

DETERMINANTES DE LA DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE LA FAMILIA TURDIDAE EN LA PENÍNSULA IBÉRICA

Luis M. CARRASCAL* ¹ y David PALOMINO* **

SUMMARY.—*Factors affecting the geographic distribution of the family Turdidae in the Iberian Peninsula.*

Aims: To analyze the environmental factors influencing the large-scale distribution of 17 breeding species of Turdidae in the Iberian Peninsula. To test the predictions of global climatic change and the hypothesis of “abundance centers” on the frequency of occurrence of these species within the Iberian Peninsula.

Methods: The frequency of occurrence of each species in UTM squares of 10 x 10 km within blocks of 50 x 50 km was modeled by means of regression tree analyses using 26 geographic, climatological and land-use variables. Residuals of these models in each one of the 190 blocks of 50 x 50 km (*i.e.*, distribution patterns in Iberia not related to autoecological-environmental preferences) were related to the distances to the European barycenter of each species.

Results: The models summarizing the basic environmental preferences of the 17 species accounted for an average 78.3 % of variation in the frequency of occurrence within the Iberian Peninsula. There was a common selection for areas located at higher altitudes or in mountains, the avoidance of agricultural landscapes, and a tight relationship with climatic variables (especially insolation). The frequency of occurrence of the 17 turdid species in Spain was not markedly influenced by the distances to their European distribution barycenters.

Conclusions: The large-scale distribution patterns of the 17 turdid species in the Iberian Peninsula can be adequately explained considering coarse-grained environmental variables. Climatic variables were highly influential, although their effects do not support current predictions on alteration of distribution patterns due to global warming. After controlling for autoecological-environmental preferences, the hypothesis of “centers of abundance” did not play any role in determining the distribution patterns in the Iberian Peninsula.

Key words: Biogeography, Turdidae, Iberian Peninsula, climatic variables, “center of abundance” hypothesis.

RESUMEN.—*Determinantes de la distribución geográfica de la familia Turdidae en la península Ibérica.*

Objetivos: Identificar los determinantes ambientales de la distribución a gran escala de las 17 especies de Túrpidos nidificantes en la península Ibérica. Examinar las predicciones del calentamiento global y de la hipótesis de los “centros de abundancia”.

Métodos: La frecuencia de aparición de cada especie en cuadrículas UTM de 10 x 10 km, dentro de bloques de 50 x 50 km (una medida indirecta de la variación geográfica en abundancia) se relacionó con 26 descriptores geográficos, climatológicos y de tipos de paisaje / usos del suelo utilizando árboles de regresión. Para cada especie, los residuos de estos modelos en cada uno de los 190 bloques de 50 x 50 km se relacionaron con las distancias al baricentro de distribución europea.

Resultados: Los modelos que resumen las preferencias ambientales básicas de las 17 especies explicaron en promedio el 78,3 % de la variabilidad geográfica en la frecuencia de aparición en la península

* Dept. of Biodiversity and Evolutionary Biology, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC. José Gutiérrez Abascal 2, E-28006 Madrid. Spain.

** Dirección actual: Área de Estudio y Seguimiento de Aves, SEO/BirdLife. Melquiades Biencinto 34, E-28053 Madrid. España.

¹ Corresponding author: mcnc152@mncn.csic.es

Ibérica. El patrón común más generalizable a todas ellas fue la ocupación preferente de áreas situadas a mayor altitud, la evitación de paisajes agropecuarios y la estrecha relación con variables climatológicas (especialmente la insolación). La hipótesis de los ‘centros de abundancia’ no explicó una magnitud importante de la variación espacial en la frecuencia de aparición de las especies en Iberia, una vez que se controlan los efectos locales asociados con la variabilidad ambiental dentro de la península.

Conclusiones: Los patrones de distribución de los Túrpidos en la península Ibérica pueden ser muy bien explicados recurriendo a variables geográficas, climatológicas y de tipos de paisajes. Las variables climatológicas fueron muy influyentes, si bien las asociaciones encontradas no apoyan las predicciones de alteración de los patrones de distribución vinculados al calentamiento global. La distancia al baricentro de distribución europeo no fué relevante para explicar la variación geográfica en la frecuencia de aparición dentro de la península Ibérica.

Palabras clave: Biogeografía, Turdidae, hipótesis de los “centros de abundancia”, península Ibérica, variables climáticas.

INTRODUCCIÓN

El análisis de la distribución y abundancia de organismos es un programa de investigación básico en ecología animal, cuyo objetivo es describir patrones biogeográficos e inferir y / o demostrar los mecanismos a través de los cuales se establecen los vínculos entre el espacio ocupado por los individuos (localidades, hábitats, territorios, sustratos explotados) y su demografía (Wiens, 1989; Newton, 1995, 1997; Cockburn, 2001; Krebs, 2001). Dentro de este programa destacan los numerosos estudios sobre relaciones en localidades concretas entre estructura del hábitat y la densidad o presencia-ausencia de las especies (Journal of Applied Ecology; Journal of Wildlife Management; Verner *et al.*, 1986; Morrison *et al.*, 1998; Scott *et al.*, 2002). Sin embargo, son mucho más escasos los que definen patrones y tratan de inferir mecanismos sobre extensas regiones, estableciendo puentes con la biogeografía (Myers y Giller, 1988; Brown *et al.*, 1996; Brown y Lomolino, 1998) y la macroecología (Brown, 1995, 1999; Gaston y Blackburn, 2000). En gran medida, esta menor abundancia de estudios viene determinada por la falta de datos fiables relativos a grandes superficies, los cuales son obtenidos en programas nacionales o continentales de inventarios de poblaciones, o cartografía de la distribución de numerosas especies (atlas), en los que concu-

ren muchas personas y conllevan considerables dificultades logísticas.

La reciente publicación del Atlas Español de las Aves Nidificantes (Martí y Del Moral, 2003) permite, en combinación con el Atlas de las Aves de Europa (Hagemeijer y Blair, 1998), abordar cuestiones macroecológicas y biogeográficas sobre toda la península Ibérica. Un grupo de especies muy adecuado para llevar a cabo esta aproximación es la familia Turdidae. Diecisiete especies de este grupo de Passeriformes habitan Iberia, del total de las 28 especies presentes en Europa (incluyendo a siete de distribución muy reducida, restringida a los Urales y al sureste de Rusia), alcanzando once de ellas sus mayores poblaciones en España (como uno de los tres países europeos que acogen mayores efectivos; Hagemeijer y Blair, 1997). Sus preferencias de hábitat incluyen una gran heterogeneidad de formaciones vegetales, distribuyéndose desde la costa hasta las zonas subalpinas (Tellería y Potti, 1984; Hagemeijer y Blair, 1997). Por otro lado, la península Ibérica incluye una amplia extensión de los bordes de las áreas de distribución en el suroeste del Paleártico Occidental de estas especies.

Los objetivos de este trabajo son tres. En primer lugar, aportar información sobre los factores que afectan a la distribución de estas especies a gran escala en Iberia, y que complementen el conocimiento existente a menores escalas

(*p.e.*, preferencias de hábitat, uso del espacio o distribución altitudinal: Tellería y Potti, 1984; Sánchez, 1991; Polo y Carrascal, 1999) o las meras descripciones verbales biogeográficas (Martí y Del Moral, 2003). En segundo lugar, y considerando la influencia que las variables climatológicas tienen sobre la distribución de las especies, discutir el posible papel que el cambio global puede haber tenido y tendrá sobre su distribución a escala peninsular. El conocimiento de estos hechos, y el postulado de cambios previsible, es relevante si se considera la heterogeneidad en los cambios poblacionales a lo largo de las tres últimas décadas observados en la avifauna del Paleártico Occidental, tanto entre especies distintas como entre regiones diferentes (Gregory *et al.*, 2005). Por último, examinar si se cumple la hipótesis de los ‘centros de abundancia’, que postula que la abundancia relativa de las especies disminuye desde los centros hacia los bordes del rango de distribución (Sagarin y Gaines, 2002).

MATERIAL Y MÉTODOS

Especies de estudio y distribución geográfica en la península Ibérica

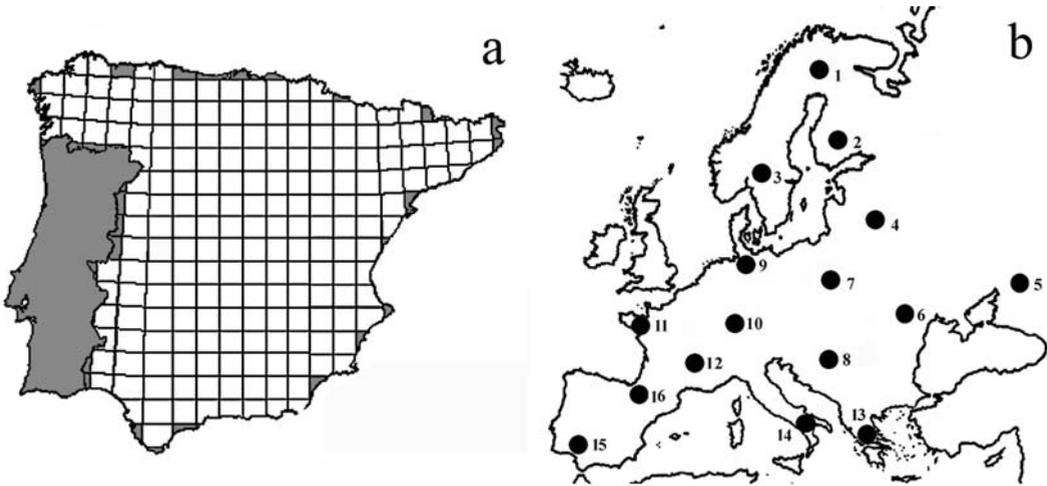
Se han seleccionado las 17 especies de Turdidae que se reproducen en la península Ibérica. Los datos referentes a los patrones de distribución de cada una de ellas en Iberia se han obtenido del Atlas de las Aves Reproductoras de España (Martí y Del Moral, 2003).

A pesar de la buena cobertura y prospección llevada a cabo por este atlas, la mera constatación de la presencia - ausencia de las especies sobre una superficie tan amplia como 100 km² limita su utilidad en análisis biogeográficos. La detección de una especie, salvo error de identificación, es una estima objetiva de su presencia. No obstante, la no detección de una especie no es indicativa de que realmente no exista, sino que puede deberse a falta de prospección y / o a que la especie es muy escasa. El carác-

ter binomial de la variable ‘ocupación de una cuadrícula’ (dos estados: sí-1 vs. no-0) introduce un considerable error en relación con su espectro total de variación (error del 100 % si la especie está presente y no se observa), lo cual dificulta la estima de efectos estadísticos y su significación. Por este motivo, los análisis que a continuación se desarrollan reúnen las 25 cuadrículas UTM de 10 x 10 km incluidas en cada bloque UTM de 50 x 50 km, de manera que la presencia de una especie en 2500 km² indica su frecuencia de aparición con 26 niveles (0: ninguna observación de la especie en 25 cuadrículas -i.e., virtualmente ausente por la elevada consistencia en la no detección-; 25: la especie está ampliamente repartida como constata la repetida detección de su presencia). De este modo, los niveles intermedios de frecuencia de aparición tienen menos errores relativos en relación con el espectro total de variación de la variable dependiente. Por otro lado, reunir las cuadrículas en bloques UTM de 50 x 50 km sigue la misma malla geográfica que el atlas de las aves de Europa (Hagemeijer y Blair, 1997), lo que facilita el manejo de datos ambientales obtenidos de bases de sistemas de información geográfica, y simplifica los análisis estadísticos al trabajar con una menor cantidad de unidades muestrales. Para el sector peninsular de España se han considerado los 190 bloques UTM de 50x 50 km mostrados en la Figura 1a (se han excluido aquellos bloques periféricos -costeros y fronterizos con Francia o Portugal- con menos de 20 cuadrículas UTM de 10 x 10 km cubiertas por el atlas).

Para cada uno de los bloques de 50 x 50 km se han obtenido las siguientes variables: 1) latitud y longitud de su baricentro, 2) altitud media y rango de altitud de todos los píxeles de 250 x 250 m incluidos en cada bloque; 3) longitud de cursos fluviales (2 y 3 se extrajeron de un modelo digital de elevación del terreno; datos proporcionados por J. M. Lobo); 4) cobertura de los grandes tipos de formaciones vegetales y usos del suelo (obtenidos del programa ‘CORINE land cover 1985-1990’);

FIG. 1— a) Mapa de España que ilustra la localización de las cuadrículas UTM de 50 x 50 km utilizadas en este estudio. En color gris se marcan las cuadrículas excluidas del análisis. b) Mapa de Europa en el que se señalan los 16 bloques UTM de 150 x 150 km en los que se ha medido la frecuencia de aparición de las especies dentro de cuadrículas UTM de 50 x 50 km. Dichos bloques se han seleccionado al azar. [a) Map of Spain illustrating the UTM blocks of 50 x 50 km used in this study. The squares that were excluded from the analyses are marked in grey. b) Map of Europe showing the randomly selected UTM blocks of 150 x 150 km where the frequency of occupation of UTM squares of 50 x 50 Km was measured for 17 *turdid* species.]



tres variables climatológicas: 5) días de insolación al año y porcentaje de días de insolación en abril-junio (i.e., días con situación anticiclónica con cielo despejado de nubes), 6) temperatura media anual y temperatura media en abril-junio y 7) precipitación total anual y precipitación en abril-junio (5, 6 y 7 se han obtenido de ‘CLIMATE database version 2’; <http://www.pik-potsdam.de/>cramer/climate.htm>).

Las formaciones vegetales y tipos de uso del suelo distinguidos han sido los siguientes: a) Suelo urbano-industrial; b) Cultivos de secano; c) Cultivos de regadío; d) Viñedos; e) Cultivos de frutales; f) Olivares; g) Formaciones agropecuarias arboladas (dehesas de encina, fresnedas, campiñas con setos); h) Formaciones agropecuarias (suma de b+c+d+e+f+g); i) Formaciones herbáceas (pastizales y praderas); j) Formaciones estepáricas xéricas; k) Formaciones arbustivas desarboladas; l) Formaciones

arbustivas arboladas (matorrales arbolados y monte bajo); m) Bosques de coníferas; n) Bosques de hoja ancha; o) Roquedos; p) Marismas; q) Aguas interiores (lagunas, embalses).

Fue imposible distinguir los distintos tipos de bosques de hoja plana (*p.e.*, encinares, alcornocales, hayedos, diferentes robledales) y de coníferas (*p.e.*, pinares de distintas especies, sabinars, abetales) en estas categorías, ya que ‘CORINE Land Cover’ no los identifica. No obstante, la combinación de latitud, longitud y altitud segrega dichos bosques en el contexto de la península Ibérica (Costa *et al.*, 1998).

Distribución geográfica a escala continental

Del Atlas Europeo de las Aves Nidificantes (Hagemeijer y Blair, 1997) se obtuvieron los datos cuantitativos sobre los baricentros de dis-

tribución en Europa de cada especie. Para ello se utilizó una aproximación mixta de muestreo estratificada - al azar sobre las cuadrículas de 50 x 50 km de dicho atlas. La superficie europea se dividió en cuatro grandes estratos: Fenoscandia-Países Bálticos, Centroeuropa Occidental, Centroeuropa Oriental y Cuenca Mediterránea. En el conjunto de estas regiones se extrajeron al azar 16 bloques UTM de 150 x 150 km, eligiendo sólo áreas con buena cobertura de prospección (se evitaron las cuadrículas UTM de 50 x 50 km de color gris dentro de Hagemeyer y Blair, 1997): 4 en el sector Fenoscandia-Países Bálticos (1 a 4 en la Figura 1), 4 en el Centroeuropa Occidental (9 a 12), 4 en el Centroeuropa Oriental (5 a 8) y 4 en la Cuenca Mediterránea (13 a 16). Contando con el rango de variación geográfica (latitudinal y longitudinal) de cada una de estas cuatro regiones, se generaron al azar valores posicionales dentro de cada región utilizando la función aleatoria de Microsoft Excel. El proceso de selección de bloques UTM de 150 x 150 km se repitió en aquellos casos en que los bloques extraídos coincidiesen con zonas marinas o costeras. Cada bloque UTM de 150 x 150 km está constituido por 9 cuadrículas UTM de 50 x 50 km para los cuales se contaba con datos de presencia / ausencia de cada especie. De este modo, se pudieron calcular las frecuencias de aparición de cada especie dentro de cada bloque UTM de 150 x 150 km (con diez niveles: de 0 a 9 presencias). Considerando la latitud y longitud del centro de cada bloque UTM de 150 x 150 km y la frecuencia de aparición de cada especie dentro de éstos, se obtuvo el baricentro de distribución europea de las 17 especies de Túrpidos, expresado en grados sexagesimales de longitud y latitud (véase Blondel, 1979 para una aproximación similar).

Análisis de datos

Los datos de frecuencia de aparición de cada especie en cuadrículas UTM de 10 x 10 km

dentro de bloques de 50 x 50 km fueron analizados en relación con sus características ambientales y la situación geográfica de cada bloque utilizando árboles de regresión (Hastie y Tibshirani, 1990; De'Ath y Fabricius, 2000). Esta herramienta estadística es un caso particular de los modelos generalizados aditivos que no asume relaciones lineales con las variables independientes, ni distribuciones canónicas concretas de la variable dependiente (*p.e.*, que la frecuencia de aparición en los bloques ibéricos de 50 x 50 km se ajuste a la distribución normal). Mediante este procedimiento se definen modelos de efectos jerarquizados que particionan la variabilidad original (devianza) y que identifican subconjuntos de datos en los cuales pueden estar operando de modo distinto variables predictoras diferentes. Este procedimiento es especialmente adecuado en regiones geográficas como la península Ibérica en las que existe una gran heterogeneidad ambiental y/o claras fronteras que no definen gradientes de variación continuos. El criterio de parada en el proceso jerarquizado de ramificación fue la maximización de la devianza retenida por las nueve primeras ramificaciones, que generaban 10 valores finales (niveles de frecuencia de aparición). Todos los modelos y las ramificaciones obtenidas fueron significativos a $P << 0,001$. Después de obtener cada árbol de regresión se extrajeron los residuos de cada una de las 190 cuadrículas UTM 50 x 50 km utilizadas. Los análisis fueron efectuados utilizando Splus 2000 Professional (release 2; MathSoft Inc).

Para las 190 cuadrículas UTM de 50 x 50 km de Iberia se calculó la distancia geográfica (en km) al baricentro de distribución europea de cada una de las 17 especies de Túrpidos. Esta medida es indicativa de cuán alejada está cada cuadrícula UTM de 50 x 50 km ibérica del centro de distribución geográfico de cada especie. Estos datos fueron utilizados para examinar la hipótesis de la disminución de la abundancia de las especies con el incremento de la distancia a los centros de

distribución geográfica, una vez descartadas sus preferencias ambientales. Para ello se utilizaron los residuos de los árboles de regresión, que contienen la variación en los patrones de distribución no debidos a las preferencias ambientales en Iberia establecidas sobre las variables utilizadas en el análisis de datos. Mediante correlación simple se relacionó la distancia de cada cuadrícula UTM ibérica de 50 x 50 km al baricentro europeo de cada especie con su residuo obtenido de los árboles de regresión.

RESULTADOS

Determinantes de la variación geográfica en la frecuencia de aparición en Iberia

En la Tabla 1 se ilustran los principales resultados de los árboles de regresión que describen la variación geográfica en la frecuencia de aparición de las especies en cuadrículas UTM de 10 x 10 km dentro de bloques de 50 x 50 km en la península Ibérica. Se señalan las principales variables que afectan a la distribución de las especies, así como las características ambientales que definen las áreas en las cuales cada especie es más escasa y más frecuente.

Los árboles obtenidos, muy sintéticos y sencillos al incluir sólo 9 criterios categóricos de división, explican en promedio el 78,3 % de la variabilidad geográfica observada en la frecuencia de aparición de las especies en cuadrículas UTM de 10 x 10 km dentro de bloques de 50 x 50 km (rango: 63,1 - 93,1 %; todos los modelos fueron significativos a $P << 0,0001$). Por tanto, es posible explicar una gran parte de la variación geográfica observada en los patrones de distribución-frecuencia de aparición de las especies recurriendo a variables sencillas que definen la variabilidad ambiental a gran escala.

Para el conjunto de las 17 especies, las variables de situación geográfica (latitud y lon-

gitud) son seleccionadas en el 23 % de las 5 primeras ramificaciones que más devianza retienen. Las variables geomorfológicas indicativas de altitud (altitud media y rangos altitudinales) son seleccionadas en el 27 % de las ramificaciones, predominando las asociaciones positivas (2/3 partes de las ocasiones). Esto es, los Túrpidos en la península Ibérica, como grupo, suelen preferir áreas situadas a mayor altitud o en zonas montañosas. Los parámetros climatológicos también fueron seleccionados en el 27 % de las ocasiones dentro de los cinco primeros criterios de ramificación, destacando el papel de las variables asociadas con la insolación (en 12 de las 22 ocasiones en que los parámetros climatológicos fueron seleccionados); la temperatura (6 veces) y la precipitación (4 veces) jugaron un papel menos importante. Las variables de tipos de paisajes-usos del suelo se seleccionaron en el 24 % de las ocasiones dentro de las cinco primeras ramificaciones que más devianza retenían, destacando el papel de los paisajes derivados de las actividades agropecuarias (14 de 20 ocasiones) y la presencia de cursos fluviales (en 6 de 20 ocasiones). Globalmente, las actividades agrícolas afectaron negativamente a las especies (asociaciones negativas con la frecuencia de aparición de las especies en 10 de las 14 ocasiones en que estas variables fueron seleccionadas).

Test de las hipótesis de los 'centros de abundancia'

Los residuos de los árboles de regresión se correlacionaron con las distancias al baricentro geográfico de distribución de cada especie en Europa (Tabla 2). Globalmente, la magnitud media de estos efectos para las 17 especies estudiadas fue muy pequeña (R^2 media = 0,8 %). Sólo en *Turdus torquatus* se obtuvo una correlación significativa negativa. Resultados similares, aunque no significativos ($P < 0,1$), se obtuvieron para *Turdus merula*, *Saxicola torquata* (cuyas frecuencias de aparición dis-

TABLA 1

Principales resultados de los análisis de los árboles de regresión efectuados con la frecuencia de aparición de las 17 especies de turdidos en cuadrículas UTM de 10 x 10 km dentro de los bloques UTM de 50x50 km de la Figura 1a. Se señalan en negrita las variables que entran en las primeras cinco ramificaciones de dichos análisis. El signo tras las variables indica si las relaciones fueron positivas (+) o negativas (-) con la frecuencia de aparición de las especies. %D2: porcentaje de la devianza original explicada por el árbol de regresión que selecciona, como máximo, las primeras nueve ramificaciones posibles. %UTM: frecuencia de aparición en las cuadrículas UTM de 50x50 km donde cada una de las especies alcanzaron los máximos (segunda línea dentro de cada especie) y mínimos valores (tercera línea); se señalan los rasgos ambientales que definen esas localidades. Agrop Arb: Cobertura de formaciones agropecuarias arboladas (en %). Agropec: Cobertura de formaciones agropecuarias (en %). Altitud Med: Altitud media (en m). Cult Arb: Cobertura de olivares y frutales (en %). Cult Regadío: Cobertura de cultivos de regadío (en %). Cult Secano: Cobertura de cultivos de secano (en %). Días Sol Año: Días de insolación al año. Km Ríos: Longitud de ríos (en km). Latitud: Latitud (en grados). Longitud: Longitud (en grados). Mm Abr-Jun: Precipitación en abril-junio (en mm). Mm Año: Precipitación total anual (en mm). Rango Alt: Rango altitudinal (en m). Tm Abr-Jun: Temperatura media en abril-junio (en °C). Urbano: Cobertura de suelo urbano-industrial (en %). % Sol Abr-Jun: % de días despejados en Abril, Mayo y Junio.

[Main results of the tree regression analyses carried out with the frequency of occurrence of 17 turdid species in UTM squares of 10x10 km within blocks of 50x50 km in the Iberian Peninsula (see Figure 1a). %D2: percentage of original deviance explained by a model with 9 split criteria and 10 terminal values. The five first split criteria are shown. The signs in brackets show the direction of effects. % UTM: percentage of UTM squares of 10x10 km occupied by species in the areas where the species is more frequent (second row) and less frequent (third row); the numerical split criteria are shown.]

	% D2	%UTM	1ª	2ª	3ª	4ª	5ª
<i>Turdus merula</i>	63,1	98,2 75,8	Agropec (-) Agropec < 47,5% Agropec > 47,5%	% Sol Abr-Jun (-) Tm Abr-Jun < 17,8 % Sol Abr-Jun > 61	Rango Alt (+) Longitud < -0,3 Rango Alt < 420	Km Ríos (+)	Mm Abr-Jun (+)
<i>Turdus torquatus</i>	85,6	46,1 0,1	Rango Alt (+) Rango Alt > 2224 Rango Alt < 1834	Longitud (+) Longitud > -1,8	Rango Alt (+)	Rango Alt (+)	Rango Alt (+)
<i>Turdus philomelos</i>	93,1	92,2 0,4	% Sol Abr-Jun (-) % Sol Abr-Jun < 58 % Sol Abr-Jun > 58	Días Sol Año (-) Cult Secano < 22% Días Sol Año > 214	Latitud (+) Latitud > 42,6 Latitud < 37,7	Cult Secano (-)	Km Ríos (+)
<i>Turdus viscivorus</i>	65,4	86,7 22,8	Agropec (-) Agropec < 45,5% Agropec > 45,5%	Latitud (+) Latitud > 39,7 Tm Abr-Jun > 17,1	Tm Abr-Jun (+) Altitud Med > 932	Longitud (+)	Altitud Med (+)

TABLA 1 (CONTINUACIÓN)

	% D2	% UTM	1ª	2ª	3ª	4ª	5ª
<i>Luscinia svecica</i>	84,9	30,4 0,0	Altitud Med (+) Altitud Med > 998 Altitud Med < 998	Longitud (-) Longitud < -3,6 Tm Abr-Jun > 14,2	Tm Abr-Jun (-) Altitud Med > 1058 Longitud > -4,2		
<i>Luscinia megarhynchos</i>	78,9	95,9 6,2	Días Sol Año (+) Días Sol Año > 170 Días Sol Año < 170	Cult Secano (+) Cult Secano > 0,5% Rango Alt < 1176	Latitud (+) Latitud > 39,7	Longitud (-) Agrop Arb > 2,5%	Rango Alt (+) Cult Secano > 10,5%
<i>Cercotrichas galactotes</i>	79,4	58,0 0,5	Latitud (-) Latitud > 38,6 Latitud > 39,3	Rango Alt (+) Rango Alt < 146 Mm Abr-Jun < 146	Mm Abr-Jun (-) Rango Alt > 1150	Agropec (+)	Altitud Med (-)
<i>Oenanthe oenanthe</i>	86,3	90,5 6,8	Altitud Med (+) Altitud Med > 610 Altitud Med < 610	Días Sol Año (-) Días Sol Año < 214 Longitud > -3,6	Longitud (+) Cult Secano > 3,5% Latitud < 39,7	Tm Abr-Jun (-) Longitud < -0,9	Cult Secano (+)
<i>Oenanthe hispanica</i>	79,2	85,5 5,4	Latitud (-) Latitud > 42,2 Latitud > 42,2	Longitud (+) Longitud > -4,4 Agropec < 36,5%	Agropec (+) Longitud < 0,6	Días Sol Año (+) Altitud Med > 330	Cult Regadío (-) Agropec > 16%
<i>Oenanthe leucura</i>	80,8	87,4 0,5	Latitud (-) Latitud < 39,1 Latitud > 39,1	Longitud (+) Longitud > -5 Longitud < -2,1	Mm Año (-) Latitud < 37,5 Latitud > 41,5	Días Sol Año (+)	Km Ríos (+)
<i>Phoenicurus ochruros</i>	86,5	96,8 14,3	Días Sol Año (-) Días Sol Año < 214 Días Sol Año > 214	Altitud Med (+) Km Ríos > 465 Altitud Med < 588	Km Ríos (+) Altitud Med > 560 Cult Secano > 3,5%	Tm Abr-Jun (-)	Cult Secano (-)
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	66,4	55,8 2,3	Latitud (+) Latitud > 42,2 Latitud < 42,2	Tm Abr-Jun (-) Tm Abr-Jun < 15,5 Altitud Med < 1007	Longitud (-) Longitud < -1,8 Longitud > -5,7	Altitud Med (+) Altitud Med > 1062	Rango Alt (+)
<i>Monticola saxatilis</i>	76,1	67,2 1,8	Altitud Med (+) Altitud Med > 1067 Altitud Med < 1067	% Sol Abr-Jun (-) Días Sol Año < 210 % Sol Abr-Jun > 60%	Rango Alt (+) Mm Abr-Jun < 198 Rango Alt < 1128	Longitud (+)	Mm Abr-Jun (-)
<i>Monticola solitarius</i>	71,5	71,2 5,8	Latitud (-) Latitud < 41,5 Latitud > 41,5	Rango Alt (+) Rango Alt < 1050 Rango Alt < 439	Longitud (+) Cult Secano < 26%	Agropec (-) Mm Abr-Jun < 186	Cult Secano (-)

TABLA 1 (CONTINUACIÓN)

	% D2	%UTM	1ª	2ª	3ª	4ª	5ª
<i>Saxicola rubetra</i>	83,0	68,1 0,0	Latitud (+) Latitud > 41,8 Latitud < 41,8	Altitud Med (+) Altitud Med > 756 Cult Arb < 5,5%	Rango Alt (-) Rango Alt < 1453 Longitud > -3,3	Días Sol Año (-) Días Sol Año < 194	Tm Abr-Jun (-)
<i>Saxicola torquata</i>	67,5	95,0 38,0	Agropec (-) Agropec < 52% Agropec > 52%	Días Sol Año (-) Rango Alt < 1969 Días Sol Año > 216	Rango Alt (-) Latitud > 38,4	Cult Regadío (-)	Km Ríos (+)
<i>Erethacus rubecula</i>	82,8	94,6 8,4	Días Sol Año (-) Agropec < 47% Días Sol Año > 212	Agropec (-) Días Sol Año < 204 Rango Alt < 526	Rango Alt (+)	Km Ríos (+)	Altitud Med (+)

minuyeron hacia el sur de la península), *Oenanthe hispanica*, *Oenanthe leucura* y *Monticola saxatilis* (cuyas frecuencias fueron menores hacia el norte y oeste de Iberia). Por tanto, la hipótesis de los ‘centros de abundancia’ no explica una magnitud importante de la frecuencia de aparición de las especies en la península Ibérica, aunque existe una leve tendencia a que en las localidades situadas a más distancia del baricentro de distribución europeo algunas especies sean más escasas.

DISCUSIÓN

Los resultados de este trabajo ponen de manifiesto que la configuración del área de distribución de las 17 especies de Túrpidos en la península Ibérica es un fenómeno fuertemente determinista. Así, más de las 2/3 partes de la variación observada en la frecuencia de aparición de cada especie en bloques UTM de 50 x 50 km puede explicarse recurriendo a variables que sintetizan la variabilidad geográfica, climatológica y de tipos de paisaje-usos del suelo a gran escala. Tan elevado grado de explicación, se debe en parte a la capacidad de los árboles de regresión para identificar interacciones complejas entre los descriptores biogeográficos de la distribución y abundancia de las aves (e.g. Boone y Krohn, 2000; Lwiler *et al.*, 2004).

Este aspecto fuertemente modelizable de la distribución de las especies estudiadas pone de manifiesto dos hechos. En primer lugar, que la información recogida en los atlas ornitológicos tiene un enorme potencial para proporcionar información acerca de fenómenos biogeográficos y bases ecológicas de la distribución y abundancia a escalas espaciales amplias (Donald y Fuller, 1998). Y en segundo lugar, que dicha información puede ser extractada en forma de modelos que puedan ser utilizados en el manejo de poblaciones y la gestión del territorio sobre grandes áreas geográficas (por ejemplo, aproximaciones ‘GAP’ al análisis geográ-

TABLA 2

Correlaciones simples (r y P) entre los residuos de los árboles de regresión para cada especie y bloque UTM de 50 x 50 km, y la distancia entre cada uno de estos bloques y el baricentro geográfico de distribución de cada especie en Europa (Latitud y Longitud en grados), $n = 190$ bloques UTM en todos los casos.

[Correlations (r and p) between the residuals of the tree regression models analyzing the frequency of occurrence of species in UTM blocks of 50 x 50 km (number of 10 x 10 km squares occupied; see Table 1) and the distance between these blocks and the baricenter of distribution in Europe (Latitud and Longitud in degrees), $n = 190$ UTM blocks in all analyses.]

	r	P	Latitud	Longitud
<i>Turdus merula</i>	-0,14	0,054	48,6	12,8
<i>T. torquatus</i>	-0,15	0,044	52,0	10,5
<i>T. philomelos</i>	0,00	0,951	51,1	14,0
<i>T. viscivorus</i>	-0,03	0,663	50,1	11,3
<i>Luscinia svecica</i>	0,01	0,912	53,4	19,5
<i>L. megarhynchos</i>	-0,06	0,437	45,3	7,3
<i>Cercotrichas galactotes</i>	0,06	0,401	38,6	4,7
<i>Oenanthe oenanthe</i>	-0,07	0,313	50,4	15,8
<i>O. hispanica</i>	-0,13	0,070	40,7	4,5
<i>O. leucura</i>	-0,14	0,055	40,6	-3,8
<i>Phoenicurus ochruros</i>	0,08	0,265	46,5	9,9
<i>P. phoenicurus</i>	0,02	0,800	51,2	13,5
<i>Monticola saxatilis</i>	-0,13	0,075	41,9	6,5
<i>M. solitarius</i>	-0,05	0,522	40,7	4,2
<i>Saxicola rubetra</i>	-0,05	0,538	52,2	16,0
<i>S. torquata</i>	0,12	0,089	45,1	9,3
<i>Erithacus rubecula</i>	-0,02	0,769	49,6	14,4

fico de la protección de la diversidad biológica y especies concretas -Scott *et al.*, 1993-; identificación de áreas potencialmente adecuadas para una especie pero que carecen de ella de cara a futuras introducciones -Bustamante, 1996; Fielding y Bell, 1997). Nuestro estudio confirma que entre los limitantes ambientales más influyentes sobre los gradientes de abundancia en la península Ibérica destacan los factores puramente climáticos, seguidos por los relacionados con las grandes tipologías vegetales y usos del suelo (ver también Emlen *et al.*, 1986; Root, 1988; Carrascal *et al.*, 1993; Tellería y Santos, 1994; Boone y Krohn, 2000).

Variables climatológicas asociadas con la frecuencia de aparición de las especies

A escala global de todas las especies destaca el importante papel que desempeña el pequeño conjunto de las variables climatológicas (6 del total de las 26 variables predictoras utilizadas), especialmente la insolación. Las características climatológicas vinculadas con la xericidad (mayor insolación, menor precipitación y mayor temperatura) se asociaron positivamente con la frecuencia de aparición de *Luscinia megarhynchos*, *Cercotrichas galactotes*, *Oenanthe hispanica*, *Oenanthe leucura*

y *Monticola solitarius*, mientras que en el resto de las especies, de los grupos ornitogeográficos Paleártico y Europeo (Voous, 1960), existieron asociaciones negativas.

Teniendo en cuenta los fuertes efectos que tienen las variables climatológicas sobre la distribución de las 17 especies de Túrpidos, se podría esperar que haya habido marcadas variaciones en los patrones de distribución y tamaños poblacionales de estas especies en Iberia en los últimos 25 años debidas a cambios climáticos. El cambio climático global se ha propuesto como uno de los principales procesos ambientales responsable de los cambios poblacionales (tanto de los tamaños de población como de las áreas de distribución; McCarty, 2001; Stenseth *et al.*, 2002; Walther *et al.*, 2002; Parmesan y Yohe, 2003; Root *et al.*, 2003; Crick, 2004). A partir del año 1975 se ha registrado un patente incremento en la temperatura para todo el hemisferio norte (incluida la península Ibérica) que se mantiene hasta nuestros días (Font, 1988; Houghton *et al.*, 2001). Se ha postulado que las especies que prefieren temperaturas ambientales bajas, y que se distribuyen por áreas o hábitats frescos serían afectadas más negativamente por el calentamiento global durante las dos últimas décadas (Grabherr *et al.*, 1994; Julliard *et al.*, 2003; Crick, 2004 y referencias allí dadas). Por tanto, las especies cuya frecuencia de ocupación de bloques UTM de 50 x 50 km está asociada negativamente con la insolación y la temperatura deberían haber experimentado una reducción de su área de distribución en Iberia retrayéndose hacia las regiones más septentrionales de clima oceánico. Esto sería especialmente esperable para *Turdus philomelos*, *Erithacus rubecula*, *Luscinia svecica*, *Oenanthe oenanthe*, *Phoenicurus phoenicurus*, *Phoenicurus ochruros*, *Monticola saxatilis*, *Saxicola torquata* y *Saxicola rubetra*. Por el contrario, las especies cuya distribución en Iberia se ve afectada positivamente por la temperatura y la insolación habrían experimentado una expansión hacia latitudes más septentrionales y / o más

húmedas de la península (principalmente *Luscinia megarhynchos*, y también, en menor medida, *Turdus viscivorus*, *Oenanthe hispanica* y *Oenanthe leucura*).

Sin embargo, estos cambios en las áreas de distribución y abundancias relativas de las especies, parejos a los cambios climáticos postulados, no parecen cumplirse. Así, el programa español de seguimiento de poblaciones de especies comunes reproductoras (SACRE; SEO 2005 y J. C. Del Moral, *com. pers.*) ha detectado desde 1996 a 2004 fuertes incrementos poblacionales en especies afectadas en su distribución negativamente por la temperatura y/o la insolación, como son *Turdus philomelos*, *Turdus merula*, *Erithacus rubecula*, *Phoenicurus ochruros*, *Phoenicurus phoenicurus* y *Saxicola torquata*. Por otro lado, algunas de estas especies han ampliado su área de distribución en regiones mediterráneas de clima seco, como es el caso de la expansión de *Erithacus rubecula* en Cataluña y de *Phoenicurus ochruros* en algunas regiones españolas (Martí y Del Moral, 2003), y la aparición de *Turdus philomelos* en el sistema Central (compárese el área actual de distribución de esta especie en Madrid con la señalada por Delibes *et al.*, 1984).

Por otro lado, otras especies de Túrpidos que se relacionan positivamente con la insolación o la temperatura (*Oenanthe hispanica*, *Oenanthe leucura* y *Turdus viscivorus*) han disminuido sus efectivos poblacionales de 1996 a 2004 a pesar del postulado calentamiento global. Similarmente, *Oenanthe hispanica* y *Oenanthe leucura* han reducido la extensión de sus áreas de distribución en los últimos 25 años en áreas del norte de España (Álava, La Rioja, Cantabria, Palencia, Navarra y Cataluña; Martí y Del Moral, 2003).

Los únicos casos que parecen constatar la coincidencia entre cambio climático y cambio en la abundancia-distribución de las especies se circunscriben a *Oenanthe oenanthe*, *Saxicola rubetra* y *Luscinia megarhynchos*. Las dos primeras especies, a las que les afectan negativamente la temperatura y / o insolación, han

reducido sus efectivos desde 1996 a 2004 en el programa SACRE, aunque no han reducido considerablemente su área de distribución en Iberia (ligera reducción de *Oenanthe oenanthe* en Cataluña; Martí y Del Moral, 2003). En el caso de *Luscinia megarhynchos* se ha detectado un fuerte incremento de sus efectivos poblacionales en los últimos años en el programa SACRE, aunque no se ha traducido en el esperable aumento de su área de distribución en los últimos 25 años (Martí y Del Moral, 2003).

Por tanto, los resultados de nuestro trabajo (relaciones entre distribución y variables ambientales), los del programa SACRE (SEO 2005) y la comparación de las áreas de distribución peninsulares de los dos últimos atlas españoles (Purroy, 1997; Martí y Del Moral, 2003) no apoyan en la península Ibérica la idea generalizada de disminuciones en los efectivos poblacionales y áreas de distribución debidos al calentamiento global de las dos últimas décadas en el oeste de Europa (Walther *et al.*, 2002; Julliard *et al.*, 2003). Para unos resultados similares que ponen en duda el papel generalizado negativo del calentamiento global sobre la avifauna europea véase Archaux (2004), Julliard *et al.* (2004) y Gregory *et al.* (2005).

Hipótesis de los 'centros de abundancia'

Según la hipótesis de los 'centros de abundancia' las mayores abundancias (*i.e.*, densidades o, como en nuestro caso, frecuencias de aparición) se alcanzan en el centro geográfico de las áreas de distribución, disminuyendo progresivamente hacia los bordes de las mismas. Este fenómeno se sustenta en que la variación geográfica de la abundancia refleja el grado en que las localidades periféricas satisfacen cada vez menos adecuadamente los requerimientos ecológicos de las especies, habiéndose identificado distintos modelos en esta asociación (véase Caughley *et al.*, 1988; Hoffmann y Blows, 1994; Brown *et al.*, 1996). Controlando por la variación geográfica en las va-

riables ambientales y las preferencias de las especies, nuestros resultados apoyan marginalmente la hipótesis del 'centro de abundancia' con 17 especies de Túrpidos. Sólo en el caso de *Turdus torquatus*, especie exclusiva de 'islas continentales' localizadas en las zonas altas de grandes macizos montañosos, la frecuencia de aparición en Iberia disminuyó significativamente con la distancia al baricentro de distribución europeo. Para la península Ibérica, Tellería y Santos (1993) encontraron que sólo en la mitad de las especies de aves forestales que estudiaron, la densidad disminuyó hacia el borde meridional peninsular, confirmando parcialmente la hipótesis de Brown (1984) sobre la relación entre abundancia y distribución de especies. Sagarin y Gaines (2002) revisaron las evidencias que apoyan a esta hipótesis, concluyendo que sólo se cumplió en el 40 % de los casos estudiados.

Una posible explicación al incumplimiento de esta hipótesis en las especies aquí estudiadas es la existencia de un heterogéneo mosaico ambiental en la península Ibérica. Así, el extremo sur peninsular (Extremadura y Andalucía), más distante de los baricentros europeos de especies de los grupos ornitogeográficos Europeo o Paleártico (Voous 1960), tiene características ambientales muy contrastadas. En esta región existen áreas localizadas a baja altitud, de clima xérico y dominadas por vegetación termo-mediterránea, muy próximas a otras situadas a mayor altitud, más húmedas y con vegetación de carácter menos árido. Estas últimas localidades (*p.e.*, sierras de Aracena, Grazalema - Los Alcornocales, Ronda, Nevada, Cazorla y Segura) suponen refugios ambientales para especies como *Phoenicurus phoenicurus*, *Erithacus rubecula*, *Oenanthe oenanthe*, *Monticola saxatilis* y *Turdus philomelos* presentes solamente en estas islas montañosas (véase Martí y Del Moral, 2003). Por el contrario, el carácter mediterráneo seco de toda la costa Ibérica oriental, y la existencia de áreas semiáridas en el valle del Ebro y la submeseta norte, limita la existencia de especies Europeas y Paleárticas

en el norte de la península Ibérica (sector más cercano a los baricentros europeos septentrionales), facilitando, sin embargo, la dispersión de especies de los grupos ornitogeográficos Mediterráneo y Paleoxeromontano (Voous, 1960; *p.e.*, *Oenanthe hispanica*, *O. leucura*, *Monticola solitarius*). Por tanto, la enorme heterogeneidad ambiental de la península Ibérica propiciaría la existencia de 'islas' favorables y áreas no adecuadas para cada especie muy próximas entre sí. Este patrón en mosaico impediría la manifestación de disminuciones graduales de la frecuencia de aparición de cada especie conforme aumenta la distancia a los baricentros de distribución europeos.

AGRADECIMIENTOS.—Este trabajo es una contribución al proyecto BOS2000-0993 financiado por el Ministerio de Ciencia y Tecnología. José Luis Tellería y un revisor anónimo aportaron valiosas sugerencias que permitieron matizar el contenido y las ideas discutidas en una versión original del manuscrito.

BIBLIOGRAFÍA

- ARCHAUX, F. 2004. Breeding upwards when climate is becoming warmer: no bird response in the French Alps. *Ibis*, 146: 138-144.
- BLONDEL, J. 1979. *Biogeographie et ecologie*. Masson, Paris.
- BOONE, R. B. y KROHN, W. B. 2000. Partitioning sources of variation in vertebrate species richness. *Journal of Biogeography*, 27: 457-470.
- BROWN, J. H. y LOMOLINO, M. V. 1998. *Biogeography*. Sinauer, Sunderland.
- BROWN, J. H. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *American Naturalist*, 124: 255-279.
- BROWN, J. H. 1995. *Macroecology*. Chicago Univ. Press, Chicago.
- BROWN, J. H. 1999. Macroecology: progress and prospect. *Oikos*, 87: 3-13.
- BROWN, J. H., STEVENS, G. C. y KAUFMAN, D. M. 1996. The geographic range: size, shape, boundaries, and internal structure. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27: 597-623.
- BUSTAMANTE, J. 1996. Statistical model of nest-site selection for Bearded Vulture (*Gypaetus barbatus*) in the Pyrenees and evaluation of the habitat available with a geographical information system. In, J. Muntaner y J. Mayol (Eds.): *Biología y conservación de las rapaces mediterráneas*, pp. 1-8. Monografías nº 4 SEO (Actas VI Congreso Internacional de Rapaces Mediterráneas. Mallorca 1994). Madrid.
- CARRASCAL, L. M., BAUTISTA, L. M. y LAZARO, 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 1993
- CAUGHLEY, D., GRICE, D., BARKER, R. y BROWN, B. 1988. The edge of the range. *Journal of Animal Ecology*, 57: 771-785.
- COCKBURN, A. 2001. *An introduction to evolutionary ecology*. Blackwell Scientific Publ. Oxford.
- COSTA, M., MORLA, C. y SÁINZ, H. (Eds.). 1998. *Los bosques ibéricos. Una interpretación geobotánica*. Geoplaneta. Barcelona.
- CRICK, H. Q. P. 2004. The impact of climate change on birds. *Ibis*, 146: 48-56.
- DE'ATH, G. y FABRICIUS, K. 2000. Classification and regression trees: a powerful yet simple technique for ecological data analysis. *Ecology*, 81: 3198-3192.
- DELIBES, J., HEREDIA, B., MORENO, J., ESPINA, J. y MANUEL, A. 1984. *Contribución al atlas provisional de los vertebrados de la provincia de Madrid*. Monografías 27. Servicio de Publicaciones Agrarias del Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación-ICONA. Madrid.
- DONALD, P. F. y FULLER, R. J. 1998. Ornithological atlas data: a review of uses and limitations. *Bird Study*, 45: 129-145.
- EMLÉN, J. T., DEJONG, M. J., JAEGER, M. J., MOERMOND, T. C., RUSTERHOLZ, K. A. y WHITE, R. P. 1986. Density trends and range boundary constraints of forest birds along a latitudinal gradient. *The Auk*, 103: 791-803.
- FIELDING, A. H. y BELL, J. F. 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence / absence models. *Environmental Conservation*, 24: 38-49.
- FONT, I. 1988. *Historia del clima de España. Cambios climáticos y sus causas*. Instituto Nacional de Meteorología. Madrid.

- GASTON, K. J. y BLACKBURN, T. M. 2000. *Pattern and process in macroecology*. Blackwell Science. Oxford.
- GRABHERR, G., GOTTFRIED, M. y PAULI, H. 1994. Climate effects on mountain plants. *Nature*, 369: 448-448.
- GREGORY, R. D., VAN STRIEN, A. J., VORISEK, P., GMELIG, A. W., NOBLE, D. G., FOPPEN, R. P. B. y GIBBONS, D. W. 2005. Developing indicators for European birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society, Biological Sciences*, 360: 269-288.
- HAGEMELER, W. y BLAIR, M. 1997. *The EBCC atlas of European breeding birds. Their distribution and abundance*. T&AD Poyser. London.
- HASTIE, T. J. y TIBSHIRANI, R. J. 1990. *Generalized additive models. Monographs of statistics and applied probability*, 43. Chapman y Hall. London.
- HOFFMAN, A. A. y BLOWS, M. W. 1994. Species borders: ecological and evolutionary perspectives. *Trends in Ecology and Evolution*, 9: 223-227.
- HOUGHTON, J. T., DING, Y., GRIGGS, D. J., NOGUER, M., VAN DER LINDEN, P. J., DAI, X., MASKELL, K. y JOHNSON, C. A., eds. 2001. *Climate change 2001: the scientific basis*. Cambridge, University Press. Cambridge.
- JULLIARD, R., JIGUET, F. y COUVET, D. 2003. Common birds facing global changes: what makes a species at risk? *Global Change Biology*, 10: 148-154.
- JULLIARD, R., JIGUET, F. y COUVET, D. 2004. Evidence for the impact of global warming on the long-term population dynamics of common birds. *Proceedings of the Royal Society of London, Serie B (Suppl.)*, 271: S490-S492.
- KREBS, C. J. 2001. *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance*. 5ª edición. Benjamin-Cummings Publishing Company. San Francisco.
- LAWLER, J. J., O'CONNOR, R. J., HUNSAKER, C. T., JONES, K. B., LOVELAND, T. R. y WHITE, D. 2004. The effects of habitat resolution on models of avian diversity and distributions: a comparison of two land-cover classifications. *Landscape Ecology*, 19: 515-530.
- MARTÍ, R. y DEL MORAL, J. C. (Eds.). 2003. *Atlas de las aves reproductoras de España*. DGCN-SEO. Madrid.
- MCCARTY, J. P. 2001. Ecological consequences of recent climate change. *Conservation Biology*, 15: 320-331.
- MORRISON, M. L., MARCOT, B. G. y MANNON, R. W. 1998. *Wildlife-habitat relationships. concepts and applications*. Univ. of Wisconsin Press. Wisconsin.
- MYERS, A. A. y GILLER, P. S. 1988. *Analytical biogeography. An integrated approach to the study of animal and plant distributions*. Chapman y Hall. London.
- NEWTON, I. 1995. The contribution of some recent research on birds to ecological understanding. *Journal of Animal Ecology*, 64: 675-696.
- NEWTON, I. 1997. Links between the abundance and distribution of birds. *Ecography*, 20: 137-145.
- PARMESAN, C. y YOHE, G. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421: 37-42.
- POLO, V. y 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.
- PURROY, F. 1997. *Atlas de las aves de España*. SEO. Madrid.
- ROOT, T. 1988. Environmental factors associated with avian distributional boundaries. *Journal of Biogeography*, 15: 489-505.
- ROOT, T. L., PRICE, J. T., HALL, K. R., SCHNEIDER, S. H., ROSENZWEIG, C. y POUNDS, J. A. 2003. Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, 421: 57-60.
- SAGARIN, R. D. y GAINES, S. D. 2002. The 'abundant centre' distribution: to what extent is it a biogeographical rule? *Ecology Letters*, 5: 137-147.
- SÁNCHEZ, A. 1991. Estructura y estacionalidad de las comunidades de aves de la Sierra de Gredos. *Ardeola*, 38: 207-231.
- SCOTT, J. M., DAVIS, F., CSUTI, B., NOSS, R., BUTTERFIELD, B., GROVES, C., ANDERSON, H., CAICCO, S., D'ERCHIA, F., EDWARDS, T. C., ULLIMAN, J. y WRIGHT, R. G. 1993. GAP analysis: a geographic approach to protection of biological diversity. *Wildlife Monographs*, 123: 1-41.
- SCOTT, J. M., HEGLUND, P. J. y MORRISON, M. L. 2002. *Predicting species occurrences. Issues of accuracy and scale*. Island Press. Washington.
- SEO 2005. *Seguimiento de las aves comunes reproductoras en España. Programa SACRE*. Informe 2004. SEO. Madrid.
- STENSETH, N. C., MYSTERUD, A., OTTERSEN, G., HURRELL, J. W., CHAN, K. S. y LIMA, M. 2002.

- Ecological Effects of Climate Fluctuations. *Science*, 297: 1292-1296.
- TELLERÍA, J. L. y POTTI, J. 1984. La segregación espacial de los turdidos (Turdidae) en el Sistema Central. *Ardeola*, 31: 101-113.
- TELLERÍA, J. L. y SANTOS, T. 1993. Distributional patterns of insectivorous passerines in the Iberian forests: does abundance decrease near the border? *Journal of Biogeography*, 20: 235-240.
- TELLERÍA, J. L. y SANTOS, T. 1994. Factors involved in the distribution of forest birds in the Iberian Peninsula. *Bird Study*, 41: 161-169.
- VERNER, J., MORRISON, M. L. y RALPH, C. J. 1986. *Wildlife 2000: modeling habitat relationships of terrestrial vertebrates*. Univ. of Wisconsin Press. Madison.
- VOOUS, K. 1960. *Atlas of European birds*. Nelson. Amsterdam.
- WALSBERG, G. E. 1985. Physiological consequences of microhabitat selection. En, M. L. Cody (Ed.): *Habitat selection in birds*, pp. 389-413. Academic Press. Orlando.
- WALTHER, G. R., POST, E., CONVEY, P. *et al.* 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416: 389-395.
- WIENS, J. A. 1989. *The ecology of bird communities*. Vol. 2. Cambridge Univ. Press. Cambridge.
- Luis M. Carrascal** es Investigador Científico del CSIC cuyos intereses se centran en aspectos de macroecología y biogeografía ecológica de la avifauna del suroeste del Paleártico Occidental, y en el estudio de las preferencias de hábitat de las especies y la modelización de su distribución y abundancia. Es el editor de www.vertebradosibericos.org (Aves) y del Atlas Virtual de la Avifauna Terrestre Española (www.vertebradosibericos.org/atlasaves.html).
- David Palomino** es Doctor en Zoología. Sus intereses científicos versan sobre los determinantes de la distribución y variación temporal de los efectivos poblacionales de la avifauna española a diferentes escalas espaciales, incluyendo el efecto de las actividades humanas relacionadas con el urbanismo, las carreteras y las actividades recreativas.

[Recibido: 23-01-06]
[Aceptado: 05-04-06]