

Respuestas a viejas preguntas con nuevos datos: estudio de los patrones de distribución de la avifauna española y consecuencias para su conservación

Luis M. Carrascal y Jorge M. Lobo

Departamento de Biodiversidad y Biología Evolutiva
Museo Nacional de Ciencias Naturales-CSIC

A Francisco Bernis,
pionero de tantas cosas y maestro
de todos los que de él quisieron aprender,

y ... a los más importantes,
a todos los ornitólogos 'anónimos' que con su
ilusión y tesón han hecho posible este atlas.

1954, Viena, XI Congreso Internacional de Ornitología. *Un modesto ornitólogo español, D. Francisco Bernis Madrazo, presenta a la comunidad ornitológica internacional un trabajo muy ilustrado, avanzado y casi visionario para su época. En dicho trabajo se presentan los grandes patrones biogeográficos de la avifauna ibérica. Y todo ello, efectuado mediante largas caminatas y expediciones a lomos de mulas, a veces por tierras de 'maquis', o usando lentos e incómodos medios de transporte público por las infames carreteras de la España de la posguerra.*

2003, Madrid, Atlas de las Aves Reproductoras de España. *Una asociación científica y conservacionista, la Sociedad Española de Ornitología, organizando los esfuerzos de numerosos ornitólogos, muchos más aficionados que profesionales, edita un nuevo atlas, completo y exhaustivo, de las aves de una de las regiones de mayor biodiversidad ornítica del Paleártico Occidental.*

INTRODUCCIÓN

Desde que Bernis (1955) definiese los grandes patrones de distribución de la avifauna en la península Ibérica, y apuntes los principales factores influyentes, varios autores españoles han contribuido con su granito de arena a la descripción y el esclarecimiento de la distribución y abundancia de las aves en la península Ibérica. Entre el trabajo pionero de Bernis y la edición de este *Atlas de las Aves Reproductoras de España* han pasado muchas cosas. Todas ellas ilustran un proceso de maduración intelectual de la comunidad de ornitólogos españoles, que ha contribuido a que se conozcan mejor fenómenos biológicos asociados con la biogeografía ecológica, la abundancia y las preferencias de hábitat de las aves en Iberia y se esté en situación de contribuir con mejores argumentos y más conocimiento a la conservación de nuestra avifauna.

Los primeros esfuerzos orientados al estudio de la distribución y abundancia de las aves en España tuvieron un corte faunístico y de puro inventario ("contabilidad" de la naturaleza), pero supusieron una importantísima contribución al proporcio-

nar buen conocimiento de historia natural tanto a escala local como de toda la Península, y establecieron una guía a partir de la cual se generaron numerosos trabajos. Enumerar todos ellos sería una tarea encomiable y sometida al riesgo de ser injustos por el seguro olvido de algunas destacadas contribuciones, pero déjese-nos enunciar algunos trabajos pioneros o especialmente señeros: el primer censo nacional de aves acuáticas invernantes (Bernis, 1964), la avifauna de Guipúzcoa de Noval (1967), y las Aves Migradoras Ibéricas de Bernis publicados en varios fascículos a finales de la década de 1960 y principios de la de 1970. Después de estos hitos han seguido, y siguen, trabajos parecidos que, como piezas de un puzzle a medio empezar, fueron perfilando el panorama biogeográfico de la avifauna ibérica.

Una vez establecidos los grandes patrones de distribución y abundancia sobre grandes superficies de terreno mediante el "mira, anota y cuenta", la atención se decantó hacia la definición de patrones a escalas espaciales más pequeñas, reparando especialmente en dos fenómenos ecológicos básicos y muy relevantes: la densidad (individuos por unidad de superficie) y la variación entre distintas formaciones vegetales o paisajes de sus "comunidades" de aves. En este aspecto es justo reconocer el papel pionero de un incombustible y entusiasta ornitólogo español, varios años presidente de SEO/BirdLife: Francisco Purroy. A partir de su tesis doctoral (Purroy, 1973) surgieron numerosos trabajos que establecieron las bases para un conocimiento más detallado de la densidad, y su variación entre hábitats, de la avifauna forestal pirenaica. Vistos desde la distancia de la "modernidad" y de los nuevos métodos de inventariación y técnicas estadísticas, sus trabajos fueron modestos pero supusieron un enorme salto cualitativo y un punto de inflexión en nuestra aproximación intelectual a la distribución y abundancia de aves: las preferencias de hábitat y las variaciones en abundancia ligadas a la estructura de la vegetación. Muchos autores han seguido su aproximación pionera en España en un camino lógico de maduración teórica y metodológica (véase, por ejemplo, por sólo citar unos pocos, las diferentes aproximaciones y temas abordados en los siguientes trabajos: Tellería, 1980; Luis *et al.*, 1983; Santos *et al.*, 1983; Tellería & Potti, 1984; Sánchez, 1991; Zamora, 1991; Rey *et al.*, 1992; Bautista *et al.*, 1995; Pulido & Díaz, 1997; Tellería & Santos, 1997; Díaz *et al.*, 1998; Tella & Forero, 2000 o Carrascal *et al.*, 2001 y 2002).

Con el advenimiento de los atlas temáticos de grupos animales concretos (véanse los trabajos pioneros europeos de Inglaterra e Irlanda –Sharrock (1976)– y Francia –Yeatman (1976)– con aves) surge en España la necesidad de cartografiar nuestra avifauna. Este es un interés centrado en registrar de un modo riguroso la presencia/ausencia de las especies, con el objetivo de delimitar con la mayor precisión posible sus áreas de distribución. Siguiendo las tendencias del momento, De Juana (1980) consigue terminar, ¡en solitario!, el primer atlas de una región española concreta (La Rioja). Su ejemplo es seguido por otros pioneros en nuestro panorama ornitológico nacional como Muntaner *et al.* (1983) para Cataluña y Elósegui (1985) para Navarra, por destacar sólo los más tempranos, hasta completarse un primer atlas nacional (Purroy, 1997).

A medida que aumentaban las descripciones de preferencias de hábitat y el conocimiento de densidades en regiones concretas, y se iban conociendo más detalladamente los grandes patrones de distribución, surge una nueva necesidad: plasmar sobre grandes superficies de terreno los patrones macroecológicos y de biogeografía ecológica de la avifauna ibérica. De este modo se comienza a conocer la variación geográfica de algunos parámetros sinecológicos, es decir, los relativos a las asociaciones de especies (Bustamante *et al.*, 1988) y grupos concretos de aves, como las migrantes transaharianas (Herrera, 1978), la abundancia y diversidad de la avifauna invernante (Santos & Tellería, 1985), las aves frugívoras (Jordano, 1985), la riqueza y diversidad de comunidades de aves (Potti, 1988), la avifauna de medios esteparios (Tellería *et al.*, 1988), la invernada de patos (Amat & Ferrer, 1988), o la avifauna forestal ibérica (Tellería & Santos, 1994), y se establecen asociaciones macroecológicas entre talla corporal-densidades (Tellería & Carrascal, 1994) o talla corporal-preferencias de hábitat-nicho espacial (Polo & Carrascal, 1999).

Estas aproximaciones sinecológicas se ven abundantemente complementadas por el estudio de los factores ambientales determinantes de la variación espacial de la abundancia o la presencia/ausencia de especies concretas sobre grandes extensiones de terreno, donde los objetivos principales son profundizar en los mecanismos implicados en las preferencias de hábitat y modelizar la distribución de dichas especies (la mayoría de las veces con problemas de conservación). Ejemplos de estas tendencias los encontramos en González *et al.* (1990) con el Águila Imperial Ibérica; Carrascal *et al.* (1993) con la Cigüeña Blanca; Donazar *et al.* (1993) con el Quebrantahuesos; Bustamante (1997) con el Cernícalo Primilla; Suárez *et al.* (1997) con las dos especies de *Pterocles* españolas; Lane *et al.* (2001) con la Avutarda Común, etc.

Como puede apreciarse tras la lectura de este breve repaso de lo que ha sido el estudio y el conocimiento de la distribución y abundancia de aves en España, ha habido una doble tendencia. En primer lugar, el paso de la descripción de patrones a la inferencia de mecanismos. Y en segundo lugar, el desplazamiento del interés desde lo faunístico-sinecológico a lo específico-autoecológico. Ambas estrategias y procesos de generación de conocimiento han sido de enorme utilidad. Encumbrar a una en detrimento de la otra supondría un enorme error, ya que obviaría el proceso lógico de maduración intelectual que como comunidad científica hemos tenido, y olvidaría la base histórica de la acumulación de conocimiento relevante. Conocimiento relevante que, además, se ha plasmado en logros importantísimos definiendo prioridades de conservación de localidades (por ejemplo, Áreas Importantes para las Aves –IBA–, Zonas de Especial Protección

para las Aves –ZEPA–, Lugares de Interés Comunitario –LIC–) y planes específicos de acción para conservar especies concretas.

En esta ocasión, nos proponemos dar un salto al pasado volviendo a los orígenes del problema y a las preguntas sencillas, pero importantísimas, que se planteaba en 1955 Francisco Bernis. Esto es, el estudio de los grandes patrones de la distribución de la avifauna española (Península y Baleares). Utilizando una aproximación holista intentemos abordar viejas preguntas con nuevos datos. Datos que de ninguna manera hubiesen sido posibles sin la concurrencia de un numerosísimo grupo de personas que ha recorrido nuestros campos datando una modesta variable: la presencia-ausencia de toda nuestra avifauna en unidades de 100 km².

A lo largo de las siguientes páginas identificamos lo que a nuestro entender son las principales cuestiones relativas a la biogeografía y patrones de distribución de las aves, con el doble objetivo de aportar nuevas ideas, o reafirmar las previamente identificadas con datos más fragmentarios, y complementar los textos autoecológicos de cada una de las especies.

¿MUESTRAN LOS PATRONES DE DISTRIBUCIÓN DE LAS ESPECIES FUERTES ASOCIACIONES CON FACTORES AMBIENTALES?

Encontrar respuestas a esta pregunta supone comprender los principales determinantes macroecológicos de la distribución de las especies de aves españolas, así como saber si podemos contar con herramientas predictivas de utilidad en biogeografía ecológica y biología de la conservación.

De cada uno de los grupos faunísticos distinguidos por Voous (1960) se han tratado de elegir cuatro especies, de manera que las 46 seleccionadas representen un amplio espectro de aves en función de su clasificación sistemática, talla corporal, preferencias de hábitat, estrategias alimentarias, nidotópica, migratoriedad, extensión de su área de distribución, y patrón geográfico de ésta. El número de cuadrículas UTM 10x10 km ocupadas por cada especie en cada bloque de 50x50 km se relacionó con la posición geográfica (latitud y longitud), tres factores geoclimáticos y nueve factores ambientales que definen tipos de paisajes y usos del suelo (Tabla 1). El procedimiento estadístico utilizado para analizar estas relaciones fue el de los árboles de regresión (caso particular de modelos generalizados aditivos), especialmente adecuado cuando los datos no siguen distribuciones estadísticas concretas (normal, Poisson...), y no hay por qué esperar patrones de relaciones lineales homogéneos a lo largo de todo el rango de variación de la variable dependiente.

La Tabla 2 sintetiza los principales resultados obtenidos mediante estos análisis, ilustrando, en aras de la sencillez, sólo las tres primeras ramificaciones de regresión que son aquellas que más variabilidad explican de la distribución geográfica de las especies (aproximadamente entre 1/3 y 1/2 de la variabilidad total explicada por cada modelo de regresión).

La primera conclusión que emana de estos resultados es que la distribución geográfica de las especies en España es explicable en gran medida atendiendo a modelos sencillos que incluyen factores ambientales geomorfológicos, climáticos, de uso del suelo y de posición geográfica. Así, la variabilidad explicada por dichos modelos (devianza reducida –D_R–) osciló entre el 57% del Fumarel Cariblanco y el 90% del Reyzeulo Listado, obteniéndose para las 46 especies un promedio del 78%. Esto es, la distribu-

FACTORES GEOCLIMATICOS (71% de la varianza original)

GEOCLIM 1	33%	Incremento de la altitud (media y máxima) y del rango altitudinal, disminuyendo la temperatura media (anual y de mayo)
GEOCLIM 2	23%	Incremento de las precipitaciones y disminución de los niveles de insolación (anual y de mayo)
GEOCLIM 3	14%	España caliza (extremo negativo) <i>versus</i> España silíceas (extremo positivo)

FACTORES AMBIENTALES (82% de la varianza original)

AMB 1	12%	Incremento de cobertura de bosques (principalmente coníferas)
AMB 2	11%	Incremento de la superficie urbana e industrial, con mayor presencia carreteras y tendidos eléctricos
AMB 3	8%	Incremento de la presencia de cursos fluviales (ríos y arroyos) acompañada de poca cobertura de áreas urbanas
AMB 4	9%	Incremento de la presencia de áreas húmedas (marismas, lagunas, embalses)
AMB 5	8%	Cobertura de matorrales (extremo negativo) frente a extensión de áreas agrícolas (regadío y/o secano; positivo)
AMB 6	7%	Incremento de la presencia de formaciones vegetales estepáricas o pseudoestepáricas
AMB 7	8%	Incremento de la cobertura de formaciones rocosas y/o herbáceas (pastizales)
AMB 8	9%	Incremento de la cobertura de bosques de hoja ancha y praderas
AMB 9	9%	Incremento de la diversidad de paisajes y de la cobertura de formaciones agropecuarias arboladas abiertas

Tabla 1. Resumen de los resultados obtenidos con los análisis de componentes principales aplicados a variables geomorfológicas y climáticas (factores geoclimáticos), y a variables ambientales que definen tipos de paisajes y patrones de uso del suelo (factores ambientales). Los porcentajes ilustran la proporción de la varianza original retenida por cada componente.

ción espacial de las aves a una escala espacial enorme de cientos de miles de km² es muy predecible. Este hecho implica que, a partir de dichos modelos, estamos en situación de inducir los principales factores macroecológicos responsables de la distribución de cada una de las especies a escala biogeográfica (otras variables ecológicas podrían estar implicadas a escalas espaciales menores, como por ejemplo, variaciones de abundancia en una localidad, preferencias de hábitat y uso del espacio). Y no sólo eso, sino que podemos construir modelos que, previamente validados para corroborar su potencial predictivo, puedan ser utilizados como herramientas de gestión ambiental para la ordenación del territorio y la conservación, trabajar con escenarios de simulación en evaluación ambiental para encontrar respuestas a cuestiones del tipo “qué pasaría si...”, identificar áreas potencialmente adecuadas para una especie donde actualmente es muy escasa y poder definir planes de recuperación, etc.

La Figura 1 muestra el valor explicativo de las variables consideradas, esto es, su importancia sobre la distribución de las especies. Lo primero que sorprende al contemplar el gráfico es la gran importancia que han tenido tres factores sencillos geoclimáticos (GEOCLIM 1 a 3; ver su significado en la Tabla 1). Del total de las 137 ramificaciones consideradas en la Tabla 2 para los modelos de las 46 especies, el 40% (55 ramificaciones) se relacionan con estos tres factores que sintetizan los principales patrones de variación geomorfológica y climática. Los más destacados determinantes de los patrones de distribución geográfica de las especies son el gradiente que asocia inversamente la temperatura (anual y durante el período reproductor) con el carácter montañoso (elevadas altitudes medias, máximas) de los bloques de 50x50 km (factor GEOCLIM 1), y otro que define un gradiente de humedad-xericidad (mayor cantidad de precipitaciones frente a menores niveles de insolación; GEOCLIM 2). Treinta y siete de las 46 especies analizadas muestran asociaciones significativas con alguna de estas dos componentes. Estos factores ambientales que definen gradientes geomorfológicos (áreas alpinas/subalpinas – montañas-de valle) y climáticos (temperatura y humedad-xericidad) deben configurar aspectos básicos del nicho ecológico de las especies asociados con su tolerancia térmica e hídrica, así como aspectos relacionados con sus preferencias de hábitat y con la disponibilidad de sus recursos tróficos preferentes, que acotan el margen en el cual se producen respuestas ambientales a menores escalas espaciales y que se manifiestan bajo la forma de la selección de hábitat y de variaciones en la densidad.

Los nueve factores de uso del suelo y grandes formaciones ambientales (AMB 1 a 9 en la Tabla 1) también desempeñan un importante papel en la distribución de las especies: el 41% del total de las 137 ramificaciones de la Tabla 2 están relacionadas con estos factores ambientales. De ellos, los que más importancia han manifestado son tres gradientes que ordenan el territorio según su cobertura de bosques (coníferas –AMB 1– y caducifolios –AMB 8–) y matorrales (AMB 5) frente a cobertura de cultivos (tanto de regadío como de secano). Por último, y con un papel menos importante, la situación geográfica (latitud y longitud) aparece como principal responsable de la distribución de las especies en el 19% de las ramificaciones. Es más, tan solo cuatro de las 46 especies incluyen a la latitud y la longitud como variables explicativas de su distribución entre las tres primeras ramificaciones de sus árboles de regresión. El hecho de que estas dos últimas variables tengan una menor importancia sobre las aves analizadas, pone de manifiesto la gran importancia que tienen sobre este grupo de animales los fenómenos ambientales que operan en el tiempo ecológico a través de su nicho frente a aspectos directamente asociados con la distribución por razones puramente geográficas (por ejemplo, dispersión desde los centros de origen de diferentes taxas, manifestación de patrones corológicos con bases históricas –glaciaciones, cuenca mediterránea–, etc.).

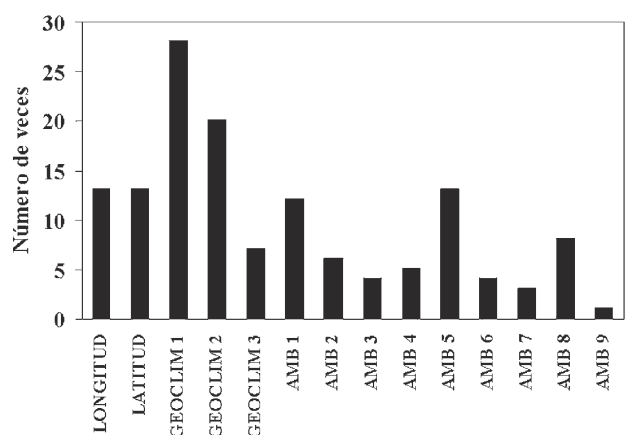


Figura 1. Síntesis de los resultados de los árboles de regresión presentados en la Tabla 2. El histograma representa la importancia de cada gradiente ambiental (número de veces que aparecen dentro de las tres primeras ramificaciones de los árboles de regresión).

	D%	Long.	Latitud	GC1	GC2	GC3	AMB1	AMB2	AMB3	AMB4	AMB5	AMB6	AMB7	AMB8	AMB9
COSMOPOLITA															
<i>Tyto alba</i>	84	NEG	POS	—	—	—	—	—	—	—	pos	—	—	—	—
<i>Falco peregrinus</i>	75	—	—	—	—	NEG	POS	—	—	—	—	—	pos	—	—
<i>Gallinula chloropus</i>	82	pos	—	NEG	—	—	—	—	—	—	POS	—	—	—	—
<i>Himantopus himantopus</i>	77	—	—	—	—	—	NEG	—	—	POS	pos	—	—	—	—
ANTIGUO MUNDO															
<i>Chlidonias hybrida</i>	57	pos	—	—	—	—	NEG	—	—	POS	—	—	—	—	—
<i>Milvus migrans</i>	87	NEG	—	—	POS	—	—	—	—	—	—	neg	—	—	—
<i>Coturnix coturnix</i>	82	—	POS	POS	—	—	—	—	—	—	—	neg	—	—	—
<i>Oriolus oriolus</i>	80	—	NEG	POS	—	—	—	—	pos	—	—	—	—	—	—
INDO AFRICANA															
<i>Bubulcus ibis</i>	59	—	—	—	NEG	—	—	pos	—	—	—	—	—	—	POS
<i>Circus gallicus</i>	78	—	—	POS	—	—	—	—	—	—	NEG	—	—	pos	—
<i>Glareola pratincola</i>	80	—	—	neg	—	—	—	—	—	POS	POS	—	—	—	—
<i>Cisticola juncidis</i>	85	—	—	NEG	—	—	—	pos	—	—	POS	—	—	—	—
HOLARCTICA															
<i>Anas strepera</i>	63	—	—	NEG	pos	—	—	—	—	POS	—	—	—	—	—
<i>Circus cyaneus</i>	85	NEG	POS	—	—	—	—	—	—	pos	—	—	—	—	—
<i>Hirundo rustica</i>	65	—	—	C	POS	—	—	pos	—	—	—	—	—	—	—
<i>Loxia curvirostra</i>	85	POS	—	POS	—	—	pos	—	—	—	—	—	—	—	—
PALEARCTICA															
<i>Ciconia nigra</i>	82	neg	—	—	NEG	POS	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Apus apus</i>	64	—	POS	C	—	—	—	pos	—	—	—	—	—	—	—
<i>Dendrocygus minor</i>	75	—	—	—	pos	NEG	—	—	—	—	—	—	—	POS	—
<i>Parus major</i>	59	—	—	POS	pos	—	—	—	—	—	—	—	—	POS	—
EUROPEO															
<i>Milvus milvus</i>	77	—	c	POS	—	—	—	—	—	—	—	—	—	POS	—
<i>Picus viridis</i>	84	—	—	POS	POS	—	—	—	—	—	—	pos	—	—	—
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	73	—	—	—	pos	—	—	—	POS	—	—	—	—	POS	—
<i>Regulus ignicapilla</i>	90	—	pos	—	POS	—	POS	—	—	—	—	—	—	—	—
EUROTURKISTANA															
<i>Circus pygargus</i>	83	NEG	—	neg	—	—	—	—	—	—	POS	—	—	—	—
<i>Coracias garrulus</i>	77	—	—	—	NEG	—	NEG	—	—	—	pos	—	—	—	—
<i>Columba oenas</i>	89	—	C	—	POS	neg	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Emberiza hortulana</i>	88	—	—	POS	POS	neg	—	—	—	—	—	—	—	—	—
TURKISTANO-MEDITERRANEA															
<i>Hieraaetus pennatus</i>	80	NEG	—	POS	—	—	—	—	—	—	—	neg	—	—	—
<i>Burhinus oedipnemos</i>	85	—	—	—	NEG	—	neg	—	—	—	POS	—	—	—	—
<i>Merops apiaster</i>	87	—	—	C	NEG	—	—	—	pos	—	—	—	—	—	—
<i>Calandrella rufescens</i>	59	—	—	NEG	neg	—	—	—	—	—	—	—	—	NEG	—
MEDITERRANEA															
<i>Alectoris rufa</i>	78	—	—	POS	NEG	—	—	—	pos	—	—	—	—	—	—
<i>Cercotrychus galactotes</i>	80	pos	NEG	—	—	—	NEG	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Sylvia hortensis</i>	75	POS	—	—	—	—	—	—	—	—	NEG	—	—	pos	—
<i>Serinus serinus</i>	63	—	—	POS	pos	—	—	POS	—	—	—	—	—	—	—
PALEOXERICA															
<i>Tetrax tetrax</i>	83	—	—	pos	—	—	NEG	—	—	—	POS	—	—	—	—
<i>Pterocles orientalis</i>	71	—	—	—	—	—	NEG	neg	—	—	—	—	—	NEG	—
<i>Petronia petronia</i>	87	—	—	POS	neg	NEG	—	—	—	—	—	—	—	—	—
PALEOXEROMONTANA															
<i>Phyonoprogne rupestris</i>	84	—	—	POS	—	—	pos	—	—	—	NEG	—	—	—	—
<i>Monticola solitarius</i>	79	—	NEG	—	—	neg	—	—	—	—	NEG	—	—	—	—
<i>Phoenicurus ochruros</i>	90	neg	POS	POS	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
PALEOMONTANA															
<i>Turdus torquatus</i>	71	—	POS	POS	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Tichodroma muraria</i>	64	—	POS	pos	—	—	—	—	—	—	—	—	POS	—	—
<i>Pyrrhocorax pyrrhocorax</i>	83	POS	—	pos	—	—	—	—	—	—	—	—	POS	—	—
<i>Serinus citrinella</i>	81	—	—	POS	POS	—	pos	—	—	—	—	—	—	—	—

Tabla 2. Resumen de los resultados de los árboles de regresión (modelos generalizados aditivos) aplicados a los datos de frecuencia de aparición en cuadrículas UTM 10x10 km, dentro de bloques de 50x50 km, de algunas especies seleccionadas pertenecientes a un amplio espectro de grupos faunísticos. Sólo se ilustran los efectos de las tres primeras ramificaciones que retienen más devianza (es decir, más variabilidad en la distribución). POS o pos: asociaciones positivas; NEG o neg: relaciones negativas; C o c: asociación cuadrática negativa (mayores valores de frecuencia de aparición en los bloques de 50x50 km en el centro de los gradientes, y menores valores en los extremos de los mismos). La importancia cuantitativa de las ramificaciones sigue el siguiente orden: mayúsculas en negrita (1º), mayúsculas (2º) y minúsculas (3º). D%: Porcentaje de devianza reducido por los modelos de árboles de regresión. GC 1-3 representan los factores geoclimáticos (GEOCLIM), y AMB 1-9 los factores ambientales y de uso del suelo sintetizados en la Tabla 1.

Considerando los tres factores geoclimáticos más los nueve factores de usos del suelo y tipos de paisajes (Tabla 1) y la ocupación de cuadrículas UTM 10x10 km por parte de cada especie, se puede calcular su posición media en cada uno de estos factores (gradientes ambientales). Cuanto más extremas sean dichas posiciones, más diferirán los requerimientos de las especies en su distribución de las características ambientales promedio de España, y por tanto más especialistas serán en dichos requerimientos ambientales. De este modo es posible calcular la especialización de las aves en sus requerimientos ambientales a gran escala, considerando tanto el grupo de factores geoclimáticos, como el grupo de factores de usos del suelo. Ejemplos de especies con requerimientos ambientales a gran escala muy poco especializados son: Ánade Azulón, Cernícalo Vulgar, Perdiz Roja, Paloma

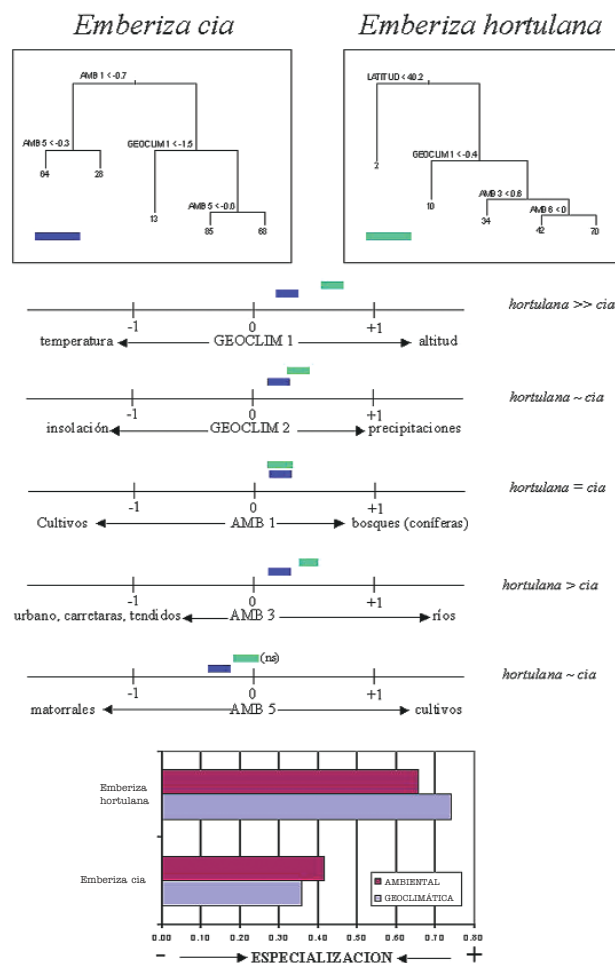


Figura 2. Síntesis de algunos de los datos sobre biogeografía ecológica que pueden obtenerse a partir de los datos de este atlas para el Escribano Montesino y el Escribano Hortelano. En la parte superior se representan las cuatro primeras ramificaciones de los árboles de regresión efectuados con ambas especies. En la parte media, el rango de "distribución" (valor medio \pm error estándar) de ambas especies en aquellos factores ambientales en los que, al menos una de esas especies, difiere de cero (condiciones ambientales promedio de la península Ibérica y Baleares), o dentro de los cuales existen fuertes diferencias entre especies (en ambos casos a $p < 0,01$). En la parte baja de la figura se ilustran mediante un histograma los valores de especialización ambiental en los gradientes geoclimáticos y de tipos de paisajes/usos del suelo (a mayor valor, la especie es más especialista). ns: diferencia no significativa respecto a cero.

Torcaz, Mochuelo Europeo, Vencejo Común, Abubilla, Golondrina Común, Tarabilla Común, Mirlo Común, Carbonero Común, Estornino Negro, Urraca, Verdecillo, Gorrión Común y Triguero. Por el contrario, especies con requerimientos ambientales más específicos son: Cerceta Pardilla, Quebrantahuesos, Perdiz Nival, Urogallo Común, Mochuelo Boreal, Picamaderos Negro, Mirlo Capiblanco, Curruca Sarda, Treparriscos, Chova Piquigualda y Gorrión Alpino.

En la Figura 2 se ilustra, a modo de ejemplo con dos especies de escribanos, la ingente cantidad de información sobre distribución y biogeografía ecológica que puede extraerse a partir de los datos de este atlas. Los árboles de regresión ilustran las principales ramificaciones responsables de la variación en la ocupación de cuadrículas UTM 10x10 km dentro de los bloques de 50x50 km. En el caso del Escribano Hortelano (*Emberiza hortulana*) sólo las ramificaciones ilustradas explican el 62,4% de la variabilidad observada en su distribución en España, mientras que para el caso del Escribano Montesino (*E. cia*) la variación explicada por el modelo es del 56,4%. Una lectura de estos modelos podría ser como sigue: la frecuencia de aparición del Escribano Hortelano es muy escasa por debajo del paralelo 40,2° (un 2% de ocupación, en promedio, de las cuadrículas UTM 10x10 km); por encima de esta latitud la especie aparece más frecuentemente en ambientes geográficos montañosos (factor GEOCLIM 1) siendo muy escasa en zonas bajas poco montañosas y cálidas (10% de ocupación); en las regiones mínimamente montañosas es más frecuente en áreas poco impactadas por el hombre mediante carreteras, tendidos eléctricos y zonas urbanas, pero con elevada presencia de ríos y arroyos (AMB 3); y dentro de estas zonas por encima de los 40° de latitud, elevadas, relativamente frías y de escasa influencia humana, prefiere las zonas con predominio de formaciones herbáceas en forma de pastizales (70%), más que zonas con vegetación esteparia o subarborescente (42%; AMB 6). La situación media de ambas especies en los gradientes ambientales se ha ilustrado en aquellos factores en los que las especies difieren fuertemente entre sí ($p < 0,01$), y/o difieren de las condiciones ambientales promedio en España. Así, el Escribano Hortelano y el Escribano Montesino difieren fundamentalmente en los factores GEOCLIM 1 (altitud y temperatura) y AMB 3 (impacto humano vs presencia de ríos y arroyos), de manera que el Escribano Hortelano prefiere zonas más elevadas y frías, y con menor impacto humano y más presencia de cursos fluviales que el Escribano

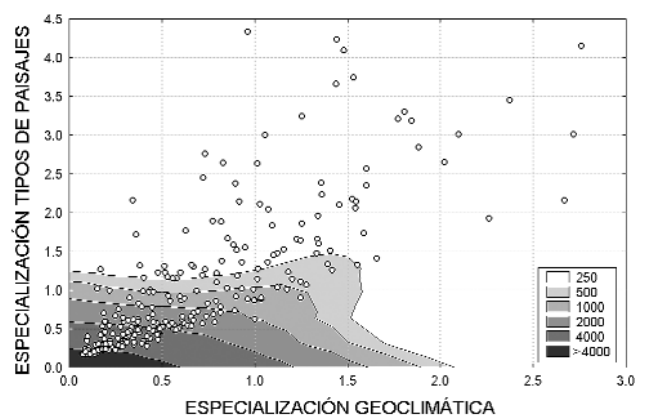


Figura 3. Relación entre la extensión geográfica de las especies en la península Ibérica y Baleares (número de cuadrículas UTM 10x10 km ocupadas; ver rangos en la caja con números dentro del diagrama), y la especialización ambiental geoclimática y de tipos de paisajes/usos del suelo.

Montesino. Por otro lado, los requerimientos ambientales de ambas especies son distintos, siendo más especializados (es decir, menor valencia ecológica) en el Escribano Hortelano que en el Escribano Montesino, tanto en las componentes geoclimáticas como en las de usos de suelo y grandes formaciones ambientales.

¿PORQUÉ UNAS ESPECIES TIENEN DISTRIBUCIONES GEOGRÁFICAS MÁS EXTENSAS QUE OTRAS?

Para responder a esta cuestión es necesario considerar tanto la valencia ecológica de las distintas especies, como su situación dentro de los gradientes ambientales (sean geomorfológicos, climáticos o de uso del suelo). La Figura 3 ilustra cómo la extensión geográfica (número de cuadrículas UTM 10x10 km ocupadas) se relaciona inversamente con la especialización en los factores geoclimáticos y de uso del suelo. El 71% de la variación interespecífica en la extensión geográfica de 257 especies (con presencia en al menos 5 cuadrículas UTM 10x10 km) pudo ser explicado por estas dos medidas de especialización ambiental en los patrones de distribución geográfica. Esto es, las especies cuyos requerimientos ambientales a gran escala difieren más de las condiciones promedio ibérico-baleares son aquellas con áreas de distribución más restringidas.

Las diferencias interespecíficas en la extensión geográfica están también relacionadas con los requerimientos ambientales de cada especie. Así, relacionando mediante regresión múltiple el número de cuadrículas UTM 10x10 km ocupadas con la situación media de las especies en los tres gradientes geoclimáticos y los nueve factores ambientales de uso del suelo y tipos de paisajes (ver Tabla 1) se obtienen los resultados de la Figura 4 (69,2% de la variabilidad interespecífica explicada). Las especies con menor extensión geográfica ocupan los extremos del gradiente ambiental de incremento de precipitaciones y disminución de insolación (especialmente en el extremo de condiciones más húmedas; factor GEOCLIM 2), y manifiestan marcadas preferencias por ambientes acuáticos (como marismas, lagunas, embalses; factor AMB 4), o áreas montañas-alpinas de roquedos o pastizales (AMB 7), o medios agropecuarios arbolados abiertos (AMB 9), o áreas agrícolas tanto de regadío como de secano (extremo negativo del factor AMB 5). Por el contrario, las especies con rangos de distribución más extensos habitan en regiones con niveles de precipitación e insolación medios y están vinculadas principalmente a formaciones arbustivas (AMB 5) o forestales (principalmente bosques de coníferas; AMB 1), o a zonas con presencia abundante de ríos y arroyos (AMB 3).

¿QUÉ RASGOS MACROECOLÓGICOS SE ASOCIAN CON LA RAREZA DEBIDA A PROBLEMAS DE CONSERVACIÓN?

Tucker & Heath (1994) proponen unas categorías de estado de conservación (SPEC) para las poblaciones de aves europeas basadas en los efectivos poblacionales de las especies, la extensión del área de distribución y los cambios que se han producido en ambas variables a lo largo de los últimos años. Esta aproximación, aunque produce categorías de amenaza distintas, es conceptualmente muy similar a la propuesta de la UICN (UICN, 2001; Gärdenfors, 2001), y también proporciona resultados muy pare-

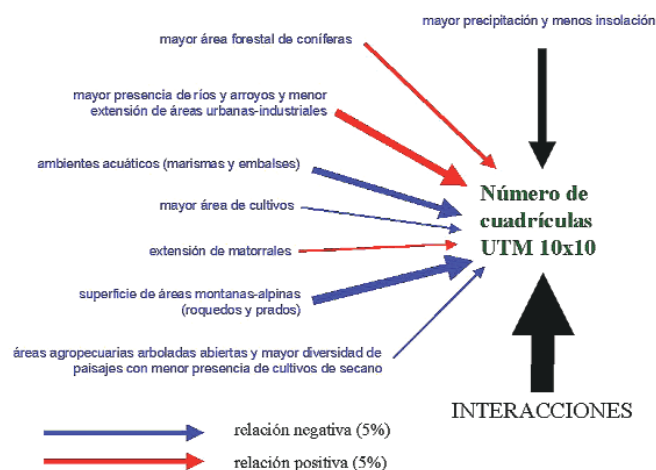


Figura 4. Asociación entre la extensión del área de distribución de las especies en la península Ibérica y Baleares (número de cuadrículas UTM 10x10 km ocupadas), y la situación media en los gradientes ambientales geoclimáticos y de tipos de paisajes/usos del suelo, obtenida mediante regresión múltiple por pasos (modelo general lineal). Sólo se muestran aquellos efectos significativos. El tamaño y color de las flechas denotan la magnitud de los efectos y su sentido. Por ejemplo, las especies que ocupan preferentemente áreas con grandes extensiones de bosques de coníferas tienen mayores rangos de distribución (cuadrículas UTM 10x10 km ocupadas). Las flechas de color negro indican sólo las magnitudes de los efectos (no es posible linealizarlos). Para más detalles véase el texto.

cidos a los de las categorías de amenaza definidas según el *European Threat Status* (ETS; Tucker & Heath, 1994). Por este motivo, y persiguiendo no redundar en una multiplicidad de análisis que producen resultados muy similares, nos planteamos encontrar qué variables descriptoras de los patrones de distribución de las aves en España se asocian con el estatus de conservación a nivel europeo. Analizar este fenómeno nos permitirá identificar qué patrones ambientales geomorfológicos, climáticos y de tipos de paisajes y usos del suelo se asocian con la rareza de las especies que las conduce a presentar problemas de conservación a escala global (Europa en este caso).

Para ello se ha efectuado un análisis de regresión logística (modelo general lineal) utilizando las categorías SPEC (cinco niveles de 1-muy amenazada a 5-sin problemas de conservación) como variable dependiente nominal ordinal, y el número de cuadrículas UTM 10x10 km ocupadas en España, las especializaciones geoclimática y ambiental, y la situación media de cada especie en los tres factores geoclimáticos y los nueve factores de tipos de paisajes-usos del suelo como variables independientes. El modelo más sencillo ($\chi^2=43,9$; 7 grados de libertad, $p<0,001$), que incluye sólo efectos significativos (regresión múltiple por pasos) se ilustra en la Figura 5.

Siete variables seleccionadas consiguen explicar "sólo" el 6,5% de la variabilidad interespecífica observada en el grado de amenaza de 250 especies que aparecen, al menos, en cinco cuadrículas UTM de 10x10 km. Este primer resultado pone de manifiesto que el nivel de amenaza de las especies a escala europea se asocia muy poco con los determinantes ambientales y autoecológicos de la distribución de las especies en España. Esto contrasta fuertemente con los resultados expuestos en los apartados anteriores, que ponen claramente de manifiesto que el fenómeno de la distribución de las aves en España es altamente predecible teniendo en cuenta las mismas variables ambientales sencillas.



Figura 5. Asociación entre el estado de conservación de las aves en Europa (categorías SPEC) y los gradientes ambientales geoclimáticos y de tipos de paisajes/usuarios del suelo, obtenida mediante regresión múltiple por pasos (modelo general lineal, trabajando con los valores SPEC como una variable nominal ordinal). El tamaño y color de las flechas denotan la magnitud de los efectos y su sentido.

Pero veamos qué factores ambientales se asocian con el estatus de conservación a escala Europea (Figura 5). Las categorías SPEC se asocian muy significativamente ($p < 0,001$) con el primer gradiente geoclimático (GEOCLIM 1), de manera que las especies que muestran a escala europea pocos problemas acuciantes de conservación, ocupan en España preferentemente áreas montañosas de clima frío. Por otro lado, las especies con requerimientos ambientales paisajísticos y de usos del suelo menos especializados son aquellas menos amenazadas en Europa. Esto es, valencia o amplitud ecológica y propensión a mostrar problemas de conservación están asociados inversamente. En cuanto a los requerimientos ambientales de las especies en España, podemos destacar que las que presentan a escala europea un estado de conservación más problemático:

- rehuyen la presencia humana en forma de urbes, áreas industriales, carreteras y tendidos eléctricos (valores negativos en el gradiente AMB 2; ver Tabla 1), o
- manifiestan una marcada preferencia por áreas con fuerte presencia de cursos fluviales (extremo positivo de AMB 3), u
- ocupan mayoritariamente áreas arbustivas (valores negativos en AMB 5), evitando aquellas con fuerte influencia agrícola (de secano o regadío), o
- no son propias de medios forestales caducifolios (AMB 8) o de formaciones agropecuarias arboladas abiertas (AMB 9).

Esto es, guiarse por el estatus de conservación de las especies a escala europea para definir áreas protegidas primaria en España a aquellas aves que muestran unos requerimientos ambientales muy específicos (es decir, poca valencia macroecológica) y que prefieren las áreas más "salvajes" con poco impacto humano, y pondría globalmente poco énfasis en nuestras áreas más montañosas y alpinas, masas forestales caducifolias y áreas agropecuarias arboladas abiertas (como dehesas, olivares, frutales...), decantándose, sin embargo, por áreas de matorrales y/o con elevada presencia de cursos fluviales. De todos modos, la definición del estatus de conservación de las especies a escala europea se asocia muy poco con la rareza, la valencia ecológica y los requerimientos macroecológicos de las especies en nuestro país, por lo que sería

conveniente, a la hora de establecer prioridades de conservación en España, dirigir la mirada hacia los aspectos ecológicos y biogeográficos que muestran nuestras especies.

Esto no debe ser entendido como una crítica hacia los programas conservacionistas globales supranacionales, sino como una invitación a profundizar en el estudio de los requerimientos ambientales de nuestra avifauna, y ser prudentes aplicando criterios internacionales a escala local, ya que las particularidades biogeográficas y ecológicas de nuestro entorno geográfico ibérico no tienen por qué quedar cubiertas con criterios internacionales que pueden incluir más o menos sesgos políticos. Así, por ejemplo, algunas especies propias de áreas agropecuarias extensivas, que se han visto favorecidas por la degradación ambiental de medios autóctonos (principalmente bosques en el Paleártico occidental), y que son abundantes y están bien extendidas en España, han reducido sus efectivos poblacionales y extensión geográfica en muchos países de Centroeuropa como consecuencia del abandono de las actividades agropecuarias tradicionales, con lo cual el decremento de sus poblaciones ha conducido a proponerlas como especies con problemas de conservación a nivel europeo (por ejemplo, Cigüeña Blanca, Totovía o Curruca Rabilarga como SPEC 2, o Terrera Común, Cogujada Común, Tarabilla Común o Escribano Montesino como SPEC 3, como casos más destacables). Sin embargo, joyas faunísticas para nosotros que incrementan considerablemente la biodiversidad de la avifauna española, como algunas especies forestales (caso paradigmático de Pico Dorsiblanco, Mochuelo Boreal o Urogallo Común) o especies de alta montaña (por ejemplo, Perdiz Nival, Treparriscos o Gorrion Alpino) tienen estatus de conservación seguros en el ámbito europeo.

¿QUÉ REGIONES ORNITOGEOGRÁFICAS CLARAMENTE DIFERENTES PODEMOS DISTINGUIR EN ESPAÑA? ¿PUEDEN EXPLICARSE ESTAS REGIONES POR SUS CONDICIONES AMBIENTALES?

La delimitación de las regiones que son faunísticamente similares es uno de los asuntos que, desde siempre, más ha interesado a los biogeógrafos (Hengeveld, 1990). En nuestro país diferentes autores han propuesto varias regionalizaciones basándose en rasgos climatológicos, fitogeográficos y faunísticos. Dichas regiones (por ejemplo, Rivas Martínez, 1987) han sido utilizadas por los investigadores para analizar los patrones de variación geográfica de algunos aspectos ornitológicos (invernada de aves o avifaunas forestales). No obstante, aún no se han abordado de un modo cuantitativo y exhaustivo las preguntas anteriormente formuladas. Los datos de este atlas brindan una oportunidad excelente para afrontar este asunto.

Considerando la frecuencia de aparición de cada una de las especies en las cuadrículas UTM 10x10 km dentro de bloques de 50x50 km, y utilizando técnicas de clasificación de datos, se han obtenido las regiones ornitogeográficas ilustradas en la Figura 6. En total se han identificado 11 regiones claramente diferenciadas (ver mapa en la parte alta de la Figura 6 y el dendrograma en la parte inferior). Las especies que mejor caracterizan estas regiones se muestran en las Tablas 3 y 4.

En general, las regiones distinguidas, junto con las relaciones existentes entre ellas, son bastante parecidas a las regionalizaciones fitoclimáticas previamente efectuadas por numerosos autores en la

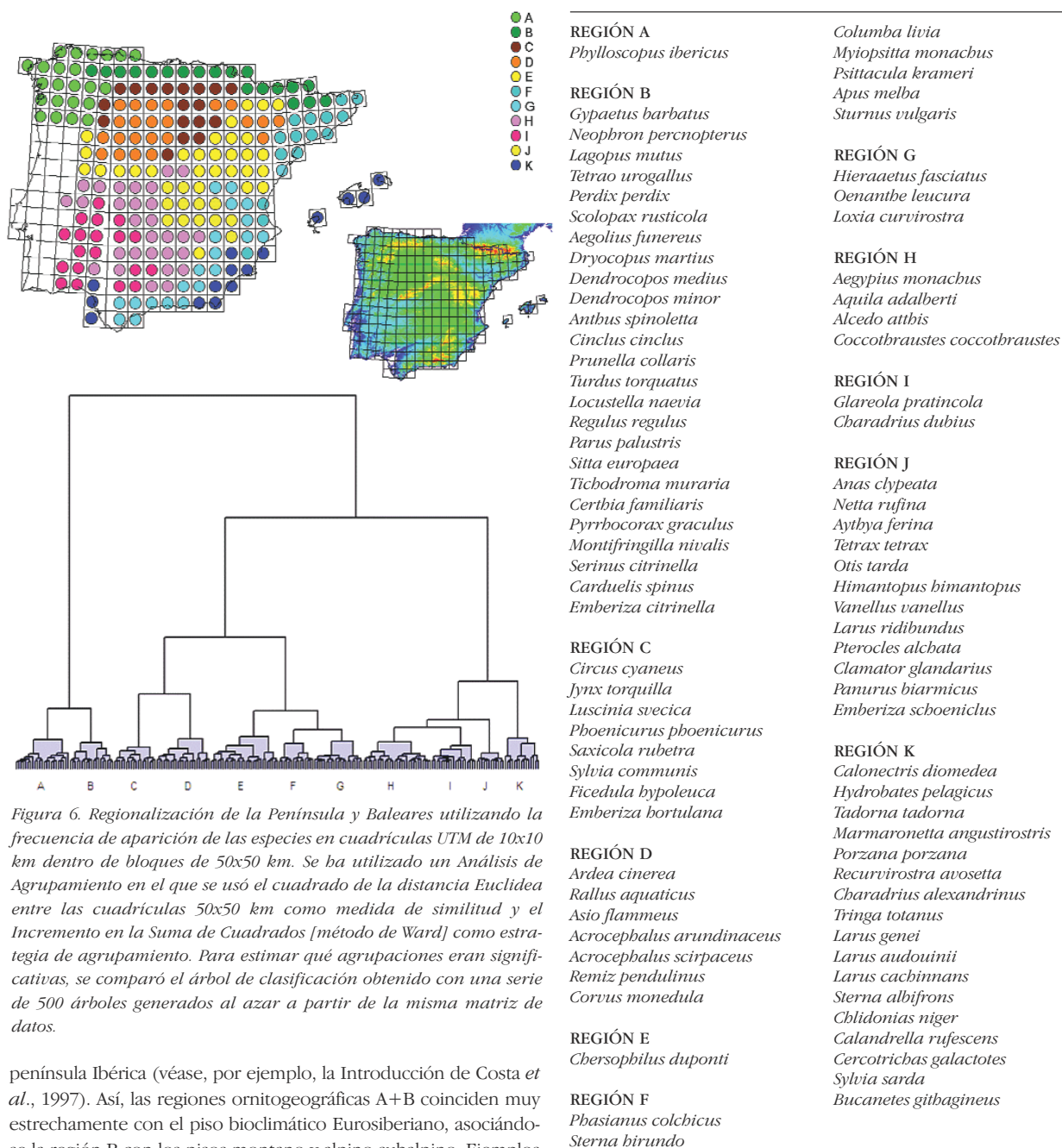


Figura 6. Regionalización de la Península y Baleares utilizando la frecuencia de aparición de las especies en cuadrículas UTM de 10x10 km dentro de bloques de 50x50 km. Se ha utilizado un Análisis de Agrupamiento en el que se usó el cuadrado de la distancia Euclídea entre las cuadrículas 50x50 km como medida de similitud y el Incremento en la Suma de Cuadrados [método de Ward] como estrategia de agrupamiento. Para estimar qué agrupaciones eran significativas, se comparó el árbol de clasificación obtenido con una serie de 500 árboles generados al azar a partir de la misma matriz de datos.

península Ibérica (véase, por ejemplo, la Introducción de Costa et al., 1997). Así, las regiones ornitogeográficas A+B coinciden muy estrechamente con el piso bioclimático Eurosiberiano, asociándose la región B con los pisos montano y alpino-subalpino. Ejemplos de especies que caracterizan ornitológicamente a estas regiones eurosiberianas son (ver en la Tabla 4 las Regiones A-B): Abejero Europeo, Chotacabras Gris, Zorzal Común o Camachuelo Común, frente al resto de la España mediterránea que sería mejor identificado ornitológicamente por aves como la Cigüeña Blanca, Alcaraván Común, Abejaruco Europeo, Cogujada Montesina o Collalba Rubia. Las regiones ornitogeográficas C+D+E se corresponden bastante ajustadamente con el piso Supramediterráneo, y más en concreto buena parte de las regiones C+E con los pisos Crioromediterráneo y Oromediterráneo, mientras que la región D se correspondería con las áreas esteparias o pseudoesteparias de clima continental frío (en aras de evitar un texto demasiado prolijo en detalles, recomendamos al lector ir a las Tablas 3 y 4 para identificar a las especies más características de estas regiones). Las regiones F+H+I+J se solapan en gran medida con el piso bioclimático Mesomediterráneo (H+I+J de la submeseta sur y F del valle del

Tabla 3. Especies más características de las regiones ornitogeográficas de la Figura 6. Las especies seleccionadas se han obtenido mediante la comparación de la frecuencia de aparición en cuadrículas UTM 10x10 km dentro de los bloques de 50x50 km utilizando el test no paramétrico de Kruskal-Wallis; se ha efectuado una selección muy restrictiva escogiendo solamente aquellas especies que proporcionan resultados significativos a $p < 0,01$, aparecen en al menos 1 cuadrícula UTM 10x10 km por cada bloque de 50x50 km, y muestran en la región que caracterizan una frecuencia media de aparición un 50% mayor que la observada en la segunda región donde es más frecuente.

Ebro), mientras que las regiones G+K se vincularían con el piso Termomediterráneo, siendo la región ornitogeográfica G aquella vinculada con las áreas montañosas mediterráneas de este piso.

Las once regiones de la Figura 6 pueden ser distinguidas casi de modo perfecto atendiendo a rasgos geomorfológicos, climatológicos y de tipos de paisajes o usos del suelo. Así, un análisis

REGIONES A-B

Pernis apivorus
Caprimulgus europaeus
Anthus trivialis
Motacilla cinerea
Cinclus cinclus
Prunella modularis
Eritbacus rubecula
Turdus philomelos
Sylvia borin
Phylloscopus collybita
Phylloscopus ibericus
Regulus ignicapilla
Parus ater
Sitta europaea
Lanius collurio
Pyrhula pyrrhula
Emberiza citrinella

REGIONES C-K

Ciconia ciconia
Gallinula chloropus
Burbinus oedipnemus
Otus scops
Bubo bubo
Athene noctua
Caprimulgus ruficollis
Merops apiaster
Upupa epops
Melanocorypha calandra
Calandrella brachydactyla
Galerida cristata
Galerida theklae
Hirundo daurica
Luscinia megarhynchos
Oenanthe hispanica
Monticola solitarius
Sylvia cantillans
Sylvia melanocephala
Lanius excubitor
Lanius senator
Corvus monedula
Petronia petronia
Miliaria calandra

REGIONES C-G

Accipiter gentilis
Accipiter nisus
Falco subbuteo
Falco peregrinus
Columba oenas
Alauda arvensis
Anthus campestris
Troglodytes troglodytes
Poenicurus ochruros
Oenanthe oenanthe
Monticola saxatilis
Sylvia communis
Sylvia borin
Phylloscopus bonelli
Phylloscopus collybita
Parus cristatus
Corvus corone
Emberiza cirrus
Emberiza cia
Emberiza hortulana

REGIONES H-K

Falco naumanni
Himantopus himantopus
Apus pallidus
Coracias garrulus
Passer hispaniolensis

REGIONES C-D

Tachybaptus ruficollis
Anas platyrhynchos
Milvus milvus
Milvus migrans
Circus pygargus
Asio otus
Riparia riparia
Motacilla flava

REGIONES E-G

Muscicapa striata
Monticola solitarius

Tabla 4. Especies más características de las principales ramificaciones de las regiones ornitogeográficas de la Figura 6. Las especies seleccionadas se han obtenido mediante la comparación de la frecuencia de aparición en cuadrículas UTM 10x10 km dentro de los bloques de 50x50 km utilizando el test no paramétrico de Kruskal-Wallis; se han seleccionado sólo aquellas especies que proporcionan resultados significativos a $p < 0,01$ y cuya frecuencia de aparición en una ramificación es un 100% superior a la observada en la otra, y además aparecen en al menos 5 cuadrículas UTM 10x10 km por cada bloque de 50x50 km.

de las funciones discriminantes que diferencian las once regiones entre sí utilizando los tres factores geoclimáticos y los nueve de usos del suelo (ver Tabla 1) proporciona un modelo muy significativo ($p < 0,0001$) que retiene casi toda la variación observada entre las once regiones ornitogeográficas (el valor de lambda de Wilks, como una medida de la proporción de la variabilidad “no explicada”, vale 0,005). Por tanto, la clasificación ornitogeográfica efectuada tiene unos fuertes determinantes ambientales, siendo especialmente importantes las variables relacionadas con los usos del suelo. En la Figura 7 se ilustra qué variables ambientales concretas son las principales responsables de las diferencias entre las once regiones ornitogeográficas distinguidas y las diferentes ramificaciones que las estructuran (en esta ocasión se ha optado por las variables originales más que por los gradientes ambientales de la Tabla 1, en aras de una mayor sencillez expositiva; la

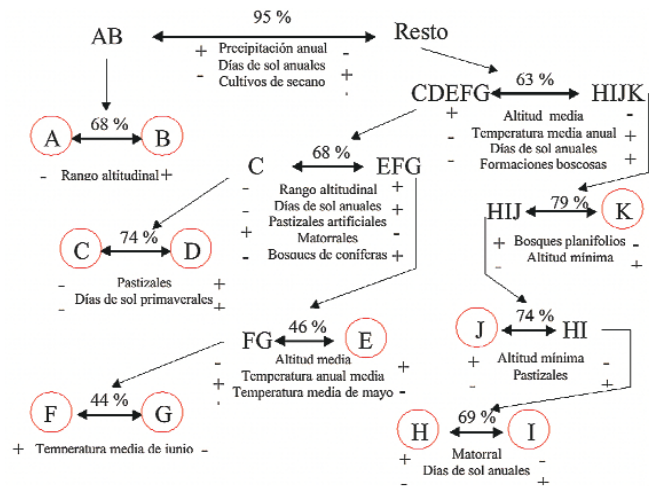


Figura 7. Identificación de las variables ambientales que discriminan cada una de las dicotomías del árbol de clasificación mostrado en la Figura 6. Para cada dicotomía se eligieron aquellas variables que diferían significativamente entre ambos grupos utilizando para ello un test U de Mann-Whitney en el que el nivel de probabilidad fue corregido por las múltiples pruebas efectuadas. Las variables significativas fueron sometidas posteriormente a un análisis de regresión logística por pasos a fin de seleccionar, de entre todo el conjunto, aquellas que explicaban el mayor porcentaje de variabilidad en los datos. Dicho porcentaje se menciona en la parte superior de cada ramificación. El signo a derecha e izquierda de cada variable indica su influencia en la discriminación de las distintas regiones.

selección de variables se ha efectuado mediante regresión múltiple por pasos, utilizando modelos de regresión logística que comparan pares de ramas o pares de regiones). De este modo es posible asociar regiones ornitogeográficas (Figura 6), con especies indicadoras (Tablas 3 y 4), y variables ambientales responsables de las diferencias entre las regiones (Figura 7). En las comparaciones entre los grupos y las ramificaciones de la Figura 6, las variables del uso del suelo aparecen como significativas en el 49% de las ocasiones, destacando las variables relacionadas con los distintos tipos de cultivo (14%), las formaciones herbáceas (13%) y la presencia de bosques (10%; ver Figura 7). Las variables climáticas aparecen en el 29% de las ocasiones (sobre todo las relacionadas con la temperatura y la insolación), las topográficas en el 17%, mientras que la influencia de las variables litológicas resulta muy baja (5%).

En resumen, existen regiones geográficas claramente distinguibles por su parecido avifaunístico, así como especies indicadoras de las mismas. Esta regionalización avifaunística tiene fortísimas bases ambientales (geomorfológicas, climatológicas, de uso del suelo y grandes formaciones ambientales), lo cual reafirma la idea de que es posible entender los patrones de distribución de las especies desde una perspectiva ecológica altamente modelizable y predecible.

¿CÓMO VARÍA LA RIQUEZA DE ESPECIES ENTRE REGIONES Y EN FUNCIÓN DE FACTORES AMBIENTALES?

La Figura 8 ilustra la variación geográfica de algunos parámetros que describen la riqueza de especies en las once regiones ornito-

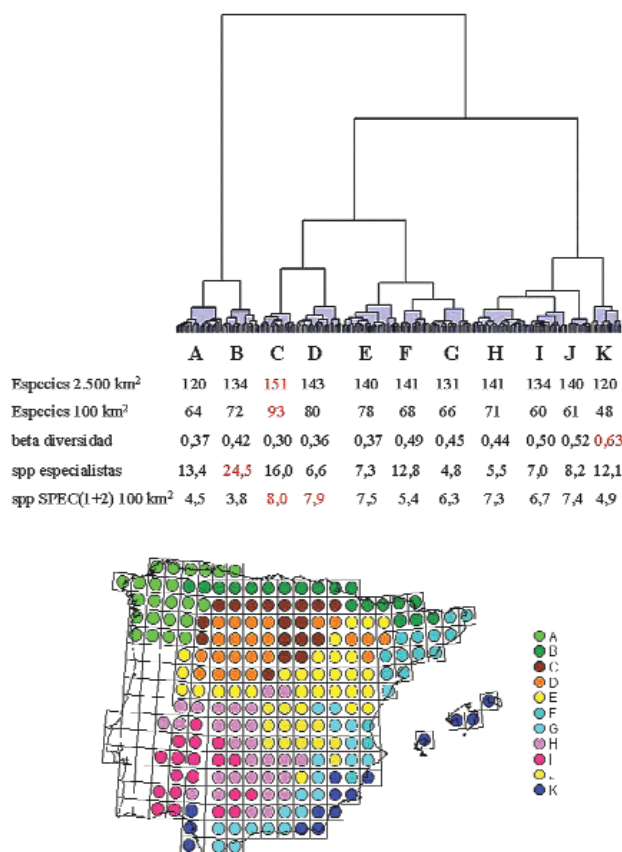


Figura 8. Variación, dentro de las once regiones ornitogeográficas, de algunas variables que describen la riqueza de especies y su rareza en la península Ibérica y Baleares. En rojo se marcan los valores máximos dentro de cada variable.

lógicas distinguidas en el apartado anterior (la figura muestra valores ajustados –obtenidos mediante ANCOVA– controlando por las diferencias debidas a la distinta superficie cubierta por los ornitólogos en la realización de las cuadrículas del atlas). El número de especies promedio en cuadrículas UTM 10x10 km oscila entre 48 y 93 (una variación de casi el 100%), observándose los menores valores en la zona costera meridional de la Península y en Baleares (región ornitogeográfica K), y los mayores en la región supramediterránea de montañas que bordean la submeseta norte (región C). Otro tanto puede decirse al considerar el número total de especies acumulado en los bloques de 50x50 km, en los cuales se pueden observar hasta 151 especies en 2.500 km² en la región C, y una cifra más modesta, pero aún considerable, de 120 especies en las regiones más “pobres” (A y K). Sin embargo, la beta-diversidad, como un índice de heterogeneidad avifaunística dentro de los bloques de 50x50 km, muestra que la mayor variación en la identidad de especies registradas dentro de 2.500 km² se observa en la región ornitogeográfica K (zona costera meridional de la Península y en Baleares), mientras que las cuadrículas UTM 10x10 km son más homogéneas dentro de los bloques de 50x50 km en la región C (supramediterránea de montañas que bordean la submeseta norte).

Si se atiende a los rasgos autoecológicos de las especies asociados al grado de especialización ambiental de las características de las áreas que ocupan (valor de la media geométrica de la especialización geoclimática y de tipos de paisajes-usos del suelo ≥ 1), se obtienen diferencias entre regiones ornitogeográficas muy grandes, de hasta el 500%. La región eurosiberiana montana-alpi-

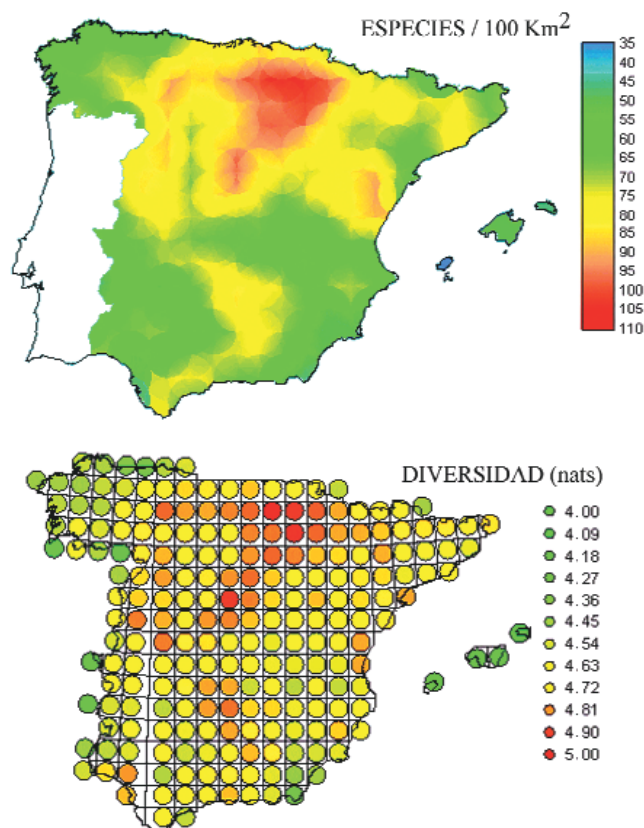


Figura 9. Variación geográfica en la Península y Baleares de la riqueza media de especies (número de especies en 100 km², obtenido mediante interpolación utilizando Krigging) y la diversidad de aparición de aves en cuadrículas UTM de 10x10 km dentro de bloques de 50x50 km. Para más detalles véase el texto.

na (B) acoge al mayor número de especies muy especializadas en cuanto a sus requerimientos ambientales (un promedio de 24,5 especies en 2.500 km²), mientras que las regiones meseteñas mesomediterránea (H) y supramediterránea (D) y la mesomediterránea montana (G) son las que tienen menor número de especies muy exigentes en sus requerimientos ambientales (4,8-6,6 especies en 2.500 km²). En relación con el número de especies que presentan a escala europea importantes problemas de conservación (especies SPEC 1 y 2) la variación entre regiones ornitogeográficas no es tan acusada, aunque las que contienen más especies amenazadas son las supramediterráneas C, D y E y las mesomediterráneas H y J.

En resumen, existe una considerable variación geográfica en diferentes parámetros ornitológicos que definen distintos aspectos de la biodiversidad de especies de aves: el área montañosa de transición geográfica y climática entre lo eurosiberiano y lo (supra)mediterráneo presenta la mayor riqueza de especies; la zona termomediterránea meridional y balear, de gran influencia costera, es la región ornitogeográfica con mayor heterogeneidad avifaunística por unidad de superficie; y el área montano-alpina eurosiberiana del norte de España es la que presenta mayor cantidad de especies con requerimientos ambientales muy específicos en su distribución sobre grandes superficies de terreno.

El enunciado de estas marcadas variaciones geográficas nos conduce directamente a la siguiente pregunta: ¿existen factores ambientales responsables de esta variación geográfica?, ¿cómo de predecibles y modelizables son dichas variaciones?

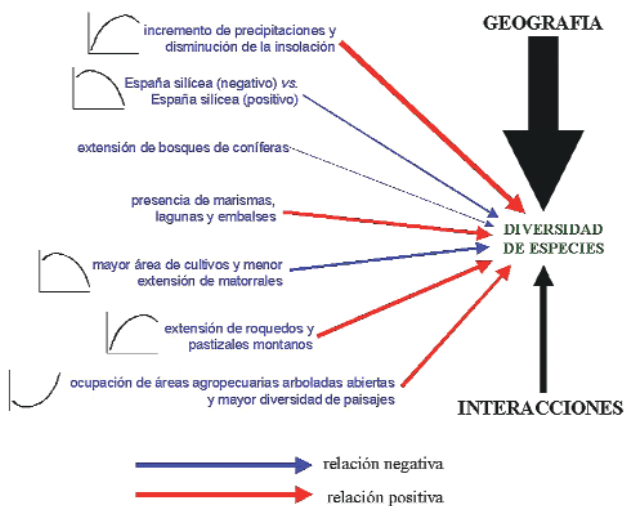


Figura 10. Relación entre la diversidad de aparición de aves en cuadrículas UTM de 10x10 km dentro de bloques de 50x50 km de la Península y Baleares, y los gradientes ambientales geoclimáticos y de tipos de paisajes/ usos del suelo. El modelo ilustrado se ha obtenido mediante regresión múltiple por pasos (modelo general lineal). Sólo se muestran aquellos efectos significativos. El tamaño y color de las flechas denotan la magnitud de los efectos y su sentido. Las flechas de color negro indican sólo las magnitudes de los efectos (no es posible linealizarlos). En el caso de que los tipos de asociación sean más complicados que los puramente lineales, se ilustra mediante un diagrama qué tipo de relación existe. Para más detalles ver el texto.

Con el objetivo de abordar la respuesta a estas preguntas hemos seleccionado la diversidad ornítica de ocupación de cuadrículas UTM 10x10 km, una variable sintética de la biodiversidad de aves que cuantifica tanto la cantidad total de especies (riqueza), como su frecuencia de aparición en los bloques de 50x50 km, evitando de este modo el efecto de “inflado” de la riqueza de especies que introducen aquellas muy raras y/o accidentales. Para ello se ha contado en cada bloque de 50x50 km el número de cuadrículas UTM 10x10 km que cada especie ocupaba. A partir de estos números se ha calculado la diversidad mediante el índice de Shannon (diversidad expresada en nats –logaritmos neperianos–). La Figura 9 ilustra la variación geográfica de este parámetro y también la de otro parámetro más intuitivo, el número de especies en cuadrículas UTM de 10x10 km.

Las regiones ornitológicas difieren en su diversidad pero estas diferencias no son inevitablemente la consecuencia de la presencia de especies propias o raras. En realidad, más del 50% de las especies de aves están presentes en todas las regiones ornitológicas, y más del 78% se encuentran en seis o más regiones. Por el contrario, el número de especies más características de cada región es bajo (35%; ver Tabla 3).

Se ha efectuado un análisis de regresión múltiple que incluye la superficie cubierta en los muestreos de cada bloque de 50x50 km (es decir, el número de cuadrículas UTM 10x10 km prospectadas), términos polinomiales de la latitud y longitud que definían efectos geográficos, y los tres factores geoclimáticos y los nueve factores de tipos de paisajes y usos del suelo (modelo general lineal utilizando una aproximación sintética por pasos, trabajando sin las islas Baleares por el efecto de insularidad que introducen; Figura 10). Se obtiene un modelo muy significativo que explica el 65% de la variabilidad geográfica observada en la

diversidad de aves, de la cual un 6% es debida a interacciones complicadas entre las variables consideradas.

Un 31% de la varianza es explicada por el efecto principal de la geografía, una vez que se controla por los restantes factores incluidos en el modelo: la diversidad de especies aumenta globalmente del SO al NE de la península Ibérica, y alcanza los mayores valores en áreas centro-septentrionales próximas al sector occidental de los Pirineos (términos cuadráticos negativos de la latitud y la longitud, y el efecto positivo de la interacción latitud x longitud).

Los factores ambientales de tipos de paisaje y usos del suelo fueron responsables exclusivamente del 20% de la variabilidad observada en la diversidad de aves. Este parámetro aumenta linealmente al disminuir la extensión de los bosques (principalmente coníferas; factor AMB 1 en Tabla 1) y aumentar la presencia de zonas húmedas en forma de marismas y/o embalses (AMB 4). Además, existen asociaciones cuadráticas (incrementos o decrementos no monotónicos con máximos o mínimos), con los factores ambientales AMB 5, 7 y 9. Así, la diversidad de especies disminuye con la cobertura de cultivos y aumenta con la cobertura de matorrales (AMB 5), pero de nuevo disminuye cuando la extensión de formaciones vegetales arbustivas es máxima en los bloques de 50x50 km. De modo parecido, la existencia de formaciones montañosas rocosas y herbáceas contribuyen a incrementar la diversidad, aunque ésta tiende a disminuir si estos paisajes ocupan una enorme extensión. Por último, el incremento de la cobertura de formaciones agropecuarias arboladas abiertas (dehesas, fresnedas, olivares, frutales...), asociado al aumento de la diversidad de paisajes, potencia la diversidad de aves (consecuencia de la heterogeneidad ambiental y/o el manejo humano del medio que crea un paisaje fragmentado en mosaico; AMB 9), alcanzándose los valores máximos de este parámetro en el extremo más positivo de este gradiente.

Finalmente, los factores geoclimáticos son responsables por sí solos del 7% de la variabilidad observada en la diversidad de especies. De nuevo se producen efectos cuadráticos no puramente lineales de incremento o disminución. La contribución más importante es debida al factor GEOCLIM 2, de manera que la diversidad de aves aumenta con las precipitaciones y disminuye con el grado de insolación, aunque en las áreas de la península Ibérica con precipitaciones máximas la diversidad de aves disminuye ligeramente. Y para concluir con los efectos seleccionados significativamente por el modelo, la diversidad de aves es mayor en la España caliza que en la silícea (GEOCLIM 3), aunque los valores máximos se alcanzan cuando en un mismo bloque de 50x50 km se mezclan ambos tipos de terrenos geológicos.

En resumen, existen fuertes determinantes geográficos, geológicos, climatológicos y ambientales de uso del suelo asociados con la diversidad de aves. La geografía, como tal, define un área corazón de máxima diversidad en el centro-noreste de Iberia, desde la cual este parámetro disminuye hacia la periferia de la Península. Este hecho podría venir determinado por el doble motivo de la entrada de especies eurosiberianas que va disminuyendo con la distancia a los Pirineos occidentales, y por la considerable heterogeneidad ambiental (climatológica, geomorfológica y de tipos de formaciones vegetales) que es posible encontrar en las montañas de este área (Sistema Ibérico septentrional, Montes Vascos y montañas prepirenicas). Los efectos geoclimáticos son también claros y atribuibles a un efecto de diversificación de la avifauna en zonas de transición entre tipos climáticos (España húmeda vs España seca) y geológicos (España caliza vs España silícea). La diversidad de aves aumenta con las precipita-

	IBA	ZEPA	LIC	Esp. Nat. Protegido
Diversidad	0,09	0,13	0,17	0,04
Nº medio de especies en cuadrículas de 100 km ²	-0,09	0,12	0,12	-0,02
Índice de heterogeneidad faunística	0,26	0,05	0,09	0,08
Nº medio de especies en cuadrículas de 50x50 km ²	0,12	0,11	0,09	0,00
Nº medio de especies SPEC-1 en cuadrículas 50x50 km ²	0,34	0,17	-0,01	-0,05
Nº medio de especies ETS-E en cuadrículas de 50x50 km ²	0,37	0,06	0,13	0,13
Nº medio de especies SPEC-2 en cuadrículas de 50x50 km ²	0,04	0,12	0,07	-0,06
Nº medio de especies ETS-VR en cuadrículas de 50x50 km ²	0,18	0,24	0,22	0,02
Nº medio de especies SPEC-3 en cuadrículas de 50x50 km ²	0,11	0,12	0,10	-0,02
Nº medio de especies ETS-D en cuadrículas de 50x50 km ²	-0,10	-0,09	-0,17	-0,16

Tabla 5. Relaciones entre la extensión de diferentes áreas o figuras de protección, y las variables ornitológicas asociadas con la biodiversidad y el grado de amenaza de las especies en bloques de 50x50 km. Los valores presentados son coeficientes de correlación parcial controlando por el número de cuadrículas UTM de 10x10 km existentes en cada bloque de 50x50 km. ETS, European Threat Status. (Tucker & Heath, 1994), E. "En Peligro", VR: "Vulnerables y Raras" y D: "En Declive". En negrita se muestran las correlaciones parciales significativas después de controlar el error estadístico de tipo I (múltiples estimas de significación).

ciones y disminuye con la xericidad, indicando que el estrés hídrico, posiblemente a través de la productividad ambiental y de la complejidad estructural de las formaciones vegetales, limita la biodiversidad de aves, aunque este parámetro vuelve a disminuir en las zonas de pluviometría extrema dentro de la Península. Los motivos por los que las áreas pertenecientes a la España caliza tienen mayores diversidades de aves sobre grandes superficies de terreno (2.500 km²) son difíciles de inferir, pero sí es destacable que las zonas con presencia de suelos calizos y silíceos (efecto cuadrático negativo del factor GEOCLIM 3), presentan las mayores diversidades, muy posiblemente como consecuencia de la heterogeneidad de formaciones vegetales que introduce la mezcla de ambos tipos de terrenos geológicos. Este hecho es consistente con que la diversidad de paisajes contribuye a aumentar la diversidad de aves (factor AMB 9). Por último, hay formaciones ambientales concretas que potencian o limitan la diversidad de aves. Las tierras monótonas de pinares o cultivos (sean de secano o regadío) contribuyen a disminuir la diversidad ornítica en la península Ibérica, mientras que la presencia de zonas húmedas y formaciones agropecuarias arboladas abiertas diversifican la avifauna. Por otro lado, la adición de medios arbustivos y de formaciones rocosas y herbazales de montaña también contribuyen a incrementar la diversidad de aves, siempre y cuando la extensión de estos tipos de paisajes no sea dominante.

Esto es, los resultados de este apartado demuestran que es posible modelizar y explicar cuantitativamente la variación geográfica de la diversidad de aves sobre grandes superficies de terreno, identificando los principales factores geográficos y macroecológicos responsables de dicha variación. Este hecho sienta las bases de una ecología predictiva que pueda sugerir recomendaciones de manejo y gestión del territorio, por ejemplo, orientadas a la definición y priorización de áreas de conservación.

¿SON EFICACES LOS INVENTARIOS Y FIGURAS DE PROTECCIÓN QUE POSEEMOS PARA CONSERVAR LA DIVERSIDAD BIOLÓGICA DE LAS AVES?

Los diferentes parámetros utilizados para medir la biodiversidad aviar y su grado de amenaza a escala europea (SPEC y *European Threat Status* o ETS; Tucker & Heath, 1994), se correlacionan de manera desigual con la superficie de las distintas áreas importantes y figuras de protección del territorio (test de Friedman, $\chi^2 = 9,64$;

3 g.l.; $p=0,022$, Tabla 5). La superficie en los bloques UTM de 50 x 50 km de los Espacios Naturales Protegidos, los Lugares de Interés Comunitario (LIC) o las Zonas de Especial Protección para las Aves (ZEPA) apenas se correlacionan con estos parámetros. Sin embargo, las Áreas Importantes para las Aves (IBA; De Juana, 1990; Viada, 1998) son las que mejor se asocian a través de toda España con la avifauna. Así, cuanto mayor es la heterogeneidad avifaunística (beta-diversidad), y cuanto mayor es el número medio de especies de aves muy amenazadas a escala europea (SPEC 1 y ETS "En Peligro", *Endangered*), mayor es la superficie de estos espacios.

Estos resultados muestran que las diferentes redes de áreas identificadas o espacios protegidos, preservan en distinto grado a las aves, y son las IBA las áreas que, por estar diseñadas teniendo en cuenta específicamente los datos sobre la distribución de este grupo de organismos, parecen recoger mucho mejor que otras figuras de protección la biodiversidad de las aves en el territorio español.

¿Qué factores geográficos, climatológicos y de uso del territorio se asocian con la distribución y extensión de las IBA en España? En la Figura 11 (parte izquierda) se ilustra gráficamente la respuesta a esta pregunta mediante el empleo de un análisis de regresión múltiple. La mayor extensión de áreas delimitadas con esta figura de protección se da en aquellas zonas con mayor mediterraneidad (menor precipitación y mayor insolación), mayor extensión de medios montanos-subalpinos deforestados, mayor superficie de medios forestales de hoja plana (caducifolios y esclerófilos), menor cobertura de cultivos (sean de regadío o secano), menor extensión de áreas urbanas e industriales y menor presencia de redes eléctricas y viarias. Globalmente estos factores ambientales explican el 43% de la variabilidad observada en España en la delimitación y extensión de las IBA, siendo la mediterraneidad y la existencia de áreas montanas-subalpinas de roquedos y pastizales los principales determinantes ambientales.

¿Qué variables avifaunísticas se asocian consistentemente y en mayor medida con las IBA? En la Figura 11 (parte derecha) podemos ver ilustrada la respuesta cuantitativa a esta cuestión. El mayor número medio de especies amenazadas a nivel europeo (ETS "En Peligro" *Endangered*) por 100 km² (cuadrículas UTM 10x10 km, base de este atlas), y la mayor heterogeneidad avifaunística dentro de los bloques de 50x50 km, son los principales determinantes de la delimitación y superficie de las IBA. También existe una componente geográfica (pequeña en magnitud) asociada con la distribución de las IBA. Globalmente estas variables explican casi el 24% de la variación en la delimitación y extensión de las IBA.

Todos estos resultados plantean, no sólo que las IBA son las áreas más fiables para la conservación de la biodiversidad y de las

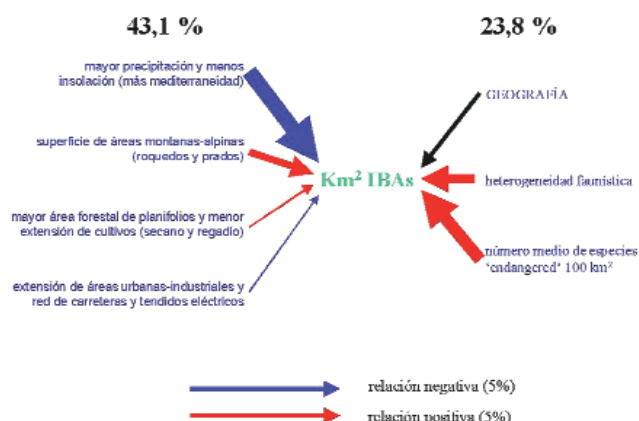


Figura 11. Esquema de relaciones entre la superficie de IBA en bloques de 50x50 km y variables ambientales (parte izquierda) y avifaunísticas (parte derecha). Los colores de las flechas indican si las relaciones son positivas (rojas) o negativas (azules), y su grosor la intensidad de asociación. En la flecha negra para el efecto de la geografía no tiene sentido indicar el signo, ya que ilustra un polinomio complicado de la longitud como componente geográfica. Los porcentajes expresan el porcentaje de variabilidad sobre la extensión de las IBA por bloques de 50x50 km explicado por las variables ambientales y avifaunísticas controlando por el número de cuadrículas UTM 10x10 km cubierto por el atlas en cada bloque de 50x50 km. Este esquema se ha obtenido mediante regresión múltiple por pasos (sólo se ilustran los efectos significativos).

especies amenazadas de aves, sino que existen claros determinantes ambientales y ornitológicos asociados con ellas. No obstante, el hecho de que sólo el 24% de la variabilidad en su delimitación geográfica y extensión se asocie con parámetros que cuantifican la avifauna, plantea la conveniencia de ampliar los criterios actuales para la identificación de las IBA (véase Viada, 1998) con el objetivo de que contemplen más adecuadamente las variables indicativas de la biodiversidad junto con el grado de amenaza de las especies. Aunque esta aproximación requeriría más datos aparte de los que se pueden extraer de este atlas (por ejemplo, tamaños poblacionales, porcentaje de individuos de una especie acogido por un área determinada, etc.), a continuación se efectúa un análisis que, contando sólo con la distribución de las especies, aborda un asunto clave en la definición de espacios protegidos: la "complementariedad" entre áreas en función de su avifauna. Es decir, elegir en primer lugar el área más rica y, sucesivamente, aquellas otras que añaden más especies a la selección previamente establecida.

La decisión sobre la ubicación de las reservas con capacidad para proteger la diversidad biológica debe estar sustentada sobre criterios contrastables y claramente definidos. Para ello se han propuesto diversos algoritmos y métodos que, por ejemplo, son capaces de identificar el menor conjunto de unidades espaciales que pueda contener a todas las especies de un territorio (Cabeza & Moilanen, 2001). Excluyendo todas aquellas especies accidentales o muy raras por motivos biogeográficos (por ejemplo, Charrán Bengalí) y las introducidas (por ejemplo, Bengalí Rojo), hemos realizado diversos procesos de selección teniendo en cuenta la información sobre la presencia-ausencia de 252 especies de aves en los 223 bloques UTM de 50x50 km. Mediante estos análisis hemos pretendido confeccionar "redes de reservas" que nos permitiesen estimar la capacidad de las diferentes categorías de protección a la hora de conservar la avifauna de nuestro país.

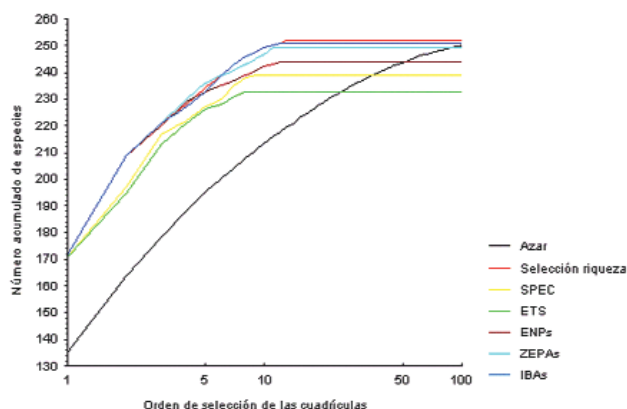


Figura 12. Aumento en el número acumulado de especies según los distintos procesos de selección de los bloques UTM de 50x50 km españoles con arreglo a la presencia-ausencia de las aves.

Realizar una selección teniendo en cuenta la riqueza de aves y siguiendo el criterio de complementariedad permite obtener una solución en la que, con sólo 13 bloques de 50x50 km, se puede proteger la totalidad de las especies de aves (Figura 12). Hemos realizado también otros procesos de selección similares, pero utilizando únicamente aquellos bloques que contenían alguna de las especies con categorías SPEC (1, 2 ó 3) o ETS ("En Peligro, Vulnerable y Rara") más amenazadas, y considerando sólo aquellos bloques con más del 3% de su superficie incluida como Espacios Naturales Protegidos (68 cuadrículas), ZEPA (134 bloques de 50x50 km) o IBA (188 bloques). Los resultados de estas selecciones alternativas ponen de manifiesto que, en todos los casos, el total de especies que son capaces de contener difiere significativamente del de una selección realizada al azar.

Establecer zonas de protección teniendo en cuenta las dos categorías de amenaza de las especies garantiza que pueda protegerse el 94% de las especies de aves con la elección de, tan sólo, 8 ó 9 bloques de 50x50 km (Figura 12). Elegir los enclaves a proteger teniendo en cuenta los espacios naturales actualmente protegidos (ENP) permite conservar el 97% de las especies, mientras esos porcentajes son del 98% o del 99% en el caso de las ZEPA o

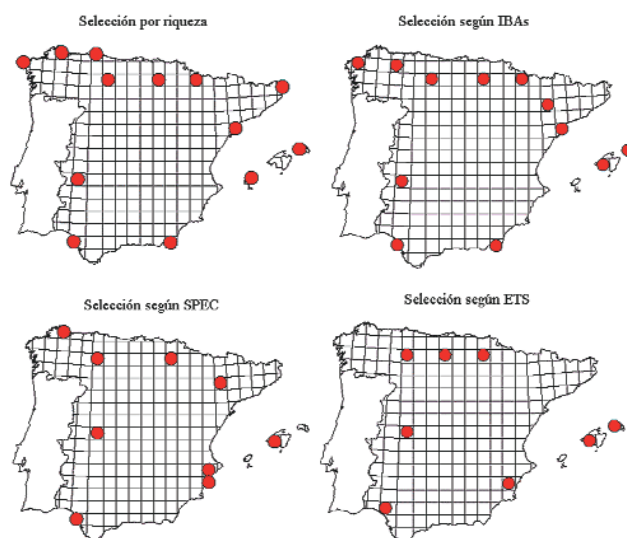


Figura 13. Resultado de los distintos análisis de selección de los bloques UTM de 50x50 km españoles según la presencia-ausencia de las aves.

las IBA, siendo estas últimas, de nuevo, las áreas que más garantías de conservación ofrecen. Los resultados concretos de estos procesos de selección se presentan en la Figura 13 en la que se muestra que, recurrentemente, aparece un patrón de selección similar: una serie de bloques de 50x50 km septentrionales repartidos espacialmente y una serie de bloques meridionales dispuestos generalmente en los extremos oriental y occidental. En resumen, las áreas identificadas y las figuras de protección de espacios y especies constituyen buenas herramientas para la conservación de las aves.

Sin embargo, estas estrategias de selección únicamente garantizan la protección de cada especie en muy pocas unidades territoriales. Además, sería muy conveniente tener en cuenta las necesidades de conservación específicas de cada una de las especies. La utilización de programación lineal permite asignar individualmente a cada especie un valor específico de conservación y encontrar el diseño óptimo de una red de reservas en estas circunstancias (Rodríguez & Gaston, 2002). Hemos otorgado distintas exigencias de representación espacial a las especies dependiendo de su categoría SPEC o ETS, aplicando posteriormente programación lineal para obtener redes de bloques de 50x50 km capaces de cumplir estas exigencias. De este modo, si todas las especies SPEC 1 deben encontrarse, al menos, en el 50% de los bloques y aquellas SPEC 2 en el 25%, entonces la solución óptima encontrada comprende un total de 71 bloques de 50x50 km (el 32% del total, ver parte superior izquierda de la Figura 14). Propuestas conservacionistas más exigentes tanto para las categorías SPEC (especies SPEC 1 en el 75% de los bloques, especies SPEC 2 o SPEC 3 en el 50% y 25% respectivamente), como para las categorías ETS (especies “En Peligro” en el 75% de los bloques y especies “Vulnerables” o “Raras” en el 25%) proporcionan soluciones con un número muy superior de bloques de 50x50 km (110 y 126, respectivamente).

Es evidente que estos procesos de selección parecen razonables pero exigen la protección de una considerable superficie del territorio español. Ello se debe a que especies con un estatus de protección muy exigente pueden estar ampliamente distribuidas a lo largo del territorio español, y a que especies con un estatus de conservación no amenazado a escala europea pueden poseer en España una distribución geográfica restringida, pero ser muy importantes para la biodiversidad ornitológica. Ya vimos anteriormente que los estatus de protección a escala europea se asocian en escasa medida con las características ecológicas y biogeográficas de las especies que habitan nuestro país. Debido a ello, realizar una selección de áreas teniendo en cuenta sólo criterios de conservación de las especies basados en una realidad ajena a la de nuestro país podría producir resultados ineficaces.

¿Podemos obtener una configuración de las reservas óptima utilizando la información específica de las especies en España? De nuevo, los datos empíricos proporcionados por este atlas nos ofrecen una oportunidad para abordar este asunto, aunque sea de manera preliminar. Así, utilizando el índice de especialización ambiental de cada una de las especies, hemos otorgado un “valor de conservación” a cada especie teniendo en cuenta la información real recabada para nuestro país. De este modo, decidimos que todas aquellas especies con grandes índices de especialización (≥ 2 ; $n = 26$) deben estar representadas en, al menos, el 50% de los bloques de 50x50 km en los que están presentes. Las especies con índices de especialización elevados (< 2 y ≥ 1 ; $n = 52$) deben estar presentes en el 25% de los bloques, y el resto de las especies con índices de especialización moderados (< 1 ; $n = 174$)

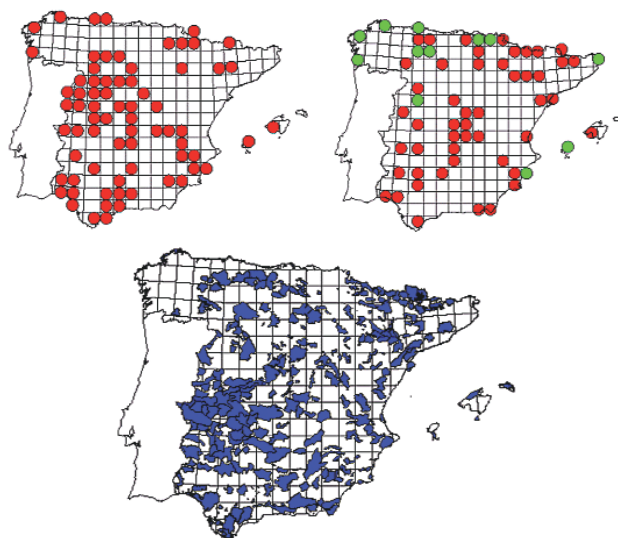


Figura 14. Arriba a la izquierda, resultado del proceso de selección de los bloques UTM de 50x50 km españoles utilizando programación lineal y asignando un valor de conservación diferencial a las especies de aves según su categoría SPEC. A la derecha se muestra el resultado de la selección según la especialización ambiental de las especies en España. En verde se representan aquellas cuadrículas con menos de 100 km² identificados como IBA. La imagen inferior representa la distribución de las IBA (SEO/BirdLife, datos propios).

en, al menos, dos bloques de 50x50 km. La solución óptima encontrada con estas restricciones implica la conservación de 61 bloques de 50x50 km (el 27% del total; ver parte superior derecha de la Figura 14). Podemos considerar que esta solución es la más razonable y eficaz para dar cobertura a las necesidades de conservación de las aves españolas.

¿Hasta qué punto coincide la ubicación de los bloques de 50x50 km necesarios para una buena conservación de las aves con la de las actuales reservas?. El 20% y el 61% de los bloques elegidos por este método posee menos de 100 km² protegidos como IBA o ENP, respectivamente. Según esto, una parte de este territorio ideal a conservar no se encontraría actualmente protegido. Sin embargo, el estudio de esos territorios necesitados de protección (Figura 14) nos indica que, básicamente, se trata de áreas con una pequeña superficie protegida pero colindantes con otras que poseen grandes superficies de IBA. En realidad, especies nórdicas o eurosiberianas ampliamente distribuidas como el Zarapito Real, Arao Común, Gaviota Sombria, Graja, Mosquitero Musical, Buscarla Pintoja u Ostrero Euroasiático que alcanzan las costas gallegas o cantábricas, la costa pirenaica oriental (Alcaudón Chico o Cormorán Moñudo), o el sureste peninsular (Espátula Común o Focha Moruna), son las responsables de la elección de estos bloques de 50x50 km y, muy probablemente, su estado de conservación puede estar garantizado con la actual ubicación de las IBA en las zonas costeras.

Una característica sobresaliente de las áreas seleccionadas es que su superficie urbana e industrial, la longitud de las carreteras o la longitud de la red eléctrica que poseen no difiere significativamente (test de Mann-Whitney) de la que aparece en las áreas no seleccionadas (Tabla 6). En otras palabras, que las áreas relevantes desde el punto de vista de la conservación no se caracterizan por la ausencia de antropización. Incluso, es posible que los lugares de interés para la conservación de aves se caractericen por una influencia humana superior, ya que la superficie de suelo

	Autopistas	C. Nacionales	C. Locales	Red Elec.	IBA	LIC	ZEPA	ENP	Suelo urbano e industrial
No seleccionadas	496	1.380	11.907	2.254	698	506	258	101	22
Seleccionadas	753	1.526	13.189	2.569	779	574	272	176	37
Z	2,34	0,60	1,59	1,40	0,79	0,68	1,29	2,47	3,57
p	0,02	0,55	0,11	0,16	0,42	0,50	0,20	0,01	0,00003

Tabla 6. Número medio de píxeles de 50 m abarcados por diferentes tipos de carreteras y superficie media (en km²) de las IBA y figuras de protección del territorio español en los bloques UTM de 50x50 km seleccionados mediante programación lineal teniendo en cuenta la especialización ambiental de las especies. Z y p: resultados de los tests no paramétricos de la U de Mann-Whitney comparando los valores de los bloques de 50x50 km seleccionados y no seleccionados.

urbano e industrial es significativamente mayor en los bloques de 50x50 km seleccionados (tras una corrección por múltiples estimas de probabilidad). ¿A qué puede deberse esto?. Hay varias posibilidades. Por una parte, podría pensarse en un problema de muestreo de modo que los inventarios de aquellas áreas con mayor accesibilidad sean más completos y ricos. La exhaustividad de los censos en los que se basa este atlas, junto con la escala de trabajo utilizada conceden poca verosimilitud a esta posibilidad. A nuestro juicio, parece mucho más probable que, a la escala de análisis considerada (bloques de 50x50 km), las zonas con mayor heterogeneidad ambiental y productividad sean aquellas con una influencia humana moderada (vegas, zonas de mosaico de cultivos, etc.) y que esos factores hayan favorecido la presencia de las especies más raras y especializadas.

Todos estos resultados ponen de manifiesto el acierto en la selección de las IBA. Esta figura territorial de protección es altamente fiable y permite dar cobertura a la conservación de las aves españolas, incluso cuando se utilizan criterios individuales para definir las necesidades de conservación basados en la características ecológicas y biogeográficas específicas de nuestro país. No obstante, sería necesario mejorar los inventarios de áreas y la red de espacios protegidos, ya que su localización, aunque asegura la preservación de especies de aves amenazadas o raras, no manifiesta una clara asociación con aspectos relacionados con la biodiversidad aviar (es decir, diversidad biológica independientemente del estatus de conservación de las especies). Así, la Figura 15 pone de manifiesto que los bloques UTM de 50x50 km con mayor diversidad de aves (primer quintil de máxima diversidad en rojo, y segundo quintil en amarillo) no siempre están cubiertos por

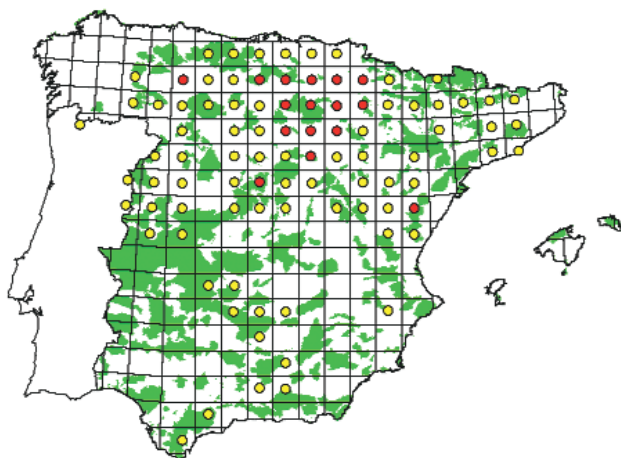


Figura 15. Cuadrículas UTM de 50x50 km españolas con mayor diversidad y superficie abarcada por IBA (en verde). Los valores de diversidad aviar en cada cuadrícula se agruparon en cinco categorías (quintiles), mostrándose únicamente las dos primeras categorías con mayor diversidad: primer quintil en rojo y segundo quintil en amarillo.

extensas superficies de IBA. Como ejemplo, véanse algunas zonas en León, La Rioja, Soria y Segovia que se localizan en transiciones bioclimáticas y biogeográficas y que teniendo una gran diversidad de aves, apenas tienen superficie cubierta por IBA.

ESTABLECIENDO PUENTES ENTRE GRANDES Y PEQUEÑAS ESCALAS: DETERMINANTES DE LA EXTENSIÓN GEOGRÁFICA DE PASERIFORMES

Los datos proporcionados por este atlas definen los patrones de distribución de las especies sobre cientos de miles de kilómetros cuadrados. Los análisis efectuados hasta este punto demuestran que es posible establecer claros correlatos entre avifauna y variables ambientales sobre grandes escalas geográficas. Pero, ¿es posible establecer asociaciones entre un aspecto tan básico como es la extensión geográfica de su área de distribución y algunos parámetros de su autoecología?. Dar respuesta a esta pregunta implica vincular la biogeografía de las especies con su autoecología.

Utilizando los datos que sintetizan los grandes patrones de distribución y abundancia de 100 especies de passeriformes a escala entre hábitats (por ejemplo, densidad ecológica máxima, situación media en un gradiente de complejidad estructural y volumen de vegetación del medio, distribución altitudinal media y valencia ecológica medida como amplitud de distribución en el gradiente altitudinal y de estructura de la vegetación), y que se recogen en los textos de esas especies y en las gráficas que los acompañan, se encuentran fuertes asociaciones con la extensión de distribución en la España peninsular (es decir, número de cuadrículas UTM 10x10 km ocupadas).

La Figura 16 (parte superior izquierda) muestra que las especies con una mayor extensión de distribución son aquellas que no ocupan preferentemente los extremos de los gradientes ambientales de preferencias de hábitat (ni de medios forestales muy maduros, ni de formaciones estructuralmente muy sencillas, y tampoco manifiestan marcadas preferencias por localidades situadas a grandes o bajas altitudes). Globalmente son especies cuyas preferencias medias se establecen por formaciones arbustivas o ecotónicas de arbolado disperso localizadas a altitudes comprendidas entre 700 y 1.000 m (18% de la variabilidad interespecífica explicada utilizando los términos lineales y cuadráticos de ambas variables). Por otro lado, la valencia ecológica, medida tanto por la amplitud de distribución altitudinal, como por la ocupación de medios con distinta estructura de la vegetación, también se asocia con la extensión del área de distribución (parte superior derecha de la Figura 16). Las especies con mayor valencia ecológica (es decir, con capacidad para ocupar distintas formaciones ambientales) son aquellas más ampliamente distribuidas en la península Ibérica, aunque es la amplitud de hábitat y no la de distribución altitudinal la variable principalmente responsable de

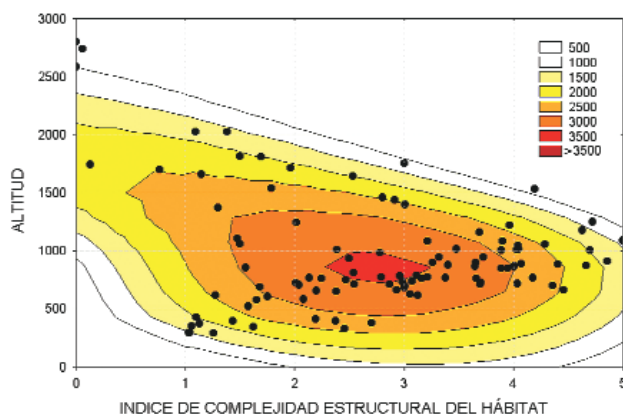


Figura 16. Variación del número de cuadrículas UTM 10x10 km ocupadas por 100 especies de passeriformes en la España peninsular en relación con distintas variables que cuantifican las preferencias medias de hábitat de las especies, su densidad ecológica máxima y su valencia ecológica. Las líneas y colores unen los espacios definidos por las variables X's e Y's donde se esperan niveles de ocupación de cuadrículas UTM definidos en los recuadros. Los valores del índice de complejidad estructural del hábitat se asocian con las siguientes formaciones vegetales: 0- medios casi completamente desprovistos de vegetación (roquedos, eriales); 1- formaciones de porte herbáceo (pastizales, praderas, carrizales, formaciones de caméfitos ralos); 2- formaciones arbustivas (una gran diversidad de formaciones arbustivas no arboladas); 3- formaciones arboladas abiertas (debesas, campiñas con setos, olivares, sotos, fresnedas, naranjales, etc); 4- bosques con altura del arbolado < 12 m; y 5- bosques maduros (<12 m). Véanse las gráficas en los textos específicos.

esta asociación (31% de la variabilidad interespecífica explicada utilizando los términos lineales de ambas variables).

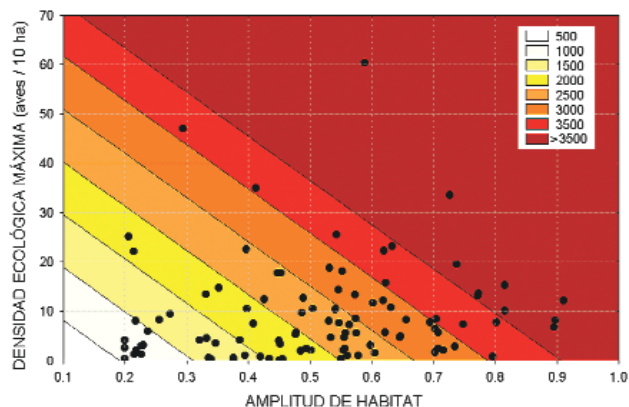
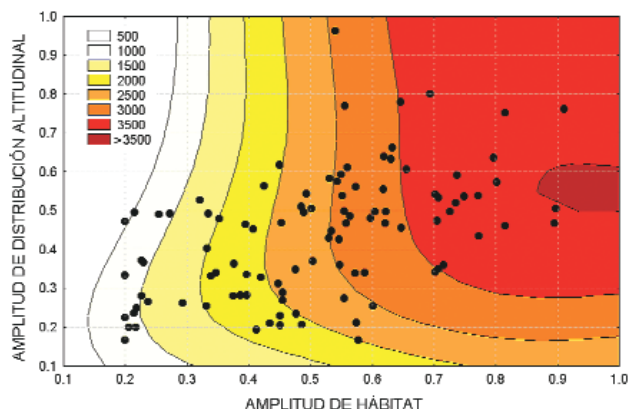
Ahora bien, el modelo de regresión más sencillo explicativo de la extensión geográfica del área de distribución de los passeriformes en la España peninsular es uno que incluye la densidad ecológica máxima (es decir, la medida de lo abundante que a escala local puede llegar a ser una especie) y la amplitud de hábitat (posibilidad de ocupación de un amplio espectro de formaciones vegetales atendiendo a la complejidad de la estructura de la vegetación). La parte inferior de la Figura 16 muestra dicha asociación (43% de la variabilidad interespecífica explicada utilizando los términos lineales de ambas variables –la densidad en logaritmo–).

Una síntesis multivariante de las variables anteriormente utilizadas (análisis de las componentes principales) pone de manifiesto que las especies con mayores densidades ecológicas y mayor amplitud de hábitat y de distribución altitudinal son aquellas que están más ampliamente distribuidas en la península Ibérica. Estos resultados demuestran la estrecha vinculación existente entre distribución geográfica y fenómenos autoecológicos asociados con el uso del medio por parte de las especies.

CONCLUSIONES

La ingente cantidad de datos corológicos acumulados en este atlas permite obtener una panorámica actualizada sobre la distribución de las distintas especies de aves en nuestro país pero, además, constituye una valiosísima fuente de información mediante la cual es posible ofrecer respuestas a diversos asuntos de interés científico y aplicado.

Como hemos visto a lo largo de este capítulo, utilizando estos datos biológicos y diversa información ambiental, es posible



confeccionar modelos fiables capaces de explicar la variación de cada una de las especies o de cualquiera de las medidas generalmente relacionadas con la diversidad o la rareza. Ha sido posible también definir las principales regiones ornitológicas y conocer sus características más sobresalientes, estimar los factores que condicionan la distribución actual de la biodiversidad en aves, o averiguar los determinantes que influyen sobre el estatus de conservación de las especies amenazadas. Esas y otras muchas cuestiones sólo pueden ser abordadas con eficacia cuando se posee gran cantidad de información biológica obtenida rigurosamente a lo largo de un extenso territorio, y este atlas constituye, en este sentido, un modelo a seguir para otros grupos de organismos.

Si la información contenida en este atlas proporciona un punto de partida básico para abordar cuestiones científicas muy diversas relacionadas con la ecología y la biogeografía, también constituye una oportunidad para recabar información que pueda mejorar la gestión y la conservación de las aves en nuestro país. Como hemos visto, algunas variables ambientales y geográficas permiten predecir la distribución de las especies y ello constituye una herramienta de gran ayuda para la gestión. Gracias a ello pueden determinarse las áreas más apropiadas para una recolonización, simular las variaciones en la avifauna que pueden producirse ante diversos escenarios de cambio climático o usos del suelo, o identificar los enclaves necesitados de protección.

Teniendo en cuenta la estrecha asociación existente entre los fenómenos autoecológicos y la distribución geográfica de las especies, recomendamos que en futuros atlas se trate de ampliar la información obtenida por los colaboradores considerando además, por ejemplo, el registro de contactos por unidad de tiempo y hábitat, para obtener de forma más precisa abundancias relativas, frecuencias de aparición en diferentes medios y bandas altitudinales, etc. (ver, como botón de muestra, el

Atlas de las Aves Invernantes en Madrid; Del Moral *et al.*, 2002). De este modo podremos proporcionar información ecológicamente muy relevante que pueda ayudarnos a comprender los patrones de distribución de las especies y así poder proporcionar recomendaciones para su conservación y manejo a través del uso del territorio.

Como hemos pretendido demostrar a lo largo de estas páginas respondiendo a algunos interrogantes, todavía es posible sacar luz de viejas preguntas que en áreas tan extensas y diversas como la península Ibérica y Baleares sólo pueden obtener respuesta a base de la concurrencia de muchos profesionales y aficionados unidos por un mismo afán: el gusto y la capacidad de asombrarse con las aves. Esperamos que en un futuro próximo, y con la colaboración de ecólogos, ornitólogos y gestores, puedan abordarse estas y otras cuestiones a fin de mejorar nuestro conocimiento sobre los patrones y las causas de la diversidad ornitológica en nuestro país, y poder ofrecer estrategias de conservación cada vez más eficaces, razonables y con alto poder predictivo.

BIBLIOGRAFÍA

- AMAT, J. A. & FERRER, X. 1988. Respuesta de los patos invernantes en España a diferentes condiciones ambientales. *Ardeola*, 35: 59-70.
- BAUTISTA, L. M., ALONSO, J. C. & ALONSO, J. A. 1995. A field test of ideal free distribution in flock-feeding common cranes. *Journal of Animal Ecology*, 64: 747-757.
- BERNIS, F. 1955. An Ecological view of Spanish Avifauna with reference to the Nordic and Alpine Birds. *Acta XI Congr. Int. Orn.* 1954, pp. 427-423.
- BERNIS, F. 1964. *Información española sobre Anátidas y fochas (época invernal)*. Publicación Especial. Sociedad Española de Ornitología. Madrid.
- BUSTAMANTE, J. 1997. Predictive models for lesser kestrel *Falco naumanni* distribution, abundance and extinction in southern Spain. *Biological Conservation*, 80:153-160.
- BUSTAMANTE, J., GAONA, P. & CALVO, M. 1988. Relación entre factores ambientales y la distribución de las aves en una transición climática templado-mediterránea. *Ecología*, 2: 257-268.
- CABEZA, M. & MOILANEN, A. 2001. Design of reserve networks and the persistence of biodiversity. *Trends in Ecology & Evolution*, 16: 242-248.
- 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. 2001. Behavioral thermoregulation by treecreepers: trade-off between saving energy and reduced crypsis. *Ecology*, 82: 1.642-1.654.
- 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 & Conservation*, 25: 7-40.
- COSTA, M., MORLA, C. & SAINZ, H. (Eds.) 1997. *Los bosques ibéricos: una interpretación geobotánica*. Editorial Planeta. Barcelona.
- DE JUANA, E. 1980. *Atlas ornitológico de La Rioja*. Instituto de Estudios Riojanos. Logroño.
- DE JUANA, E. (Ed.) 1990. *Áreas Importantes para las Aves en España*. Monografía nº 3, Sociedad Española de Ornitología. Madrid.
- DEL MORAL, J. C., MOLINA, B., DE LA PUENTE, J. & PÉREZ-TRIS, J. (Eds.) 2002. *Atlas de las Aves Invernantes en Madrid. 1999-2001*. SEO-Monticola y Comunidad de Madrid. Madrid.
- DÍAZ, M., CARBONELL, R., SANTOS, T. & TELLERÍA, J. L. 1998. Breeding bird communities in pine plantations of the Spanish plateaux: biogeography, landscape and vegetation effects. *Journal of Applied Ecology*, 35: 562-574.
- 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.
- ELÓSEGUI, J. 1985. *Navarra. Atlas de aves nidificantes*. Caja de Ahorros de Navarra. Pamplona.
- GÄRDENFORS, U. 2001. Classifying threatened species at national versus global levels. *Trends in Ecology & 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.
- HENGVELD, R. 1990. *Dynamic Biogeography*. Cambridge University Press. Cambridge.
- HERRERA, C. M. 1978. On the breeding distribution pattern of European migrant birds: MacArthur's theme reexamined. *Auk*, 95: 496-509.
- JORDANO, P. 1985. El ciclo anual de los passeriformes frugívoros en el matorral mediterráneo del sur de España: importancia de su invernada y variaciones interanuales. *Ardeola*, 32: 69-94.
- LANE, S. J., ALONSO, J. C. & MARTÍN, C. A. 2001. Habitat preferences of great bustard *Otis tarda* flocks in the arable steppes of central Spain: are potentially suitable areas unoccupied?. *Journal of Applied Ecology*, 38: 193-203.
- LUIS, E., PURROY, F. J. & TEJERINA, M. A. 1983. Análisis y valoración del método del itinerario con estaciones de escucha, aplicado a la elaboración de un atlas ornitológico regional. En, F. J. Purroy (Ed.): *Bird Census and Mediterranean Landscape*, pp. 35-55. Universidad de León. León.
- MUNTANER, J., FERRER, X. & MARTÍNEZ VILALTA, A. 1983. *Atlas dels ocells nidificants de Catalunya i Andorra*. Ketres Editora. Barcelona.
- Noval, A. 1967. Estudio de la avifauna de Guipúzcoa. *Munibe*, 19: 5-78.
- POLO, V. & CARRASCAL, L. M. 1999. Shaping the body size distribution of passeriformes: habitat use and body size are evolutionarily and ecologically related. *Journal of Animal Ecology*, 68: 324-337.
- POTTI, J. 1988. Densidad y riqueza de aves en comunidades nidificantes de la Península Ibérica. *Miscel·lània Zoològica*, 10: 267-276.
- PULIDO, F. J. & DÍAZ, M. 1997. Linking individual foraging behaviour and population spatial distribution in patchy environments: a field example with Mediterranean blue tits. *Oecologia*, 111: 434-442.
- PURROY, F. J. 1973. *Avifauna pirenaica. Ecología y distribución*. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid. Madrid.
- PURROY, F. J. (Coord.) 1997. *Atlas de las Aves de España (1975-1995)*. SEO/BirdLife. Lynx Edicions. Barcelona.
- REY, P., SÁNCHEZ-LAFUENTE, A. M., VALERA, F. & MUÑOZ-COBO, J. 1992. Comunidades de aves esteparias en una zona del sureste de España (Jaén). Caracterización biogeográfica y segregaciones de hábitat. *Studia Oecologica*, 9: 149-164.
- RIVAS MARTÍNEZ, S. 1987. *Mapa de series de vegetación de España 1:400.000 y memoria*. ICONA. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Madrid.

- RODRIGUES, A. S. L. & GASTON, K. J. 2002. Optimisation in reserve selection procedures- why not?. *Biological Conservation*, 107: 123-129.
- SÁNCHEZ, A. 1991. Estructura y estacionalidad de las comunidades de aves de la Sierra de Gredos. *Ardeola*, 38: 207-231.
- SANTOS, T., SUÁREZ, F. & TELLERÍA, J. L. 1983. The bird communities of Iberian Juniper woodlands (*Juniperus thurifera* L.). In, F. J. Purroy (Ed.): *Bird Census and Mediterranean Landscape*, pp. 79-88. 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.
- SHARROCK, J. T. R. 1976. *The Atlas of Breeding Birds in Britain and Ireland*. British Trust for Ornithology & Irish Wildbird Conservancy. T & A D Poyser. Berkhaunsterd.
- SUÁREZ, F., MARTÍNEZ, C., HERRANZ, J. & YANES, M. 1997. Conservation status and farmland requirements of Pin-tailed Sandgrouse *Pterocles alchata* and Black-bellied Sandgrouse *Pterocles orientalis* in Spain. *Biological Conservation*, 82: 73-80.
- TELLA, J. L. & FORERO, M. G. 2000. Farmland habitat selection of wintering lesser kestrels in a Spanish pseudosteppe: implications for conservation strategies. *Biodiversity & Conservation*, 9: 433-441.
- TELLERÍA, J. L. 1980. Datos preliminares sobre las características ecológicas y biogeográficas de las comunidades de aves del macizo de Ayllón. *Boletín de la Estacion Central de Ecología*, 9: 45-54.
- TELLERÍA, J. L. & CARRASCAL, L. M. 1994. Weight-density relationships between and within bird communities. Implications of niche space and vegetation structure. *American Naturalist*, 141: 1.083-1.092.
- TELLERÍA, J. L. & POTTI, J. 1984. La distribución de las currucas (G. *Sylvia*, Cl. Aves) en el Sistema Central (España). *Doñana, Acta Vertebrata*, 11: 93-103.
- TELLERÍA, J. L. & SANTOS, T. 1994. Factors involved in the distribution of forest birds in the Iberian Peninsula. *Bird Study*, 41: 161-169.
- TELLERÍA, J. L. & SANTOS, T. 1997. Seasonal and interannual occupation of a forest archipelago by insectivorous passerines. *Oikos*, 78: 239-248.
- TELLERÍA, J. L., SUÁREZ, F. & SANTOS, T. 1988. Bird communities of the Iberian shrubsteppes: seasonality and structure along a climatic gradient. *Holarctic Ecology*, 11: 171-177.
- TUCKER, G. M. & HEATH, M. F. 1994. *Birds in Europe. Their conservation status*. BirdLife International. BirdLife Conservation Series No. 3. Cambridge.
- UICN 2001. *Categorías y criterios de la Lista Roja de la UICN: Versión 3.1*. Comisión de Supervivencia de Especies de la UICN. UICN. Gland y Cambridge.
- VIADA, C. (Ed.) 1998. *Áreas importantes para las Aves en España. 2ª edición revisada y ampliada*. Monografía nº 5, SEO/BirdLife. Madrid.
- VOOUS, K. H. 1960. *Atlas of European Birds*. Nelson. Edimburgo.
- YEATMAN, L. 1976. *Atlas des Oiseaux Nicheurs de France*. Societé Ornithologique de France. París.
- ZAMORA, R. 1991. Avian-habitat relationships in a Mediterranean high mountain. *Revue d'Ecologie la Terre et la Vie*, 46: 231-244.