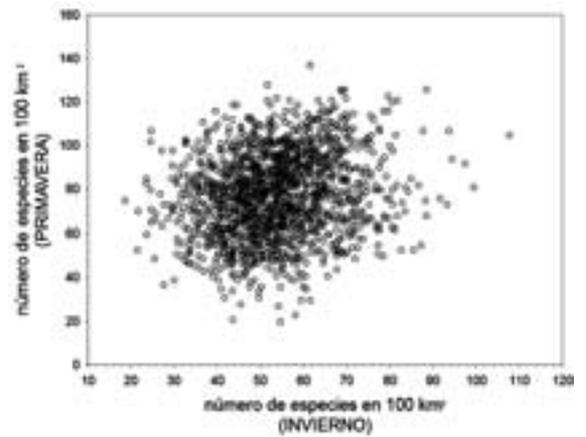
También existe una fuerte discrepancia estacional en el espectro de variación de la riqueza de especies (i.e., la cantidad de cuadrículas UTM de 10x10 km muy ricas o muy pobres en especies). La figura 5 ilustra que ambas distribuciones tienen formas muy distintas (test de Kolmogorov-Smirnov: $p < 0,001$), al haber un abundante predominio de cuadrículas con pocas especies en invierno, y una generalizada abundancia de cuadrículas con valores altos de riqueza en primavera. Esto es, durante el periodo reproductor una gran parte de la superficie de la península Ibérica es adecuada para una considerable cantidad de especies, mientras que durante la invernada muy pocas zonas pueden acoger a un gran número de especies diferentes. O dicho de otro modo, durante el invierno una gran parte del territorio de la Península no es adecuado para muchas especies de la avifauna ibérica.

Figura 2



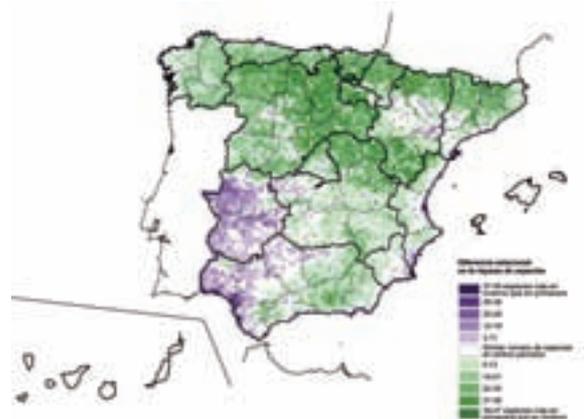
Variación geográfica del número total de especies de aves reproductoras en cuadrículas UTM de 10x10 km (datos obtenidos de Martí y Del Moral, 2003).

Figura 3



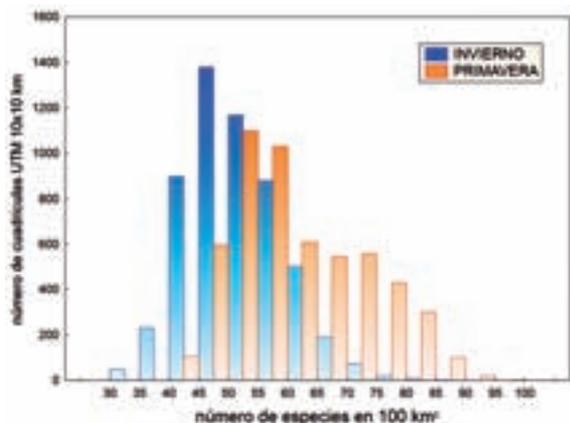
Relación entre el número de especies en invierno y primavera en las 1.628 cuadrículas UTM de 10x10 km cuantificadas en ambas estaciones.

Figura 4



Diferencia estacional en el número de especies observado en cuadrículas UTM de 10x10 km en todo el territorio español de la península Ibérica. Los valores representan el número de especies primaverales menos el de especies invernales. Tonos morados: más especies en invierno que en primavera; tonos verdes: más especies en primavera que en invierno.

Figura 5



Histograma del número de especies por cuadrícula UTM de 10x10 km en todo el territorio español de la península Ibérica. Se han considerado los valores representados en las figuras 1 y 2.

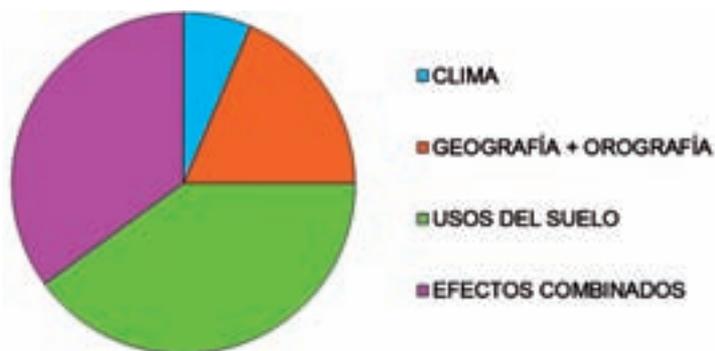
FACTORES DETERMINANTES DE LA RIQUEZA INVERNAL DE ESPECIES

El 41,1% de la variabilidad espacial observada en la riqueza invernal de especies por 100 km² puede explicarse por las 16 variables geográficas, orográficas, climáticas y de tipos de hábitat-uso del suelo. La influencia exclusivamente atribuible a los usos del suelo y tipos de hábitat explicó el 16,4% de la variación espacial en la riqueza de especies, mientras que el 7,7% fue exclusivo de los efectos geográficos y orográficos, y sólo el 2,6% de la variación observada se asoció con el clima. El 14,4% restante explicado se asoció con la interacción y efecto combinado entre estos factores (figura 6).

Estos resultados ponen de manifiesto la importancia de considerar los efectos parciales contemplando simultáneamente numerosas variables ambientales, ya que si no se procede de este modo se obtiene una visión distorsionada de la influencia de cada variable. El caso de la temperatura mínima invernal supone un buen ejemplo. Así, aunque existe un marcado efecto positivo de la temperatura sobre la riqueza de especies al considerar esta variable aisladamente, dicho efecto se debe a su relación con terceras variables, y se desvanece al considerar la temperatura junto con el resto de variables ambientales (figura 7). Esto es, pasamos de una situación en la que claramente aumenta el número de especies conforme aumenta la temperatura mínima invernal, a otra en la que la temperatura *per se* no ejerce ninguna influencia sobre la riqueza de especies al contemplar los efectos conjuntos de todas las variables ambientales.

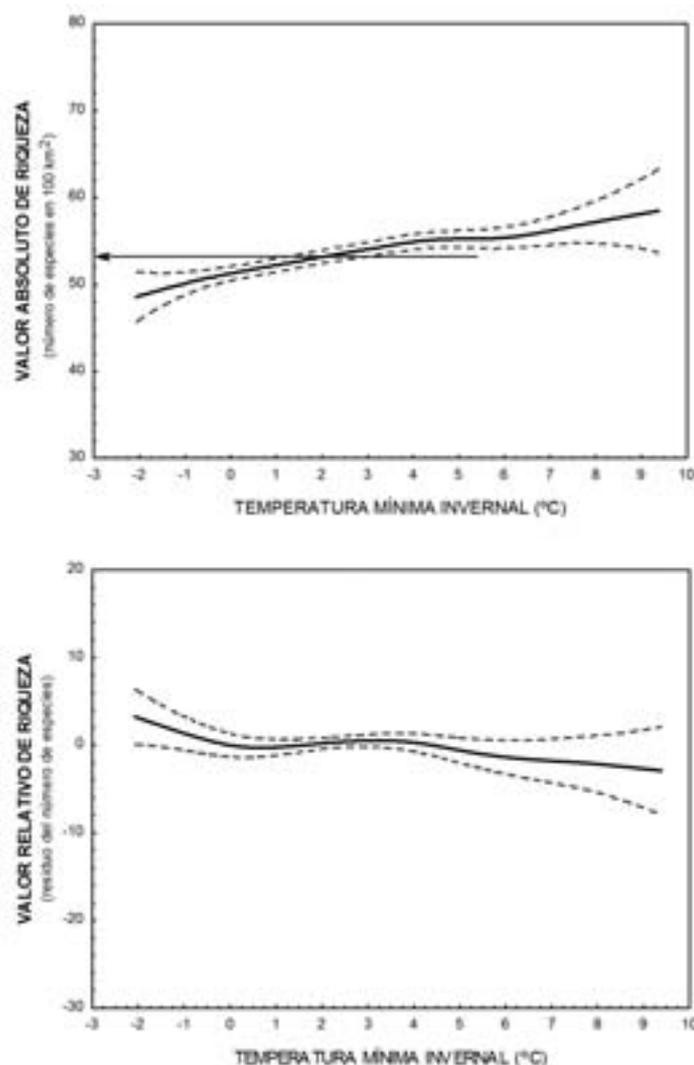
La precipitación invernal tiene un marcado efecto sobre el número de especies, aunque su influencia no es claramente lineal (figura 8). Así, no afecta sustancialmente a la riqueza hasta niveles de 300 mm invernales, pero a partir de este punto la riqueza disminuye bruscamente hasta las zonas de mayor precipitación.

Figura 6



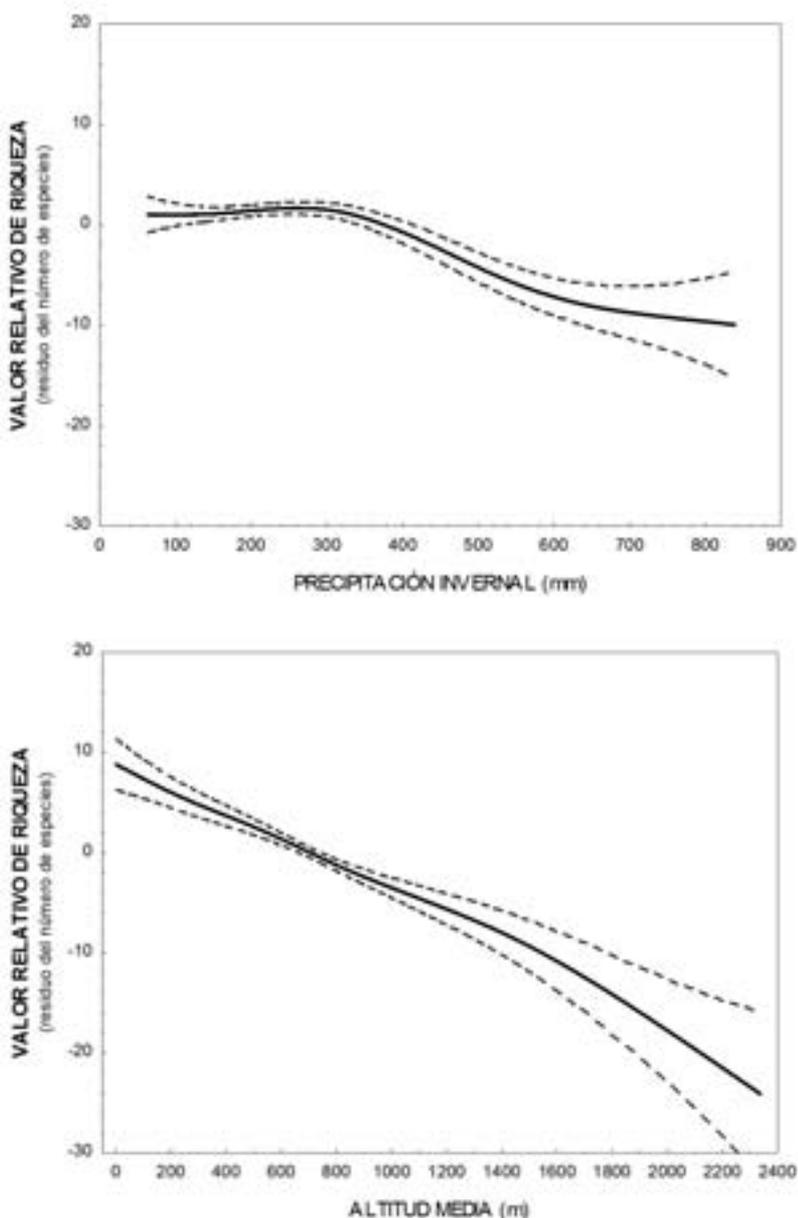
Cuantificación de la contribución de cada grupo de variables a explicar la variación geográfica en el número de especies de aves invernantes en cuadrículas UTM de 10x10 km en el territorio español de la península Ibérica. La partición de la variación (devianza) se refiere a 41,1% explicado por un modelo generalizado aditivo (GAM). Los efectos combinados se refieren a estructuras muy complejas de interacciones entre pares, tríos, etc., de las variables individuales originales.

Figura 7



Esquema de asociación entre la riqueza de especies invernantes en cuadrículas UTM de 10x10 km y la temperatura mínima invernal (promedio de todos los días a lo largo de tres años) obtenido mediante un modelo generalizado aditivo (GAM). En la parte superior se muestra la relación entre ambas variables; la flecha horizontal representa el número medio de especies. En la parte inferior se representa el valor relativo (residual) de la riqueza una vez que se controla por el resto de las variables predictoras incluidas en los modelos GAM.

Figura 8



Esquemas de asociación entre la riqueza de especies invernantes en cuadrículas UTM de 10x10 km y la precipitación invernal (promedio de tres años) y la altitud media obtenidos mediante un modelo generalizado aditivo (GAM). Se representa el valor relativo (residual) de la riqueza una vez que se controla por el resto de las variables predictoras incluidas en los modelos GAM.

La altitud media del terreno tiene un fortísimo efecto negativo sobre la riqueza de especies, ya que se aprecia una rápida disminución de ésta conforme aumenta la altitud, a razón de 1,3 especies cada 100 m de desnivel (figura 8), con máximos de unas 59-62 especies en promedio a menos de 200 m de altitud, y mínimos de menos de 32 especies por encima de 2.200 m (todo ello relativizado a una inversión media de 15,8 h de prospección ornitológica dedicada a cubrir homogéneamente las cuadrículas muestreadas).

La diversidad de hábitats y usos del suelo en las cuadrículas UTM de 10x10 km tiene un importante efecto positivo sobre la riqueza de especies, de manera que las áreas con mayor diversidad de paisajes acogen un mayor número de especies diferentes (figura 9). De las diferentes componentes que definen los gradientes de hábitat-usos del suelo, la cobertura de ambientes acuáticos es la que más importancia tiene, manifestando un efecto curvilíneo: la riqueza de especies aumenta unas 15 especies desde la virtual inexistencia de masas de agua hasta unos 30

km² por cada 100 km², (traduciendo el valor 6 en el eje de cobertura de medios acuáticos a la superficie correspondiente; figura 9), para luego disminuir unas 24 especies hasta extensiones de 90 km² de masas de agua. Dicho de otro modo, pasaría de un promedio de 52 especies en zonas sin hábitats acuáticos, a unas 63 especies de media cuando la cobertura media de zonas húmedas es del 30%, para luego disminuir a un promedio de 39 especies con valores máximos de cobertura de zonas húmedas.

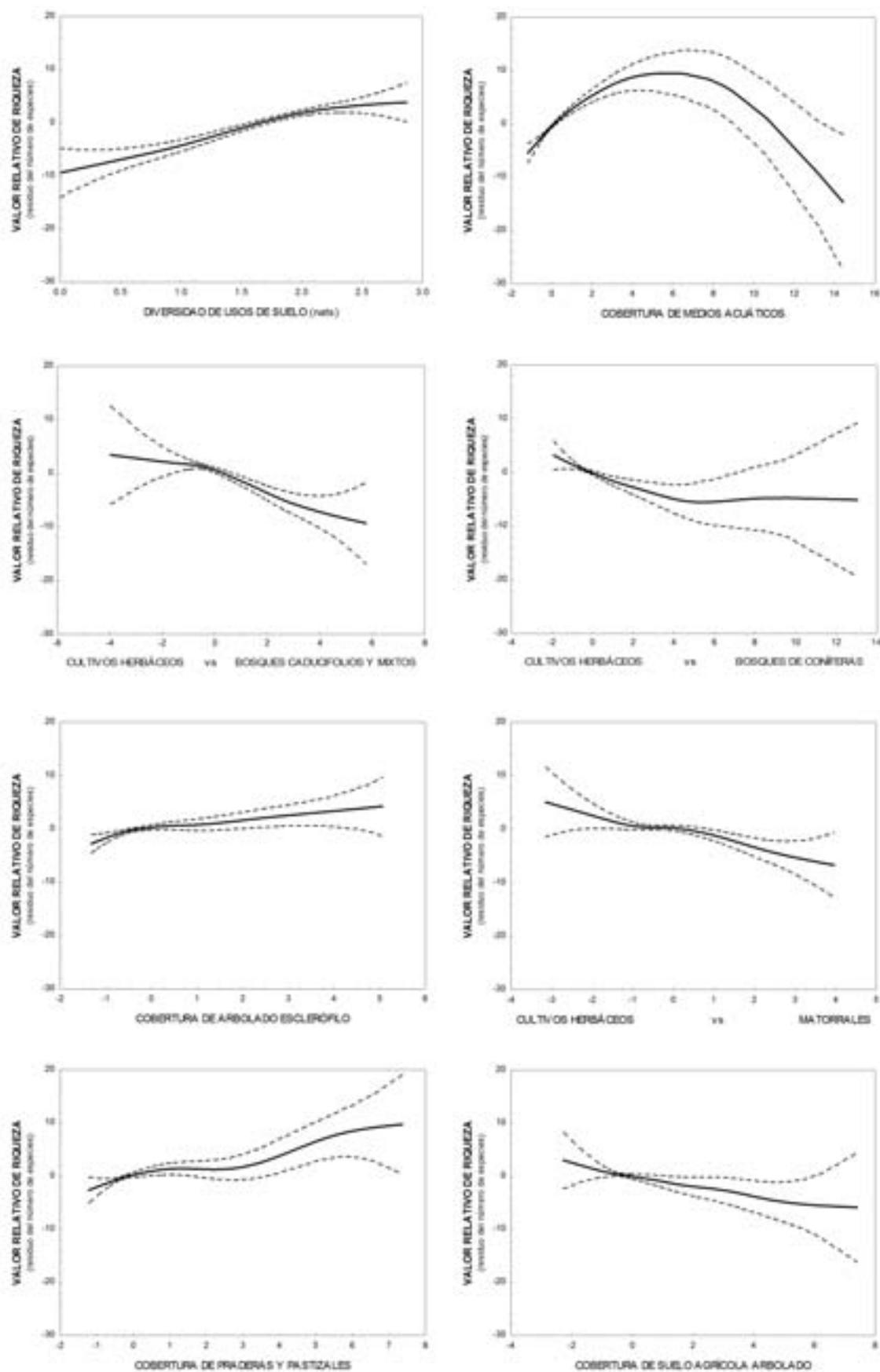
Existen tres gradientes que oponen las áreas con grandes coberturas de bosques caducifolios y mixtos, bosques de coníferas o matorrales, a aquellas que tienen unos paisajes dominados por cultivos herbáceos (e.g., cerealistas y de regadío). Estos tres gradientes tienen un efecto negativo sobre la riqueza de especies, de manera que las áreas predominantemente forestales o arbustivas de la península Ibérica tienen considerablemente menos especies de aves invernantes que aquellas principalmente dominadas por cultivos herbáceos (figura 9). Por ejemplo, en las cuadrículas cubiertas en mayor medida por bosques caducifolios (i.e., más del 50% de su superficie) se ha encontrado un promedio de 43 especies durante 15,8 h de prospección. En aquellas cubiertas mayoritariamente por bosques de coníferas (más del 70% de la superficie) el promedio es de 44 especies, y en las dominadas por matorrales (más del 60% de esta formación vegetal) unas 40 especies de aves invernantes.

Por el contrario, la cobertura de arbolado esclerófilo (encinares y alcornoques, tanto adherados como densos) aumenta sustancialmente la riqueza de especies, de manera que las zonas dominadas por monte mediterráneo arbolado (cobertura superior al 60% de la superficie de la cuadrícula) tienden a acoger un promedio de 58 especies invernantes (figura 9).

El incremento de la cobertura de praderas y pastizales contribuye a una mayor riqueza de especies en las áreas de invernada. Además, los cultivos arbóreos (principalmente olivares y zonas de frutales) sustancialmente disminuyen la riqueza de especies (figura 9), de manera que existe un promedio de 46 especies de aves invernantes en las zonas con una cobertura de estos medios mayor del 60%. La riqueza de especies de aves invernantes en medios agrícolas desarbolados es muy variable dependiendo de que tipos de cultivos se vean implicados y de su localización geográfica, por lo que es difícil ofrecer valores promedio de riqueza. Por último, la extensión de suelo urbano tuvo un efecto complejo y no claramente significativo sobre la riqueza de especies (relación no representada gráficamente).

Aparte de los efectos climáticos, orográficos y de usos del suelo-tipos de hábitats, los efectos geográficos tienen sutiles influencias parciales claramente identificables (figura 10). Así, hay una leve disminución de la riqueza de oeste a este (un promedio de siete especies más en el sector más occidental de la península respecto a la costa mediterránea), mientras que cambia levemente en el gradiente latitudinal, aumentando ligeramente desde la cornisa cantábrica hasta el norte de la submeseta norte, para luego disminuir hasta la parte más meridional de la submeseta

Figura 9

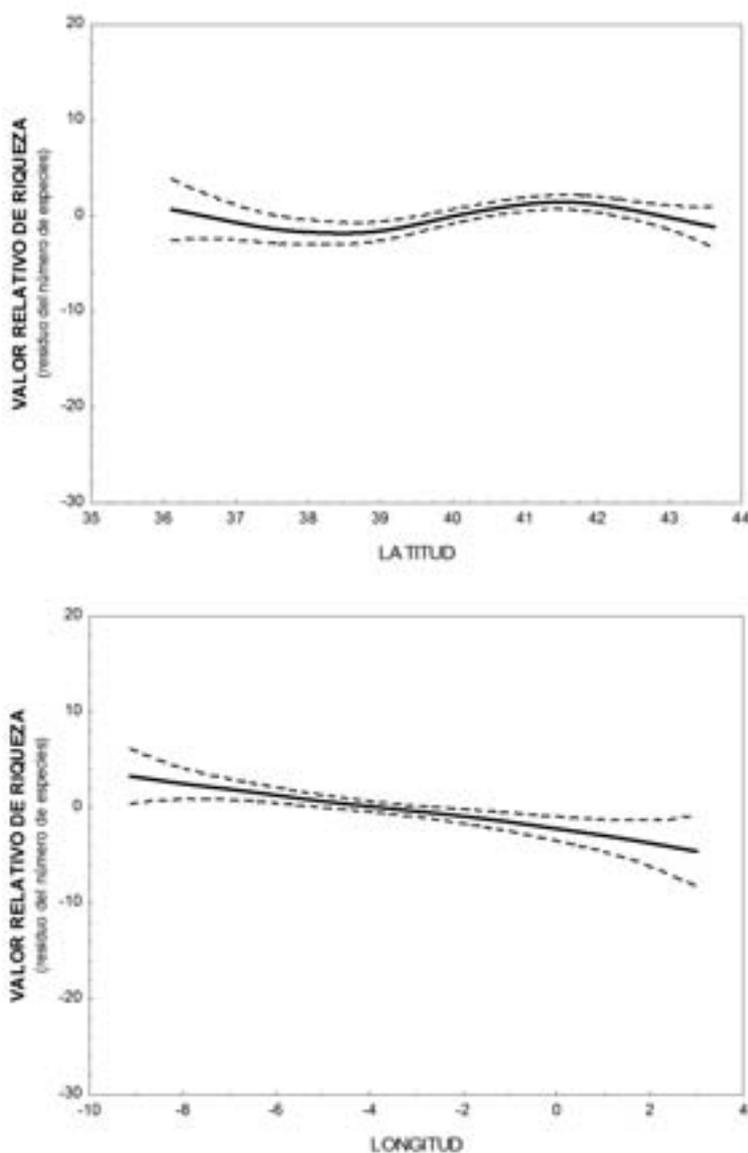


Esquemas de asociación entre la riqueza de especies invernantes en cuadrículas UTM de 10x10 km y ocho gradientes ambientales que definen patrones de variación de los distintos hábitats-usos del suelo (obtenidos mediante un modelo generalizado aditivo; GAM). Los gradientes ambientales identifican índices de estructura del paisaje y no los valores absolutos de las variables originales. En varios casos, estos gradientes oponen pares de hábitats en cada extremo del eje horizontal, de manera que el predominio de uno de ellos implica la escasez del otro a escala general. Se representa el valor relativo (residual) de la riqueza una vez que se controla por el resto de las variables predictoras incluidas en los modelos GAM.

sur y volver a aumentar hacia la costa andaluza (estos sutiles cambios implican variaciones promedio de riqueza de especies menores de ± 2 especies).



Figura 10



Esquemas de asociación entre la riqueza de especies invernantes en cuadrículas UTM de 10x10 km y la situación geográfica medida por la latitud y longitud de cada cuadrícula (obtenidos mediante modelos generalizados aditivos; GAM). Se representa el valor relativo (residual) de la riqueza una vez que se controla por el resto de las variables predictoras incluidas en los modelos GAM.

■ INTERPRETACIÓN ECOLÓGICA Y BIOGEOGRÁFICA DE LOS EFECTOS AMBIENTALES

La variación espacial de la biodiversidad de aves en España es un fenómeno dinámico que manifiesta importantes variaciones estacionales, existiendo muy poca consistencia entre las áreas que tienen mayores riquezas de especies en invierno y durante el periodo reproductor. Así, mientras que las zonas montañosas y los pisos bioclimáticos Supramediterráneo y Eurosiberiano son las regiones de la península Ibérica que más cantidades de especies por 100 km² tienen en primavera, estas mismas regiones pasan a ser menos adecuadas para un gran número de especies en invierno (consistente con lo encontrado para el piso Supramediterráneo por Santos y Tellería, 1985). Por el contrario, en el suroeste peninsular y las zonas costeras vinculadas a zonas húmedas es donde se datan los mayores valores de biodiversidad aviar durante el invierno. Este fuerte contraste estacional en la geografía de la riqueza de especies plantea la necesidad de contemplar la biodiversidad de aves y su conservación desde una perspectiva anual completa, evitando en lo posible sesgos relacionados con una única estación. Pero, ¿cuáles son los principales factores ambientales responsables de la variación geográfica en la riqueza de especies en invierno, y cómo cambia su importancia en relación con lo observado en primavera? Para ello comparamos los resultados obtenidos en este atlas invernal, con los previamente publicados referidos al periodo reproductor (Carrascal y Lobo, 2003; González-Taboada *et al.*, 2007; Moreno-Rueda y Pizarro, 2009).

El principal contraste entre los factores que afectan a la biodiversidad de aves en España a lo largo del año es que configuran características ambientales muy distintas entre estaciones, de manera que conducen a que haya una gran extensión poco adecuada para la invernada de numerosas especies de aves, y grandes superficies adecuadas para muchas especies durante la primavera. Esto conduce a que los "puntos calientes" de biodiversidad aviar invernal se concentren proporcionalmente en menores extensiones geográficas (la figura 1 muestra claramente cuáles son estas zonas).



HÁBITATS Y USO DEL SUELO

De todos los grupos de factores ambientales considerados, los tipos de hábitat-usos del suelo son los principa-

les determinantes exclusivos de la riqueza de especies de aves en invierno. Destaca, por su enorme influencia positiva sobre la riqueza de especies, la heterogeneidad de hábitats medida por su diversidad dentro de cada cuadrícula, de manera que en las zonas con mayor heterogeneidad hay mayor riqueza de especies. Esto es consistente con lo encontrado durante el periodo reproductor a diferentes escalas espaciales en toda España (Carrascal y Lobo, 2003; González-Taboada *et al.*, 2007; Moreno-Rueda y Pizarro, 2009), y durante el invierno a escala regional (*e.g.*, Pino *et al.*, 2000). Por tanto, como era de esperar, un mosaico heterogéneo de paisajes diferentes ofrece una gran variedad de hábitats potenciales que pueden ser ocupados por una mayor riqueza de especies.

De los principales tipos de hábitats considerados, la cobertura de zonas acuáticas, como ríos y zonas húmedas, tiene una importancia muy destacada, especialmente hasta un 30% de la extensión de cada cuadrícula. Más allá de esta cobertura su efecto sobre la riqueza total de especies comienza a ser negativo como consecuencia de la homogenización del territorio. Este resultado no hace más que confirmar a gran escala, y a nivel de toda la biodiversidad aviar, la importancia de las zonas húmedas como lugares de acogida de numerosas especies de aves invernantes procedentes del norte y centro de Europa (Alberto y Velasco, 1988; Dolz y Gómez, 1988). Esta circunstancia es también aplicable al caso particular de los arrozales, cuya importancia para la invernada de aves acuáticas, como ambientes inundables sustitutos de los humedales naturales, cada vez se considera más relevante en España (Sánchez-Guzmán *et al.*, 2007; Longoni, 2010). El efecto positivo de la cobertura de zonas acuáticas observado durante el invierno es consistente con lo observado a gran escala durante el periodo reproductor (Carrascal y Lobo, 2003; González-Taboada *et al.*, 2007).

La cobertura de bosques de coníferas, mixtos, caducifolios y matorrales influye negativamente a la riqueza de aves, demostrando que estos ambientes son muy poco adecuados durante el invierno para una gran cantidad de especies. Su extensión es de vital importancia para algunas especies con preferencias de hábitat muy marcadas por estas formaciones vegetales (*e.g.*, pícdos, acentor común, curruca rabilarga, agateadores, trepador azul o piquituerto), pero ofrecen unos recursos tróficos generalmente escasos que demandan una considerable especialización (*e.g.*, artrópodos de troncos, piñones, etc.) y tienen una considerable escasez de otros recursos localmente muy abundantes y energéticos como son los bancos de semillas de herbáceas y los frutos carnosos. La disminución de la densidad y riqueza de especies durante el invierno respecto a la primavera es una constante a escala local en bosques caducifolios y de coníferas en numerosas zonas de España (*e.g.*, Purroy, 1975; Zamora y Camacho, 1984; Carrascal *et al.*, 1987; Obeso, 1987; Suárez y Santos, 1988; Sánchez, 1991; Costa, 1993; Santos *et al.*, 2010), sobre todo si se localizan por encima de los 1.000 m de altitud (Tellería, 2001). Por otro lado, hay una generalizada menor riqueza

za y diversidad de especies en matorrales que en bosques a lo largo de todos los pisos bioclimáticos de la península Ibérica (Santos y Tellería, 1985). Sin embargo, este patrón invernal a gran escala contrasta claramente con lo obtenido durante el periodo reproductor, en el que la cobertura de bosques y matorrales tiene un efecto positivo sobre la riqueza de especies a escala de cuadrículas de 100 km² (González-Taboada *et al.*, 2007). Por el contrario, la cobertura de arbolado esclerófilo (encinares, alcornocales y dehesas) tiene una generalizada influencia positiva sobre la riqueza de especies, lo cual es consistente con la heterogeneidad estructural de estas formaciones vegetales relativamente abiertas, el buen desarrollo de su estrato herbáceo, las abundantes cosechas de bellotas que suelen tener, y la presencia de un diverso estrato arbustivo productor de frutos del que dependen total o parcialmente muchas especies (*e.g.*, Herrera, 1980; Jordano, 1985; Tellería, 2001).

La cobertura de praderas, pastizales y cultivos herbáceos (principalmente de secano) tiene un efecto positivo sobre la riqueza de especies a escala de 100 km², lo cual no es consistente con el efecto positivo de la complejidad de la estructura de la vegetación sobre la diversidad de aves a escala local (Wiens, 1989). No obstante, estas formaciones ambientales ofrecen durante el invierno una considerable cantidad de recursos tróficos (semillas; muy energéticos y localmente abundantes y predecibles), que están muy por encima de las demandas energéticas de las poblaciones de aves que las habitan (Díaz y Tellería, 1994). Además, también hay que tener en cuenta la especial diversidad de subcategorías ambientales reunidas bajo el término general "hábitats herbáceos", y la frecuencia con que acogen retazos significativos de otros medios (lindes arbustivas, pequeñas riberas, bosquetes, etc.) que revierten en múltiples efectos de borde que favorecen la riqueza de especies (Moreira *et al.*, 2005). Por tanto, estas formaciones vegetales de porte herbáceo pueden facilitar la supervivencia invernal de numerosas especies de aves que manifiestan fuertes cambios estacionales en sus preferencias de hábitat, al ocupar durante el periodo reproductor bosques y matorrales dependiendo principalmente del consumo de artrópodos (*e.g.*, fringílidos, embercizados; Tellería *et al.*, 1988). Por el contrario, la extensión de suelo agrícola dedicado a cultivos arbóreos (olivares, frutales) tiene un marcado efecto negativo sobre la riqueza de especies, muy posiblemente como consecuencia de su monotonía estructural (incluyendo la generalizada ausencia de un estrato arbustivo y herbáceo bien desarrollado), el tratamiento con pesticidas y su oferta de recursos muy poco variada (las abundantes cosechas de aceitunas de los olivares pueden ser explotadas por muy pocas especies, en comparación con los matorrales mediterráneos naturales; Rey, 1993).

OROGRAFÍA Y POSICIÓN GEOGRÁFICA

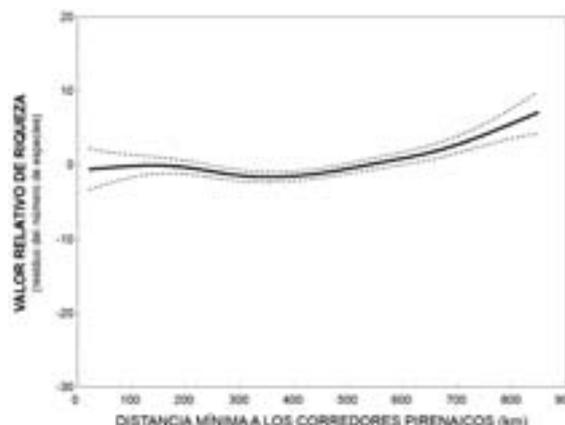
Los factores geográficos y orográficos siguieron en importancia a los relativos a hábitats-usos del suelo explicando la variación espacial en la riqueza de especies en cuadrículas de 10x10 km. De ellos, el más importante es la altitud media del terreno: el número de especies por 100 km² disminuyó muy acusadamente al aumentar la altitud (figura 8). Este efecto podría asociarse a la relación inversa entre la altitud y la temperatura ambiental, pero habida cuenta de que se consideró la temperatura mínima invernal en los análisis, hay que pensar en otros factores para explicar el influyente efecto negativo de la altitud sobre la biodiversidad de aves en invierno. Tres de ellos son la disponibilidad de alimento, la innivación y la mayor severidad-impredecibilidad climática de las zonas de montaña. El ascenso en altitud reduce la oferta de fuentes de alimento, ya que las cosechas de frutos y los bancos de semillas (tanto los naturales como los vinculados a cultivos) disminuyen en variedad y abundancia al ascender en altitud (Izco, 1984), y la disponibilidad de artrópodos disminuye debido a que son organismos poiquiloterms y su actividad está estrechamente ligada a la temperatura. La innivación aumenta con la altitud, y la nieve permanece durante más tiempo en zonas altas, de manera que afecta de modo muy marcado la accesibilidad de los recursos tróficos del suelo y el estrato arbustivo, y en menor medida de las copas de los árboles (especialmente

de las coníferas). De este modo, las especies que tienen sus nichos espaciales de alimentación en estos sustratos ven restringido su acceso al alimento durante muchos días durante el invierno (e.g., Carrascal, 1988; Brotons, 1997). Por otro lado, las condiciones meteorológicas son menos estables en zonas de montaña al ascender en altitud, de manera que localmente pueden ocurrir temporales fríos acompañados de viento y bajas temperaturas, que pueden afectar muy negativamente las expectativas de obtener un balance energético diario positivo y forzar migraciones eventuales con sus costes asociados (de desplazamiento, de interacción competitiva con las poblaciones residentes a menores altitudes, etc.). El efecto negativo de la altitud sobre la biodiversidad de aves y sus preferencias de hábitat específicas también se ha detectado a escala local en diferentes comunidades de aves y formaciones vegetales de la península Ibérica (Sánchez, 1991; Tellería, 2001; Carrascal *et al.*, 2002; Tellería *et al.*, 2008; Santos *et al.*, 2010).

La posición geográfica también juega un papel importante explicando la variación geográfica de la riqueza de especies en el sector español de la península Ibérica: el número de especies aumenta hacia el oeste de la Península, disminuye desde el norte hacia el sector central ibérico más continental, y de nuevo aumenta en regiones más meridionales. Este patrón muy probablemente tenga que ver con las principales rutas migratorias de aves provenientes del norte y centro de Europa, y con variaciones ambientales asociadas con la geografía no incluidas en las variables y factores ambientales considerados en el análisis. Tellería *et al.* (2009) proponen que uno de los aspectos geográficos que pueden tener importancia determinando el nivel de ocupación de zonas de invernada para las aves es la distancia de esas áreas a las principales rutas migratorias. Considerando la formidable barrera que suponen los Pirineos a los flujos migratorios de aves provenientes de norte y centro Europa, los autores demuestran muy elocuentemente que la abundancia regional de especies como el bisbita común (migrante), el pinzón vulgar y el petirrojo (migrantes parciales) disminuye desde el corredor pirenaico occidental hasta Galicia a lo largo de toda la cornisa Cantábrica. Por tanto, los sectores más cercanos a los corredores de entrada a la península Ibérica por ambos extremos de los Pirineos serían aquellos con más abundancia de aves migrantes.

Este modelo también parece cumplirse a nivel de la riqueza local de comunidades de aves invernantes en las campiñas de la cornisa Cantábrica (Tellería *et al.*, 2008). Repitiendo el análisis de la variación geográfica de la riqueza de especies con la distancia mínima de cada cuadrícula UTM de 10x10 km a los corredores de los extremos de los Pirineos, en vez de con la latitud y la longitud de cada una de ellas, se obtiene el patrón biogeográfico ilustrado en la figura 11 (controlando, además, por el resto de las variables ambientales). La riqueza total de especies muestra una tendencia general contraria a lo postulado anteriormente, de manera que se produce un incremento conforme nos alejamos de los puntos de entrada por los Pirineos. Esto es, las zonas más distantes al istmo pirenaico son aquellas que tienen mayor número de especies, una vez que se tienen en cuenta otros factores ambientales asociados con el clima, la orografía y los tipos de hábitat-usos del suelo. Por tanto, aunque puedan existir costes asociados a la ocupación de lugares más alejados de las rutas migratorias en determinadas especies, esta restricción no parece modular la variación geográfica de la riqueza total invernal en la península Ibérica. Este patrón biogeográfico invernal, contrasta además con la tendencia inversa obtenida durante el periodo reproductor (Carrascal y Lobo, 2003; González-Taboada *et al.*, 2007). Estos diferentes resultados comparando estaciones, grupos de especies y diferentes escalas (*i.e.*, riqueza local vs. regional) hablan de la complejidad de formular generalizaciones acerca de los mecanismos implicados, y ponen de manifiesto la necesidad de aproximaciones más autoecológicas que consideren la historia natural y autoecología de las especies, o grupos de especies, sobre los patrones “emergentes” que puedan surgir como consecuencia de las respuestas aditivas de numerosas especies.

Figura 11



Esquema de asociación entre la riqueza de especies invernantes en cuadrículas UTM de 10x10 km y la distancia mínima de cada cuadrícula a los corredores de paso de los flujos de migrantes a ambos lados de los Pirineos (obtenido mediante un modelo generalizado aditivo que incluye dicha variable en vez de la latitud y la longitud geográfica; GAM). Se representa el valor relativo (residual) de la riqueza una vez que se controla por el resto de las variables predictoras incluidas en los modelos GAM.

TEMPERATURA Y PRECIPITACIÓN

Las variables climáticas tienen mucha menos importancia explicando la biodiversidad de aves invernantes en la España peninsular que el resto de los factores ambientales considerados (figura 6). Este resultado manifiesta la prudencia con la que habría que actuar para postular futuros cambios en la distribución-abundancia de la avifauna invernante en España si no se consideran simultáneamente: a) las variables sujetas a las predicciones de cambio climático junto con otras directamente relacionadas con las preferencias de hábitat de las especies en gradientes altitudinales y de estructura de la vegetación; y b) los previsible cambios futuros en los usos del suelo (véase por ejemplo Huntley *et al.* (2007) para la modelización y predicción de cambios temporales en los patrones de distribución de aves europeas reproductoras utilizando exclusivamente tres variables climáticas relacionadas con la temperatura y la humedad).

Triviño *et al.* (2011) han encontrado para el conjunto de 168 especies de aves reproductoras en la península Ibérica que las variables climáticas producen mejores modelos de distribución que aquellos generados sólo con variables de vegetación-uso del suelo, y que los modelos que incluyen una gran variedad de predictores ambientales producen sólo una mejora marginal en la modelización de patrones de distribución específica respecto a aquellos que sólo incluyen variables climáticas. No obstante, el trabajo de Triviño *et al.* (2011) incluye una escasa variedad de predictores ambientales relacionados con la vegetación y uso del suelo, y no considera aspectos geográficos y orográficos que definen patrones corológicos de las especies y están estrechamente relacionados con las variables climáticas.

Los resultados obtenidos con la temperatura ilustran claramente cómo se pueden modificar las conclusiones

trabajando con una variable climática por separado, o incluyéndola en un diseño de múltiples efectos conjuntos (figura 7). La temperatura se asoció positiva e intensamente con la riqueza de especies al considerarla aisladamente, de manera que aumentó un promedio de 10 especies al pasar de $-2\text{ }^{\circ}\text{C}$ a $9,5\text{ }^{\circ}\text{C}$ de temperatura mínima invernal. Este resultado es consistente con la hipótesis de la teoría metabólica de la biodiversidad (Lennon *et al.*, 2000; Hawkins *et al.*, 2003; Brown *et al.*, 2004; Evans *et al.*, 2006). Varios estudios sobre invernada de aves en España han encontrado también una relación positiva a escala local entre temperatura y riqueza de especies de diferentes grupos de aves (*e.g.*, Santos y Tellería, 1985; Carrascal *et al.*, 2011). No obstante, al contemplar la influencia de la temperatura junto con el resto de variables geográficas (que incluyen patrones biogeográficos por encima de respuestas locales), orográficas (véase más arriba) y de tipos de hábitat-usos del suelo (asociadas con preferencias de hábitat de grano grueso y productividades ambientales a gran escala), se pierde su efecto positivo en la península Ibérica. Durante el periodo reproductor, Carrascal y Lobo (2003), González-Taboada *et al.* (2007) y Gil-Tena *et al.* (2010) han encontrado efectos nulos o negativos de la temperatura sobre la riqueza de especies a diferentes escalas espaciales, mientras que Moreno-Rueda y Pizarro (2009) obtuvieron un ligero efecto positivo de la temperatura controlando por otras variables ambientales diferentes.

Por tanto, el efecto de la temperatura sobre la biodiversidad de aves en una región biogeográfica tan diversa como España es complejo, y dependiente de la escala de análisis utilizada, las covariables incluidas en los análisis, y los grupos ecológicos de especies considerados, pudiéndose afirmar que hay que ser muy cautelosos a la hora de extrapolar su influencia sobre las aves (véanse Hawkins *et al.*, 2007; Whittaker *et al.*, 2007). De hecho, Clavero *et al.* (2011) han demostrado que los cambios en el uso del suelo pueden oscurecer, mitigar o exacerbar nuestra percepción de los impactos del cambio climático sobre las especies, llamando la atención sobre la necesidad de incorporar las interacciones entre el clima y la dinámica de los usos del territorio en los análisis sobre indicadores de biodiversidad. Ahora bien, el hecho de que no se detecten claros patrones entre biodiversidad y temperatura no significa que especies concretas con preferencias ambientales muy especializadas, sometidas a eventos climáticos extremos, no manifiesten extinciones locales con claras manifestaciones sobre sus patrones de distribución (*e.g.*, desaparición o rarificación de determinadas zonas), especialmente si estas variaciones climáticas extremas interactúan con otros cambios a gran escala relacionados con los usos del suelo y la disponibilidad de hábitats (Jiguet *et al.*, 2011).

Las precipitaciones tienen un efecto negativo sobre la riqueza de especies manifestado solamente a partir de los 300 mm de precipitación invernal. La precipitación es un potenciador de la productividad ambiental primaria en zonas áridas y afecta a los niveles de inundación de las zonas palustres, contribuyendo este fenómeno al enriquecimiento de las comunidades aviares tanto de zonas

estepáricas como de zonas húmedas (Amat, 1984; Amat y Ferrer, 1988; De Juana y García, 2005). Este fenómeno con toda seguridad contribuye al enriquecimiento de la avifauna de las zonas más secas de los pisos Meso- y Termomediterráneo de la Península al incrementar la capacidad receptiva de invernantes en sus zonas acuáticas. Por el contrario, altos niveles de precipitación suelen asociarse con elevadas coberturas de nubes y bajos niveles de insolación. La radiación solar afecta al estado térmico del ambiente aumentando la temperatura percibida por las aves más allá de la temperatura del aire, contribuyendo a minimizar el gasto metabólico, y por tanto obtener un balance energético más favorable a lo largo del invierno. De ahí que éste sea un fenómeno importante determinando la abundancia de especies concretas y la riqueza total de especies que pueblan zonas de clima más lluvioso, especialmente si es frío (Carrascal *et al.*, 2001; Huerfías y Díaz, 2001; Carrascal y Díaz, 2006; pero véase Santos *et al.*, 2010). Durante el periodo reproductor se ha encontrado una relación positiva cuadrática entre precipitación y riqueza de especies (fuerte incremento del número de especies desde niveles bajos de precipitación hasta niveles medio-altos, para disminuir a continuación; Carrascal y Lobo, 2003; Moreno-Rueda y Pizarro, 2009), lo cual pone de manifiesto la mayor relevancia de esta variable determinando la biodiversidad aviar en primavera que en invierno (véase además Santos y Tellería, 1985, para el virtualmente nulo papel de la precipitación explicando la riqueza y diversidad de aves durante el invierno a escala local).

■ COLOFÓN Y SÍNTESIS

Los resultados de este *Atlas de las aves en invierno en España* ponen de manifiesto que existen claros patrones de biodiversidad aviar que pueden ser predichos y explicados atendiendo a factores ambientales y geográficos. No obstante, las aproximaciones extensivas de análisis de la variación geográfica de parámetros sencillos que miden biodiversidad (*e.g.*, número de especies en 100 km^2), 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. Además, los análisis con variables como la riqueza o diversidad de toda la avifauna son el resultado de la suma de múltiples respuestas heterogéneas de la avifauna, considerando aspectos biogeográficos y autoecológicos (dieta, nicho espacial, consecuencias alométricas de su talla corporal, posición en el gradiente residentes-migrantes). La comparación de distintos grupos ecológicos o biogeográficos de especies, en situaciones ambientales similares pero en áreas geográficas distintas, puede permitir comprender mejor los patrones de distribución observados en la actualidad e identificar si existen modelos de distribución globales y generalizables. No obstante, debe tenerse en cuenta que diferentes patrones pueden ser el mero resultado no de distintos procesos, sino de las distintas escalas geográficas utilizadas en las cuales numerosos fenómenos pueden estar confundidos (por ejemplo, covariación entre el efecto península, climatología y la distancia a los centros de distribución europeos). Aunque los grandes patrones supra-específicos a escala peninsular puedan ser matizados, se considera que poca información realmente nueva sobre biodiversidad de aves invernantes en España emanará utilizando las aproximaciones clásicas utilizadas hasta la fecha. Muy posiblemente, 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). Más interesante que continuar refinando las aproximaciones metodológicas para llevar a cabo estas descripciones cuantitativas, será abordar los fenómenos asociados con la variación geográfica en el rastreo de la productividad ambiental, las consecuencias fisiológicas de la variación espacial de variables climáticas, la condición física y la mortalidad, lo cual permitirá comprender los mecanismos implicados en las extinciones locales, o las reducciones y expansiones de las áreas de distribución (Herrera, 1988; Carrascal, 2004). En este contexto, una sociedad ornitológica como SEO/BirdLife tiene mucho futuro planificando estudios y organizando el esfuerzo colectivo de muchos voluntarios para poder aportar más biología y menos "contabilidad ambiental".

BIBLIOGRAFÍA

- Alberto, L. J. y Velasco, T. 1988. Limícolas invernantes en España. En, J. L. Tellería (Ed.): *Invernada de aves en la península Ibérica*, pp. 71-78. Sociedad Española de Ornitología. Madrid.
- Amat, J. A. 1984. Las poblaciones de aves acuáticas en las lagunas andaluzas: composición y diversidad durante 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.
- Brotons, L. 1997. Changes in foraging behaviour of the Coal Tit *Parus ater* due to snow cover. *Ardea*, 85: 249-257.
- Brown, J. H., Gillooly, J. F., Allen, A. P., Savage, V. M. y West, G. B. 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85: 1771-1789.
- Carrascal, L. M. 1988. Influencia de las condiciones ambientales sobre la organización de la comunidad de aves en un bosque subalpino mediterráneo. *Doñana, Acta Vertebrata*, 15: 111-131.
- Carrascal, L. M. 2004. Distribución y abundancia de las aves en la península Ibérica. Una aproximación biogeográfica y macroecológica. En, J. L. Tellería (Ed.): *La Ornitología hoy. Homenaje al profesor Francisco Bernis Madrazo*, pp. 155-189. Editorial Complutense. Madrid.
- Carrascal, L. M. y Díaz, L. 2006. Winter bird distribution in abiotic and habitat structural gradients. A case study with Mediterranean montane oakwoods. *EcoScience*, 13: 100-110.
- 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, R. Martí y J. C. del Moral (Eds.): *Atlas de las aves reproductoras de España*, pp. 645-662 y 718-721. SEO/BirdLife y Dirección General de Conservación de la Naturaleza. Madrid.
- Carrascal, L. M., Díaz, J. A., Huertas, D. L. y Mozetich, I. 2001. Behavioural thermoregulation by treecreepers: trade-off between saving energy and reduced crypsis. *Ecology*, 82: 1642-1654.
- 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.
- 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., Villén, S. y Seoane, J. 2011. Thermal, food and vegetation effects on winter bird species richness of Mediterranean oakwoods. *Ecological Research*, (in press). DOI: 10.1007/s11284-011-0900-x.
- Clavero, M., Villero, D. y Brotons, L. 2011. Climate change or land use dynamics: Do we know what climate change indicators indicate? *PLoS ONE*, 6: e18581.
- Costa, L. 1993. Evolución estacional de la avifauna en hayedos de la montaña Cantábrica. *Ardeola*, 40:1-11.
- De Juana, E. y García, A. M. 2005. Fluctuaciones relacionadas con la precipitación en la riqueza y abundancia de aves de medios esteparios mediterráneos. *Ardeola*, 52: 53-66.
- De'ath, G. 2007. Boosted trees for ecological modeling and prediction. *Ecology*, 88: 243-51.
- 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. 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.
- Dolz, J. C. y Gómez, J. A. 1988 Las anátidas y fochas invernantes en España. En, J. L. Tellería (Ed.): *Invernada de aves en la península Ibérica*, pp. 55-69. Sociedad Española de Ornitología. Madrid.
- Dunn, A. M. y Weston, M. A. 2008. A review of terrestrial bird atlases of the world and their application. *Emu*, 108: 42-67.
- Elith, J., Leathwick, J. y Hastie, T. 2008. A working guide to boosted regression trees. *Journal of Animal Ecology*, 77: 802-813.
- Evans, K. J., James, N. A. y Gaston, K. J. 2006. Abundance, species richness and energy availability in the North American avifauna. *Global Ecology and Biogeography*, 15: 372-385.
- Gainzarain, J. A. 2006. *Atlas de las aves invernantes en Álava (2002-2005)*. Diputación Foral de Álava. Vitoria.
- Gibbons, D. W., Donald, P. F., Bauer, H.-G., Fornasari, L. y Dawson, I. K. 2007. Mapping avian distributions: the evolution of bird atlases. *Bird Study*, 54: 324-334.
- Gil-Tena, A., Vega-García, C., Brotons, L. y Saura, S. 2010. Modelling bird species richness with neural networks for forest landscape management in NE Spain. *Forest Systems*, 19: 113-125.
- González-Taboada, F., Nores, C. y Álvarez, M. Á. 2007. Breeding bird species richness in Spain: assessing diversity hypothesis at various scales. *Ecography*, 30: 241-250.
- Guisan, A., Edwards Jr., T. C. y Hastie, T. 2002. Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. *Ecological Modelling*, 157: 89-100.
- Hastie, T. J. y Tibshirani, R. J. 1990. *Generalized additive models*. Chapman & Hall. Londres.
- Hawkins, B. A., Field, R., Cornell, H. V., Currie, D. J., Guegan, J.-F., Kaufman, D. M., Kerr, J. T., Mittelbach, G. G., Oberdorff, T., O'Brien, E. M., Porter, E. E. y Turner, J. R. G. 2003 Energy, water, and broadscale geographic patterns of species richness. *Ecology*, 84: 3105-3117.
- Hawkins, B. A., Albuquerque, F. S., Araujo, M. B., Beck, J., Bini, L. M., Cabrero-Sañudo, F. J., Castro-Parga, I., Diniz, J. A. F., Ferrer-Castan, D., Field, R., Gómez, J. F., Hortal, J., Kerr, J. T., Kitching, I. J., León-Cortés, J. L., Lobo, J. M., Montoya, D., Moreno, J. C., Ollalla-Tarraga, M. A., Pausas, J. G., Qian, H., Rahbek, C., Rodríguez, M. A., Sanders, N. J. y Williams, P. 2007. A global evaluation of metabolic theory as an explanation for terrestrial species richness gradients. *Ecology*, 88: 1877-1888.
- Herrando, S., Brotons, L., Estrada, J., Guallar, S. y Anton, M. 2011. *Atlas dels ocells de Catalunya a l'hivern 2006-2009*. Institut Català d'Ornitologia y Lynx Edicions. Barcelona.
- Herrera, C. M. 1980. Evolución estacional de las comunidades de passeriformes en dos encinares de Andalucía occidental. *Ardeola*, 25: 143-180.
- Herrera, C. M. 1988. La invernada de aves en la península Ibérica: cifras, biología y conservación. En, J. L. Tellería (Ed.): *Invernada de aves en la península Ibérica*, pp. 201-206. Sociedad Española de Ornitología. Madrid.
- 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.
- Huntley, B., Green, R. E., Collingham, Y. C. y Willis, S. G. 2007. *A climatic atlas of European breeding birds*. Lynx Edicions. Barcelona.
- Izco, J. 1984. *Madrid verde*. Instituto de Estudios Agrarios, Pesqueros y Alimentarios. Madrid.

- Jiguet, F., Brotons, L. y Devictor, V. 2011. Community responses to extreme climatic conditions. *Current Zoology*, 57: 406-413.
- 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.
- Lennon, J. J., Greenwood, J. J. D. y Turner, J. R. G. 2000. Bird diversity and environmental gradients in Britain: a test of the species energy hypothesis. *Journal of Animal Ecology*, 69: 581-598.
- Longoni, V. 2010. Rice fields and waterbirds in the Mediterranean region and the Middle East. *Waterbirds*, 33: 83-96.
- Martí, R. y Del Moral, J. C. (Eds.) 2003. *Atlas de las aves reproductoras de España*. SEO/BirdLife y Dirección General de Conservación de la Naturaleza. Madrid.
- Moreira, F., Beja, P., Morgado, R., Delgado, A. y Borralho, R. 2005. Effects of field management and landscape context on grassland wintering birds in Southern Portugal. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 109: 59-74.
- Moreno-Rueda, G., y Pizarro, M. 2009. Relative influence of habitat heterogeneity, climate, human disturbance, and spatial structure on vertebrate species richness in Spain. *Ecological Research*, 24: 335-344.
- Obeso, J. R. 1987. Comunidades de passeriformes en bosques mixtos de altitudes medias de la sierra de Cañorla. *Ardeola*, 34: 37-59.
- Pino, J., Rodà, F., Ribas, J. y Pons, X. 2000. Landscape structure and bird species richness: implications for conservation in rural areas between natural parks. *Landscape and Urban Planning*, 49:35-48.
- Purroy, F. J. 1975. Evolución anual de la avifauna de un bosque mixto de coníferas y frondosas en Navarra. *Ardeola*, 21: 669-697.
- Rey, P. J. 1993. The role of olive orchards in the wintering of frugivorous birds in Spain. *Ardea*, 81: 151-160.
- Sánchez, A. 1991. Estructura y estacionalidad de la comunidad de aves de la sierra de Gredos. *Ardeola*, 38: 207-231.
- Sánchez-Guzmán, J. M., Morán, R., Masero, J. A., Corbacho, C., Costillo, E., Villegas, A. y Santiago-Quesada, F. 2006. Identifying new buffer areas for conserving waterbirds in the Mediterranean basin: the importance of the rice fields in Extremadura, Spain. *Biodiversity and Conservation*, 16: 3333-3344.
- 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., Galarza, A., Ramírez, Á., Pérez-Tris, J., Carbonell, R. y Tellería, J. L. 2010. Vegetational versus topographical effects on forest bird communities: a test in the Cantabrian Mixed Forest Ecoregion (Spain). *Ardeola*, 57: 431-436.
- Senar, J. C. y Borrás, A. 2004. Surviving to winter: strategies of wintering birds in the Iberian Peninsula. *Ardeola*, 51: 133-168.
- StatSoft 2010. *Electronic statistics textbook*. www.statsoft.com/textbook/. [Consulta: diciembre de 2011].
- Suárez, F. y Santos, T. 1988. Estructura y estacionalidad de las comunidades de aves de un rebollar de la submeseta norte. *Miscellànea Zoològica*, 12: 379-383.
- Tellería, J. L. (Ed.) 1988. *Invernada de aves en la península Ibérica*. Sociedad Española de Ornitología. Madrid.
- Tellería, J. L. 2001. Passerine bird communities of Iberian dehesas: a review. *Animal Biodiversity and Conservation*, 24: 67-78.
- Tellería, J. L. 2004. Migración de aves en el Paleártico occidental: aspectos ecológicos y evolutivos. En, J. L. Tellería (Ed.): *La Ornitología hoy. Homenaje al profesor Francisco Bernis Madrazo*, pp. 109-125. Editorial Complutense de Madrid. Madrid.
- Tellería, J. L., Ramírez, Á., Galarza, A., Carbonell, R., Pérez-Tris, J. y Santos, T. 2008. Geographical, landscape and habitat effects on birds in Northern Spanish farmlands: implications for conservation. *Ardeola*, 55: 203-219.
- Tellería, J. L., Ramírez, Á., Galarza, A., Carbonell, R., Pérez-Tris, J. y Santos, T. 2009. Do migratory pathways affect regional abundance of wintering birds? A test in Northern Spain. *Journal of Biogeography*, 36: 220-229.
- Tellería, J. L., Santos, T., Álvarez, G. y Sáez-Royuela, C. 1988. 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. Sociedad Española de Ornitología. Madrid.
- Triviño, M., Thuiller, W., Cabeza, M., Hickler, T. y Araújo, M. B. 2011. The contribution of vegetation and landscape configuration for predicting environmental change impacts on Iberian birds. *PLoS ONE*, 6: e29373.
- Whittaker, R. J., Nogues-Bravo, D. y Araujo, M. B. 2007. Geographical gradients of species richness: a test of the water energy conjecture of Hawkins *et al.* (2003) using European data for five taxa. *Global Ecology and Biogeography*, 16: 76-89.
- Wiens, J. 1989. *The ecology of bird community. Volume I: Foundations and patterns*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Zamora, R. y Camacho, I. 1984. Evolución estacional de la comunidad de aves en un robledal de Sierra Nevada. *Doñana, Acta Vertebrata*, 11: 129-150.
- Zuur, A. F., Ieno, E. N. y Smith, G. M. 2007. *Analysing ecological data*. Springer. Nueva York.