

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

L. M. Carrascal, D. Palomino & J. M. Lobo

Carrascal, L. M., Palomino, D. & 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*, 25.1: 7–40.

Abstract

Patterns of habitat preference and distribution and abundance of wintering bird fauna in central Spain. Analysis and prediction of the effect of ecological factors.— This paper analyses the effect of geographic, topographic, land use and habitat structure variables on the composition and structure of wintering bird communities in Central Spain (Iberian peninsula). Parameters describing the avifauna varied in a predictable way considering a small group of coarse-grained variables defining the geographical and altitudinal location of the censuses, and the basic characteristics of the structure and typology of habitats: 49–76% of variance accounted for total bird density and for abundance of four ecological groups, 37–63% accounted for species richness and diversity, and 65% explained the relative abundance of species with conservation problems according to the European scale (SPEC figures). Regarding the most widespread species in the study area, significant models were obtained by means of tree regression analysis for 50 species, with an average reduction of deviance of 39%. Altitude was the most important variable affecting bird community parameters and abundance of each bird species, showing a consistent and marked negative effect. Structural complexity of the vegetation and geographical location followed as the variables of importance explaining variability. The habitats with the lowest bird density, richness and diversity of birds were mountain grasslands/shrublands, young pine re-forestations, and Pyrenean oak forests at 1,200–1,600 m a.s.l. The habitats with the highest values on these parameters were riparian forests, agricultural mosaics, and holmoak "dehesa" parklands, mainly located at the southern and western part of the region and at intermediate altitudes. The total density of birds increased from east to west, was higher in intermediate altitudes than in the extremes of the altitudinal range, and increased with habitat structural complexity (i.e., vertical development and degree of vegetation cover), agricultural use of the land, and the presence of water (e.g., streams, rivers, flooded areas). Density of strictly wintering species in the study region decreased latitudinally from southeast to northwest, being higher at intermediate altitudes in localities with presence of water and woodlands dominated by coniferous trees. Abundance of facultative or obligate frugivorous species was very low. Richness of species was higher toward the western part of the study area, increased with habitat structural complexity, and was lower at higher altitudes. On the other hand, the less diverse bird assemblages were those that inhabit agricultural landscapes and/or areas located at higher altitudes. Habitats and areas with a higher relative abundance of species with conservation problems at the European scale (SPEC scores) were located at intermediate altitudes in the southwest and southeast of the study region. The relative abundance of this group of species was also associated to the presence of water, habitat structural complexity and agricultural use. The relationship between the European conservation status of species (SPEC scores) and the patterns of distribution, abundance, habitat preferences and ecological width of 72 species was also analysed. Species with more conservation problems on the European scale have a marked preference for structurally simpler habitats (e.g., agricultural and grasslands habitats) and have a broader altitudinal and among-habitats distribution. Results from the 44 census localities were extrapolated to the remaining region using a geographical information system in order to build predictive maps for density, species richness, species diversity and weighed European conservation status. This work shows that valuable knowledge can be obtained from fragmentary and dispersed data, in order to describe general patterns of distribution, abundance and habitat preferences of birds. This methodological approach could be a valid in environmentally heterogeneous, large regions, with few qualified bird observers and researchers.

Key words: Wintering avifauna, Species richness, Density, Habitat preferences, Regression models, Central Spain.

Resumen

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.— Este trabajo analiza los factores ecológicos básicos responsables de la variación en la estructura y composición de la avifauna invernante en el centro de la península ibérica utilizando variables geográficas, topográficas y descriptoras de la estructura física del hábitat y los usos del suelo. La avifauna varió de un modo predecible 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, ya que se obtuvieron elevados porcentajes de la varianza explicados en los parámetros sinecológicos considerados: el 49–76% para la densidad total de aves y de distintos grupos ecológicos, el 37–63% para la riqueza y diversidad de especies, y el 65% para un índice de presencia y abundancia de especies con problemas de conservación a escala europea. Atendiendo a las especies con una distribución más amplia en el área de estudio, se obtuvieron modelos significativos para 50 especies, con un promedio del 39% de variabilidad explicada en sus abundancias. La variable que manifestó más importancia, tanto en la estructura de las comunidades como en las preferencias de hábitat de cada especie, fue la altitud, mostrando globalmente un marcado efecto negativo. Le siguieron en importancia la complejidad estructural de la vegetación y la localización geográfica. La densidad total de aves aumentó globalmente desde el este al oeste, 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. El número de especies por unidad de superficie fue mayor hacia el occidente del área de estudio, aumentó con el volumen y desarrollo vertical de la vegetación y disminuyó al ascender en altitud. Por otro lado, las comunidades de aves menos diversas fueron aquellas que habitan medios agrícolas y/o zonas situadas a mayores altitudes. Las zonas que acogían mayor abundancia relativa de especies con problemas de conservación a escala europea se situaron a altitudes medias dentro del rango altitudinal de la región, presentaron mayor desarrollo vertical y volumen de la vegetación, tuvieron agua en forma de ríos, arroyos o zonas encharcadas y se dedicaron a uso agrícola (localizadas principalmente en el suroeste y sureste de la región de estudio). Los medios más destacados para esta variable fueron los sotos fluviales y zonas húmedas con cañaverales al sur de la región de estudio y las áreas agrícolas con distintos grados de transformación localizadas a baja altitud. Las especies con mayores problemas de conservación a escala europea presentaban durante el invierno una marcada preferencia por los medios estructuralmente más sencillos resultado de la degradación ambiental (p.e., medios agrícolas y pastizales) y manifestaron una considerable amplitud de distribución entre hábitats y en el gradiente altitudinal. Este trabajo demuestra que es posible obtener resultados y conocimiento relevantes para describir patrones generales de distribución, abundancia y preferencias de hábitat de aves a partir de datos fragmentarios y dispersos, pudiendo ser una aproximación válida en regiones geográficamente extensas, muy contrastadas ambientalmente y con escasez de observadores de aves cualificados.

Palabras clave: Avifauna invernante, Riqueza de especies, Densidad, Preferencias de hábitat, Modelos de regresión, Centro de España.

(Received: 17 IV 02; Final acceptance: 2 V 02)

L. M. Carrascal^(*), D. Palomino & J. M. Lobo, Museo Nacional de Ciencias Naturales–CSIC, c/ José Gutiérrez Abascal 2, 28006 Madrid, España (Spain).

^(*) Corresponding author: L. M. Carrascal, Museo Nacional de Ciencias Naturales–CSIC, c/ José Gutiérrez Abascal 2, 28006 Madrid, España (Spain).

E-mail: mcnc152@mncn.csic.es

Introducción

La península ibérica destaca como un área geográfica de gran importancia para la invernada de las aves del Paleártico occidental. Esta importancia es el resultado de la confluencia en la península ibérica de varios factores (TELLERÍA 1988): su ubicación geográfica respecto del resto de Europa, constituyendo el extremo más meridional de las rutas migratorias presaharianas, su benignidad climática y alta productividad invernal de recursos tróficos y su gran variación altitudinal, características que favorecen una gran disponibilidad y heterogeneidad de medios. Este papel destacado en la invernada de las aves del Paleártico occidental, en unión al aumento durante los últimos años de la actividad investigadora ornitológica en España y Portugal, se ha traducido en un considerable número de estudios acerca de este tema. La mayoría de estos se refieren a inventarios de avifauna en áreas más o menos extensas (p.e., TELLERÍA, 1983; ENA & PURROY, 1984; BERMEJO et al., 1986; ALBERTO & VELASCO, 1988; DE JUANA et al., 1988), estudios de comunidades de aves en formaciones vegetales determinadas (p.e., MORENO, 1981; SUÁREZ & MUÑOZ-COBO, 1984; TELLERÍA & SANTOS, 1985, 1995, 1997; CARRASCAL, 1988; TELLERÍA et al., 1988) y estudios de biología invernal en especies y localidades muy concretas (p.e., HERRERA, 1978, 1979, 1984, 1998; JORDANO, 1982, 1988, 1995; GUITIÁN, 1984; ALONSO et al., 1985, 1994; AMAT et al., 1990, 1991; CARRASCAL et al., 1990, 1998, 2001; BAUTISTA et al., 1992, 1995; SOLER et al., 1988; SENAR et al., 1992, 1994, 2000; ZAMORA et al., 1992; HIRALDO et al., 1993; CUADRADO et al., 1995; MORENO et al., 2001; TELLERÍA et al., 2001).

Sin embargo, sólo unos pocos trabajos han tratado de abordar la invernada de aves en Iberia en busca de patrones generales y de variables sencillas que los expliquen y sintetizen (ver JORDANO, 1985; SANTOS & TELLERÍA, 1985; TELLERÍA & SANTOS, 1986; AMAT & FERRER, 1988; HERRERA, 1988a). Globalmente existe un patrón en la variación geográfica de la abundancia y diversidad de aves asociado con los principales pisos bioclimáticos de la península: mayores valores de estos dos parámetros en el piso termomediterráneo y menores valores en el piso supramediterráneo (clima continental frío). Por otro lado, en los pisos montano-alpinos del eurosiberiano y en los crioro- y oromediterráneos apenas es posible encontrar aves invernantes, dada su crudeza meteorológica dominada por las altas innivaciones. La temperatura durante otoño-invierno es el principal determinante de la variación en la densidad y diversidad de aves, especialmente de las que habitan en bosques y matorrales, y en las que la mayoría o parte de su dieta está constituida por insectos. Sin embargo, este patrón desaparece en las áreas agrícolas, donde la superabundancia de alimento en relación con las demandas energéticas de sus comunidades de aves (DÍAZ & TELLERÍA, 1994) conlleva que sólo la cobertura de cultivos labrados

determine la abundancia de aves (mayoritariamente granívoras). En el caso de los más benignos pisos meso- y termomediterráneo las precipitaciones otoñales cobran importancia como determinantes de la productividad, y por tanto muestran su idoneidad para la invernada de aves. Numerosos tipos de árboles y arbustos fructifican durante el otoño e invierno en estas zonas y numerosas plantas arvenses rebrotan con las lluvias que reblandecen además los suelos cultivados permitiendo el acceso a numerosos bancos de semillas. Las aves frugívoras disminuyen su abundancia desde el piso bioclimático termomediterráneo al eurosiberiano, mostrando un patrón de distribución similar al que manifiestan las plantas productoras de frutos en la península ibérica. Sin embargo, la variación interanual de sus efectivos a escala local no rastrea las fluctuaciones interanuales en la producción de frutos, indicando este hecho que las poblaciones de aves invernantes no pueden predecir los niveles de productividad ambiental de un año para otro y ajustar sus efectivos a las condiciones locales. Las aves acuáticas están afectadas por la variabilidad ambiental generada por los cambios interanuales en las precipitaciones y los niveles de inundación, siendo las aves con mayor valencia ecológica (amplitud de hábitat y de nicho trófico) aquellas que presentan cambios interanuales menos pronunciados en sus abundancias.

A pesar de estos grandes patrones macroecológicos aún no se han desarrollado trabajos relacionados con los factores en torno a los que se organiza la invernada en Iberia a escalas regionales amplias, ya que la gran mayoría de los estudios realizados hasta la fecha a esta escala consisten en descripciones de la composición y abundancia de especies (p.e., TELLERÍA, 1983; ARROYO & TELLERÍA, 1984; SUÁREZ & MUÑOZ-COBO, 1984; SÁNCHEZ, 1991). No obstante, la gran cantidad de información acumulada durante tantos años de censos ornitológicos para algunas áreas geográficas ha de considerarse como una oportunidad para entender la invernada peninsular desde un enfoque biogeográfico y ecológico. Así y gracias a la existencia de nuevas y robustas herramientas de análisis (GUISAN & ZIMMERMANN, 2000) es posible reanalizar conjuntamente todos estos datos disponibles con un doble objetivo. En primer lugar, emprender una aproximación sintética que permita identificar los patrones básicos de variación en la estructura y composición de las comunidades de aves invernantes, así como inducir los factores ecológicos responsables de la variación de estos patrones. En segundo lugar, a partir del análisis apropiado de un relativamente reducido número de datos locales sería posible hacer inferencias acerca de la distribución invernal de la avifauna (GAP analysis; SCOTT et al., 1993; SHORT & HESTBECK, 1995; KIESTER et al., 1996; BEARD et al., 1999), en un país como España donde la escasez de recursos humanos y económicos hace muy poco viable

la inventariación detallada de recursos naturales sobre grandes superficies de terreno (por ejemplo atlas cuantitativos de aves).

En relación con lo expresado anteriormente, el objetivo general de este trabajo es estudiar los patrones de invernada de la avifauna en el centro de la península ibérica, una región geográfica muy contrastada ambientalmente que incluye tres pisos bioclimáticos (supramediterráneo, criomediterráneo y mesomediterráneo), una gran heterogeneidad de formaciones vegetales y un amplio gradiente altitudinal. Los objetivos concretos de este trabajo son:

1. En el ámbito metodológico, proponer un esquema de trabajo que aprovechando la información existente dispersa permita generar patrones ecológicos a escalas geográficas amplias.

2. Identificar la relación existente entre parámetros sintéticos de la avifauna, tales como abundancia de aves, densidades según grupos tróficos, riqueza y diversidad de especies, con variables relacionadas con la estructura física del hábitat, la topografía, la localización geográfica y los usos del suelo. Se propondrán modelos predictivos de su variación espacial para todo el ámbito geográfico de estudio recurriendo a herramientas estadísticas y de SIG (sistemas de información geográfica).

3. Desde el punto de vista autoecológico, proporcionar datos cuantitativos sobre la abundancia, las preferencias de hábitat y la valencia ecológica de las especies más abundantes y extendidas en la región, así como estimar los factores que afectan a la variación en su abundancia, con el objetivo de proporcionar información relevante relativa a su historia natural durante el invierno.

Material y métodos

Área de estudio

Se ha seleccionado un área geográfica comprendida entre las latitudes 40°05'N y 41°23'N, y los meridianos 3°03'W y 5°30'W (fig. 1). Para esta zona se han acumulado 44 censos de aves. Los años a los que hacen referencia estos censos cubren un amplio rango de fechas que van desde el invierno de 1979–1980 a 2000–2001. Los muestreos se han efectuado principalmente en diciembre y enero aunque unos pocos censos también se han realizado durante la primera quincena de febrero.

El área de estudio cubre un amplio espectro de formaciones vegetales que incluyen hábitats muy humanizados (distintos estadios de cultivo en terrenos agrícolas) y formaciones naturales con distinto grado de degradación (diferentes tipos de matorrales, formaciones arboladas abiertas, bosques; Izco 1984; fig. 1). Las principales series vegetales que se encuentran en la zona son la series mesomediterráneas basófila y

silicícola de encina (*Quercus rotundifolia*) que ocupan el sur y centro de la región respectivamente. En el entorno de la Sierra de Guadarrama, las series supra-mediterráneas silicícolas de la encina y sub-húmedas del roble melojo (*Quercus pyrenaica*) se distribuyen desde los 800 m hasta los 1.700 m s.n.m. Por encima de los robledales aparecen los pinares albares que han sido favorecidos por el hombre a costa de los robledales (1.100–1.800 m s.n.m.). Más arriba nos encontramos con los pisos oro- y criomediterráneo cubiertos por piornales (*Cytisus purgans*), enebrales rastreros (*Juniperus nana*) y pastizales de *Festuca indigesta*. Aunque de modo desigual, todas las formaciones vegetales principales de la región han sido muestreadas y aparecen sintetizadas en la tabla 1. El clima, aunque globalmente es mediterráneo continental frío, muestra una apreciable variación paralela a la existente en la altitud, que va desde los 350 m s.n.m. en el sur del área de estudio a los 2.460 m s.n.m. en las cumbres de la Sierra de Guadarrama. Por ello, hacia el suroeste de la región las temperaturas se suavizan considerablemente en relación con las que se alcanzan en el entorno de la Sierra de Guadarrama, la meseta norte y los páramos del sureste (fig. 1).

Obtención de datos

La información en la que se basa este trabajo consiste en datos de abundancia de aves en las principales formaciones vegetales o tipos de paisajes existentes en la región de estudio. Estos datos se han extraído de la literatura o han sido obtenidos por los autores de este trabajo durante los inviernos de 1995–2001 (ver referencias en la tabla 1). La aproximación utilizada sigue un muestreo estratificado en el cual se han tratado de representar todas las unidades ambientales existentes en la región. En total se han obtenido datos para 44 localidades/hábitats diferentes. El método del taxiado fue la forma de censo utilizada. Consiste en el registro de todas las aves vistas u oídas en dos bandas paralelas a cada lado de la trayectoria del observador. La anchura de estas bandas fue en todos los censos de 25 m.

Sólo se consideraron aquellos trabajos que cubrieron un mínimo de 10 hectáreas censadas (i.e., recorridos de censo de más de 2 km). Algunas de las referencias bibliográficas consideradas expresaban las densidades de las especies en forma de índices kilométricos de abundancia, en los que se incluyen todas las aves observadas por kilómetro recorrido sin imponer distancias límites de observación. Para poder expresar estos valores en densidades equiparables a las ofrecidas mediante los taxiados, se emplearon índices de detectabilidad basados en el porcentaje de individuos que en recorridos lineales de censo se veían sin considerar ningún límite transversal de detección, en relación con las aves contabiliza-

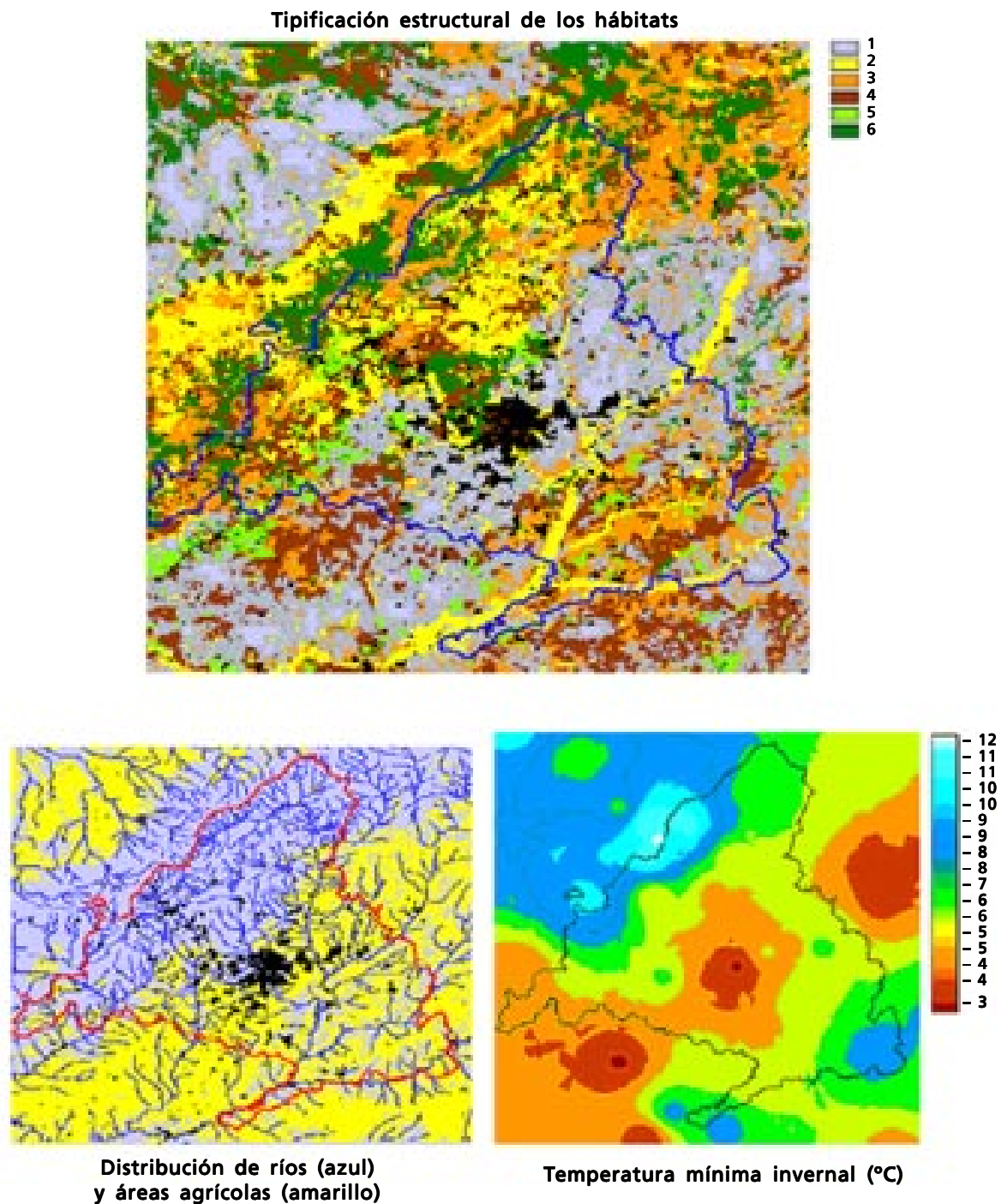


Fig. 1. Variación geográfica de algunas características ambientales de la región de estudio. Códigos de la tipificación estructural de hábitats: 1. Áreas con muy poca cobertura vegetal o desprovistas de ella; 2. Formaciones herbáceas; 3. Formaciones arbustivas; 4. Formaciones ecotónicas con presencia de arbolado disperso; 5. Bosques poco maduros (altura del arbolado < 6 m); 6. Bosques maduros. (En negro se representan las áreas urbanas.)

Fig. 1. Geographical variation of several environmental variables in the study region. Codes of structural typification of the habitats: 1. Areas with very scarce or no vegetation cover; 2. Grasslands; 3. Shrublands; 4. Ecotonic habitats with sparse trees; 5. Young forests (tree height < 6 m); 6. Mature forests. (Urban areas are represented in black.)

Table 1. Densities (birds/10 ha) of species in the main habitats of the study region. Census data have been obtained by the authors of the paper and from literature published (CARRASCAL, 1988; CARRASCAL et al., 2000; MONREAL, 1986; POTTI, 1985a, 1985b; SANTOS et al., 1983, 1985; TELLERIA et al., 1988): Ha (Ha censused), Latitud and longitud (Latitude and longitude, in degrees), Estructura (index of structural complexity, 1-lacking or very sparse vegetation cover, 7-mature forests with tree height > 12 m), Agricola (agricultural use), Agua (presence of water-pools, streams, rivers), Roca (rocky outcrops), Conifera (coniferous trees), Deciduos (deciduous trees) and Esclerofilos (evergreen trees) (values 0-1 for codify the absence (0)-presence (1) of these structural characteristics of these habitats. Winter diet of species: DP. Main diet; DS. Second compound; DT. Other foods consumed (A. Animal component; AV. Animal component-vertebrates; AI. Animal component-invertebrates; F. Fruits; S. Seeds; V. Other plant components). Habitats: Or. Subalpine rocky areas and grasslands; RoM. Montane rocky areas; CMN. Croplands (mainly ploughed fields) of the Northern Plateau; CMS. Croplands (mainly ploughed fields) of the Southern Plateau; ErMN. Wastelands of the Northern Plateau; PaMN. Pasturelands of the Northern Plateau; PaMS. Pasturelands of the Southern Plateau; PrSa. Subalpine grasslands; Re. Shrublands of Retama sphaerocarpa; JB. Shrublands of Cistus ladanifer; JM. Montane shrublands of Cistus laurifolius; Br. Heathlands; CaMS. Farmlands of the Southern Plateau; PiJv. Young reforestations of Pinus sylvestris; DhC. Cultivated parklands of holm-oak (Quercus rotundifolia); Dh. Parklands of holm-oak; Fr. Parklands of ash trees; SfMN. Riverine woods of the Northern Plateau; SfMS. Riverine woods of the Southern Plateau; EnMS. Holm-oak woods; SaMN. Juniper woods Juniperus thurifera; Rb. Pyrenean-oak woods (Quercus pyrenaica); Pi. Pine woods (Pinus sylvestris); PiSa. Subalpine pine woods (Pinus sylvestris); * Strictly wintering species in the study region; + Species observed outside the census belts.

| Medio | | | | | | | | | | | | Dieta | | |
|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|----|----|
| CaMS | PiJv | DhC | Dh | Fr | SfMN | SfMS | EnMS | SaMN | Rb | Pi | PiSa | DP | DS | DT |
| 33 | 95 | 59 | 145 | 43 | 250 | 130 | 190 | 29 | 176 | 200 | 289 | | | |
| 40,38 | 41,13 | 40,38 | 40,40 | 41,07 | 41,30 | 40,49 | 40,53 | 41,15 | 40,99 | 40,97 | 40,80 | | | |
| 4,25 | 3,22 | 4,12 | 4,18 | 3,88 | 3,80 | 3,68 | 4,04 | 3,72 | 3,53 | 3,61 | 4,02 | | | |
| 3,0 | 3,5 | 4,0 | 4,0 | 4,0 | 5,0 | 4,7 | 5,0 | 5,0 | 5,7 | 6,8 | 6,5 | | | |
| 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | | | |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | | | |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | | | |
| 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | | | |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | | | |
| 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | | | |
| 705 | 1.575 | 580 | 625 | 1.150 | 1.000 | 607 | 682 | 1.150 | 1.317 | 1.513 | 1.769 | | | |
| + | - | - | - | - | - | - | 0,03 | - | - | - | - | AV | | |
| - | 0,30 | 0,4 | 0,28 | - | 1,05 | 1,47 | 2,07 | - | 2,93 | 0,62 | 0,37 | AI | S | |
| 1,8 | - | 2,0 | 2,88 | - | 0,90 | - | - | - | - | - | - | S | AI | |
| - | - | - | - | - | - | 0,04 | - | - | - | - | - | AV | AI | |
| 0,3 | - | 0,6 | 0,27 | - | 1,05 | 1,13 | 0,05 | - | - | - | - | S | V | |
| - | - | - | - | - | 0,78 | - | - | - | - | - | - | V | | |
| 6,0 | - | 2,7 | 0,22 | - | 0,04 | 0,56 | - | - | - | - | - | AI | S | |
| - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | AI | S | |
| + | - | 0,1 | 0,07 | - | - | 0,01 | 0,04 | - | - | - | - | AV | | |
| - | - | 0,6 | 0,87 | - | 0,39 | - | 0,19 | - | - | - | - | S | | |
| 2,0 | - | 1,8 | 3,31 | 35,6 | 7,58 | 1,31 | 0,74 | - | 0,05 | 0,49 | - | S | | |
| - | - | - | - | - | - | 0,35 | - | - | - | - | - | S | V | |
| - | - | - | - | 7,7 | - | - | - | - | 0,15 | 7,13 | 1,54 | S | V | |
| - | - | 0,1 | 0,05 | 0,7 | 0,70 | 0,91 | 0,28 | 0,3 | 0,62 | 1,30 | 0,93 | AI | | |
| - | - | - | - | - | 0,04 | 1,02 | - | - | - | - | - | AI | | |

| Medios | | | | | | | | | | | | | Dieta | | |
|--------|------|------|-------|-----|-------|-------|------|------|------|------|------|----|-------|----|--|
| CaMS | PiJv | DhC | Dh | Fr | SfMN | SfMS | EnMS | SaMN | Rb | Pi | PiSa | DP | DS | DT | |
| - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 0,40 | - | AI | | | |
| - | - | - | - | - | - | 0,28 | - | - | - | - | - | AI | | | |
| - | - | - | + | - | - | - | - | - | - | + | - | S | V | | |
| - | - | - | - | - | - | 0,99 | - | - | - | - | - | S | | | |
| - | - | - | - | - | 0,08 | - | - | - | - | + | - | S | | | |
| - | - | 53,8 | 11,05 | - | - | 6,48 | 2,02 | - | - | - | - | S | | | |
| - | - | 0,8 | 0,93 | - | - | 6,24 | 0,66 | - | - | - | - | S | A | V | |
| - | - | 0,0 | 0,00 | - | 0,74 | 0,01 | 0,26 | - | 1,27 | 0,16 | 0,12 | S | A | V | |
| - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 0,12 | A | V | S | |
| - | - | 0,7 | 2,63 | - | - | 1,14 | 1,65 | - | - | - | - | AI | F | V | |
| - | - | - | - | - | - | 0,03 | 0,05 | - | 0,04 | 0,37 | 0,20 | AI | | | |
| 0,3 | 0,22 | - | - | 2,3 | 0,20 | 3,50 | - | 2,4 | 0,12 | - | - | S | V | | |
| 2,4 | 0,10 | - | - | - | 1,80 | 1,35 | - | - | 0,02 | - | - | S | AI | | |
| - | - | - | - | - | 0,43 | 0,03 | - | - | - | - | - | S | | AI | |
| - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | S | AI | | |
| 3,9 | 0,10 | 2,1 | 3,07 | 0,5 | 0,12 | 6,84 | 3,39 | 0,7 | 0,06 | 0,02 | 0,03 | AI | F | | |
| 0,0 | - | - | - | - | - | - | 0,01 | - | - | - | - | AI | AV | | |
| 19,9 | 0,41 | 3,0 | 2,82 | - | 15,78 | 29,87 | 2,80 | - | 0,83 | 0,77 | 4,18 | S | AI | | |
| - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 0,03 | S | | AI | |
| - | - | - | - | - | - | + | - | - | - | - | - | V | | | |
| - | - | - | 0,37 | - | 0,66 | 0,03 | - | - | - | - | - | S | AI | | |
| 5,1 | - | 0,7 | 0,83 | 3,3 | 0,12 | 0,02 | - | - | - | - | - | S | AI | | |
| - | - | - | - | - | - | 0,09 | - | - | - | - | - | AI | | | |
| - | - | - | - | - | - | + | - | - | - | - | - | V | AI | | |
| - | 0,11 | - | 0,00 | - | - | 0,10 | 0,02 | - | 0,00 | - | - | S | AI | | |
| - | - | - | - | - | - | 1,15 | - | - | - | - | - | AI | | | |
| 0,6 | - | 0,1 | 0,06 | 0,2 | - | 0,12 | 0,05 | 0,3 | 0,05 | - | - | AI | | | |
| - | 0,10 | - | - | - | - | - | - | - | - | 1,65 | 4,44 | S | | | |
| 0,8 | - | 1,4 | 0,41 | - | - | - | 0,07 | - | 0,08 | - | - | S | AI | | |
| - | - | - | - | - | 0,39 | - | - | - | - | - | - | S | | | |
| 0,3 | - | - | 0,77 | - | 0,16 | 5,93 | - | - | - | - | - | S | | AI | |
| + | - | - | - | - | - | + | - | - | - | - | - | AV | | | |
| - | - | - | - | - | - | 0,21 | - | - | - | - | - | AI | S | F | |
| 1,7 | - | 0,3 | 0,47 | - | 0,08 | 2,00 | 0,07 | - | - | - | - | AI | | | |
| - | - | - | - | - | + | 1,58 | - | - | - | 0,04 | - | AI | | | |
| - | - | - | - | - | - | 0,21 | - | - | - | - | - | AI | | | |
| - | 3,25 | - | - | - | - | - | - | 2,1 | - | 9,92 | 9,52 | AI | S | | |
| 1,4 | 0,21 | 1,5 | 0,91 | 0,9 | 0,98 | 3,93 | 2,16 | 1,7 | 5,29 | - | 0,15 | AI | S | F | |
| - | 0,30 | - | - | - | - | - | - | 1,4 | 0,26 | 3,88 | 2,88 | AI | S | | |
| 3,6 | 0,62 | 1,0 | 1,22 | 3,3 | 0,70 | 4,79 | 2,30 | - | 2,05 | 0,25 | 1,78 | AI | S | | |
| 2,1 | - | 0,8 | 2,59 | - | - | 41,44 | - | - | 0,01 | - | - | S | | AI | |

Tabla 1. (Cont.)

| | Medios | | | | | | | | | | | |
|--------------------------------|--------|-----|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| | Or | RoM | CMN | CMS | ErMN | PaMN | PaMS | PrSa | Re | JB | JM | Br |
| <i>Passer hispaniolensis</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Passer montanus</i> | - | - | 1,13 | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Petronia petronia</i> | - | - | - | - | 2,10 | 1,4 | - | 1,4 | - | - | - | - |
| <i>Phoenicurus ochruros</i> | - | 3,7 | - | 0,29 | - | - | 2,3 | - | 1,8 | - | - | - |
| <i>Phylloscopus collybita</i> | - | - | - | 0,95 | - | - | 0,2 | - | 1,2 | - | 0,07 | - |
| <i>Pica pica</i> | - | - | - | 0,84 | 0,19 | - | 3,0 | - | 4,4 | - | - | - |
| <i>Picus viridis</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | 0,8 | - | - | - |
| <i>Prunella collaris</i> | + | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Prunella modularis</i> | 0,3 | - | - | - | - | - | - | 3,6 | - | 0,95 | 0,81 | 0,17 |
| <i>Pyrrhocorax pyrrhocorax</i> | + | 2,3 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Regulus ignicapillus</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 0,06 | - |
| <i>Regulus regulus</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Remiz pendulinus</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Saxicola torquata</i> | - | 1,3 | - | 0,28 | - | - | 5,0 | 2,2 | 0,5 | 0,21 | 0,07 | - |
| <i>Scolopax rusticola</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Serinus citrinella</i> | 0,5 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 0,20 | - |
| <i>Serinus serinus</i> | - | - | - | 0,08 | - | - | 9,2 | - | 10,5 | - | - | - |
| <i>Sitta europaea</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Streptopelia decaocto</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Sturnus unicolor</i> | - | - | 0,63 | 0,06 | 5,18 | - | 12,6 | - | 0,3 | - | - | - |
| <i>Sturnus vulgaris*</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Sylvia atricapilla</i> | - | - | - | - | - | - | 0,2 | - | - | - | - | - |
| <i>Sylvia melanocephala</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | 0,3 | - | - | - |
| <i>Sylvia undata</i> | - | 4,7 | - | 0,19 | 0,19 | 0,3 | - | - | 0,3 | 0,74 | 1,27 | 1,22 |
| <i>Troglodytes troglodytes</i> | - | 0,3 | - | - | - | - | 0,2 | - | - | - | - | - |
| <i>Turdus iliacus*</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Turdus merula</i> | - | - | - | 0,03 | - | - | 0,5 | - | 0,3 | 0,63 | 0,92 | 0,17 |
| <i>Turdus philomelos</i> | - | - | - | 0,58 | - | - | 3,0 | - | 0,1 | - | 0,06 | - |
| <i>Turdus pilaris*</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Turdus torquatus*</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Turdus viscivorus</i> | - | - | 0,08 | 0,05 | - | - | 1,4 | - | 0,1 | - | 0,12 | 0,17 |
| <i>Upupa epops</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | 0,2 | - | - | - |
| <i>Vanellus vanellus*</i> | - | - | 1,15 | 0,03 | 0,08 | - | 5,7 | - | - | - | - | - |

das dentro de las bandas de 25 m a cada lado del observador (datos propios). Las densidades de aves se expresaron en individuos/10 ha. No se incluyeron en el estudio las especies estrictamente acuáticas de lagunas y pantanos (Podicipedidae, Anatidae, etc), pues el método del taxiado no permite la estima correcta de sus abundancias relativas.

Cada uno de los censos obtenidos se caracterizó de acuerdo a unos atributos que, aunque básicos, permitieron una descripción estructural de equivalente calidad para todos ellos, a pesar de sus diversas procedencias. Para la localización de cada censo en la zona considerada, se consideraron sus coordenadas geográficas de latitud y longitud medias (medidas hasta la centésima

| Medios | | | | | | | | | | | | Dieta | | |
|--------|------|-----|------|-----|------|-------|------|------|------|------|------|-------|----|----|
| CaMS | PiJv | DhC | Dh | Fr | SfMN | SfMS | EnMS | SaMN | Rb | Pi | PiSa | DP | DS | DT |
| - | - | - | - | - | - | 0,42 | - | - | - | - | - | S | AI | |
| - | - | - | - | - | 0,20 | 2,51 | - | - | - | - | - | S | AI | |
| - | - | - | 0,01 | 1,4 | - | - | - | - | - | - | - | S | F | |
| 0,9 | - | 0,1 | 0,55 | - | 0,08 | 0,35 | 0,08 | - | - | - | - | AI | | V |
| 3,9 | - | 0,3 | 0,64 | - | 0,04 | 11,17 | 0,62 | - | 0,02 | 0,20 | - | AI | | |
| 3,8 | - | 1,2 | 2,74 | 0,7 | 0,35 | 4,87 | 2,80 | - | 0,03 | - | - | A | S | V |
| - | - | 0,0 | 0,03 | - | 0,20 | 0,24 | 0,04 | - | 0,06 | 0,00 | - | AI | | |
| - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | AI | S | |
| - | 1,07 | 0,1 | - | - | - | 0,59 | 0,37 | - | 0,64 | - | - | S | AI | F |
| - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | AI | S | |
| 0,2 | 0,03 | 0,4 | 0,34 | - | 0,35 | 0,37 | 4,05 | 10,0 | 0,46 | 0,80 | 0,06 | AI | | |
| - | 1,69 | - | - | - | - | 0,27 | - | - | - | 2,97 | 2,27 | AI | | S |
| - | - | - | - | - | - | + | - | - | - | - | - | V | AI | |
| 0,9 | - | 0,1 | 0,03 | - | - | 0,61 | 0,02 | - | - | - | - | AI | | |
| - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 0,02 | - | AI | | |
| - | - | - | - | - | - | - | - | - | 0,02 | 1,27 | 1,32 | S | V | |
| 19,8 | - | 3,4 | 1,86 | - | 0,27 | 4,63 | 0,23 | - | - | 0,04 | - | S | | V |
| - | 0,10 | - | - | 0,2 | - | - | 0,02 | - | 0,68 | 0,50 | 1,28 | AI | S | |
| 0,2 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | S | V | |
| 13,7 | - | 0,7 | 0,66 | - | 1,17 | 2,19 | 0,32 | - | - | - | - | S | AI | F |
| - | - | - | - | - | - | 0,34 | - | - | - | - | - | S | F | AI |
| 0,6 | - | - | - | - | - | 2,66 | - | - | - | - | - | F | V | AI |
| 1,4 | - | 0,1 | 0,30 | - | - | 0,03 | 0,05 | - | - | - | - | AI | F | |
| 0,2 | 0,98 | 0,1 | 0,34 | - | - | - | 1,14 | 0,3 | - | - | - | AI | | F |
| 0,2 | 0,10 | 0,1 | - | - | 0,55 | 0,88 | 0,03 | 0,3 | 0,03 | 0,28 | 0,03 | AI | | |
| - | - | - | - | 0,7 | 1,02 | 0,92 | - | 2,1 | 0,03 | 0,05 | - | F | AI | V |
| 1,1 | 0,31 | 0,9 | 1,12 | 0,5 | 0,70 | 5,81 | 1,03 | 1,4 | 0,41 | 0,17 | 0,18 | F | AI | V |
| 5,7 | - | 0,1 | 0,74 | 0,2 | 0,51 | 9,98 | 0,16 | 22,8 | 0,02 | - | - | AI | F | V |
| - | - | - | - | - | 0,27 | - | - | - | - | 0,05 | - | AI | F | V |
| - | - | - | - | - | - | - | - | 2,8 | - | - | - | F | AI | V |
| - | - | 0,1 | 0,15 | 1,6 | 0,23 | 0,08 | 0,09 | 12,4 | 0,21 | 0,24 | 0,05 | F | AI | V |
| - | - | 0,1 | 0,07 | - | - | - | 0,03 | - | - | - | - | AI | | |
| - | - | - | 0,10 | - | - | - | 0,03 | - | - | - | - | AI | | |

de grado más cercana) así como su altitud media s.n.m. (expresada en m). Respecto a la caracterización vegetal, las áreas censadas se clasificaron de acuerdo a una escala que las ordena en un gradiente de complejidad estructural de la vegetación, tanto en términos de desarrollo vertical, como de volumen. A continuación se describen sucintamente las siete categorías consideradas:

1. Suelos casi o totalmente desprovistos de cubierta vegetal importante (p.e., roquedos, terrenos arados).

2. Medios cuya cobertura vegetal consiste en herbáceas o pequeños caméfitos de muy poco porte (menos de 25 cm de altura; p.e., pastizales, eriales).

3. Matorrales de diferentes tipos con una altura

de la vegetación comprendida entre 25 cm y 1 m en promedio (p.e., retamares, jarales, piornales).

4. Formaciones arboladas abiertas con árboles que en promedio no superan los 6 m de altura (p.e., dehesas de fresnos o encinas).

5. Bosques jóvenes con árboles de menos de 6 m de altura (p.e., encinares ralos, robledales/ pinares jóvenes, sabinas).

6. Bosques cuyos árboles no sobrepasan los 12 m de altura media (la mayoría de los melojares, algunos montes de encina no adehesados, muchos pinares de repoblación).

7. Masas boscosas densas y maduras, compuestas por árboles que superan los 12 m de altura (p.e., pinares maduros).

Por último, se codificaron cuatro variables de tipo categórico que recogían el tipo de arbolado predominante (distinguiendo entre caducifolios [robles, fresnos, y especies ribereñas], esclerófilos [encinas], o coníferas [pinos y sabinas]), la presencia/ausencia patente de agua (en forma de ríos, arroyos o charcas), la presencia/ausencia importante de roca desnuda en el paisaje, y si el medio se veía o no sometido a algún tipo de uso agrícola (campos de labor, campiñas, o dehesas cultivadas).

Análisis de datos

A partir de los datos de censo se han construido cuatro variables sintéticas que describen la avifauna: densidad total de aves, riqueza de especies, diversidad (utilizando el índice de Shannon y trabajando con logaritmos neperianos), e índice del estatus de conservación a escala europea. La riqueza de especies se ha expresado como número de especies observadas con una densidad igual o superior a 0,5 aves/10 ha; de este modo se evita que las localidades con más superficie de censo aporten más especies por el mero hecho de una mayor intensidad de muestreo, y se excluyen del análisis las especies accidentales que pueden aparecer por puro azar con bajísimas abundancias. Para el índice del estatus de conservación a escala europea se han utilizado las categorías SPEC de TUCKER & HEATH (1994), pero ordenadas de modo inverso; esto es, los códigos SPEC se han reordenado de 4 (categoría SPEC 2) a 1 (sin categoría SPEC; i.e., especies para las que se considera que no existen problemas de conservación; no se ha considerado la categoría SPEC 1 al no haberse obtenido datos cuantitativos para las especies de este grupo en la región de estudio: *Aquila heliaca* y *Otis tarda*). Con el objeto de que no tuviesen más influencia las especies más abundantes que las más escasas, la ponderación se llevó a cabo considerando el patrón de variación de la abundancia de cada especie a través de los 44 medios censados. Esto es, la densidad de cada especie se escaló de 0 a 10 para cada especie, dando el valor de 0 a la densidad de 0 aves/10 ha, y el valor 10 a la máxima densidad observada en la región. Estos valores de abundancia relativa fueron multiplica-

dos por los índices SPEC recodificados de 1 (ninguna amenaza) a 4 (apreciables problemas de conservación).

Además, se estimó la densidad total de aves estrictamente invernantes en la región de estudio (ver tabla 1), y la densidad de aves atendiendo a su adscripción a tres grupos tróficos principales: aves principalmente granívoras, frugívoras e insectívoras (ver tabla 2).

Los parámetros sinecológicos anteriormente citados fueron analizados mediante regresión múltiple utilizando modelos generales lineales. Las densidades, la riqueza de especies y el índice SPEC ponderado se transformaron logarítmicamente con el objeto de que los residuos de los modelos de regresión no se desviasen de la normal. El efecto del contagio espacial derivado de la diferente proximidad / lejanía de las muestras (i.e., efecto geográfico) fue analizado mediante polinomios de las coordenadas geográficas latitud-longitud (LEGENDRE, 1993). Las coordenadas geográficas fueron llevadas a una nueva escala con variación entre 0 y 1 en la dimensión geográfica que más variaba (latitud), recalculando el rango de variación para la otra dimensión geográfica (0 a 0,62 para la longitud). De este modo se evitan problemas analíticos al trabajar con regresión múltiple utilizando términos polinomiales. Debido a que las respuestas de las aves a la altitud y estructura de la vegetación no tienen por qué ser lineales, estas dos variables fueron introducidas en los modelos de regresión utilizando sus términos lineales y cuadráticos. Las variables que codificaban la presencia de agua, suelo agrícola y el tipo de arbolado se introdujeron como variables "dummy" codificadas como 0-1.

Los modelos de regresión múltiple que incluían todos los efectos (los términos polinomiales de la latitud-longitud, y los términos lineales y cuadráticos de la altitud y complejidad estructural de la vegetación, y las variables "dummy") fueron reducidos mediante la técnica "backward" de regresión por pasos (STATSOFT, 1999). Cuando los resultados obtenidos mediante este procedimiento (i.e., identidad de las variables significativas seleccionadas) no eran coincidentes con los obtenidos con el procedimiento "forward", entonces se llevaron a cabo regresiones por "best subsets" (utilizando el coeficiente C_p de Mallows), anotándose las variables que aparecían más veces como significativas en el grupo de 20 regresiones que proporcionaban mayores índices de Mallows. Con estas variables, y para evaluar la consistencia de su significación, se repitieron los análisis "forward" y "backward", obteniéndose ya mediante ambos procedimientos de regresión por pasos una selección de las mismas variables. La magnitud de los efectos retenidos por cada variable seleccionada significativamente en el modelo de regresión (i.e., varianza explicada) se computó dividiendo las sumas de cuadrados de cada efecto entre la suma de cuadrados total de los datos para cada variable.

Las densidades de cada una de las especies no mostraron distribuciones normales, ni siquiera considerando transformaciones de los datos originales. Esto es debido a que las distribuciones de la abundancia de las especies contienen muchos valores cero (ausencia de la especie), y cuando las especies están presentes hay muchos censos con bajas densidades y muy pocos con abundancias elevadas. Por tanto, para analizar la variación en la abundancia de cada una de las especies se ha utilizado una familia de análisis relacionada con los modelos generalizados aditivos: los árboles de regresión ("tree regression analysis"). En síntesis, éste es un procedimiento dicotómico de búsqueda de estructura en los datos de una variable dependiente en función de varias variables independientes. Esto es, primero se obtiene una división en dos grupos de los datos que maximiza la diferencia entre las unidades muestrales. Dentro de cada uno de estos grupos se busca otra dicotomía y así sucesivamente. Se considera que una dicotomía es significativa si la devianza residual en el proceso de dicotomización difiere de la χ^2 esperada a $p = 0,05$ con 1 grado de libertad. Los árboles de regresión fueron obtenidos mediante S-PLUS 2000 (MATHSOFT, 1999).

Se consideraron 12 variables para caracterizar a grandes rasgos la distribución, abundancia y preferencias de hábitat de las distintas especies. En la tabla 2 se muestran, para cada una de las 72 especies analizadas, sus porcentajes de presencia, sus densidades máximas (como la media de las tres densidades máximas distintas de cero), y los valores medios en las variables descriptoras de las 44 localidades censadas (i.e. complejidad estructural del medio, altitud, uso agrícola, presencia/ausencia patente de agua, presencia/ausencia patente de roca y tipo de arbolado predominante de entre coníferas, caducifolios o esclerófilos). Estos valores fueron ponderados en función de la densidad alcanzada por cada especie en cada uno de los censos. Además, con el fin de ilustrar la valencia ecológica invernal de las especies se calcularon dos valores de amplitud. Uno hizo referencia a la amplitud de hábitat, mientras que el otro se refirió a la amplitud de distribución altitudinal. Ambos fueron obtenidos a partir del siguiente índice:

$$\text{Amplitud} = \frac{-\sum p_i \cdot \ln p_i}{\ln a}$$

donde p_i es la proporción con que esa especie aparece en la unidad i , y a es el número total de unidades ambientales distinguidas. En el caso del índice de amplitud de hábitat, las unidades corresponden a las 24 grandes formaciones vegetales consideradas en la tabla 1, mientras que en el caso del índice de amplitud altitudinal se trabaja con cinco intervalos de altitud s.n.m.: 0–500 m, 501–1.000 m, 1.001–1.500 m, 1.501–2.000 m, y > 2.000 m (en cada uno de ellos se calculó la densidad media

que tenía cada especie considerando la inclusión de cada uno de los 44 medios censados en las bandas altitudinales anteriores).

Para identificar patrones sintéticos de covariación de estos rasgos en el conjunto de las 72 especies, se realizó un análisis de las componentes principales con los datos de la tabla 2, simplificando la solución factorial mediante la rotación "varimax" (STATSOFT, 1999).

La relación existente entre el estatus de conservación a escala europea (inverso de los índices SPEC; ver más arriba) y los factores autoecológicos definidos por el análisis de las componentes principales efectuado con los datos de la tabla 2, se llevó a cabo mediante regresión múltiple utilizando un modelo generalizado lineal. La variable dependiente (valores 1–4 relacionados inversamente con los índices SPEC) fue analizada considerándola como multinomial ordinal, utilizando la transformación "lógit" como función de vínculo (STATSOFT, 1999).

Los modelos de regresión descriptores en nuestras 44 localidades de censo de los parámetros sincológicos considerados (i.e., densidad de aves, riqueza y diversidad de especies, e índice ponderado de SPEC) sirvieron para construir, mediante extrapolación, mapas que predijeran el valor que tendrían dichos parámetros en toda la región de estudio. Utilizando el programa IDRISI 32 (EASTMAN, 2001) se construyeron mapas digitales para la región de estudio en formato "raster" a una resolución de 500 m (cuadrículas de 500 m de lado). Dicha cartografía fue elaborada individualmente para cada una de las variables que aparecieron como significativas en los modelos elaborados con los árboles de regresión. Para la latitud y longitud se crearon sendos mapas en los cuales el valor de cada píxel de 500 m correspondía con el de estas variables espaciales. En el caso de la altitud, se construyó un modelo digital del terreno a esa resolución a partir de la cartografía digital 1:200.000 proporcionada por el servicio cartográfico de la Comunidad de Madrid (equidistancia = 20 m). Para ello se utilizó el módulo INTERCON, el cual permite interpolar un modelo digital del terreno a partir de un conjunto de líneas vectoriales previamente *rasterizadas*. La presencia de ríos en cada píxel (variable binomial, 1/0) se obtuvo a partir de la misma cartografía mencionada anteriormente, *rasterizando* las líneas vectoriales correspondientes a los cursos de agua. Para la complejidad estructural de la vegetación se utilizó la cartografía "raster" de usos del suelo proporcionada por la European Environment Agency (CORINE programme 1985–1990). Los 44 usos del suelo enumerados en esta cartografía se redujeron a 6 equiparables con las distintas categorías de complejidad estructural de la vegetación empleadas para caracterizar las localidades censadas (ver más arriba). Debido a que los usos del suelo de CORINE no permiten distinguir la séptima categoría de complejidad estructural (masas boscosas densas y maduras, compuestas

Tabla 2. Resultados medios de preferencias de hábitat, densidad y valencia ecológica obtenidos para las 72 especies que estuvieron presentes en, al menos, dos localidades de censo. Los valores proporcionados hacen referencia a las medias ponderadas considerando las características de las localidades de censo y las densidades que en ellas alcanzaban cada una de las especies. También se proporcionan los valores medios para las 44 localidades de censo: % Pres. Porcentaje de localidades en los que la especie estuvo presente; Dmax. Promedio de las tres densidades máximas distintas de cero; ICE. Índice medio de complejidad estructural de los hábitats ocupados (1=suelos casi o totalmente desprovistos de cubierta vegetal importante, 7=bosques maduros con altura media del arbolado superior a los 12 m); Altm. Altitud media de distribución en m; AHab. Amplitud de hábitat considerando las 24 formaciones vegetales de la tabla 1; Aalt. Amplitud de distribución altitudinal considerando 5 bandas altitudinales de 500 m; Agr. Agrícola (uso agrícola, 0=no, 1=total); A. Agua (presencia de agua en forma de arroyos, ríos o zonas encharcadas; 0=no, 1=sí); Rc. Roca (presencia de roquedos, 0=no, 1=sí); Co. Coníferas (presencia de coníferas como arbolado dominante, 0=no, 1=sí); De. Deciduos (presencia de árboles caducifolios como arbolado dominante, 0=no, 1=sí); Esc. Esclerófilos (presencia de encinas como arbolado dominante, 0=no, 1=sí).

Table 2. Habitat preferences of the 72 species that were present in at least two census localities. Values shown for species represent weighed averages of variables considering the characteristics of the 44 census localities and densities measured on them. Average values for the 44 census localities are also shown: % Pres. Percentage of localities (n = 44) where the species was present; Dmax. Average of the three highest densities (not zero); ICE. An index of average structural complexity of preferred habitats (from 1-sparsely vegetated areas, to 7-mature forests; weighted mean considering bird densities); Altm. Weighted average of altitudinal distribution; AHab. Habitat width; Aalt. Altitudinal width; Agr. Agricultural use of occupied habitats (0=no, 1=yes; weighted mean considering bird densities); A. Presence of water (streams, rivers, flooded areas; 0=no, 1=yes; weighted mean considering bird densities); Rc. Presence of rocky areas (0=no, 1=yes; weighted mean considering bird densities); Co. Dominant presence of coniferous trees (0=no, 1=yes; weighted mean considering bird densities); De. Dominant presence of deciduous trees (0=no, 1=yes; weighted mean considering bird densities); Esc. Dominant presence of mediterranean evergreen trees (0=no, 1=yes; weighted mean considering bird densities).

| | %Pres | Dmax | ICE | Altm | AHab | Aalt | Agr | A | Rc | Co | De | Esc |
|------------------------------|-------|-------|-----|-------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| Promedio localidades | | | 3,9 | 1.155 | | | 0,16 | 0,20 | 0,07 | 0,25 | 0,18 | 0,11 |
| <i>Accipiter nisus</i> | 7 | 0,07 | 3,5 | 1.140 | 0,31 | 0,47 | 0,17 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,23 |
| <i>Aegithalos caudatus</i> | 32 | 3,57 | 5,4 | 1.110 | 0,52 | 0,78 | 0,02 | 0,23 | 0,00 | 0,19 | 0,60 | 0,20 |
| <i>Alauda arvensis</i> | 25 | 17,35 | 1,4 | 846 | 0,34 | 0,59 | 0,86 | 0,03 | 0,00 | 0,00 | 0,01 | 0,07 |
| <i>Alectoris rufa</i> | 30 | 2,91 | 2,8 | 752 | 0,77 | 0,36 | 0,31 | 0,40 | 0,18 | 0,00 | 0,30 | 0,07 |
| <i>Anthus pratensis</i> | 32 | 7,81 | 2,3 | 713 | 0,68 | 0,28 | 0,52 | 0,39 | 0,04 | 0,00 | 0,04 | 0,08 |
| <i>Anthus spinoletta</i> | 5 | 0,77 | 2,5 | 1.729 | 0,06 | 0,11 | 0,06 | 0,94 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Buteo buteo</i> | 18 | 0,08 | 3,6 | 649 | 0,74 | 0,00 | 0,35 | 0,11 | 0,00 | 0,00 | 0,05 | 0,57 |
| <i>Carduelis cannabina</i> | 32 | 25,35 | 1,3 | 1.002 | 0,24 | 0,37 | 0,87 | 0,06 | 0,01 | 0,00 | 0,00 | 0,02 |
| <i>Carduelis carduelis</i> | 41 | 15,49 | 4,1 | 1.020 | 0,47 | 0,38 | 0,09 | 0,21 | 0,00 | 0,03 | 0,76 | 0,11 |
| <i>Carduelis chloris</i> | 5 | 0,52 | 4,4 | 658 | 0,33 | 0,00 | 0,00 | 1,00 | 0,00 | 0,00 | 1,00 | 0,00 |
| <i>Carduelis spinus</i> | 20 | 12,72 | 6,3 | 1.376 | 0,36 | 0,37 | 0,00 | 0,66 | 0,00 | 0,81 | 0,19 | 0,00 |
| <i>Certhia brachydactyla</i> | 43 | 2,03 | 6,1 | 1.263 | 0,61 | 0,74 | 0,01 | 0,42 | 0,00 | 0,58 | 0,38 | 0,04 |
| <i>Cettia cetti</i> | 9 | 1,28 | 4,4 | 594 | 0,46 | 0,05 | 0,00 | 1,00 | 0,00 | 0,00 | 0,80 | 0,00 |
| <i>Cisticola juncidis</i> | 7 | 1,02 | 3,3 | 644 | 0,56 | 0,00 | 0,00 | 1,00 | 0,00 | 0,00 | 0,27 | 0,00 |
| <i>Columba livia</i> | 5 | 1,99 | 4,2 | 590 | 0,33 | 0,00 | 0,00 | 0,75 | 0,25 | 0,00 | 0,75 | 0,00 |
| <i>Columba palumbus</i> | 18 | 26,65 | 4,2 | 588 | 0,32 | 0,00 | 0,59 | 0,21 | 0,00 | 0,00 | 0,21 | 0,75 |
| <i>Corvus corax</i> | 9 | 0,21 | 5,7 | 1.848 | 0,31 | 0,49 | 0,00 | 0,21 | 0,23 | 0,77 | 0,00 | 0,00 |

Tabla 2. (Cont.)

| | %Pres | Dmax | ICE | Altm | AHab | Aalt | Agr | A | Rc | Co | De | Esc |
|-------------------------------|-------|-------|-----|-------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| <i>Corvus corone</i> | 32 | 1,77 | 5,1 | 1.210 | 0,57 | 0,52 | 0,13 | 0,10 | 0,00 | 0,14 | 0,59 | 0,07 |
| <i>Corvus monedula</i> | 23 | 8,44 | 4,0 | 631 | 0,62 | 0,19 | 0,09 | 0,61 | 0,15 | 0,00 | 0,60 | 0,10 |
| <i>Cyanopica cyana</i> | 16 | 13,89 | 4,1 | 866 | 0,26 | 0,00 | 0,01 | 0,07 | 0,00 | 0,00 | 0,07 | 0,86 |
| <i>Dendrocopos major</i> | 14 | 0,75 | 6,8 | 1.548 | 0,27 | 0,41 | 0,00 | 0,03 | 0,00 | 0,88 | 0,08 | 0,04 |
| <i>Emberiza cia</i> | 39 | 4,96 | 3,7 | 890 | 0,66 | 0,62 | 0,03 | 0,47 | 0,18 | 0,12 | 0,55 | 0,00 |
| <i>Emberiza cirius</i> | 14 | 2,76 | 3,7 | 832 | 0,64 | 0,54 | 0,33 | 0,64 | 0,00 | 0,02 | 0,64 | 0,00 |
| <i>Emberiza citrinella</i> | 5 | 0,26 | 5,0 | 922 | 0,00 | 0,30 | 0,00 | 1,00 | 0,00 | 0,00 | 1,00 | 0,00 |
| <i>Erithacus rubecula</i> | 55 | 6,84 | 4,2 | 713 | 0,60 | 0,19 | 0,12 | 0,51 | 0,01 | 0,02 | 0,43 | 0,34 |
| <i>Falco tinnunculus</i> | 9 | 0,24 | 2,1 | 789 | 0,14 | 0,00 | 0,07 | 0,00 | 0,91 | 0,00 | 0,00 | 0,02 |
| <i>Fringilla coelebs</i> | 61 | 35,77 | 4,6 | 785 | 0,59 | 0,58 | 0,14 | 0,61 | 0,00 | 0,12 | 0,62 | 0,08 |
| <i>Galerida cristata</i> | 25 | 6,72 | 2,4 | 709 | 0,60 | 0,31 | 0,33 | 0,65 | 0,00 | 0,00 | 0,03 | 0,01 |
| <i>Galerida theklae</i> | 36 | 3,89 | 2,6 | 839 | 0,69 | 0,47 | 0,40 | 0,12 | 0,11 | 0,00 | 0,14 | 0,06 |
| <i>Gallinago gallinago</i> | 7 | 3,26 | 2,9 | 683 | 0,39 | 0,00 | 0,00 | 1,00 | 0,00 | 0,00 | 0,03 | 0,00 |
| <i>Gallinula chloropus</i> | 5 | 18,96 | 3,0 | 680 | 0,04 | 0,00 | 0,00 | 1,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Garrulus glandarius</i> | 14 | 0,19 | 3,7 | 1.031 | 0,47 | 0,54 | 0,00 | 0,53 | 0,00 | 0,37 | 0,54 | 0,09 |
| <i>Hirundo rupestris</i> | 5 | 4,72 | 2,7 | 782 | 0,32 | 0,00 | 0,00 | 0,36 | 0,64 | 0,00 | 0,36 | 0,00 |
| <i>Lanius excubitor</i> | 41 | 0,81 | 3,2 | 917 | 0,65 | 0,50 | 0,17 | 0,23 | 0,00 | 0,08 | 0,16 | 0,06 |
| <i>Loxia curvirostra</i> | 18 | 5,61 | 6,7 | 1.684 | 0,19 | 0,25 | 0,00 | 0,10 | 0,00 | 1,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Lullula arborea</i> | 18 | 0,97 | 3,5 | 883 | 0,74 | 0,57 | 0,59 | 0,18 | 0,00 | 0,00 | 0,06 | 0,50 |
| <i>Melanocorypha calandra</i> | 11 | 14,61 | 1,1 | 970 | 0,07 | 0,36 | 0,97 | 0,01 | 0,00 | 0,00 | 0,01 | 0,00 |
| <i>Miliaria calandra</i> | 23 | 11,73 | 3,3 | 701 | 0,61 | 0,44 | 0,35 | 0,61 | 0,00 | 0,00 | 0,43 | 0,02 |
| <i>Monticola solitarius</i> | 5 | 1,81 | 2,3 | 791 | 0,22 | 0,00 | 0,00 | 0,17 | 0,83 | 0,00 | 0,17 | 0,00 |
| <i>Motacilla alba</i> | 39 | 3,60 | 3,3 | 1.040 | 0,71 | 0,75 | 0,19 | 0,74 | 0,03 | 0,00 | 0,36 | 0,05 |
| <i>Motacilla cinerea</i> | 11 | 1,64 | 4,2 | 719 | 0,39 | 0,11 | 0,04 | 0,92 | 0,00 | 0,03 | 0,92 | 0,00 |
| <i>Oenanthe leucura</i> | 5 | 0,98 | 2,6 | 784 | 0,31 | 0,00 | 0,00 | 0,32 | 0,68 | 0,00 | 0,32 | 0,00 |
| <i>Parus ater</i> | 27 | 14,59 | 6,4 | 1.599 | 0,53 | 0,39 | 0,00 | 0,19 | 0,00 | 0,99 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Parus caeruleus</i> | 48 | 7,21 | 5,1 | 949 | 0,56 | 0,60 | 0,07 | 0,30 | 0,00 | 0,07 | 0,70 | 0,18 |
| <i>Parus cristatus</i> | 25 | 5,52 | 6,7 | 1.566 | 0,33 | 0,42 | 0,00 | 0,22 | 0,00 | 0,97 | 0,03 | 0,00 |
| <i>Parus major</i> | 61 | 5,39 | 4,8 | 973 | 0,81 | 0,75 | 0,11 | 0,33 | 0,01 | 0,20 | 0,51 | 0,14 |
| <i>Passer domesticus</i> | 18 | 65,85 | 4,2 | 556 | 0,38 | 0,00 | 0,19 | 0,79 | 0,00 | 0,00 | 0,60 | 0,02 |
| <i>Passer montanus</i> | 9 | 2,88 | 4,4 | 616 | 0,43 | 0,33 | 0,13 | 0,87 | 0,00 | 0,00 | 0,87 | 0,00 |
| <i>Petronia petronia</i> | 11 | 2,36 | 2,0 | 1.211 | 0,51 | 0,40 | 0,50 | 0,17 | 0,00 | 0,00 | 0,16 | 0,00 |
| <i>Phoenicurus ochruros</i> | 30 | 3,21 | 2,6 | 719 | 0,62 | 0,03 | 0,14 | 0,25 | 0,27 | 0,00 | 0,08 | 0,06 |
| <i>Phylloscopus collybita</i> | 39 | 13,39 | 4,2 | 629 | 0,60 | 0,08 | 0,13 | 0,78 | 0,00 | 0,01 | 0,62 | 0,04 |
| <i>Pica pica</i> | 45 | 7,54 | 3,9 | 657 | 0,72 | 0,11 | 0,17 | 0,41 | 0,00 | 0,00 | 0,33 | 0,24 |
| <i>Picus viridis</i> | 27 | 0,85 | 3,9 | 723 | 0,45 | 0,33 | 0,01 | 0,32 | 0,00 | 0,00 | 0,39 | 0,04 |
| <i>Prunella modularis</i> | 32 | 2,42 | 3,7 | 1.369 | 0,79 | 0,92 | 0,01 | 0,41 | 0,04 | 0,16 | 0,27 | 0,06 |
| <i>Regulus ignicapillus</i> | 45 | 6,20 | 5,1 | 1.042 | 0,61 | 0,74 | 0,02 | 0,05 | 0,00 | 0,50 | 0,10 | 0,39 |
| <i>Regulus regulus</i> | 23 | 5,34 | 6,5 | 1.551 | 0,41 | 0,41 | 0,00 | 0,20 | 0,00 | 0,97 | 0,03 | 0,00 |
| <i>Saxicola torquata</i> | 36 | 3,43 | 2,6 | 858 | 0,52 | 0,43 | 0,11 | 0,73 | 0,08 | 0,00 | 0,11 | 0,01 |

Tabla 2. (Cont.)

| | %Pres | Dmax | ICE | Altm | AHab | Aalt | Agr | A | Rc | Co | De | Esc |
|--------------------------------|-------|-------|-----|-------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| <i>Serinus citrinella</i> | 23 | 3,16 | 5,8 | 1.700 | 0,50 | 0,78 | 0,00 | 0,02 | 0,09 | 0,88 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Serinus serinus</i> | 36 | 16,90 | 3,2 | 683 | 0,65 | 0,03 | 0,29 | 0,42 | 0,00 | 0,00 | 0,18 | 0,07 |
| <i>Sitta europaea</i> | 27 | 2,20 | 6,6 | 1.603 | 0,46 | 0,37 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,76 | 0,23 | 0,00 |
| <i>Sturnus unicolor</i> | 34 | 14,42 | 2,8 | 743 | 0,73 | 0,37 | 0,39 | 0,58 | 0,00 | 0,00 | 0,12 | 0,03 |
| <i>Sylvia atricapilla</i> | 11 | 2,81 | 4,7 | 563 | 0,38 | 0,00 | 0,07 | 0,93 | 0,00 | 0,00 | 0,91 | 0,00 |
| <i>Sylvia melanocephala</i> | 14 | 0,72 | 3,3 | 694 | 0,43 | 0,00 | 0,59 | 0,03 | 0,00 | 0,00 | 0,03 | 0,20 |
| <i>Sylvia undata</i> | 41 | 2,80 | 3,0 | 1036 | 0,74 | 0,76 | 0,07 | 0,00 | 0,27 | 0,13 | 0,00 | 0,22 |
| <i>Troglodytes troglodytes</i> | 34 | 1,02 | 4,9 | 908 | 0,71 | 0,66 | 0,04 | 0,71 | 0,06 | 0,30 | 0,55 | 0,02 |
| <i>Turdus iliacus</i> | 14 | 1,95 | 5,0 | 890 | 0,28 | 0,59 | 0,00 | 0,55 | 0,00 | 0,33 | 0,67 | 0,00 |
| <i>Turdus merula</i> | 66 | 9,57 | 4,0 | 781 | 0,73 | 0,47 | 0,04 | 0,69 | 0,00 | 0,07 | 0,42 | 0,11 |
| <i>Turdus philomelos</i> | 41 | 18,19 | 4,5 | 794 | 0,49 | 0,47 | 0,11 | 0,49 | 0,00 | 0,32 | 0,43 | 0,07 |
| <i>Turdus pilaris</i> | 5 | 0,23 | 5,8 | 1242 | 0,36 | 0,50 | 0,00 | 0,60 | 0,00 | 0,40 | 0,60 | 0,00 |
| <i>Turdus viscivorus</i> | 45 | 5,14 | 4,7 | 1124 | 0,65 | 0,41 | 0,02 | 0,10 | 0,00 | 0,71 | 0,14 | 0,02 |
| <i>Upupa epops</i> | 9 | 0,19 | 3,4 | 671 | 0,47 | 0,00 | 0,14 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,33 |
| <i>Vanellus vanellus</i> | 14 | 2,34 | 1,9 | 765 | 0,28 | 0,36 | 0,17 | 0,79 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,02 |

por árboles que superan los 12 m de altura), los modelos que contenían dicha variable fueron reformados considerando únicamente seis categorías, e incorporando en la sexta y última categoría todas las masas boscosas maduras cuyos árboles superasen los 6 m de altura. Como la presencia de suelo agrícola resultó ser una variable explicativa significativa, se realizó también un mapa "raster" utilizando la anterior cartografía digital CORINE land cover, asignando un valor de 0 a todos aquellos píxeles que no contenían suelo de cualquier uso agrícola. Finalmente, para generar los mapas de distribución de los valores predichos, las variables significativas para cada uno de los modelos fueron integradas en el módulo "image calculator", el cual permite realizar operaciones algebraicas y lógicas con imágenes.

Resultados

Parámetros sintéticos de la estructura de las comunidades de aves

Densidad de aves

Las menores abundancias de aves (menos de 10 aves/10 ha) fueron observadas en matorrales y pastizales montanos y subalpinos (piornales y pastizales subalpinos, brezales, enebrales, jarales, pastizales ralos de pie de sierra), así como en pinares jóvenes de repoblación de *Pinus sylvestris* (menos de 6 m de altura del arbolado) y en

robledales de *Quercus pyrenaica* en su límite altitudinal superior (1.400 m s.n.m.). Por el contrario, las mayores densidades de aves se midieron en el sur de la región de estudio en zonas encharcadas rodeadas de vegetación palustre y árboles caducifolios, y en sotos de ríos que cruzan paisajes agrícolas (300–400 aves/10 ha). Elevadas densidades también fueron medidas en distintos medios agrícolas como campos en barbecho recién cosechados y campiñas con un mosaico de diferentes tipos de cultivos (viñas, olivos, pequeños huertos, etc; 100–150 aves/10 ha).

El análisis de regresión múltiple con la densidad de aves (D; individuos/10 ha) mostró que el 70,1% de la varianza pudo ser explicado por las siguientes variables ($F_{6,37} = 14,42$, $p < 0,0001$): polinómicamente por la longitud (positivamente con su componente lineal, $p = 0,032$, y negativamente con su componente cuadrática, $p = 0,044$), cuadráticamente con la altitud (relación negativa, $p < 0,0001$), y positivamente con la complejidad estructural de la vegetación ($p < 0,0001$), el uso agrícola del suelo ($p = 0,003$), y la presencia de agua ($p = 0,008$). A continuación se proporciona la ecuación que establece las relaciones anteriormente señaladas (Longitud, en grados; Altitud, en miles de metros; ICE, índice de complejidad estructural; Agrícola, 1–uso agrícola del suelo, 0–no agrícola; Agua, 1–presencia, 0–ausencia):

$$\ln(D) = -32,59 + 18,83 \cdot \text{Longitud} - 2,5 \cdot \text{Longitud}^2 - 0,7 \cdot \text{Altitud}^2 + 0,35 \cdot \text{ICE} + 1,25 \cdot \text{Agrícola} + 0,84 \cdot \text{Agua}$$

Esto es, la abundancia de aves aumentó globalmente desde el este al oeste (aunque tendió a disminuir de nuevo hacia el extremo más occidental del área de estudio), 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 componente geográfica tuvo poca importancia cuantitativa en la varianza explicada (7%), mientras que las componentes altitudinal (32% de la varianza) y estructural (globalmente el 31%: ICE 17%, uso agrícola 8%, presencia de agua 6%) fueron las principales determinantes de la abundancia de aves. En la figura 2 se ilustra la variación regional en la densidad de aves obtenida por extrapolación a partir del modelo predictivo de esta variable.

Atendiendo a las especies que en el área de estudio están presentes exclusiva, o casi exclusivamente, como invernantes (ver tabla 1) se observa que las mayores densidades (> 10 aves/10 ha) de estas especies se obtienen en una gran variedad de formaciones vegetales del sur del área de estudio (campañas con mosaicos agrícolas, sotos fluviales, pastizales húmedos y zonas encharcadas con cañaverales y arbolado caducifolio), y en pinares maduros de *Pinus sylvestris* y sabinas de *Juniperus thurifera* del entorno de las sierras. La variación observada entre localidades en las densidades de este grupo de especies pudo ser explicada por un modelo que incluía las siguientes variables ($F_{5,38} = 7,62$, $p < 0,0001$; 50% de la varianza explicada): negativamente con la latitud ($p = 0,012$) y la componente cuadrática de la altitud ($p = 0,0003$), y positivamente con el término interacción latitud-longitud (componente noroeste-sureste; $p = 0,015$), la presencia de agua ($p = 0,002$) y de coníferas como el arbolado predominante ($p = 0,005$).

Esto es, la abundancia de las especies estrictamente invernantes en la región de estudio disminuyó latitudinalmente del sureste al noroeste, siendo mayor a altitudes medias (disminuyendo hacia los extremos del rango altitudinal) en localidades con presencia de agua en forma de ríos, arroyos y zonas encharcadas, y/o en formaciones arboladas con predominio de coníferas (sabinas y pinos albares). La componente geográfica fue responsable del 10,9% de la varianza, la componente altitudinal explicó el 21,3%, mientras que el resto del 50% de la variabilidad explicada se relacionó con las otras dos variables de carácter estructural.

Densidad de aves según grupos tróficos

A continuación se analiza la distribución regional de abundancias de aves según su adscripción a los principales grupos tróficos (ver tabla 1). Las densidades máximas de especies exclusiva o mayoritariamente insectívoras (o consumidoras de otros invertebrados) se midieron en localidades con presencia de agua y vegetación arbórea (sotos

fluviales, cañaverales con árboles dispersos), y algunas dehesas con encinas muy desarrolladas (máximo de 95 aves/10 ha). La abundancia de especies frugívoras exclusivas o facultativas fue muy baja, siendo las máximas densidades observadas de 13–19 aves/10 ha (sabinar, y algunos sotos y zonas encharcadas con abundancia de zarzamoras–*Rubus* sp., espinos–*Crataegus* sp., y rosales silvestres–*Rosa* sp.). Por último, las densidades máximas de las especies con dieta exclusiva o mayoritariamente basada en semillas (de plantas herbáceas, piñones, bellotas de encina o semillas de fresnos) fueron medidas no solamente en campos de cereal labrados o en barbecho y en campiñas (mosaicos de cultivos con arbolado disperso) al sur de la región, sino también en algunos sotos fluviales y zonas encharcadas (cañaverales con vegetación arbórea) rodeados de áreas agrícolas extensivas, en dehesas de encina con suelo cultivado y en fresnedas. Aunque la máxima densidad de aves consumidoras de semillas fue 257 aves/10 ha, en bastantes localidades se superaron las 50 aves/10 ha.

El 76,5% ($F_{6,37} = 18,79$, $p < 0,0001$) de la variabilidad entre localidades en la densidad de especies cuya dieta está basada mayoritaria o exclusivamente en artrópodos u otros invertebrados pudo ser explicada atendiendo a la latitud (asociación positiva con su componente lineal, $p = 0,001$, y negativa con su término cuadrático, $p = 0,0003$), la altitud sobre el nivel del mar (relación negativa, $p < 0,0001$), y las asociaciones positivas con la complejidad estructural y volumen de la vegetación ($p = 0,002$), presencia de agua ($p = 0,004$), y de coníferas como arbolado predominante ($p = 0,001$). Esto es, la densidad de aves insectívoras o consumidoras de otros invertebrados aumentó con la latitud (siendo mayor en latitudes medio-elevadas dentro de la región; i.e., entorno de las sierras del Sistema Central), el desarrollo y complejidad de la estructura de la vegetación (especialmente si el arbolado era perennifolio de coníferas), la existencia de agua en forma de ríos, arroyos o zonas encharcadas, y disminuyó con la altitud. La altitud (29,2% de la varianza explicada) y la complejidad estructural y volumen de la vegetación (19,5%) fueron las principales variables determinantes de la variabilidad en la densidad de este grupo de aves.

La abundancia de aves exclusiva o facultativamente frugívoras se asoció con la complejidad estructural y volumen de la vegetación (positivamente con la componente lineal, $p = 0,003$, y negativamente con su término cuadrático, $p = 0,009$), con la altitud (relación cuadrática negativa, $p = 0,007$) y con la presencia de agua en las localidades de censo (asociación positiva; $p = 0,0009$). Estas variables explicaron el 48,9% de la varianza ($F_{4,39} = 9,34$, $p = 0,0001$). Esto es, la densidad de aves frugívoras fue mayor en localidades situadas a altitudes medias dentro de la región, con presencia de agua en forma de ríos, arroyos y zonas

encharcadas y en hábitats con complejidad estructural media (e.g. medios arbolados abiertos). La complejidad estructural de la vegetación (23% de la varianza) y la presencia de agua (17%) fueron las principales variables responsables de esta relación.

Por último, la densidad de aves mayoritaria o exclusivamente consumidoras de semillas se asoció con la longitud (positivamente con el término lineal, $p = 0,023$ y negativamente con el término cuadrático, $p = 0,036$), negativamente con la altitud ($p < 0,0001$) y positivamente con la existencia de suelo agrícola ($p = 0,0005$), la presencia de agua ($p = 0,0007$) y de coníferas ($p = 0,019$). Esto es, las abundancias de aves cuya dieta está basada en semillas aumentó del este al oeste (con un máximo hacia longitudes medias occidentales), de las cumbres de las sierras hacia los valles, y con la presencia de terrenos cultivados y agua; el arbolado de coníferas también permitió el asentamiento de una avifauna consumidora de semillas (i.e., piñones). Este modelo de regresión múltiple explicó el 71,1% de la varianza observada ($F_{6,37} = 15,16$, $p < 0,0001$).

Riqueza y diversidad

El número de especies de aves con densidades mayores que 0,5 aves/10 ha alcanzó valores mínimos (menos de 3 especies) en matorrales montanos y subalpinos (jarales montanos, brezales, enebrales, pastizales y piornales), en repoblaciones jóvenes de *Pinus sylvestris* y en robledales en su límite superior altitudinal. Los valores máximos fueron observados al sur del área de estudio en sotos fluviales, zonas encharcadas con vegetación palustre y árboles caducifolios, dehesas abiertas con encinas desarrolladas y campiñas con un mosaico de diferentes tipos de cultivos (más de 20 especies).

La riqueza de especies se asoció significativamente de modo positivo con la longitud ($p = 0,036$) y la complejidad estructural del hábitat ($p = 0,0003$) y negativamente con la altitud ($p < 0,0001$). Eso es, el número de especies por

unidad de superficie fue mayor hacia el occidente del área de estudio, aumentó con el volumen y desarrollo vertical de la vegetación y disminuyó al ascender en altitud (fig. 3). La ecuación que define esta relación es la siguiente (Longitud, en grados; Altitud, en miles de metros; ICE: índice de complejidad estructural):

$$\ln(S) = 1,26 + 0,45 \cdot \text{Longitud} + 0,16 \cdot \text{ICE} - 1,17 \cdot \text{Altitud}$$

Este modelo explicó el 63% de la variabilidad observada en la riqueza ($F_{3,40} = 22,68$, $p < 0,0001$). De las tres variables predictoras, la altitud fue el parámetro que más varianza explicó (48%), siendo la componente geográfica (longitud) responsable de una pequeña proporción de la varianza (4%).

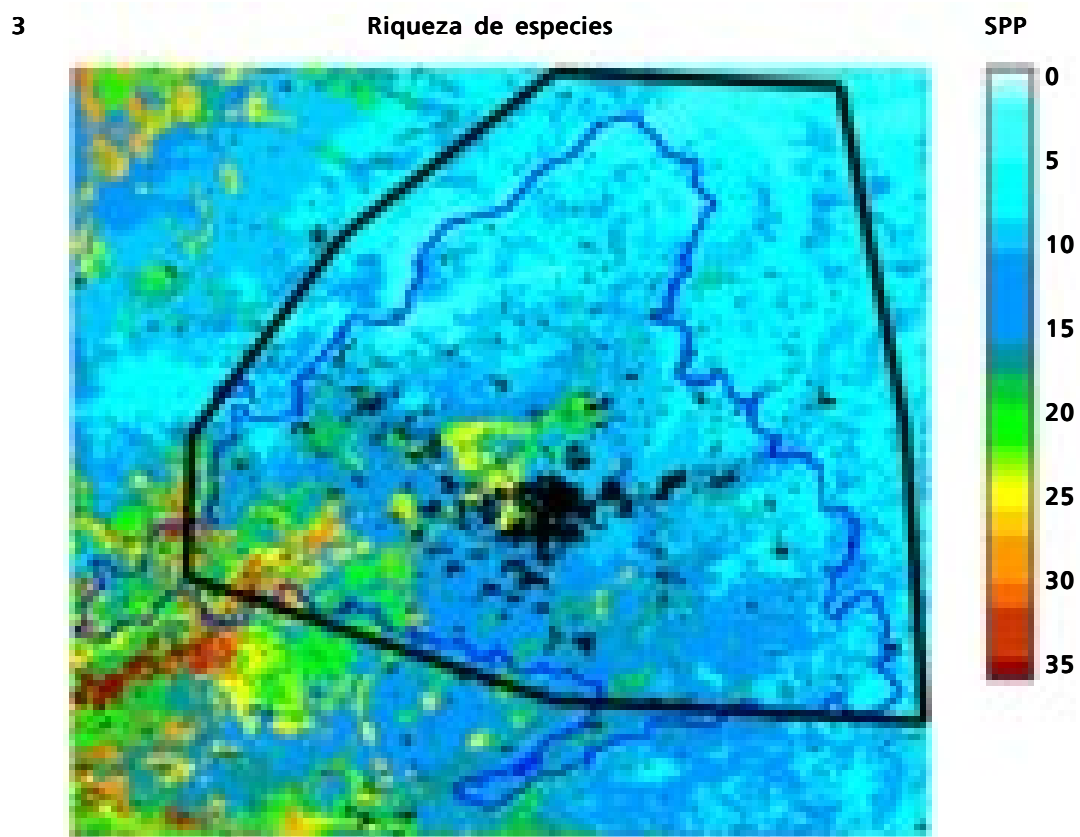
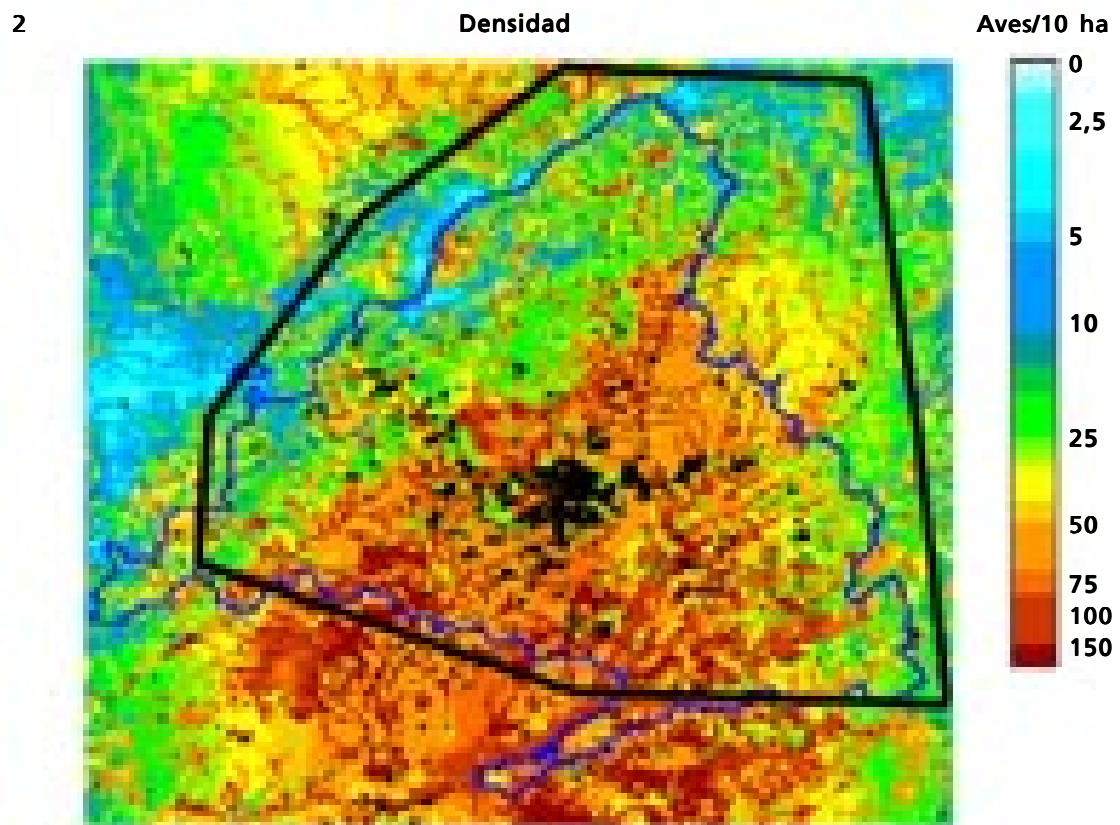
La diversidad de especies (H' , índice de Shannon expresado en nats) se asoció significativamente y negativamente con la altitud ($p < 0,0001$) y el uso agrícola del suelo ($p = 0,001$). La ecuación que define esta relación es la siguiente (Altitud: en miles de metros; Agrícola, 1–uso agrícola del suelo, 0–no agrícola):

$$H' = 2,86 - 0,67 \cdot \text{Altitud} - 0,64 \cdot \text{Agrícola}$$

Estas dos variables predictivas explican el 37,3% de la variabilidad observada en la diversidad de especies ($F_{2,41} = 12,20$, $p < 0,0001$), siendo el principal responsable de esta relación la altitud (25,7%). Esto es, las comunidades de aves menos diversas son aquellas que habitan medios agrícolas y/o zonas situadas a mayores altitudes (fig. 4). Los medios con menor diversidad de aves (i.e., escaso número de especies con poco equirreparto en la abundancia de las mismas —unas pocas muy abundantes y las demás muy escasas—; $1 < H' < 1,5$) fueron los campos de cultivo extensivo de cereal, los pastizales y matorrales montanos y subalpinos (piornal–pastizales, brezales, enebrales) y los matorrales adeshados de encina de porte muy ralo en los pies de sierra. Sin embargo, las máximas diversidades se midieron en una gran variedad de formaciones vege-

Figs. 2, 3. Variación geográfica de la densidad de aves (2) y de la riqueza de especies de aves (con densidades $\geq 0,5$ aves/10 ha) (3) en el área de estudio. Los valores de densidad y del número de especies se han obtenido por extrapolación, usando un sistema de información geográfica, a partir del modelo predictivo construido utilizando 44 localidades de censo: en negro se representan áreas urbanas no predichas; la línea poligonal muestra el sector geográfico dentro del cual se incluyen las localidades de muestreo y, por tanto, las predicciones son más adecuadas.

Figs. 2, 3. Geographical variation of bird density (2) and bird species richness (with densities ≥ 0.5 birds/10 ha) (3) in the study area. Density and species richness values have been obtained, by means of extrapolation using a geographical information system, on the basis of the predictive model constructed with 44 census localities: black areas show non-analyzed non-predicted urban localities; the polygonal line shows the area where censuses were located and the predicted values are therefore more exact.



tales atendiendo a su estructura de la vegetación: sotos fluviales, encinares, dehesas de encina con porte arbóreo, mosaicos de cultivos con arbolado disperso, pastizales húmedos y retamares al sur del área de estudio y roquedos-matorrales de pie de sierra ($2,5 < H' < 3$).

Distribución de especies con problemas de conservación

Atendiendo a los medios con mayores índices ponderados de los valores SPEC (i.e., mayor número de especies y más abundancia relativa de especies con problemas de conservación en Europa) hay que señalar los sotos fluviales y zonas húmedas con cañaverales al sur de la región de estudio rodeados principalmente por áreas de cultivos extensivos. También se observaron valores altos en áreas agrícolas con distintos grados de transformación principalmente localizadas a baja altitud (barbechos-eriales; campiñas con suelo labrado y con presencia de olivos, viñas y otros árboles frutales; y dehesas abiertas con encinas desarrolladas y con suelo labrado). Son de destacar los bajísimos índices SPEC que obtienen distintas formaciones de matorral (jarales, retamares, pionales, enebrales, brezales).

El índice ponderado de los valores SPEC (ISPEC, grado de amenaza de la avifauna según criterios europeos) se relacionó significativa y positivamente con la complejidad de la estructura de la vegetación ($p < 0,0001$), el uso agrícola del suelo ($p = 0,007$) y la presencia de agua ($p = 0,007$) y negativamente con un efecto cuadrático de la altitud ($p < 0,0001$). La ecuación que describe esta relación es la siguiente (Altitud, en miles de metros; ICE, índice de complejidad estructural; Agrícola, 1-uso agrícola del suelo, 0-no agrícola; Agua, 1-presencia, 0-ausencia):

$$\ln(\text{ISPEC}) = 3,84 + 0,34 \cdot \text{ICE} + 1,09 \cdot \text{Agrícola} + 0,83 \cdot \text{Agua} - 0,67 \cdot \text{Altitud}^2$$

Esto es, las zonas que acogían mayor abundancia relativa de especies con mayores problemas de conservación a escala europea se situaron a altitudes medias dentro del rango altitudinal de la región, presentaron mayor desarrollo vertical y volumen de la vegetación, tuvieron agua en forma de ríos, arroyos o zonas encharcadas y se dedicaron a uso agrícola, estando principalmente localizadas en el suroeste y sureste de la región de estudio (fig. 5). Estas cuatro variables explican el 64,8% de la variabilidad observada en el grado de amenaza global de la avifauna según criterios europeos. La altitud (componente cuadrática) es responsable del 33,4% de la varianza explicada, mientras que las variables de tipo estructural son responsables del 31,4% restante (el índice de complejidad estructural es por sí solo responsable del 17,9% de la varianza).

Patrones de distribución de las especies

Características de la distribución y abundancia de las especies

En las tablas 1 y 2 se muestran los principales rasgos de las preferencias de hábitat, distribución altitudinal, variación de la abundancia y valencia ecológica de las 72 especies de aves terrestres para las que se han obtenido datos en el área de estudio (al menos dos censos con presencia de la especie). Más información acerca de cada una de ellas puede obtenerse cotejando los datos aportados.

En la tabla 3 se presentan los resultados de los análisis de árboles de regresión para las 50 especies más comunes en el área de estudio (presentes en al menos cinco localidades censadas) y para las que se han obtenido modelos significativos. En la figura 6 se ilustra la importancia que tuvieron las variables predictoras consideradas, teniendo en cuenta todas las ramificaciones incluidas en la tabla 3 (los dos primeros niveles de bifurcación de los árboles de regresión —i.e., aquellas que retienen mayor devianza— 111 bifurcaciones significativas consideradas para las 50 especies). Las variables con mayor inclusión en los modelos predictivos fueron las que tipificaban el hábitat (complejidad estructural-volumen de la vegetación y tipos de arbolado; 45 veces entraron estas variables en los modelos). Las de posicionamiento geográfico también jugaron un papel muy importante en la determinación de las distribuciones y abundancias de las especies seleccionadas (latitud: 11 veces, de las cuales 5 mostraron una relación negativa; longitud: 22 veces, de las cuales 13 indicaron una asociación positiva). La altitud sobre el nivel del mar también apareció como variable explicativa de la distribución y abundancia de las especies en un elevado número de ocasiones: 25 veces, de las cuales 19 indicaron asociaciones negativas. En el 52% de las ocasiones (58 sobre 111 bifurcaciones de ramificación) los criterios determinantes de la variación de la abundancia y presencia/ausencia de las especies fueron de índole geográfico; globalmente hubo una tendencia a que las especies fuesen más abundantes hacia el oeste y a bajas altitudes sobre el nivel del mar.

Con los datos de la tabla 2 se ha efectuado un análisis de las componentes principales con el objetivo de identificar los principales patrones de distribución, abundancia, preferencias de hábitat y valencia ecológica de 72 especies en el área de estudio. En total se han obtenido 6 factores (autovalores mayores que 1) que en conjunto retienen el 90,2% de la variabilidad interespecífica observada (tabla 4).

El primer factor (22,8% de la varianza) es un gradiente que ordena las especies según grandes patrones de preferencias de hábitat y distribución altitudinal. En el área de estudio este factor caracteriza a las especies que habitan formaciones vegetales muy complejas estructuralmente (hábitats

forestales más desarrollados, principalmente pinar de *Pinus sylvestris* en la región) frente a aquellas otras que preferentemente viven en medios de estructura más simple (principalmente de uso agrícola) en localidades situadas a baja altitud. Esto es, supone un gradiente de preferencias de hábitat según la complejidad estructural y volumen de la vegetación y la distribución altitudinal.

El segundo factor (20,0% de la varianza) define un gradiente de valencia ecológica y extensión de distribución atendiendo a las localidades donde cada especie está presente. Las especies con mayor valencia ecológica de distribución son (ordenadas decrecientemente) *Parus major*, *Turdus merula*, *Sylvia undata*, *Parus caeruleus*, *Emberiza cia*, *Certhia brachydactyla*, *Troglodytes troglodytes*, *Fringilla coelebs*, *Aegithalos caudatus*, *Prunella modularis*, *Lanius excubitor/meridionalis*, *Motacilla alba*, *Galerida theklae*, *Corvus corone* y *Regulus ignicapillus*.

El tercer factor (17,7% de la varianza) destaca las especies con marcadas preferencias de hábitat por sotos fluviales y zonas húmedas con arbolado disperso situadas a bajas altitudes, frente a aquellas de zonas agrícolas. La cuarta y sexta componentes caracterizan, respectivamente, las aves con claras preferencias de hábitat por arbolado esclerófilo (principalmente encinas; 10,3%) y roquedos (9,6% de la varianza).

Por último, el quinto factor define un gradiente de densidades máximas ecológicas (10% de la varianza). Al no relacionarse esta variable con ninguna otra componente, se puede afirmar que la densidad máxima en los medios preferidos durante el invierno es independiente de la complejidad de la estructura de la vegetación, la tipología de las formaciones vegetales o la valencia ecológica de las especies. Así, por ejemplo, dentro de las especies con mayores densidades ecológicas máximas nos encontramos algunas con preferencias de hábitat, distribuciones altitudinales y valencias ecológicas de distribución tan variadas como *Passer domesticus* (66 aves/10 ha), *Fringilla coelebs* (36 aves/10 ha), *Columba palumbus* (27 aves/10 ha), *Carduelis cannabina* (25 aves/10 ha), *Gallinula chloropus* (19 aves/10 ha), *Turdus philomelos* (18 aves/10 ha), *Alauda arvensis* (17 aves/10 ha), *Serinus serinus* (17 aves/10 ha), *Parus ater* (15 aves/10 ha), *Sturnus unicolor* (14 aves/10 ha), *Cyanopica cyana* (14 aves/10 ha), *Phylloscopus collybita/brehmii* (13 aves/10 ha), y *Carduelis spinus* (13 aves/10 ha).

Determinantes ecológicos de la propensión a presentar problemas de conservación

Mediante regresión múltiple logística se ha analizado la relación existente entre el estatus de conservación a escala europea (códigos SPEC) de las 72 especies de la tabla 2 y los seis factores anteriormente descritos. Los códigos SPEC se han reordenado de 4 (categoría SPEC 2) a 1 (sin categoría SPEC; i.e., especies para las que se considera que no existen problemas de conserva-

ción), y se han considerado como una variable dependiente multinomial ordinal.

El modelo de regresión logística indicó una asociación significativa global entre los seis factores y las categorías SPEC ($\chi^2 = 19,78$, 6 g.l., $p = 0,003$; devianza original = 167,8; devianza residual del modelo con los seis factores = 148,0). De todos modos, la pequeña reducción (11,8%) en la devianza original de los datos ocasionada por la consideración conjunta de los seis factores indica que el estatus de conservación a nivel europeo está muy levemente relacionado con las preferencias de hábitat, valencia ecológica y densidad de población de las especies en el área de estudio. Sólo las componentes primera ($p = 0,012$; relación negativa), segunda ($p = 0,007$, asociación positiva) y sexta ($p = 0,041$, relación positiva) proporcionaron coeficientes de regresión significativos.

Esto es, las especies con mayores problemas de conservación a escala europea presentaban durante el invierno en la región de estudio una marcada preferencia por los medios estructuralmente más sencillos (medios agrícolas, pastizales, matorrales y especialmente roquedos), y mostraban una considerable amplitud de distribución entre hábitats y en el gradiente altitudinal (fig. 7). La densidad ecológica máxima (quinta componente en la tabla 4) no manifestó una asociación positiva en el área de estudio con las categorías de amenaza europeas ($p = 0,751$), mostrando incluso un coeficiente de regresión contrario al esperado (a mayor grado de amenaza, mayor densidad máxima).

Discusión

Predecibilidad en la distribución y abundancia de aves. Implicaciones metodológicas.

En el área de estudio existe una considerable heterogeneidad ambiental que promueve la existencia de un mosaico de condiciones fisiográficas, climatológicas, productivas y de estructura de la vegetación. Dentro de este mosaico, la avifauna varía de un modo predecible 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. Este hecho se pone claramente de manifiesto al considerar los elevados porcentajes de la varianza explicados en los parámetros sinecológicos considerados: el 49–76% para la densidad total de aves y de distintos grupos ecológicos, el 37–63% de la riqueza y diversidad de especies y el 65% para un índice de presencia y abundancia de especies con problemas de conservación a escala europea. Desde la perspectiva autoecológica, y atendiendo a las especies con una distribución más amplia en el área de estudio (presentes en al menos cinco localidades censadas), se obtuvieron modelos significativos para 50 especies, con

un promedio del 39% de variabilidad explicada en la variación de sus abundancias (tabla 3).

Desde un punto de vista metodológico estos resultados tienen considerables implicaciones. En primer lugar, se puede afirmar que el fenómeno de la invernada es predecible si se eligen las variables ecológicas y técnicas analíticas adecuadas. En un estudio de similares características sobre invernada de aves, TELLERÍA et al. (1988) encontraron que los modelos estadísticos utilizados sólo explicaban en promedio el 25% de la variación observada en las abundancias de 25 especies. TELLERÍA et al. (1988) atribuían este bajo porcentaje de varianza explicada a una selección de hábitat menos intensa en el invierno que en el período reproductor y al hecho de que durante el invierno muchas especies de aves son gregarias y la ausencia-presencia de un bando en una determinada parcela de censo es un hecho fortuito. No obstante, en aquella ocasión los modelos estadísticos utilizados por los autores no eran del todo adecuados, ya que se aplicaban modelos generales lineales a unos datos con marcada ausencia de normalidad en la distribución de las densidades de cada especie (esto es, muchos valores cero y unos pocos con elevadas densidades). El reciente desarrollo de nuevas técnicas de regresión y modelado que no exigen el ajuste a la normalidad de las variables dependientes y que operan con relaciones no lineales, pueden ayudar considerablemente a esta tarea en futuros estudios (GUISAN & ZIMMERMANN, 2000), especialmente durante el invierno cuando el gregarismo de las aves plantea un considerable problema al censo de aves (TELLERÍA, 1986). Este es el caso de los modelos generalizados lineales, y los modelos generales aditivos (HASTIE & TIBSHIRANI, 1990; CRAWLEY, 1993; DE'ATH & FABRICIUS, 2000; DE'ATH, 2002) que cada vez están siendo más utilizados (ver por ejemplo, MOODY &

WOODCOCK, 1995; REICHARD & HAMILTON, 1997; HEIKKINEN, 1998; IVERSON & PRASAD, 1998; BENNETTS et al., 1999; CHAMBERLAIN et al., 1999; CLARK et al., 1999; FORERO et al., 1999; MANKIN & WARNER, 1999; RATHERT et al., 1999; SÁNCHEZ & CALVO, 1999; PEARCE & FERRIER, 2001).

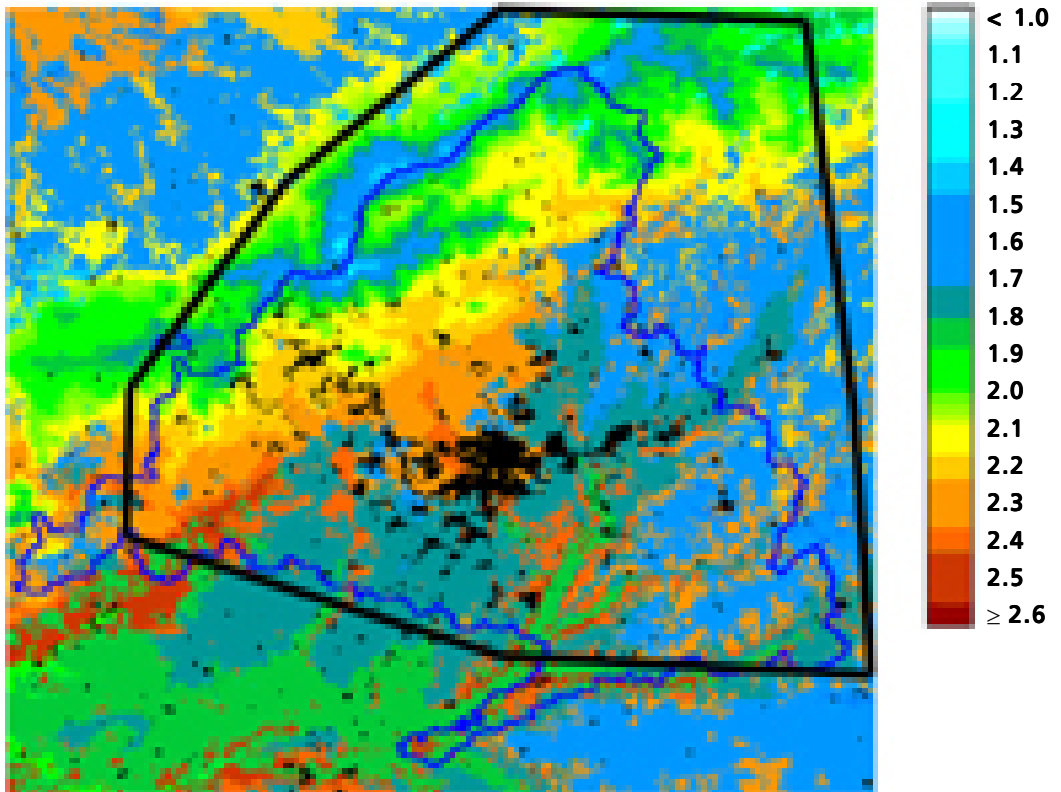
En segundo lugar, la aproximación aquí utilizada demuestra que es posible obtener resultados y conocimiento relevantes para describir patrones generales de distribución, abundancia y preferencias de hábitat de aves a partir de datos, en principio, fragmentarios y dispersos. Así, este trabajo utiliza 44 censos de aves durante el invierno extraídos de la literatura y obtenidos por los propios autores, que en total suman 3.306 ha censadas (unas 450 horas, o 90 días de campo de una sola persona, a un promedio de 1,5 km/h y cinco horas de censo por día). Esta superficie censada supone solamente el 0,1–0,2% del área de estudio a la que se refiere este trabajo. En una región geográfica como la península ibérica, tan extensa geográficamente, tan contrastada ambientalmente y con tanta escasez de observadores de aves cualificados por unidad de superficie, la observación de aves mediante técnicas de censo sencillas como el taxiado, describiendo además las unidades de censo mediante criterios sintéticos como los utilizados en este trabajo, puede desempeñar un enorme papel aportando información sintética relevante (p.e., sobre patrones ecológicos en la distribución, abundancia, preferencias de hábitat, valencia ecológica y diversidad de aves). Además, asumiendo que la tarea de cuantificar todos los recursos faunísticos de una región completa o país es una tarea inabarcable considerando la disponibilidad de recursos económicos y personal cualificado, la única aproximación viable para inventariar patrones de biodiversidad es recurrir a aproximaciones predictivas del tipo GAP analysis (SCOTT et al.,

Figs. 4, 5. Variación geográfica de la diversidad de especies de aves (expresada en nats) (4) y de la abundancia relativa de especies (5) según su estatus de conservación a escala europea (índice SPEC ponderado; a mayor valor del índice, mayor abundancia de especies que presentan problemas de conservación) en el área de estudio. Los valores de diversidad y del índice SPEC ponderado se han obtenido por extrapolación, usando un sistema de información geográfica, a partir del modelo predictivo construido utilizando 44 localidades de censo: en negro se representan áreas urbanas no predichas; la línea poligonal muestra el sector geográfico dentro del cual se incluyen las localidades de muestreo y, por tanto, las predicciones son más adecuadas.

Figs. 4, 5. Geographical variation of bird species diversity (4) and relative abundance of species (5) on the basis of their conservation status on the European scale (SPEC index; the higher the index value, the higher the abundance of species subjected to conservation concerns) in the study area. Diversity and SPEC weighted-index values have been obtained by means of extrapolation using a geographical information system on the basis of the predictive model constructed with 44 census localities: black areas are non-analyzed non-predicted urban localities; the polygonal line shows the area where censuses were located and the predicted values are therefore more exact.

4

Diversidad (nats)



5

Índice ponderado SPEC

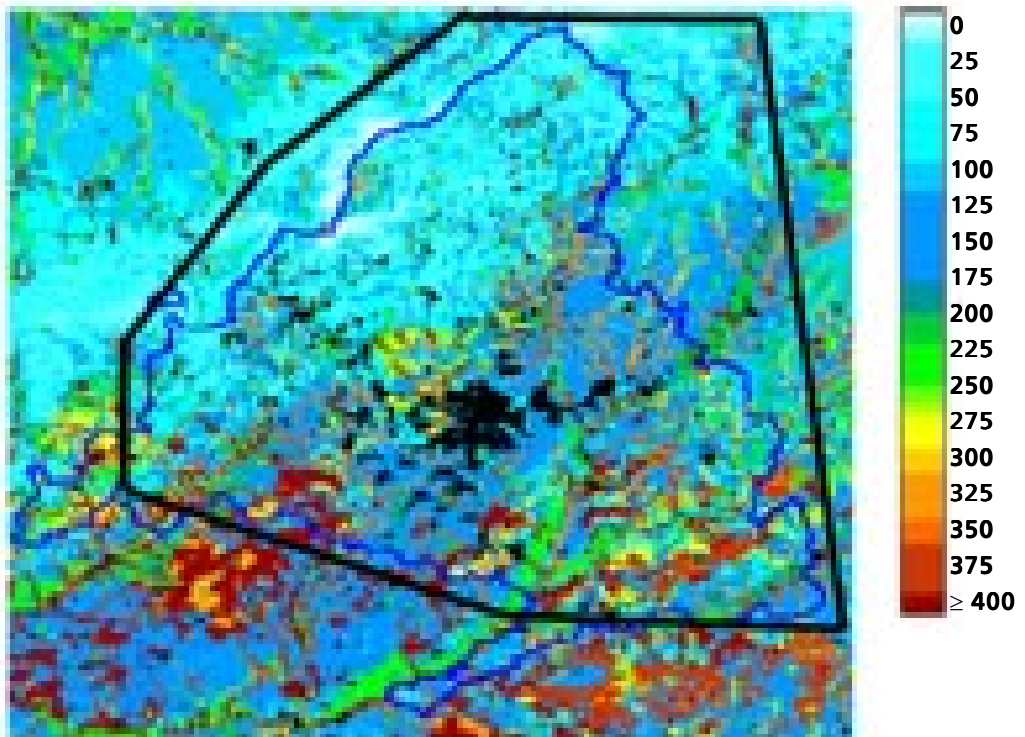


Tabla 3. Variables que aparecen significativamente en los dos primeros niveles de ramificación de los árboles de regresión. Entre paréntesis se indican los signos de relación entre cada variable y la densidad de las 50 especies para las cuales se ha recopilado más información y obtenido modelos significativos: % explicada. Reducción de la devianza original expresada en porcentaje.

Table 3. Significant variables appearing in the two initial branching-levels of the regression trees. The signs in brackets show correlation trends between each variable and the density of species with more available information for the study region: % explicada. Reduction of original deviance expressed in percentage.

| | 1ª bifurcación | Otras | % explicada |
|-------------------------------|------------------|-------------------------------------------|-------------|
| <i>Aegithalos caudatus</i> | Deciduos (+) | Longitud (-), Estructura (+, -) | 58 |
| <i>Alauda arvensis</i> | Estructura (-) | Altitud (-), Agua (-), Longitud (+) | 54 |
| <i>Alectoris rufa</i> | Altitud (-) | Latitud (+) | 69 |
| <i>Anthus pratensis</i> | Altitud (-) | Estructura (-) | 52 |
| <i>Carduelis cannabina</i> | Estructura (-) | | 24 |
| <i>Carduelis carduelis</i> | Deciduos (+) | Altitud (-) Longitud (+) | 31 |
| <i>Carduelis spinus</i> | Estructura (+) | Deciduos (+) | 18 |
| <i>Certhia brachydactyla</i> | Estructura (+) | Deciduos (+) | 69 |
| <i>Columba palumbus</i> | Altitud (-) | Longitud (+) | 39 |
| <i>Corvus corone</i> | Estructura (+) | Latitud (+) | 11 |
| <i>Corvus monedula</i> | Altitud (-) | | 25 |
| <i>Cyanopica cyana</i> | Esclerófilos (+) | Longitud (+) | 25 |
| <i>Dendrocopos major</i> | Estructura (+) | | 36 |
| <i>Emberiza cia</i> | Longitud (-) | Longitud (+), Latitud (+), Estructura (-) | 45 |
| <i>Emberiza cirius</i> | Deciduos (+) | Agrícola (+) | 16 |
| <i>Erithacus rubecula</i> | Altitud (-) | Estructura (+) | 70 |
| <i>Fringilla coelebs</i> | Altitud (-) | Estructura (+, -) | 22 |
| <i>Galerida cristata</i> | Latitud (-) | Estructura (-) | 22 |
| <i>Galerida theklae</i> | Longitud (+) | Estructura (-), Longitud (+) | 36 |
| <i>Lanius excubitor</i> | Altitud (-) | Altitud (+), Longitud (+) | 32 |
| <i>Loxia curvirostra</i> | Estructura (+) | Coníferas (+) | 46 |
| <i>Lullula arborea</i> | Longitud (+) | | 24 |
| <i>Melanocorypha calandra</i> | Estructura (-) | | 38 |
| <i>Miliaria calandra</i> | Latitud (-) | Agrícola (+) | 33 |
| <i>Motacilla alba</i> | Agua (+) | Altitud (-), Longitud (-) | 48 |
| <i>Parus ater</i> | Coníferas (+) | Longitud (+) | 75 |
| <i>Parus caeruleus</i> | Deciduos (+) | Esclerófilos (+) | 54 |
| <i>Parus cristatus</i> | Estructura (+) | Coníferas (+) | 80 |
| <i>Parus major</i> | Deciduos (+) | Longitud (+), Altitud (-), Coníferas (+) | 43 |
| <i>Petronia petronia</i> | Estructura (-) | Latitud (+), Deciduos (+) | 24 |
| <i>Phoenicurus ochruros</i> | Altitud (-) | Latitud (+) | 51 |
| <i>Phylloscopus collybita</i> | Latitud (-) | Altitud (-, +) | 35 |
| <i>Pica pica</i> | Altitud (-) | Longitud (-) | 60 |
| <i>Picus viridis</i> | Altitud (-) | | 17 |
| <i>Prunella modularis</i> | Altitud (+) | Estructura (-), Longitud (-) | 29 |
| <i>Regulus ignicapillus</i> | Estructura (+) | Altitud (-), Longitud (-) | 34 |
| <i>Regulus regulus</i> | Estructura (+) | Coníferas (+) | 55 |

Tabla 3. (Cont.)

| | 1ª bifurcación | Otras | % explicada |
|--------------------------------|----------------|----------------------------------|-------------|
| <i>Saxicola torquata</i> | Agua (+) | Altitud (-, +) | 30 |
| <i>Serinus citrinella</i> | Altitud (+) | Estructura (+) | 34 |
| <i>Serinus serinus</i> | Altitud (-) | Altitud (+), Agua (+) | 64 |
| <i>Sitta europaea</i> | Estructura (+) | | 37 |
| <i>Sturnus unicolor</i> | Latitud (-) | Estructura (-), Altitud (+) | 38 |
| <i>Sylvia atricapilla</i> | Altitud (-) | | 18 |
| <i>Sylvia melanocephala</i> | Longitud (+) | | 43 |
| <i>Sylvia undata</i> | Longitud (-) | Estructura (-), Esclerófilos (+) | 42 |
| <i>Troglodytes troglodytes</i> | Agua (+) | | 37 |
| <i>Turdus iliacus</i> | Deciduos (+) | Estructura (+), Longitud (-) | 21 |
| <i>Turdus merula</i> | Agua (+) | Longitud (-), Esclerófilos (+) | 65 |
| <i>Turdus philomelos</i> | Latitud (-) | Altitud (-), Longitud (-, +) | 19 |
| <i>Turdus viscivorus</i> | Latitud (+) | Estructura (+), Deciduos (+) | 21 |

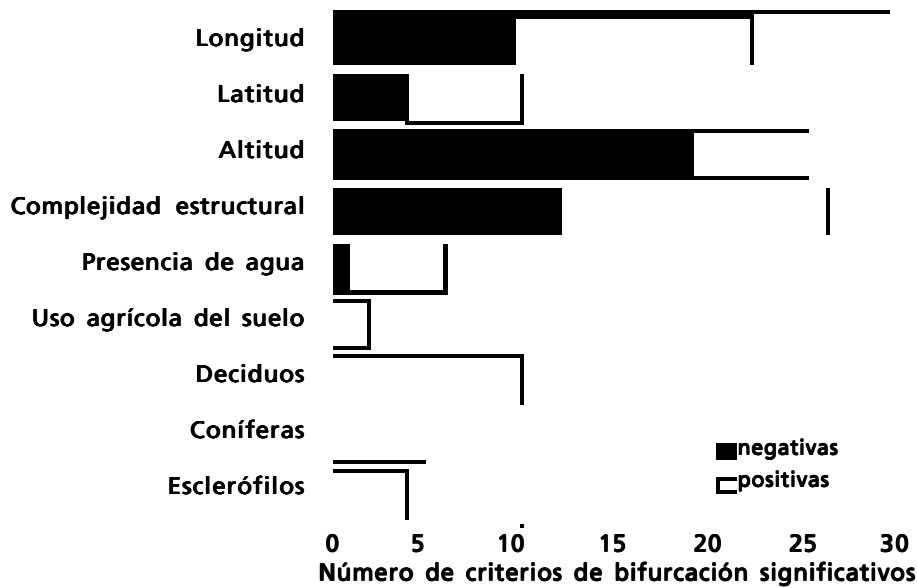


Fig. 6. Importancia que tienen las variables consideradas explicando la densidad de las 50 especies de aves para las que se dispone de más información. El histograma de frecuencias se ha construido teniendo en cuenta las ramificaciones de los árboles de regresión ilustradas en la tabla 3.

Fig. 6. Relative importance of variables explaining the regional variation of abundance of the 50 especies with most available information. The frequency histogram considers the significant variables entering the two first branching splits of the tree regression models in table 3.

Tabla 4. Análisis de las componentes principales con las variables que caracterizan la distribución, abundancia y preferencias de hábitat de 72 especies de Aves en el centro de España. Sólo se señalan las correlaciones entre variables y factores significativas a $p \leq 0,001$. * Media de las tres densidades máximas distintas de cero.

*Table 4. Principal components analysis performed with the variables describing the distribution, abundance and habitat preferences of 72 bird species in Central Spain. Only significant ($p \leq 0.001$) correlations between variables and factors are shown. * Average of the three maximum densities different from zero.*

| | Componentes principales | | | | | |
|----------------------------------------------|-------------------------|-------|-------|-------|-------|------|
| | PC1 | PC2 | PC3 | PC4 | PC5 | PC6 |
| % de localidades ocupadas | | 0,84 | | | | |
| Densidad máxima* | | | | | 0,95 | |
| Complejidad estructural hábitats ocupados | 0,92 | | | | | |
| Altitud media de distribución | 0,74 | | 0,46 | | | |
| Amplitud de hábitat | | 0,89 | | | | |
| Amplitud de distribución altitudinal | | 0,86 | | | | |
| Uso de medios agrícolas | -0,65 | | 0,50 | | | |
| Presencia de agua en los hábitats preferidos | | | -0,79 | | | |
| Presencia de roca en los hábitats preferidos | | | | | | 0,93 |
| Presencia de árboles aciculifolios | 0,91 | | | | | |
| Presencia de árboles deciduos | | | -0,89 | | | |
| Presencia de árboles esclerófilos | | | | 0,93 | | |
| Autovalor | 2,73 | 2,40 | 2,08 | 1,24 | 1,21 | 1,16 |
| % varianza explicada | 22,79 | 19,98 | 17,34 | 10,34 | 10,08 | 9,64 |

1993; SHORT & HESTBECK, 1995; KESTER et al., 1996; BEARD et al., 1999). Para ello es necesario generar modelos cuantitativos y predictivos que describan los patrones de variación de la biodiversidad (variables sintéticas del tipo riqueza de especies, diversidad, rareza, etc y variables autoecológicas que describan la variación en la abundancia/presencia-ausencia de las especies) a partir de programas de censos en determinadas localidades. Estos modelos posteriormente serían incluidos en sistemas de información geográfica para mapear a gran escala su variación geográfica y facilitar la gestión y conservación de poblaciones animales (ver, por ejemplo, GONZÁLEZ et al., 1990; CARRASCAL et al., 1993; DONÁZAR et al., 1993; BUSTAMANTE 1997; CATT et al., 1998; BRITO et al., 1999; COOPER & MILLSAUGH, 1999; DETTMERS & BART, 1999; JARVIS & ROBERTSON, 1999; LEAPER et al., 1999; PALMA et al., 1999; ALLEN et al., 2001; JOLY & MYERS, 2001; OSBORNE et al., 2001, etc).

Modelos predictivos como los que se presentan aquí, pueden permitir obtener una cartografía fiable de la distribución geográfica de los atributos que sintetizan la diversidad biológica en una región, con un esfuerzo relativamente reducido. Además, estos modelos podrían

validarse mediante procedimientos de simulación estadística ("cross-validation", "jackknifing") o empíricamente, utilizando la nueva información que vaya generándose (i.e., nuevos censos) para mejorar su capacidad predictiva. En el caso que nos ocupa, la situación geográfica y las características ambientales de las localidades utilizadas sugiere que sería conveniente elaborar nuevos modelos incorporando un número mayor de localidades del sur y sureste de la región (zonas de yesos y páramos calizos) y en algunas formaciones vegetales concretas como cultivos de regadío, enebrales situados a 700–1.000 m y pinares de *Pinus pinea*, a fin de ilustrar más exhaustivamente la variabilidad ambiental de todo el territorio analizado.

Esta aproximación puede sentar las bases para una biogeografía ecológica de aves mucho más sólida, realista y productiva que la clásica aproximación extensiva de tipo presencia-ausencia (en 100–250 km²!) de los atlas regionales o nacionales y la información generada a partir de estos (TELLERÍA & DÍAZ, 1998; ver, sin embargo el atlas semicuantitativo de las aves invernantes en la Comunidad Autónoma de Madrid —DEL MORAL et al., 2002). Además, esta forma sintética e

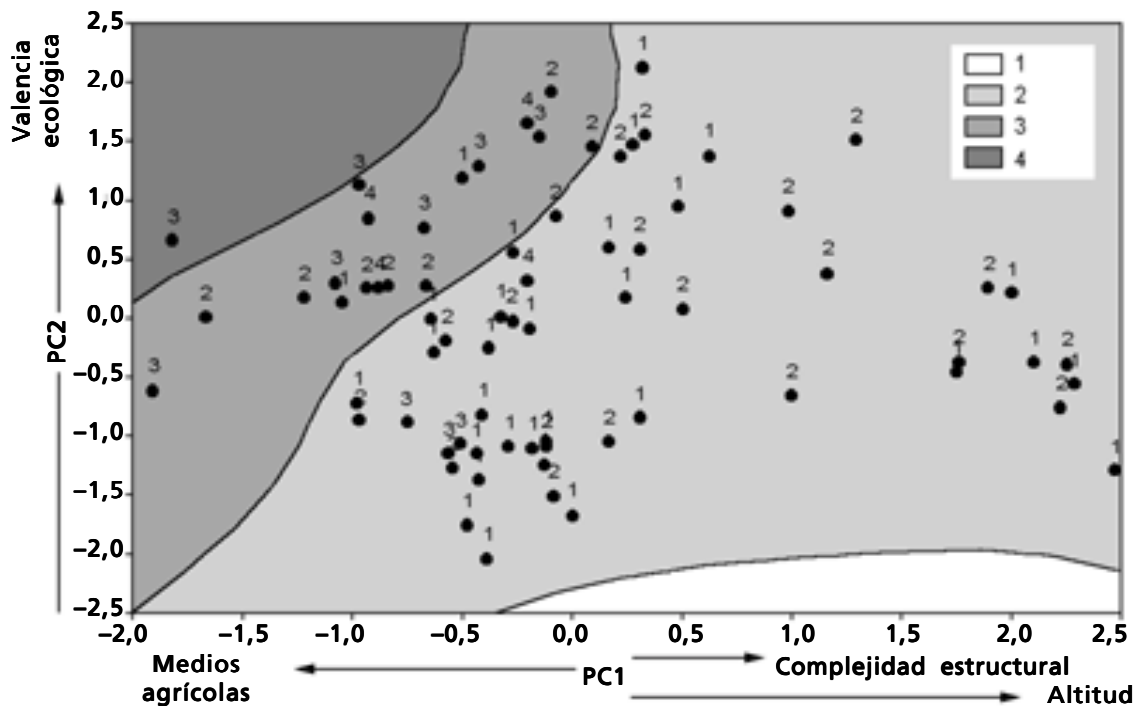


Fig. 7. Relación entre el estatus de conservación de 72 especies a nivel europeo y los dos primeros factores del análisis de las componentes principales de la tabla 3. Los valores de 1 a 4 se refieren al inverso de las categorías SPEC: 1. Sin categoría SPEC; 2. SPEC4; 3. SPEC3; 4. SPEC2.

Fig. 7. Relationship between conservation status on a European scale of 72 species and the two first factors of main component analysis in table 3. Values from 1 to 4 refer to the inverse of SPEC categories: 1. Without SPEC category; 2. SPEC4; 3. SPEC3; 4. SPEC2.

integradora de trabajar con datos extensivos (extraídos de la literatura y/u obtenidos *ex professo*) debería ser más utilizada a la hora de escribir obras sintéticas sobre avifaunas regionales o nacionales, ya que de otro modo se estaría desperdiciando el trabajo y el esfuerzo realizado por numerosos autores, para acabar repitiendo patrones groseros muy similares, cuando no idénticos, a los ya previamente descritos en obras generales (HAGEMEIJER & BLAIR, 1997; The Complete Birds of the Western Palearctic CD-ROM 1998). Más aún, si se quiere trascender de una práctica local y meramente "contable" en el estudio de la distribución y abundancia de aves durante el invierno (HERRERA, 1988b) y no se quiere caer en patrones muy generales y groseros a la hora de proporcionar recomendaciones orientadas a la conservación de poblaciones, comunidades o hábitats, se deberían utilizar metodologías de obtención y análisis de datos que generasen información autoecológica (e.g., densidades ecológicas máximas, amplitudes de

distribución y patrones numéricos de preferencias de hábitat) y sentasen las bases de una ornitología racional, seria y útil (ANÓNIMO, 1988).

Grandes patrones de distribución

La variable que manifestó más importancia determinando las preferencias de hábitat de las especies y la estructura de sus comunidades fue la altitud. Consistentemente, manifestó un efecto negativo sobre la avifauna siendo responsable de más del 25% de la varianza explicada en la densidad, riqueza y diversidad, una vez que se controlaba por otras variables ambientales. Por otro lado, la altitud entró como variable predictora significativa en 23 de las 50 especies cuya abundancia fue modelizada mediante ámbolos de regresión, manifestando en 19 ocasiones un efecto negativo.

La disminución de la temperatura con el aumento en altura a razón aproximada de 1°C por

cada 100 m, conlleva un incremento en el gasto energético a mayor altitud, dada la relación inversa entre temperatura ambiental y gasto metabólico de termorregulación (CALDER & KING, 1974). Este hecho es especialmente limitante durante el invierno, ya que la temperatura media durante las horas de luz suele estar varios grados por debajo de la temperatura mínima crítica (15–25°C para la mayoría de las aves de zonas templadas; CALDER & KING, 1974; KENDEIGH et al., 1977). Más aún, la noche en el área de estudio dura entre 14,5 y 13,5 horas en los meses de noviembre–febrero y durante este largo período del día en el que las aves no pueden comer y la temperatura ambiental es aún más baja que la diurna, la pérdida de masa corporal (casi exclusivamente reservas de grasa) puede llegar a ser del 5–12% (ver BEDNEKOFF & HOUSTON, 1994 y referencias allí dadas; POLO, 2000).

Considerando estos hechos y que los gastos de termorregulación durante el invierno en zonas templadas pueden llegar a alcanzar entre un tercio y la mitad del gasto energético total diario en aves (ver por ejemplo WEATHERS et al., 1984; CARMÍ-WINKLER et al., 1987), entonces es esperable que la abundancia de aves disminuya al aumentar la altitud. Paralelamente a la disminución de la abundancia, también es esperable una disminución en la riqueza y diversidad de especies, ya que las especies más escasas tendrían más probabilidad de desaparecer a mayores altitudes como mera consecuencia de la rarefacción (HECK et al., 1975; JAMES & RATHBURN, 1981). Similar resultado se ha obtenido considerando la extensión y el límite septentrional del área de distribución de aves y la temperatura durante el invierno en Norteamérica (ROOT, 1988; REPASKY, 1991). A menor escala geográfica, los resultados obtenidos para el centro de España (Sierra de Guadarrama) durante el invierno también apoyan la importancia del estrés térmico ambiental determinando las abundancias de aves forestales, ya que sus densidades fueron mayores en las parcelas que recibían mayor radiación solar y por tanto presentaban mayores temperaturas operativas (integración de distintas fuentes de calor; CARRASCAL et al., 2001; HUERTAS & DÍAZ, 2001).

Otro limitante ecológico relacionado con la altitud y que podría estar afectando a la relación negativa entre densidad, riqueza y diversidad de aves es la menor disponibilidad de alimento según se asciende en altitud. Esto puede ser consecuencia de la limitación del acceso al alimento que ocurre en zonas altas durante los temporales fríos (nieve sobre el suelo, costras de hielo sobre troncos, ramas y follaje de pinos) y que puede motivar migraciones altitudinales de la avifauna en períodos de marcada severidad ambiental (CARRASCAL, 1988). Por otro lado, la inmensa mayoría de los cultivos, como fuentes de alimento suplementario superabundante en forma de bancos de semillas, ocupan principalmente zonas bajas de valle y al ascender en

altitud en la Sierra de Guadarrama, pasando del piso mesomediterráneo al criomediterráneo, disminuye la variedad y abundancia de muchas plantas productoras de semillas o frutos comestibles para las aves (IZCO, 1984). Además, considerando que los artrópodos de los que se alimentan algunas especies de pájaros durante el invierno son animales poiquiloterms, la disminución de la temperatura con la altitud reduciría su actividad y por tanto la disponibilidad de estas presas para las aves. En consecuencia, el ascenso en altitud debe reducir la oferta y diversidad de fuentes de alimento, con lo que también podría explicar en alguna medida la disminución de la densidad y riqueza de especies de aves. No obstante, esta hipótesis no parece muy plausible en la península ibérica durante el invierno, ya que las pocas veces que se ha abordado la relación entre disponibilidad de alimento y uso del espacio y de fuentes suplementarias de alimento, abundancia de aves, y condición física, la intensidad de tal asociación ha sido muy débil o prácticamente inexistente (ver por ejemplo DÍAZ & TELLERÍA, 1994 con aves granívoras; HERRERA, 1998 con dos especies de aves frugívoras, *Erithacus rubecula* y *Sylvia atricapilla*; CARRASCAL et al. 1998 con una especie omnívora, *Parus major*; CARRASCAL et al., 2001 con una especie estrictamente insectívora, *Certhia brachydactyla*).

Aunque el efecto de la altitud fue principalmente negativo sobre la avifauna, algunas variables descriptivas de sus comunidades manifestaron relaciones cuadráticas negativas, indicando menores valores a mayores altitudes y a menores altitudes. Esto se observó con la densidad total de aves, la densidad de especies estrictamente invernantes en la región, la abundancia de especies frugívoras, y la abundancia relativa de aves con problemas de conservación a escala europea. Estos resultados paradójicos podrían explicarse atendiendo al uso del suelo y transformación de la cubierta vegetal efectuada por el hombre. Así, en las zonas situadas a menor altitud dentro de la región de estudio es donde se asientan las áreas agrícolas extensivas (monocultivos) o intensivas de regadío que han reducido considerablemente la variedad y complejidad estructural de las formaciones vegetales de la región. Estas formaciones antrópicas monótonas y que exigen unas preferencias de hábitat y tróficas muy especiales y unos patrones de conducta de agregación muy determinados (medios abiertos casi totalmente desprovistos de vegetación, granivoría y agregación en bandos grandes; CARRASCAL & TELLERÍA, 1990) limitarían el asentamiento de la mayoría de las especies.

La complejidad estructural y volumen de la vegetación ha sido destacado desde épocas muy tempranas de la ecología de comunidades de aves como un importantísimo determinante de la riqueza y diversidad de especies y la abundancia de aves (MACARTHUR & MACARTHUR, 1961). Hábitats

más complejos estructuralmente promueven la existencia de un mayor número de nichos espaciales que pueden ser explotados por más especies y 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). Los resultados de este trabajo apoyan estos patrones generales. Así, el índice de complejidad estructural y volumen de la vegetación se asoció lineal y positivamente con la abundancia y riqueza de aves. Por otro lado, la densidad de especies de aves insectívoras también se asoció positivamente con la complejidad estructural.

La presencia de agua se asoció positivamente con todas las medidas de densidad de aves y con la abundancia relativa de las especies con problemas de conservación. En estas áreas con presencia de agua se diversifica la oferta de recursos tróficos, al existir mayor disponibilidad y variedad de insectos, lombrices, etc y de plantas productoras de semillas y frutos (p.e., zarzamas). Por otro lado, las arboledas en márgenes de ríos, o los setos en las márgenes de arroyos, constituyen las únicas zonas con árboles y arbustos desarrollados en el sur de la región en un paisaje dominado por cultivos. Estos medios sirven de refugio para descansar o dormir a numerosas especies que buscan el alimento en las áreas agrícolas próximas (p.e., *Emberiza calandra*, *Carduelis carduelis*, *Fringilla coelebs*) o constituyen islas en las que se concentran especies que manifiestan marcadas preferencias de hábitat por formaciones arboladas (p.e., *Erithacus rubecula*, *Parus major*, *Troglodytes troglodytes*, *Sylvia atricapilla*). Estos hechos, relacionados con la diversificación y aumento de la oferta trófica, el empleo de los entornos de ríos y arroyos como lugares de descanso o refugio y la concentración de aves en estos medios isla, podrían explicar el papel importante que desempeña el agua determinando la abundancia de aves, y ponen de manifiesto el gran papel que tienen ríos, arroyos, y zonas encharcadas en la conservación de la avifauna invernante en esta región.

La situación geográfica de las localidades desempeña un papel importante explicando la distribución de las especies y los parámetros sinecológicos de sus comunidades, una vez que se controla el efecto de variables sintéticas indicadoras de las características del hábitat y la altitud. Este resultado puede relacionarse con el valor de la posición geográfica como medida sustituta y sintética de rasgos ambientales que no se han medido directamente. Así por ejemplo, existe un gradiente de variación climática que va del clima continental frío de mesetas y páramos y de las zonas altas de la sierra al norte y este, al clima más templado del sur y oeste de la región de estudio (MOPTMA, 1995) que justificaría las asociaciones negativas con la latitud y positivas para la longitud encontradas con la densidad de

aves o riqueza de especies (ver LENON et al., 2000 para un ejemplo de asociaciones entre riqueza de especies y posición geográfica y variables climatológicas). Por otro lado, algunos efectos de la latitud y longitud estarían indicando efectos orográficos asociados con la existencia de la cuenca de Madrid alejada de las sierras (p.e., término cuadrático negativo de la longitud para la densidad de aves granívoras) o con la situación de áreas montañosas (p.e., relaciones positivas con la latitud en densidad de aves insectívoras, abundancia de *Corvus corone*, *Emberiza cia*, *Phoenicurus ochruros*, *Turdus viscivorus*).

Aplicación de criterios de conservación europeos a escala local

El estatus de conservación de especies según aparecen en las "listas rojas" está siendo utilizado con el objeto de definir y priorizar áreas de conservación (p.e., HILTY & MERENLENDER, 2000; CASSIDY et al., 2001). Estas categorías de conservación habitualmente están basadas en criterios relacionados con la disminución del tamaño de las poblaciones o del área de distribución de las especies a gran escala y/o en el porcentaje de la población mundial acogido por un país o área geopolítica determinada (TUCKER & HEATH, 1994; AVERY et al., 1995; BEISSINGER et al., 1996; GÄRDENFORS, 2001). Atendiendo a la medida ponderada utilizada en este trabajo, que tiene en cuenta no sólo la mera riqueza de especies con estatus de conservación delicado a escala europea, sino también su abundancia relativa en cada una de las 44 localidades de censo consideradas, las áreas con mayor valor conservacionista se localizarían mayoritariamente al sureste y suroeste de la región de estudio, principalmente en zonas agrícolas y en sotos fluviales.

Estos resultados ponen de manifiesto tres hechos. En primer lugar, el gran valor de los cursos fluviales y otras zonas húmedas que merecerían una especial atención en los programas de conservación. En segundo lugar, la gran importancia que cobran los hábitats sometidos a una profunda transformación humana (distintos medios agrícolas), en relación con otros medios autóctonos menos transformados (e.g., bosques y matorrales), si y sólo si las áreas agrícolas se localizan a baja altitud al sur de la región (ver en la fig. 5 los escasos valores numéricos del índice SPEC ponderado de las zonas agrícolas extensivas de la submeseta norte). Y por último, la pérdida de relevancia del entorno geográfico del Sistema Central acogiendo tamaños poblacionales elevados de especies con problemas de conservación a escala europea. Esto es especialmente llamativo por cuanto las montañas de esta región constituyen los espacios más "salvajes" y "menos" modificados por el hombre en el área de estudio.

Estos hechos podrían explicarse recurriendo a

factores ecológicos (severidad ambiental y productiva) y a criterios a la hora de datar el estatus de conservación a escala europea. La dureza climatológica de las zonas de montaña (bajas temperaturas y nivel de innivación medio o alto en los pisos bioclimáticos supramediterráneo y oro-/crioromediterráneo) y la disminución productiva de biomasa animal de la mayoría de los medios autóctonos o naturalizados (pastizales, matorrales y bosques; ver algunos datos en TELLERÍA et al., 1988) limita la existencia de la avifauna, tanto a nivel de tamaños poblacionales como de riqueza de especies, fenómeno al margen del cual no quedarían las especies con problemas de conservación.

Por otro lado, en la definición de las categorías de estado de conservación preocupante a nivel europeo, ha tenido mucha importancia la interacción entre preferencias de hábitat y la disponibilidad a nivel europeo de hábitats poco representados a escala continental. Así, de las 195 especies de aves europeas catalogadas como en peligro (categorías SPEC 1–3), más de la mitad (116 especies) son propias de medios abiertos estrechamente vinculados a usos agropecuarios y unas 50 especies muestran unas marcadas preferencias de hábitat por matorrales naturales o resultado de la degradación de áreas forestales. Considerando que la mayoría de la extensión geográfica de Europa (y un gran número de los países europeos) se sitúa en regiones bioclimáticas dominadas por medios forestales donde los medios autóctonos son escasos, es esperable que exista una gran preponderancia de especies "raras" propias de estas formaciones vegetales que presentan actualmente problemas de conservación. Esto se ve acentuado, además, por el hecho de que los sistemas de explotación agropecuarios tradicionales y extensivos han sido modificados profundamente en los últimos 50 años. Especies que el pasado eran muy escasas en una Europa dominada por medios autóctonos (i.e., vegetación potencial) se vieron favorecidas por la degradación ambiental impuesta por la transformación agraria de medios salvajes (incendios forestales y roturaciones para la creación de paisajes agrícolas y pastizales). Posteriormente en pleno siglo XX, con una cada vez más intensa preocupación medioambiental, fueron desfavorecidas por la intensificación agrícola (ver TUCKER & HEATH, 1994; CHAMBERLAIN et al., 2001; DONALD et al., 2001). Estos dos hechos (escasa extensión potencial en Europa de medios autóctonos abiertos, e intensificación de las prácticas agrícolas en paisajes profundamente antropomorfizados) conducen a que especies como *Burhinus oedicnemus*, *Pterocles orientalis*, *Alauda arvensis*, *Galerida cristata*, etc sean consideradas como especies con elevados problemas de conservación. Esto además puede venir acentuado por sesgos político-geográficos, ya que especies con índices SPEC 1–3 que en el centro y norte de Europa son raras o muy escasas, en España son muy abundantes hoy día (con toda

seguridad mucho más que hace varios siglos considerando la vegetación potencial) y además ocupan formaciones vegetales producto de la profunda degradación ambiental de medios autóctonos (e.g., *Tetrax tetrax*, *Melanocorypha calandra*, *Calandrella brachydactyla*, *Sylvia undata*, *Lanius excubitor*).

En el análisis autoecológico de los determinantes de los índices de conservación SPEC se pone claramente de manifiesto que la magnitud de problemas de conservación a nivel europeo se asocia en escasa medida con variables que miden la distribución y abundancia de las especies a escala regional (sólo se explica un 12% de la variabilidad interespecífica en los valores SPEC). Es decir, que las medidas de protección específicas dictadas a nivel europeo no se corresponden con las características autoecológicas de las especies en esta región. Es más, las relaciones significativas obtenidas son contrarias a las esperadas. Así, sería esperable que las especies con mayores problemas de conservación fueran más escasas, tuvieran menor amplitud de distribución y ocupasen principalmente medios autóctonos escasos (e.g., MACE & KERSHAW, 1997; MANNE et al., 1999; OWENS & BENNETT, 2000; PURVIS et al., 2000; MANNE & PIMM, 2001). Sin embargo, los índices SPEC no se relacionaron con la densidad máxima ecológica y las especies con mayores problemas de conservación ocuparon preferentemente los hábitats estructuralmente más simples y de carácter agropecuario, manifestando en la región de estudio una gran amplitud de distribución (elevado porcentaje de localidades ocupadas y gran amplitud de hábitat y de distribución altitudinal). Este hecho paradójico sugiere que sería conveniente identificar las especies con problemas de conservación a escalas espaciales más reducidas e incluir en la definición de categorías de estatus de conservación rasgos autoecológicos indicativos de la propensión a presentar problemas de conservación, más allá de la mera datación de la extensión geográfica y de la especulación en torno a los tamaños poblacionales y su variación temporal (en la inmensa mayoría de los casos no cuantificados de modo objetivo y con metodologías rigurosas, sino inferidos a partir de la información inédita poseída por expertos).

Agradecimientos

Este trabajo es una contribución a los proyectos FEDER 1FD97–0648 y BOS2000–0993. José Miguel Aparicio aportó valiosas sugerencias durante el análisis de datos.

Referencias

- ALBERTO, L. J. & VELASCO, T., 1988. Limícolas invernantes en España. In: *Invernada de Aves en la Península Ibérica: 71–78* (J. L. Tellería, Ed.). Monografías de la S.E.O. 1, Madrid.

- ALLEN, C. R., PEARLSTINE, L. G. & KITCHENS, W. M., 2001. Modelling viable mammal populations in Gap analyses. *Biological Conservation*, 99: 135–144.
- ALONSO, J. C., ALONSO, J. A. & BAUTISTA, L. M., 1994. Carrying capacity of staging areas and facultative migration extension in common cranes. *Journal of Applied Ecology*, 31: 212–222.
- ALONSO, J. A., ALONSO, J. C. & VEIGA, J. P., 1985. The influence of moonlight on the timing of roosting flights in common cranes *Grus grus*. *Ornis Scandinavica*, 16: 314–318.
- AMAT, J. A. & AGUILERA, E., 1990. Tactics of black-headed gulls robbing egrets and waders. *Animal Behaviour*, 39: 70–77.
- AMAT, J. A. & FERRER, X., 1988. Respuestas de los patos invernantes en España a diferentes condiciones ambientales. *Ardeola*, 35: 59–70.
- AMAT, J. A., GARCÍA-CRIADO, B. & GARCÍA-CIUDAD, A., 1991. Food, feeding behaviour and nutritional ecology of wintering greylag geese *Anser anser*. *Ardea*, 79: 271–282.
- ANÓNIMO, 1988. Simposio sobre la invernada de Aves en la Península Ibérica. In: *Invernada de Aves en la Península Ibérica*: 207–208 (J. L. Tellería, Ed.). Monografías de la S.E.O. 1, Madrid.
- ARROYO, B. & TELLERÍA, J. L., 1984. La invernada de las aves en el area de Gibraltar. *Ardeola*, 30: 23–31.
- AVERY, M., GIBBONS, D. W., PORTER, R., TEW, T., TUCKER, G. & WILLIAMS, G., 1995. Revising the British Red Data List for birds: The biological basis of UK conservation priorities. *Ibis*, 137: S232–S239.
- BAUTISTA, L. M., ALONSO, J. C. & ALONSO, J. A., 1992. A 20-year study of wintering common crane fluctuations using time series analysis. *Journal of Wildlife Management*, 56: 563–572.
- 1995. A field test of ideal free distribution in flock-feeding common cranes. *Journal of Animal Ecology*, 64: 747–757.
- BEARD, K. H., HENGARTNER, N. & SKELLY, D., 1999. Effectiveness of predicting breeding bird distributions using probabilistic models. *Conservation Biology*, 13: 1,108–1,116.
- BEDNEKOFF, P. A. & HOUSTON, A. I., 1994. Avian daily foraging patterns: effects of digestive constraints and variability. *Evolutionary Ecology*, 8: 36–52.
- BEISSINGER, S. R., STEADMAN, E. C., WOHLGENANT, T., BLATE, G., & ZACK, S., 1996. Null models for assessing ecosystem conservation priorities: threatened birds as titers of threatened ecosystems in South America. *Conservation Biology*, 10: 1,343–1,352.
- BENNETTS, R. E., LINK, W. A., SAUER, J. R. & SYKES, P. W., 1999. Factors influencing counts in an annual survey of Snail Kites in Florida. *Auk*, 116: 316–323.
- BERMEJO, A., CARRERA, E., DE JUANA, A. E. & TEIXEIRA, A. M., 1986. Primer censo general de gaviotas y charranes (Laridae) invernantes en la Península Ibérica (enero de 1984). *Ardeola*, 33: 47–68.
- BRITO, J. C., GODINHO, R., LUIS, C., PAULO, O. S. & CRESPO, E. G., 1999. Management strategies for conservation of the lizard *Lacerta schreiberi* in Portugal. *Biological Conservation*, 89: 311–319.
- BUSTAMANTE, J., 1997. Predictive models for lesser kestrel *Falco naumanni* distribution, abundance and extinction in southern Spain. *Biological Conservation*, 80: 153–160.
- CALDER, W. A. & KING, J. R., 1974. Thermal and caloric relations in birds. In: *Avian biology*, vol 5: 259–413 (D. S. Farner, J. R. King & K. C. Parkes, Eds.). Academic Press, New York.
- CARMÍ-WINKLER, N., DEGEN, A. A., & PINSHOW, B., 1987. Seasonal time-energy budgets of free-living Chukars in the Negev Desert. *Condor*, 89: 594–601.
- CARRASCAL, L. M., 1988. Influencia de las condiciones ambientales sobre la organización de la comunidad de aves invernante en un bosque subalpino mediterráneo. *Doñana Acta Vertebrata*, 15: 111–131.
- CARRASCAL, L. M., ALONSO, C. L. & PALOMINO, D., 2000. Aves “no rapaces” en el entorno de la carretera M-501. In: *Análisis ambiental e influencia sobre la fauna silvestre del desdoblamiento y puesta en servicio del tramo 21,800–39,500 de la carretera M-501*. Consejería de Transportes y Obras Públicas de la Comunidad de Madrid-CSIC, Madrid.
- CARRASCAL, L. M., BAUTISTA, L. M., 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. & MOZETICH, I. M., 2001. Behavioral thermoregulation by treecreepers: trade-off between saving energy and reducing crypsis. *Ecology*, 82: 1,642–1,654.
- CARRASCAL, L. M., MORENO, E. & TELLERÍA, J. L., 1990. Ecomorphological relationships in a group of insectivorous birds of temperate forests in winter. *Holarctic Ecology*, 13: 105–111.
- CARRASCAL, L. M., SENAR, J. C., MOZETICH, I., URIBE, F. & 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., 1990. Flock size of birds wintering in a cultivated area. Influence of vegetation structure and diet. *Ekologia Polska*, 38: 201–210.
- CASSIDY, K. M., GRUE, C. E., SMITH, M. R., JOHNSON, R. E., DVORNICH, K. M., MCALLISTER, K. R., MATTOCKS, P. W., CASSADY, K. M. & AUBRY, K. B., 2001. Using current protection status to assess conservation priorities. *Biological Conservation*, 97: 1–20.
- CATT, D. C., BAINES, D., PICOZZI, N., MOSS, R. & SUMMERS, R. W., 1998. Abundance and distribution of capercaillie *Tetrao urogallus* in Scotland 1992–1994. *Biological Conservation*, 85: 257–267.
- CHAMBERLAIN, D. E., FULLER, R. J., GARTHWAITE, D. G.

- IMPEY, A. J., 2001. A comparison of farmland bird density and species richness in lowland England between two periods of contrasting agricultural practice. *Bird Study*, 48: 245–251
- CHAMBERLAIN, D. E., WILSON, A. M., BROWNE, S. J. & VICKERY, J. A., 1999. Effects of habitat type and management on the abundance of skylarks in the breeding season. *Journal of Applied Ecology*, 36: 856–870.
- CLARK, W. R., SCHMITZ, R. A. & BOGENSCHUTZ, T. R., 1999. Site selection and nest success of ring-necked pheasants as a function of location in Iowa landscapes. *Journal of Wildlife Management*, 63: 976–989.
- COOPER, A. B. & MILLSPAUGH, J. J., 1999. The application of discrete choice models to wildlife resource selection studies. *Ecology*, 80: 566–575.
- CRAWLEY, M. J., 1993. *GLIM for Ecologists*. Blackwell Science, Cambridge.
- CUADRADO, M., SENAR, J. C. & COPETE, J. L., 1995. Do all blackcaps *Sylvia atricapilla* show winter site fidelity? *Ibis*, 137: 70–75.
- DE'ATH, G., 2002. Multivariate regression trees: a new technique for modeling species–environment relationships. *Ecology*, 83: 1,105–1,117.
- DE'ATH, G. & FABRICIUS, K. E., 2000. Classification and regression trees: a powerful yet simple technique for the analysis of complex ecological data. *Ecology*, 81: 3,178–3,192.
- DE JUANA, E., DE JUANA, F. & CALVO, S., 1988. La invernada de aves de presa (O. Falconiformes) en la Península Ibérica. In: *Invernada de Aves en la Península Ibérica: 97–122* (J. L. Tellería, Ed.). Monografías de la S.E.O. 1, Madrid.
- DEL MORAL, J. C., MOLINA, B., DE LA PUENTE, J. & PÉREZ-TRIS, J., 2002. Atlas de las Aves Invernantes de Madrid, 1999–2001. SEO–Monticola, Madrid.
- DETTMERS, R. & BART, J., 1999. A GIS modeling method applied to predicting forest songbird habitat. *Ecol. Appl.*, 9: 152–163.
- DÍAZ, M. & TELLERÍA, J. L., 1994. Predicting the effects of agricultural changes in Central Spanish croplands on seed-eating overwintering birds. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 49: 289–298.
- DONALD, P. F., GREEN, R. E., HEATH, M. F., 2001. Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 268: 25–29.
- DONÁZAR, J. A., HIRALDO, F. & 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.
- EASTMAN, J. R., 2001. Idrisi 32 release 2. Manual version 32.20. Clark Labs, Clark University. Worcester, USA.
- ENA, V. & PURROY, F. J., 1984. Resultados del censo de aves acuáticas (enero, 1983). *Ardeola*, 30: 100–105.
- FORERO, M. G., DONÁZAR, J. A., BLAS, J. & HIRALDO, F., 1999. Causes and consequences of territory change and breeding dispersal distance in the black kite. *Ecology*, 80: 1,298–1,310.
- GÄRDENFORS, U., 2001. Classifying threatened species at national versus global levels. *Trends in Ecology and Evolution*, 16: 511–516.
- GONZÁLEZ, L. M., BUSTAMANTE, J. & HIRALDO, F., 1990. Factors influencing the present distribution of the Spanish imperial eagle *Aquila adalberti*. *Biological Conservation*, 51: 311–319.
- GUISAN, A. & ZIMMERMANN, N. E., 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135: 147–186.
- GUITIÁN, J., 1984. Sobre la importancia del acebo (*Ilex aquifolium* L.) en la ecología de la comunidad invernal de Passeriformes en la Cordillera Cantábrica occidental. *Ardeola*, 30: 65–76.
- HAGEMEIJER, E. J. M. & BLAIR, M. J. (Eds.), 1997. *The EBCC Atlas of European Breeding Birds: Their Distribution and Abundance*. Poyser, London.
- HASTIE, T. & TIBSHIRANI, R., 1990. *Generalized Additive Models*. Chapman & Hall, London.
- HECK, K. L., BELLE, G. V. & SIMBERLOFF, D., 1975. Explicit calculation of the rarefaction diversity measurement and the determination of sufficient sample size. *Ecology*, 56: 1,459–1,461.
- HEIKKINEN, R. K., 1998. Can richness patterns of rarities be predicted from mesoscale atlas data? A case study of vascular plants in the Kevo Reserve. *Biological Conservation*, 83: 133–143.
- HERRERA, C. M., 1978. Individual dietary differences associated with morphological variation in robins *Erithacus rubecula*. *Ibis*, 120: 542–545.
- 1979. Ecological aspects of heterospecific flocks formation in a Mediterranean passerine bird community. *Oikos*, 33: 85–96.
- 1984. Adaptation to frugivory of Mediterranean avian seed dispersers. *Ecology*, 65: 609–617.
- 1988a. Variaciones anuales en las poblaciones de pájaros frugívoros y su relación con la abundancia de frutos. *Ardeola*, 35: 135–142.
- 1988b. La invernada de Aves en la Península Ibérica: cifras, biología y conservación. In: *Invernada de Aves en la Península Ibérica: 201–206* (J. L. Tellería, Ed.). Monografías de la S.E.O. 1, Madrid.
- 1998. Long-term dynamics of Mediterranean frugivorous birds and fleshy fruits: A 12-year study. *Ecological Monographs*, 68: 511–538.
- HILTY, J. & MERENLENDER, A., 2000. Faunal indicator taxa selection for monitoring ecosystem health. *Biological Conservation*, 92: 185–197.
- HIRALDO, F., HEREDIA, B. & ALONSO, J. A., 1993. Communal roosting of wintering red kites *Milvus milvus* (Aves, Accipitridae): social feeding strategies for the exploitation of food resources. *Ethology*, 93: 117–124.
- HUERTAS, D. & 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.
- IVERSON, L. R. & PRASAD, A. M., 1998. Predicting abundance of 80 tree species following climate change in the eastern United States. *Ecol. Monogr.*, 68: 465–485.

- IZCO, J., 1984. *Madrid Verde*. Instituto de Estudios Agrarios, Pesqueros y Alimentarios, Madrid.
- JAMES, F. C. & RATHBURN, S., 1981. Rarefaction, relative abundance, and diversity of avian communities. *Auk*, 98: 785–800.
- JARVIS, A. M. & ROBERTSON, A., 1999. Predicting population sizes and priority conservation areas for 10 endemic Namibian bird species. *Biological Conservation*, 88: 121–131.
- JOLY, K. & MYERS, W. L., 2001. Patterns of mammalian species richness and habitat associations in Pennsylvania. *Biological Conservation*, 99: 253–260.
- JORDANO, P., 1982. Migrant birds are the main seed dispersers of blackberries in southern Spain. *Oikos*, 38: 183–193.
- 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.
- 1988. Diet, fruit choice and variation in body condition of frugivorous warblers in Mediterranean scrubland. *Ardea*, 76: 193–209.
- 1995. Frugivore-mediated selection on fruit and seed size: birds and St. Lucie's cherry, *Prunus mahaleb*. *Ecology*, 76: 2,627–2,639.
- KENDEIGH, S. C., DOL'NIK, V. R. & GAVRILOV, V. M., 1977. Avian energetics. In: *Granivorous birds in ecosystems*: 127–204. (J. Pinowski & S. C. Kendeigh, Eds.). Cambridge University Press, Cambridge.
- KIESTER, A. R., SCOTT, J. M., CSUTI, B., NOSS, R., BUTTERFIELD, F. B., SAHR, K. & WHITE, D., 1996. Conservation prioritization using GAP analysis. *Conservation Biology*, 10: 1,332–1,342.
- LEAPER, R., MASSEI, G. & GORMAN, M.L. & ASPINALL, R., 1999. The feasibility of reintroducing Wild Boar (*Sus scrofa*) to Scotland. *Mammal Rev.*, 29: 239–259.
- LEGENDRE, P., 1993. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology*, 74: 1,659–1,673.
- LENNON, J. J., GREENWOOD, J. J. D. & 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.
- MOPTMA, 1995. *Atlas Nacional de España (Tomo I)*. Centro Nacional de Información Geográfica, Madrid.
- MACARTHUR, R. H. & MACARTHUR, J. W., 1961. On bird species diversity. *Ecology*, 42: 594–598.
- MACE, G. & KERSHAW, M., 1997. Extinction risk and rarity on an ecological timescale. In: *The biology of rarity*: 130–149 (W. Kunin & K. Gaston, Eds.). London, Chapman and Hall.
- MANKIN, P. C. & WARNER, R. E., 1999. A regional model of the eastern cottontail and land–use changes in Illinois. *Journal of Wildlife Management*, 63: 956–963.
- MANNE, L. L., BROOKS, T. M. & PIMM, S. L., 1999. The relative risk of extinction of passerine birds on continents and islands. *Nature*, 399: 258–261.
- MANNE, L. L. & PIMM, S. L., 2001. Beyond eight forms of rarity: which species are threatened and which will be next? *Animal Conservation*, 4: 221–229.
- MATHSOFT, 1999. *S-PLUS 2000*. MathSoft, Inc., Seattle, Washington.
- MONREAL, J., 1986. Evolución anual de los parámetros de la comunidad de aves de la vega del río Tajuña (Madrid). Tesis de Licenciatura, Univ. Complutense de Madrid.
- MOODY, A. & WOODCOCK, C. E., 1995. The influence of scale and the spatial characteristics of landscapes on land–cover mapping using remote sensing. *Landscape Ecology*, 10: 363–379.
- MORENO, E., BARLUENGA, M. & BARBOSA, A., 2001. Ecological plasticity by morphological design reduces costs of subordination: influence on species distribution. *Oecologia*, 128: 603–607.
- MORENO, J., 1981. Feeding niches of woodland birds in a montane coniferous forest in central Spain during winter. *Ornis Scandinavica*, 12: 148–159.
- OSBORNE, P. E., ALONSO, J. C. & 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.
- OWENS, I. P. F. & BENNETT, P. M., 2000. Ecological basis of extinction risk in birds: Habitat loss versus human persecution and introduced predators. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 97: 12,144–12,148.
- PALMA, L., BEJA, P. & RODRIGUES, M., 1999. The use of sighting data to analyse Iberian lynx habitat and distribution. *Journal of Applied Ecology*, 36: 812–824.
- PEARCE, J. & FERRIER, S., 2001. The practical value of modelling relative abundance of species for regional conservation planning: a case study. *Biological Conservation*, 98: 33–43.
- POLO, V., 2000. Factores que determinan el ciclo diario de ganancia de peso en una población de Carboneros Garrapinos (*Parus ater*). Tesis Doctoral, Univ. Complutense de Madrid.
- POTTI, J., 1985a. La sucesión de las comunidades de aves en los pinares repoblados de *Pinus sylvestris* del macizo de Ayllón (Sistema Central). *Ardeola*, 32: 253–277.
- 1985b. Las comunidades de aves del macizo de Ayllón. Tesis doctoral, Univ. Complutense de Madrid.
- PURVIS, A., GITTLEMAN, J. L., COWLISHAW, G. & MACE, G., 2000. Predicting extinction risk in declining species. *Proc. R. Soc. Lond. ser. B*, 267: 1,947–1,952.
- RATHERT, D., WHITE, D., SIFNEOS, J. C. & HUGHES, R. M., 1999. Environmental correlates of species richness for native freshwater fish in Oregon, USA. *J. Biogeogr.*, 26: 257–273.
- REICHARD, S. H. & HAMILTON, C. W., 1997. Predicting invasions of woody plants introduced into North America. *Conservation Biology*, 11: 193–203.

- REPASKY, R. R., 1991. Temperature and the northern distributions of wintering birds. *Ecology*, 72: 2,274–2,285.
- ROOT, T., 1988. Energy constraints on avian distributions and abundances. *Ecology*, 62: 330–339.
- SÁNCHEZ, A., 1991. Estructura y estacionalidad de las comunidades de aves de la Sierra de Gredos. *Ardeola*, 38: 207–231.
- SÁNCHEZ, J. A. & 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., SUÁREZ, F. & TELLERÍA, J. L., 1983. The bird communities of the Spanish Juniper Woodland (*Juniperus thurifera* L.). In: *Proceedings of the VII International Conference on Bird Census Work*: 79–88 (F. J. Purroy, Ed.). Facultad de Biología, Universidad de León, León.
- SANTOS, T. & TELLERÍA, J. L., 1985. Patrones generales de la distribución invernal de Passeriformes en la península Ibérica. *Ardeola*, 32: 17–30.
- SANTOS, T., TELLERÍA, J. L. & SUÁREZ, F., 1985. *Guía de las aves invernantes en la Sierra de Madrid*. Consejería de Agricultura y Ganadería de la Comunidad de Madrid, Madrid.
- SCOTT, J. M., DAVIS, F., CSUTI, B., NOSS, R., BUTTERFIELD, B., GROVES, C., ANDERSON, H., CAICCO, S., D'ERCHIA, F., EDWARDS, T. C., ULLIMAN, J. & WRIGHT, R. G., 1993. GAP analysis: a geographic approach to protection of biological diversity. *Wildlife Monographs*, 123: 1–41.
- SENAR, J. C., BURTON, P. J. K. & METCALFE, N. B., 1992. Variation in the nomadic tendency of a wintering finch *Carduelis spinus* and its relationship with body condition. *Ornis Scandinavica*, 23: 63–72.
- SENAR, J. C., LEONART, J. & METCALFE, N. B., 1994. Wing-shape variation between resident and transient wintering siskins *Carduelis spinus*. *Journal of Avian Biology*, 25: 50–54.
- SENAR, J. C., POLO, V., URIBE, F. & CAMERINO, M., 2000. Status signalling, metabolic rate and body mass in the siskin: the cost of being a subordinate. *Animal Behaviour*, 59: 103–110.
- SHORT, H. L. & HESTBECK, J. B., 1995. National biotic resource inventories and GAP analysis. *BioScience*, 45: 535–539.
- SOLER, M., PÉREZ-GONZÁLEZ, J. A., TEJERO, E. & CAMACHO, I., 1988. Alimentación del zorzal alirrojo (*Turdus iliacus*) durante su invernada en olivares de Jaen (sur de España). *Ardeola*, 35: 183–196.
- STATSOFT, INC., 1999. *STATISTICA for Windows [Computer program manual]*. StatSoft, Inc. Tulsa, OK.
- SUÁREZ, F. & MUÑOZ-COBO, J., 1984. Las comunidades de aves invernantes en cuatro medios diferentes de la provincia de Córdoba. *Doñana Acta Vertebrata*, 11: 45–63.
- TELLERÍA, J. L., 1983. La distribución invernal de aves en el País Vasco atlántico. *Munibe*, 35: 93–108.
- 1986. *Manual para el censo de los vertebrados terrestres*. Raices, Madrid.
- 1988. Caracteres generales de la invernada de las aves en la Península Ibérica. In: *Invernada de Aves en la Península Ibérica*: 13–22 (J. L. Tellería, Ed.). Monografías de la S.E.O. 1, Madrid.
- TELLERÍA, J. L. & DÍAZ, M., 1998. Sección Bibliográfica. *Ardeola*, 45: 131–132.
- TELLERÍA, J. L. & SANTOS, T., 1985. Avifauna invernante en los medios agrícolas del Norte de España. 1. Caracterización biogeográfica. *Ardeola*, 32: 203–225.
- 1986. Bird wintering in Spain. A review. In: *First Conference on Birds Wintering in the Mediterranean Region*: 319–338 (A. Farina, Ed.). Aulla, Italy.
- 1995. Effects of forest fragmentation on a guild of wintering passerines: The role of habitat selection. *Biological Conservation*, 71: 61–67.
- 1997. Seasonal and interannual occupation of a forest archipelago by insectivorous passerines. *Oikos*, 78: 239–248.
- TELLERÍA, J. L., SANTOS, T., ÁLVAREZ, G. & SÁEZ-ROYUELA, C., 1988. Avifauna de los campos de cereales del interior de España. In: *Aves de los medios urbano y agrícola en las mesetas españolas*: 173–319 (F. Bernis, Ed.). Monografías de la S.E.O. 2, Madrid.
- TELLERÍA, J. L., VIRGÓS, E., CARBONELL, R., PÉREZ-TRIS, J. & SANTOS, T., 2001. Behavioural responses to changing landscapes: flock structure and anti-predator strategies of tits wintering in fragmented forests. *Oikos*, 95: 253–264.
- TUCKER, G. M. & HEATH, M. F., 1994. *Birds in Europe: Their Conservation Status*. BirdLife International, Cambridge, UK.
- WEATHERS, W. W., BUTTEMER, W. A., HAYWORTH, A. M. & NAGY, K. A., 1984. An evaluation of time-budget estimates of daily energy expenditure in birds. *The Auk*, 101: 459–472.
- WIENS, J. A., 1989. *The ecology of bird communities. Vol. 1: foundations and patterns*. Cambridge University Press, Cambridge.
- ZAMORA, R., HODAR, J. A. & GÓMEZ, J. M., 1992. Dartford warblers follow stonechats while foraging. *Ornis Scandinavica*, 23: 167–174.