

ASOCIACIÓN ENTRE DISTRIBUCIÓN CONTINENTAL Y REGIONAL. ANÁLISIS CON LA AVIFAUNA FORESTAL Y DE MEDIOS ARBOLADOS DE LA PENÍNSULA IBÉRICA

L. M. Carrascal* y L. Díaz*

RESUMEN

Se analizan los patrones de distribución de las especies de aves forestales y de medios arbolados en la península Ibérica, para describir los determinantes ambientales de su distribución y la asociación entre ésta y sus patrones corológicos a escalas geográficas mayores.

La distribución de cada especie en la península Ibérica pudo ser explicada, utilizando árboles de regresión, por 10 variables ambientales que sintetizan los principales patrones ambientales a gran escala en Iberia y que explicaban, en promedio, un 74% de la variación geográfica en la frecuencia de aparición en cuadrículas UTM de 10x10 km. El número de días despejados al año fue la variable más influyente sobre la riqueza de especies de distribución Europea y Paleártica (efecto negativo), mientras que tuvo el efecto inverso sobre las especies de amplia distribución en el continente africano. La latitud tuvo un fortísimo efecto negativo sobre las especies Mediterráneas y con amplia distribución en África, pero favoreció (aunque poco) a las especies Paleárticas y Europeas.

El baricentro de distribución de las especies en Iberia y en Europa estuvieron íntimamente relacionados. Las especies que en la península Ibérica tienen distribuciones más noroccidentales (propias de bosques extensos en zonas de montaña de clima fresco y húmedo) ocupan en Europa baricentros geográficos también más noroccidentales. Las especies de distribución principalmente Mediterránea son más frecuentes en áreas de la península Ibérica con predominio de valles de clima cálido cubiertas por poca superficie forestal y grandes extensiones de formaciones agropecuarias arboladas.

La especialización de las aves en sus preferencias ambientales en la Península Ibérica estuvo significativamente asociada con los grupos biogeográficos de Voous (1960), así como con su distribución geográfica en Europa.

A partir de la composición faunística de los bloques UTM de 50x50 km se pudieron definir 8 regiones ornitogeográficas e identificar las especies más características de cada una de ellas.

Palabras clave: Grupos biogeográficos, avifauna forestal, árboles de regresión, península Ibérica, regionalización, riqueza de especies escalas continental y regional

SUMMARY

Relationship between continental and regional distribution. Analysis with woodland birds of the Iberian peninsula

We analyze the distribution patterns of bird species inhabiting deep forests and other woodland habitats in the Iberian Peninsula during the breeding season. The main goals are the description of the environmental factors responsible for their distribution, and the relationship between the distribution at the regional (Iberian peninsula) and higher geographical scales (Europe, Palearctic and biogeographical groups considering the world distribution of species -Voous' 1960 ornitogeographic categories-). To overcome these objectives we use the most recent sources of bird distribution in Spain and in Europe (the Atlas de las Aves Reproductoras de España -Martí y Del Moral, 2003-, and the *Atlas of European Breeding Birds* -Hagemeijer y Blair, 1997-) and environmental data (geographical location, geomorphologic parameters, climatological variables and data on the extension of woodland habitats) derived from geographical information systems. The total number of bird species studied is 85.

* Departamento de Biodiversidad y Biología Evolutiva. Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC), C/ José Gutiérrez Abascal, 2, 28006 MADRID. email: mcnc152@mcnc.csic.es

By means of tree regression analyses (Generalized Additive Models), the frequency distribution of the species in UTM squares of 10x10 km, within UTM blocks of 50x50 km (Figure 1), was explained to a large degree considering a small collection of 10 variables describing the main environmental gradients in the Iberian peninsula for forest and woodland species. We obtained very significant, simple models, explaining the distribution pattern of 83 out of the 85 studied species, that on average explained 74 % of original deviance (Table 1).

Tree regression analyses were also used to understand the main environmental factors underlying the geographical variation in the species richness of six ornitogeographical groups according to Voous (1960): Holarctic, Palearctic, Euroturkestan, European, Mediterranean species, and a group of birds with a wide distribution in Africa (Figure 2). High percentages of explained deviance were also obtained for these six biogeographical groups, ranging from 52 to 83 % (Figures 3-5). The number of cloudless days per year (i.e., anticyclonic situations without rainfall and mild to warm temperature) was the most important variable negatively affecting the distribution pattern of species richness for the bird species with a wide geographical distribution in Europe and the whole Palearctic. The mountainous character of UTM blocks of 50x50 km was also very important, positively affecting species richness of Holarctic, Palearctic, Euroturkestan and European birds, while it had a clear-cut negative effect on the species richness of birds with a wide distribution in Africa (Ethiopian, Indo-African and Ancient World ornitogeographical groups). Geographical position had a significant but a limited effect on species richness of Holarctic, Palearctic, Euroturkestan and European species, being related positively with latitude (Figure 2). Nevertheless, latitude had a negative and prominent role in determining species richness of Mediterranean species and those widely distributed in Africa. Coniferous forest cover positively influenced species richness of Holarctic and Euroturkestan species.

The distribution baricenter of the species in Iberia and Europe were closely related. The species on the Iberian Peninsula that had more northern and western distributions occupied more occidental and northern geographic baricenters in Europe.

The species that in Spain are widely distributed in extensive forested mountainous areas, with a cool and wet climate, mostly occupy the northernmost regions in Europe (Table 4). Moreover, those species mainly distributed in Europe near the Mediterranean basin are more frequent within the Iberian Peninsula in warm valleys covered with little forest surface and great extensions of wooded agricultural formations (Figure 6).

The possible effects of the past and future climatic changes are discussed considering the patterns obtained for each of the species and the six biogeographic groups analyzed. The small role of the geographic position (latitude, longitude) in determining the variation of species richness of the groups with broad distribution in the Western Palearctic (Holarctic, Palearctic, Europeas *sensu lato*), does not support the role of the "peninsula effect" in explaining the geographic variation of species richness of this region.

The specialization of the species in their environmental preferences on the Iberian Peninsula were significantly associated with the biogeographic groups of Voous (1960): Holarctic and Palearctic species had more specialized requirements in terms of what was available on the peninsula, while Mediterranean species, on average, had smaller values of environmental specialization (Figure 7). The environmental specialization of the species on the Iberian Peninsula was also closely related to the geographic distribution in Europe: the species with less specialized environmental preferences in Iberia had a broader European distribution and were more scarce in northern European latitudes (Table 4).

The distribution of species in the 50x50 km UTM blocks allowed a marked regionalization of the bird fauna, and characteristic species were identified in each of the 8 regions distinguished (Tables 5 and 6, Figure 9). The regions identified were closely associated with previously defined bioclimatic and fitogeographic areas. The frequency of appearance of the species belonging to the different biogeographic groups considered varied very markedly among these regions. The species that are widely distributed in Europe and in the Palearctic are mainly distributed in the Eurosiberian regions and in the mountains of northern Spain. Although the Mediterranean species and those widely distributed in Africa are spread throughout Spain, they are more frequent in the Mesomediterranean areas (south-western part of the Iberian peninsula; Figure 8). The main biogeographic patterns derived from this regionalization are the large number of species that characterize the northernmost regions and those with the most oceanic climate, the low number of species characteristic of the southernmost Mediterranean regions, and the greater homogeneity of bird fauna of the southern part of Iberia, with a marked absence of species that are characteristic of sub-regions within this area.

In summary, the patterns of geographic distribution and environmental preferences of woodland birds on the Iberian Peninsula reflect the distribution patterns on greater geographic scales (Europe, the whole range of world distribution).

Key words: Iberian peninsula, woodland birds, biogeographic groups, tree regression analysis, species richness, continental and regional scales ornithological regions

Introducción

La distribución geográfica de las especies es el resultado de la interacción entre fenómenos paleogeográficos y paleoclimáticos, evolutivos relacionados con centros de especiación, ecológicos asociados con las preferencias ambientales de las especies teniendo en cuenta sus requerimientos tróficos y fisiológicos, y la posibilidad de dispersión de los organismos. Estos fenómenos se han abordado en numerosos grupos zoológicos y regiones geográficas utilizando una gran variedad de aproximaciones. A partir de estos análisis es posible enunciar hipótesis relativas a la evolución de grupos de especies y los factores ambientales responsables de su distribución y abundancia sobre grandes superficies de terreno.

Desde la desaparición del puente del Atlántico Norte en el Eoceno-medio hasta la última glaciación europea (Würm) en el Pleistoceno, la avifauna del Hemisferio Norte ha estado sometida a grandes presiones selectivas que han provocado la desaparición de algunos taxones, la aparición de otros, y la modificación de las áreas de distribución de muchos de ellos. Estas presiones han variado en la región Neártica y Paleártica en función de sus historias paleoclimáticas y diferente geomorfología (Mönkkönen, 1994; Mönkkönen & Viro, 1997; Blondel & Mourer-Chauviré, 1998). El enfriamiento durante los periodos glaciares en Europa ha sido mucho más acusado que en Asia y Norteamérica. En Europa los casquetes de hielo bajaron latitudinalmente mucho más, desplazando a las especies vegetales y su fauna asociada hacia el sur. Pero, mientras que en Asia y Norteamérica existe un gradiente de vegetación continuo entre los ambientes templados y tropicales que favorece la migración de las especies, en el Paleártico occidental existe un límite meridional que condiciona su expansión: el mar Mediterráneo y los desiertos del norte de África y Oriente Medio. Además, en Europa existen cadenas montañosas, orientadas preferentemente en dirección Este-Oeste, que han dificultado el desplazamiento latitudinal de los organismos con menor capacidad de dispersión, mientras que en Asia y Norteamérica esto no ha sucedido. Varios autores han apuntado que la riqueza de aves forestales es mucho mayor en Norteamérica y el este de Asia que en Europa, ya que las condiciones ambientales se han mantenido de forma más estable, y durante un mayor tiempo, en las dos primeras zonas, favoreciendo los procesos de especiación y radiación de los taxones (Haila & Jävinen, 1990; Mönkkönen, 1994; Mönkkönen & Viro, 1997). Sin

embargo, el registro fósil sugiere que, salvo para aquellas especies de origen tropical, la historia paleoclimática no explica por sí sola estas diferencias (Blondel, 1990a; Hino, 1990; Blondel & Mourer-Chauviré, 1998). Así, la rarefacción de especies se acentúa hacia los polos, mostrando en las especies forestales una relación cuadrática negativa con la latitud, sobre todo para especies de bosques de coníferas (Blondel & Farré, 1988; Haila & Jävinen, 1990; Mönkkönen, 1994). Por otro lado, Haila & Jävinen (1990) encuentran que la riqueza de especies de aves migrantes es mayor en el Neártico que en el Paleártico, mientras que ocurre lo contrario con las especies sedentarias. También existen importantes efectos ambientales (geomorfológicos, climatológicos y de tipos de paisaje – usos del suelo) que determinan la diversidad de especies y la regionalización de la avifauna (Carrascal & Lobo, 2003) y la densidad de especies de aves forestales (Tellería & Santos, 1994) en áreas tan contrastadas como la península Ibérica.

La posibilidad de abordar todos estos fenómenos a gran escala depende de la existencia de datos fiables y exhaustivos sobre regiones geográficas muy amplias y heterogéneas. Durante los últimos años, tras el reconocimiento del enorme papel que tiene la descripción y la inventariación de la biodiversidad para su gestión y conservación, se han efectuado campañas de muestreo de numerosos grupos animales y vegetales que se han plasmado en atlas de distribución sobre mallas geográficas de distinta resolución (habitualmente cuadrículas UTM de 10x10 o 50x50 km). En el grupo de las Aves, esta actividad se ha plasmado en la descripción detallada de la distribución geográfica en Europa (Hagemeijer & Blair, 1997) y en el reciente Atlas de las Aves Nidificantes de España (Martí & Del Moral, 2003), entre otras obras de carácter nacional.

La región mediterránea ha sido el objeto de numerosos trabajos biogeográficos utilizando a las aves como grupo de estudio (Bernis, 1954; Blondel, 1978, 1990a y 1990b; Blondel *et al.*, 1988; Covas & Blondel, 1997; Tellería & Santos, 1993; Prodon *et al.*, 2002; Carrascal & Lobo, 2003). Algunos autores han postulado que las zonas forestales de la región mediterránea deberían albergar comunidades aviares distintas de las del centro y norte de Europa. No obstante, y aunque se ha comprobado que existe mayor variabilidad en la composición y estructura de las comunidades de los bosques meridionales (Haila & Jävinen, 1990), no se han encontrado diferencias significativas entre ambas regiones, excepto para los patrones de selección de hábitat y amplitud de nicho (Blondel, 1990b; Covas & Blondel, 1997).

Este patrón de escasos contrastes puede ser debido a que el origen de la avifauna forestal del Mediterráneo es fundamentalmente Paleártico (Covas & Blondel, 1997; Blondel, 1990b) y a que la historia de transformación antrópica de las zonas forestales ha sido muy similar para toda Europa, haciendo que las diferencias en composición ornítica sólo sean detectables en los primeros estadios de la sucesión vegetal (Blondel, 1990a).

En este estudio, aprovechando la disponibilidad de datos recientes sobre la distribución de aves en Europa y España, se efectúa un análisis descriptivo de la avifauna forestal y de medios arbolados de la península Ibérica con el objeto de identificar los principales patrones biogeográficos, para así complementar el conocimiento generado por otros trabajos previos. Los objetivos principales son:

- 1) Identificar las principales variables geográficas, climatológicas y de uso del suelo que determinan la distribución de las especies en la península Ibérica.
- 2) Establecer diferencias entre grupos de especies basados en sus preferencias ambientales en la península Ibérica, considerando los patrones globales de distribución según las categorías biogeográficas de Voous (1960).
- 3) Identificar las principales regiones ornitológicas en función de su parecido faunístico y las especies que mejor las discriminan.
- 4) ¿Determinan los patrones de distribución a escala continental (Paleártico y Europa) las preferencias ambientales a escala regional (Iberia)?
- 5) ¿Influye el efecto península (Simpson, 1964; Taylor y Regal, 1978) sobre los patrones de distribución y riqueza de especies en la península Ibérica independientemente de otras variables ambientales?
- 6) Si las variables climatológicas tienen influencia sobre la distribución de especies en Iberia, ¿qué efectos pasados y futuros se pueden postular sobre la distribución de las aves forestales y de medios arbolados en esta región? (ver también Ramírez y Tellería, 2003 en este volumen).

Material y métodos

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA EN LA PENÍNSULA IBÉRICA Y SELECCIÓN DE ESPECIES

Los datos utilizados en este trabajo provienen del Atlas de las Aves Reproductoras de España

(Martí & Del Moral, 2003). Esta obra supone un inventario muy exhaustivo de la distribución reciente de las aves en España en cuadrículas UTM de 10x10 km durante el período reproductor.

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 constatación de la presencia de una especie, salvo error de identificación, es una estima objetiva de su presencia, pero la no constatación de la existencia de una especie no es indicativa de que no exista, sino que puede ocurrir que no se ha encontrado por falta de prospección y/o escasa abundancia de la especie. El carácter binomial de la variable 'ocupación de una cuadrícula' (dos estados, si-1 vs. no-0) introduce un considerable error en relación con su espectro total de variación (error de 1 si la especie está presente y no se observa), lo cual dificulta la estima de efectos estadísticos y su significación. Por este motivo, los análisis que a continuación se desarrollan reúnen las cuadrículas UTM de 10x10 km incluidas en cada bloque UTM de 50x50 km, de manera que la presencia de una especie en cada bloque de 50x50 km indica su frecuencia de aparición con 26 niveles (0: ninguna observación de la especie en 25 cuadrículas -i.e., virtualmente ausente por la consistencia en la no observación-; 25: la especie está ampliamente repartida y es 'segura' su amplísima extensión geográfica por la repetida constatación de su aparición). Los niveles intermedios de frecuencia de aparición tienen menos errores relativos en relación con el espectro total de variación de la variable dependiente. Por ejemplo, si una especie es realmente muy escasa (p.e., sólo 3 presencias reales en las 25 cuadrículas UTM de 10x10 km dentro de un bloque de 50x50 km), y no se la observa en algunas cuadrículas donde 'relativamente' está presente (p.e., observación en una sola cuadrícula), el error relativo es de 2 unidades sobre 26 niveles. Por otro lado, reunir las cuadrículas en bloques UTM de 50x50 km sigue la misma malla geográfica que el atlas de las aves de Europa (Hagemeijer & Blair, 1997), facilita la consecución de datos ambientales de difícil obtención y simplifica los análisis estadísticos con menores cantidades de unidades muestrales. Para el sector peninsular de España se han considerado los 196 bloques UTM de 50x50 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 10x10 km cubiertas por el atlas).

Para cada uno de los bloques de 50x50 km se han obtenido las siguientes variables: 1) latitud y 2)

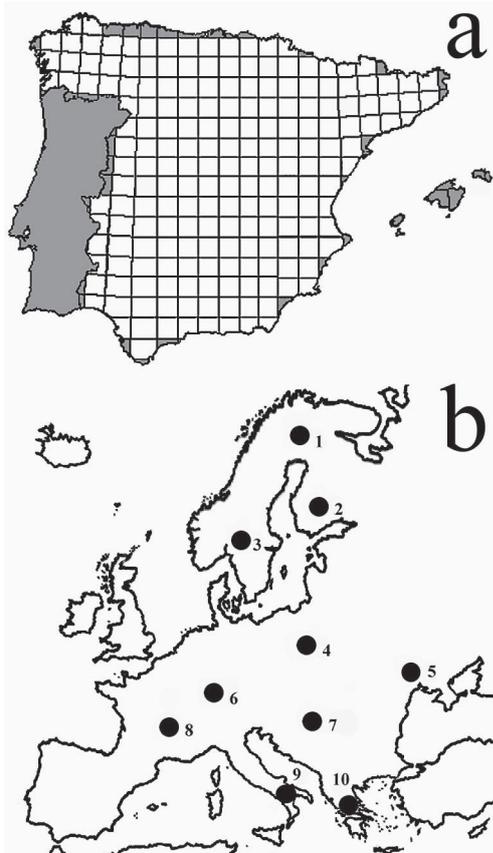


Fig. 1.— a) Mapa de España que ilustra la localización de las cuadrículas UTM de 50x50 km utilizadas en este estudio. En color gris se marcan las cuadrículas excluidas del análisis. b) Mapa de Europa en el que se señalan los 10 bloques UTM de 150x150 km en los que se ha medido la frecuencia de aparición de las especies dentro de cuadrículas UTM de 50x50 km. Dichos bloques se han seleccionado al azar.

Fig. 1.— a) Map of Spain illustrating the UTM squares of 50x50 km used in this study. The squares that were excluded from the analysis are marked in grey. b) Map of Europe showing the randomly selected UTM blocks of 150x150 Km where the frequency of occupation of UTM squares of 50x50 Km was measured for 85 bird species from forestal and/or wooded environments.

longitud de su baricentro, 3) altitud media y 4) rango de altitud de todos los píxeles de 250x250 m incluidos en cada bloque; 5) longitud de cursos fluviales (3, 4 y 5 derivan de un modelo digital del terreno); 6) cobertura de suelo por los cuatro grandes tipos de formaciones vegetales más directamente relacionados con la avifauna forestal y de medios arbolados (matorrales arbolados –monte

bajo-, formaciones agropecuarias arboladas –dehesas, fresnedas, campiñas con setos, olivares, frutales-, bosques de coníferas y bosques de hoja ancha; obtenidos del programa Corine Land Cover 1985-1990); tres variables climatológicas: 7) días de insolación al año (número de días con situación anticiclónica con cielo despejado de nubes), 8) temperatura media anual y 9) precipitación total anual (obtenidos de CLIMATE database version 2; <http://www.pik-potsdam.de/cramer/climate.htm>). Fue imposible distinguir los distintos tipos de bosques de hoja plana (p.e., encinares, alcornoques, hayedos, diferentes robledales) y coníferas (p.e., pinares de distintas especies, sabinars, abetales) en estas categorías, ya que Corine LandCover 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).

De todas las especies que se reproducen en el área de estudio se han seleccionado 85 estrictamente vinculadas a medios forestales o que requieren la presencia de arbolado para vivir durante el período reproductor. Bastantes especies de este último grupo de aves no son estrictamente de ‘interior de bosque’, ya que habitan formaciones ecotónicas de arbolado disperso (p.e., *Upupa epops*, *Carduelis carduelis*, *Emberiza cirulus*), ocupan espacios vitales extensos con presencia de bosques y otras formaciones vegetales deforestadas (matorrales, praderas; *Buteo buteo*, *Ciconia nigra*, *Aegypius monachus*), tienen preferencias de hábitat muy marcadas por medios arbolados que no constituyen masas forestales extensas y densas (claros de bosque o etapas medias de la sucesión forestal: *Phoenicurus phoenicurus*, *Anthus trivialis*; sotos: *Luscinia megarhynchos*, *Cettia cetti*), o tienen grandes amplitudes de hábitat que les permiten también ocupar formaciones arbustivas (*Turdus merula*, *Prunella modularis*, *Troglodytes troglodytes*, *Sylvia melanocephala*). Las preferencias medias de hábitat de estas especies, la variación de sus abundancias en gradientes de complejidad estructural, sus densidades ecológicas en medios arbolados y su valencia ecológica pueden consultarse en A.M.A.-SEO/BIRDLIFE (1994), Díaz *et al.* (1996), Tellería *et al.* (1999), Polo & Carrascal (1999) y Martí & Del Moral (2003). Reconocemos que la elección de especies en este trabajo tiene una cierta componente subjetiva, derivada de que las preferencias de hábitat operan sobre gradientes de complejidad estructural continuos y que existen diferencias inter-específicas en la valencia ecológica. La lista de especies utilizada en este trabajo (Apéndice 1) es un compromiso entre la exhaustividad en la selec-

ción y la restricción a unas preferencias de hábitat con el denominador común de requerir la presencia de arbolado durante el periodo reproductor.

Se han diferenciado las dos especies de mosquiteros (*P. collybita* y *P. brehmii-ibericus*) antes incluidas en *Phylloscopus collybita*. Salomon *et al.* (2003) proponen abandonar la denominación *brehmii* e incluir a los mosquiteros ibéricos en la especie *ibericus*; no obstante, los resultados de estos autores (basados única y exclusivamente en rasgos biométricos y detalles de coloración) no parecen del todo concluyentes. En consecuencia, nos referiremos a esta especie con la denominación *P. brehmii-ibericus*.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA A ESCALA CONTINENTAL

Los patrones de distribución geográfica de las especies en Europa y en el Paleártico se sintetizan recurriendo a los mapas de distribución en Europa y a los grupos biogeográficos de Voous (1960). A continuación se describen brevemente los grandes patrones geográficos de las áreas completas de distribución de las especies según las categorías de Voous.

- Antiguo Mundo (AM) - Eurasia y África
- Europea (E) - Regiones templadas y mediterráneas de Europa
- Euroturquestana (ET) - Regiones templadas y mediterráneas de Europa y Asia suroccidental
- Etiópica (ETI) - África subsahariana
- Holártica (H) - Regiones frías, templadas y subtropicales del Hemisferio Norte
- Indoafriicana (IA) - Fauna de distribución discontinua pero centrada en Asia meridional y África norcentral
- Mediterránea (M) - Cuenca mediterránea europea
- Mongolo-Tibetana (MTI) - Estepas asiáticas de latitud media
- Paleártica (P) - Región Paleártica
- Paleomontana (PM) - Fauna de alta montaña de la región Paleártica
- Turquestanomediterráneas (TM) - Fauna de zonas europeas y asiáticas suroccidentales de verano cálido y/o seco.

Algunas categorías fueron fusionadas con otras debido a la escasez de especies que las representaban y teniendo en cuenta la gran similitud de rasgos corológicos entre las especies, ya que lo que se persigue en este trabajo es sintetizar los patrones macroecológicos de cada categoría biogeográfica. La categoría Mongolo-Tibetana, al contar sólo con una especie (*Aegypus monachus*), se fusionó con la Paleártica. Las especies del grupo faunístico Turquestanomediterráneo (*Cettia cetti*, *Hieraetus pennatus* y *Sylvia melanocephala*) se

añadieron al Mediterráneo. Además, se ha creado una categoría que define la ocupación de gran parte de África, reuniendo a las especies incluidas en las categorías Antiguo Mundo, Indoafriicana, y Etiópica. Aunque Voous (1960) no categoriza biogeográficamente a *Elanius caeruleus* y *Phylloscopus brehmii-ibericus* (endémica de la Península Ibérica), dichas especies se han incluido, respectivamente, en las categorías Africana y Mediterránea.

En algunos análisis se ha recurrido a una agrupación más sintética de las categorías anteriores para efectuar comparaciones (ANOVAs) entre grandes grupos biogeográficos: Holárticas-Paleárticas (gran distribución geográfica en todo el Paleártico), Europeas *s.l.* (distribución principalmente restringida al subcontinente europeo) y Mediterráneas *s.l.* (distribución restringida en torno a la cuenca mediterránea).

Del Atlas Europeo de las aves nidificantes (Hagemeijer & Blair, 1997) se obtuvieron los datos cuantitativos de distribución europea para cada especie. Se excluyó el norte de África (no contemplado en dicha obra) y la Península Ibérica (por constituir el objeto de estudio de este trabajo). La superficie europea se dividió en tres grandes regiones: Fenoscandia - Países Bálticos, Centroeuropa y Cuenca Mediterránea. En el conjunto de estas tres regiones se extrajeron al azar 10 bloques UTM de 150x150 km. Cada bloque UTM de 150x150 km está constituido por 9 cuadrículas UTM de 50x50 km. Como cada una de esas nueve cuadrículas correspondía con un píxel de los mapas de distribución del Atlas Europeo, para los cuales se contaba con datos de presencia/ausencia de cada especie, se pudieron calcular las frecuencias de aparición de cada especie dentro de cada bloque UTM de 150x150 km. Contando con el rango de variación geográfica (latitudinal y longitudinal) de cada una de estas tres regiones, se generaron al azar valores posicionales dentro de cada región utilizando la función aleatoria de Microsoft Excel. Para la región Fenoscandia - Países Bálticos se extrajeron tres bloques, para la Cuenca Mediterránea dos, y para la Centroeuropa cinco. El proceso de selección de bloques UTM de 150x150 km se repitió en aquellos casos en que los bloques extraídos coincidiesen con zonas marinas o costeras.

ANÁLISIS DE DATOS

Los datos de frecuencia de aparición de cada especie en cuadrículas UTM de 10x10 km dentro de bloques de 50x50 km fueron analizados en relación con las características ambientales y situación

geográfica de cada bloque utilizando árboles de regresión. Esta herramienta estadística no paramétrica es un caso particular de los modelos generalizados aditivos que no asume distribuciones canónicas concretas de la variable dependiente (frecuencia de aparición en este caso), ni relaciones lineales con las variables independientes. Mediante este procedimiento se obvia (1) el establecimiento de patrones lineales homogéneos a todo el conjunto de datos (caso de la regresión múltiple con coeficientes de regresión comunes a todos los datos analizados), (2) 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, y (3) se evita el ajuste 'forzado' a distribuciones canónicas concretas a los cuales no tienen por qué ajustarse los datos. Esto 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. Por otro lado, los árboles de regresión también son adecuados cuando los datos no se ajustan a distribuciones concretas (p.e., normal o poisson) debido principalmente a la gran frecuencia de valores 'cero' (ausencias de la especie), hecho bastante común en patrones de distribución y abundancia de aves. Así, en los datos utilizados en este estudio ninguna de las variables (frecuencia de aparición de cada una de las especies, o riqueza de especies en bloques UTM de 50x50 km) se ajustó a la normal o a una poisson, y la aplicación de modelos de regresión múltiple produjeron residuos que diferían enormemente de una normal. Por otro lado, los resultados de regresiones lineales (modelos generales y generalizados) estaban muy afectados por puntos influyentes de los que se derivaban unos elevados índices de 'leverage' y que sesgaban las estimas de colinealidad entre las variables independientes, los coeficientes de regresión, los efectos parciales y las estimas de significación (Crawley, 1993). Para más detalles sobre esta técnica de regresión, consúltese Hastie & Tibshirani (1990) y De'Ath & Fabricius (2000).

El procedimiento opera jerarquizadamente, buscando la variable independiente en la que se maximizan las diferencias entre dos grupos de observaciones (bloques UTM de 50x50 km) en función de la frecuencia de aparición de la especie. Dentro de cada uno de los dos grupos creados con el primer criterio se busca la variable que maximice la separación entre otros dos subgrupos, y así sucesivamente. El criterio de parada en el proceso jerarqui-

zado de ramificación mediante criterios discretos 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 significativas a $p \ll 0,001$.

A partir de las características ambientales y posición geográfica de los bloques UTM de 50x50 km, y el número de cuadrículas UTM de 10x10 km ocupadas dentro de cada bloque de 50x50 km, se calculó la media ponderada de cada especie para cada variable (Apéndice 1). Estos valores ponderados ilustran las preferencias medias ambientales a gran escala de las especies en la península Ibérica.

Con estos valores promedio se efectuó un análisis de componentes principales con el objeto de sintetizar los grandes patrones de covariación ambiental de las preferencias de las especies. El análisis de componentes principales se realizó sobre la matriz de correlaciones entre las variables, seleccionando los dos primeros factores que tuvieron autovalores mayores que uno. Para facilitar la interpretación de la solución factorial inicial se utilizó la rotación varimax (Statsoft, 1999).

En el espacio factorial definido por los dos primeros componentes principales seleccionados se calculó la distancia euclídea entre la situación de cada especie y las características ambientales medias de los 196 bloques UTM de 50x50 km de la península Ibérica (última fila del Apéndice 1). Esta distancia mide el grado de especialización ambiental de las especies en su distribución en la península Ibérica. Las especies con requerimientos de distribución más acotados y especializados (p.e., bosques de coníferas de montaña en zonas frías del norte de España) distarán más del promedio de Iberia.

Considerando la situación geográfica de cada bloque europeo de 150x150 km y la frecuencia de aparición de las especies dentro de ellos, se calculó el bari-centro de distribución de cada especie en Europa. Además, la matriz de 10 bloques europeos de 150x150 km x 81 especies (excluyendo cuatro especies estrictamente mediterráneas, muy localizadas, que no aparecieron en ninguno de los 10 bloques) fue analizada mediante las escalas multidimensionales ('multidimensional scaling') para ordenar los patrones de distribución de las aves en Europa según factores ortogonales. Se extrajeron las tres primeras dimensiones que dejaron el índice de stress en 0,05 (Statsoft, 1999). El significado de dichos factores se obtuvo mediante las correlaciones no paramétricas de Spearman entre la situación de las especies en los tres factores y la frecuencia de ocupación de los bloques europeos de 150x150 km.

Tabla 1.— Síntesis de los resultados de los árboles de regresión que analizan la variación espacial en la frecuencia de aparición de las especies en cuadrículas UTM 10x10 km dentro de bloques de 50x50 km. Se han seleccionado las variables responsables de las 5 primeras ramificaciones de los árboles de regresión si éstas eran significativas a $p < 0,01$. D tot: devianza original; %D: porcentaje de la devianza original (D tot) explicada por un árbol con un máximo de 9 ramificaciones (10 valores terminales predichos) en el cual son todas significativas a $p < 0,01$; +: asociación positiva (p.e., a más latitud la especie es más frecuente); -: asociación negativa; LAT: latitud; LONG: longitud. Para el significado de las siglas de las variables ver la Tabla 2.

Table 1.— Synthesis of regression trees for 85 bird species from forestal and/or wooded habitats analyzing spatial variation in the frequency of occupation of UTM squares of 10x10 km within 50x50 km blocks. Variables responsible of the first five splits of the regression trees have been selected if significant at $p < 0.01$. D tot: original deviance; %D: percentage of original deviance (D tot) explained by a tree with a maximum of 9 splits significant at $p < 0,01$ (10 tips); +: positive association; -: negative association; LAT: latitude; LONG: longitude. See Table 2 for the acronyms of the variables.

	D tot	%D	1 ^a	2 ^a	3 ^a	4 ^a	5 ^a
EUROPEAS s.l.							
<i>Anthus trivialis</i>	14390	94	LAT+	LONG-	DSAN-	PLMX+	DSAN-
<i>Carduelis carduelis</i>	1323	66	LONG+	TMAN+	CARB+	ALT+	DSAN-
<i>Carduelis chloris</i>	2167	63	TMAN+	DSAN-	RALT+	CARB+	LONG-
<i>Certhia brachydactyla</i>	7212	69	PLMX+	LAT+	RALT+	DSAN-	RALT+
<i>Columba oenas</i>	9805	76	LONG+	LAT+	LAT-	ALT+	RALT-
<i>Columba palumbus</i>	2951	74	LAT+	CONIF+	DSAN-	RIOS+	LONG-
<i>Dendrocopos medius</i>	256	39	RALT+	LAT+	MMAN-	RALT+	
<i>Erethacus rubecula</i>	14210	81	DSAN-	ALT+	RIOS+	PLMX+	RALT+
<i>Ficedula hypoleuca</i>	1689	65	ALT+	MMAN-	ALT+	LONG-	PLMX+
<i>Fringilla coelebs</i>	5416	79	PLMX+	ALT+	DSAN-	RIOS+	CARB-
<i>Lullula arborea</i>	9033	68	ALT+	LAT-	LAT+	PLMX+	DSAN-
<i>Luscinia megarhynchos</i>	8613	83	LAT-	LAT+	MMAN-	RIOS+	DSAN-
<i>Milvus milvus</i>	15080	82	LONG-	DSAN-	LAT+	DSAN+	LAT+
<i>Muscicapa striata</i>	9692	72	LONG+	RALT+	TMAN+	ALT-	LONG+
<i>Parus caeruleus</i>	7188	83	PLMX+	PLMX+	LONG-	LONG-	CONIF+
<i>Parus cristatus</i>	10580	76	CONIF+	DSAN-	CONIF+	LAT+	MTBS+
<i>Pernis apivorus</i>	4159	83	LAT+	ALT+	PLMX+	ALT+	LONG-
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	3060	66	LAT+	LONG+	LONG-	ALT+	PLMX+
<i>Phylloscopus bonelli</i>	13080	78	DSAN-	CARB-	RALT+	PLMX+	LONG+
<i>Picus viridis</i>	5526	71	DSAN-	ALT+	LAT-	RALT+	TMAN-
<i>Prunella modularis</i>	15060	89	DSAN-	ALT+	DSAN-	LONG-	ALT+
<i>Regulus ignicapillus</i>	14760	86	DSAN-	RALT+	PLMX+	PLMX+	DSAN-
<i>Streptopelia turtur</i>	5456	77	LAT-	LONG-	TMAN+	CONIF-	DSAN-
<i>Sylvia atricapilla</i>	10020	77	DSAN-	PLMX+	LONG-	RALT+	DSAN-
<i>Sylvia borin</i>	11800	87	LAT+	RIOS+	LONG+	DSAN-	CARB-
<i>Turdus philomelos</i>	14390	94	LAT+	RALT+	DSAN-	RIOS+	TMAN+
<i>Turdus viscivorus</i>	7563	63	ALT+	LAT+	RALT+	MTBS+	ALT+
HOLÁRCTICAS-PALEÁRTICAS							
<i>Accipiter gentilis</i>	6239	64	LAT+	RIOS+	CONIF+	LONG-	LONG+
<i>Accipiter nisus</i>	7765	68	DSAN+	RALT+	DSAN-	CONIF+	PLMX+
<i>Aegithalos caudatus</i>	8025	74	DSAN+	CONIF+	MTBS+	DSAN-	LAT+
<i>Aegolius funereus</i>	112	55	ALT+	RALT+			
<i>Aquila adalberti</i>	650	62	DSAN+	MTBS+	LONG-	CONIF+	RALT-
<i>Asio otus</i>	5029	60	RALT+	LONG+	ALT+	DSAN-	CONIF-
<i>Buteo buteo</i>	7591	76	PLMX+	LAT+	LONG-	TMAN-	DSAN-
<i>Caprimulgus europaeus</i>	10560	78	DSAN-	DSAN-	DSAN-	LONG-	DSAN-
<i>Carduelis spinus</i>	143	59	LAT+	CONIF+	MMAN+	RIOS+	ALT+
<i>Certhia familiaris</i>	885	74	RALT+	LAT+	PLMX+	ALT+	LAT+
<i>Ciconia nigra</i>	3729	91	LONG-	LAT-	LAT+	PLMX+	MTBS+
<i>Coccothraustes coccothraustes</i>	3387	69	LONG-	CARB-	LAT-	RALT+	MMAN-
<i>Corvus corone</i>	19170	91	DSAN-	TMAN-	PLMX+	TMAN-	RALT-
<i>Cyanopica cyana</i>	13540	82	LONG-	LAT-	TMAN+	LONG-	CARB-
<i>Dendrocopos major</i>	11680	80	PLMX+	DSAN-	CONIF+	RIOS+	LAT+
<i>Dendrocopos minor</i>	2579	75	DSAN-	CARB-	PLMX+	LONG+	LONG-
<i>Dryocopus martius</i>	2814	80	RALT+	DSAN-	LAT+	RALT+	LONG+
<i>Emberiza cia</i>	9912	71	RALT+	DSAN-	MTBS+	ALT+	LONG-
<i>Falco subbuteo</i>	7774	75	LAT+	LAT+	MMAN-	LONG+	CONIF+
<i>Garrulus glandarius</i>	10210	76	PLMX+	RALT+	DSAN-	CONIF+	MTBS+
<i>Jynx torquilla</i>	9352	70	DSAN-	LONG+	ALT+	PLMX+	LONG-

	D tot	%D	1ª	2ª	3ª	4ª	5ª
<i>Loxia curvirostra</i>	6566	77	CONIF+	RALT+	ALT+	LONG+	LONG+
<i>Parus ater</i>	14830	83	RALT+	DSAN-	DSAN-	CONIF+	CONIF+
<i>Parus major</i>	1318	63	PLMX+	DSAN-	TMAN+	CONIF+	RALT+
<i>Parus palustris</i>	4086	89	RALT+	LONG+	LAT+	RALT+	PLMX+
<i>Passer montanus</i>	9498	73	LAT+	RALT-	ALT+	LONG+	RALT-
<i>Phylloscopus collybita</i>	9121	86	LAT+	LONG+	DSAN-	PLMX+	CARB+
<i>Pica pica</i>	7670	74	LAT+	TMAN-	DSAN-	LONG-	TMAN-
<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	12060	96	LAT+	DSAN-	DSAN-	RALT+	MMAN+
<i>Regulus regulus</i>	2692	79	RALT+	ALT+	LAT+	DSAN-	LAT+
<i>Scolopax rusticola</i>	885	73	LAT+	RALT+	ALT+	DSAN-	TMAN-
<i>Serinus citrinella</i>	3089	86	ALT+	LONG+	LAT+	RALT+	MMAN-
<i>Sitta europaea</i>	9343	72	PLMX+	RALT+	CONIF+	LAT-	DSAN-
<i>Strix aluco</i>	10320	70	PLMX+	CONIF+	LONG-	DSAN-	TMAN-
<i>Tetrao urogallus</i>	1252	75	RALT+	DSAN-	MMAN+	ALT+	
<i>Troglodytes troglodytes</i>	10860	82	DSAN-	RALT+	MMAN+	PLMX+	MTBS+
<i>Turdus merula</i>	783	50	PLMX+	MMAN+	LONG+	CARB+	ALT+
<i>Turdus torquatus</i>	707	86	RALT+	LONG+	RALT+	RALT+	
MEDITERRÁNEAS s.l.							
<i>Caprimulgus ruficollis</i>	9732	78	DSAN+	DSAN+	CARB+	LAT-	LONG-
<i>Cettia cetti</i>	7832	67	LONG+	RIOS+	RALT-	DSAN-	LAT-
<i>Emberiza cirrus</i>	10180	76	DSAN-	RALT+	LAT-	CARB+	LONG-
<i>Hieraaetus pennatus</i>	10610	62	LONG-	LONG+	PLMX+	ALT+	LAT-
<i>Hippolais polyglotta</i>	6790	68	DSAN-	RALT+	RIOS+	LONG+	DSAN+
<i>Lanius senator</i>	14680	88	LAT-	LONG-	MMAN-	RALT-	LAT-
<i>Phylloscopus brehmii</i>	10080	84	DSAN-	LONG-	TMAN-	ALT-	RIOS-
<i>Serinus serinus</i>	794	53	TMAN+	ALT+	LAT+	RALT+	CONIF+
<i>Sylvia cantillans</i>	11490	77	LAT-	DSAN-	CARB-	RALT-	DSAN+
<i>Sylvia hortensis</i>	7698	58	LONG+	MMAN-	LAT+	LAT-	PLMX-
<i>Sylvia melanocephala</i>	15260	83	DSAN+	LONG+	ALT-	DSAN+	ALT-
OTRAS CATEGORÍAS							
<i>Aegypius monachus</i>	809	66	DSAN+	LONG-	ALT+	LAT+	CONIF+
<i>Circaetus gallicus</i>	7573	55	RALT+	MTBS+	DSAN+	RALT+	RIOS+
<i>Clamator glandarius</i>	6379	57	DSAN+	TMAN-	CONIF-	PLMX-	RALT-
<i>Elanius caeruleus</i>	1256	83	LONG-	LAT-	LAT+	CARB+	MTBS-
<i>Oriolus oriolus</i>	6467	70	LAT-	DSAN-	RALT-	RIOS+	CONIF+
<i>Otus scops</i>	7329	63	LONG+	LAT-	TMAN+	LAT-	DSAN-
<i>Upupa epops</i>	7046	89	LAT-	MMAN-	CARB+	LONG-	PLMX-

La delimitación de regiones similares faunísticamente en función de sus especies de aves forestales y de medios arbolados que las habitan se ha efectuado mediante el procedimiento de clasificación k-medias. Para ello se ha utilizado la matriz que cuantifica la frecuencia de aparición de las 85 especies analizadas en las cuadrículas UTM de 10x10 km dentro de los 196 bloques UTM de 50x50 km. El procedimiento k-medias (Statsoft, 1999) fue utilizado jerárquicamente de un modo parecido a como operan los árboles de regresión. En un primer análisis se dividió la muestra de 196 bloques en dos clases en función de las diferencias en la frecuencia de aparición de especies. Cada una de estas clases fue subdividida en otras dos mediante dos análisis k-medias hasta obtener cuatro grupos de bloques de 50x50 km. Finalmente, cada uno de estos grupos fue dividido en dos subgrupos tras la aplicación de otros cuatro análisis k-medias

hasta obtener 8 subgrupos. Teniendo en cuenta la adscripción de cada bloque UTM de 50x50 km a cada uno de los 8 subgrupos distinguidos, se construyó un dendrograma de afinidad entre ellos aplicando el procedimiento UPGMA a la matriz de distancias euclídeas obtenida a partir de las frecuencias medias de aparición de las especies.

En el texto se comentan otros análisis estadísticos cuando son efectuados (regresión múltiple y ANOVAs).

Resultados

1. FACTORES DETERMINANTES DE LA DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE LAS ESPECIES

En la Tabla 1 se ilustran las variables más directamente asociadas con la variación geográfica en la

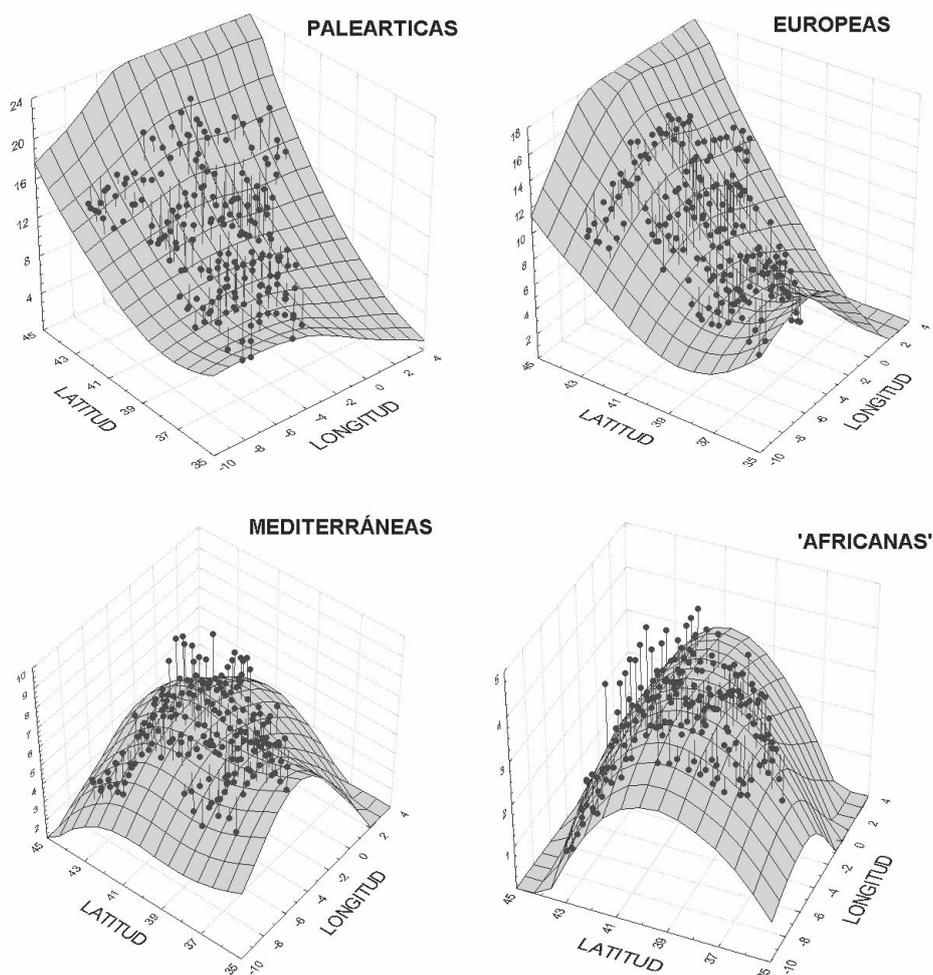


Fig. 2.— Variación geográfica del número medio de especies en cuadrículas UTM 10x10 km dentro de bloques de 50x50 km de cuatro grupos biogeográficos. Los planos de tendencias se han obtenido mediante regresión 'spline'.

Fig. 2.— Geographic variation of the average number of species in UTM squares of 10x10 km within the 50x50 km blocks of four biogeographic groups. The regression surfaces have been obtained through spline smoothing.

frecuencia de aparición de las especies en cuadrículas UTM de 10x10 km dentro de bloques de 50x50 km. Por simplificar aquellos efectos más significativos y de mayor magnitud en la influencia sobre los patrones de distribución de las especies, sólo se han seleccionado las variables implicadas en las cinco primeras ramificaciones significativas ($p < 0,001$) del árbol de regresión que retuvieron más devianza.

Los árboles de regresión efectuados para las 83 especies con modelos significativos a $p < 0,001$ explican, en promedio, el 74 % de la variabilidad observada en la frecuencia de aparición de las espe-

cies en la Península Ibérica (rango = 39-96 %; se han excluido *Phylloscopus sibilatrix* y *Dendrocopos leucotos* debido a que la escasez de bloques UTM de 50x50 km ocupados impide el análisis de datos).

Las variables de posición geográfica (latitud y longitud) fueron seleccionadas en el 29,6% de las 409 ramificaciones consideradas para las 83 especies analizadas con modelos significativos. La altitud media y el rango altitudinal de los bloques UTM de 50x50 km aparecieron en el 21,3% de las ramificaciones. Las variables climatológicas (precipitación, temperatura e insolación) fueron respon-

sables de la distribución de las especies en el 25,4% de las ramificaciones, siendo el número de días despejados al año la que apareció más frecuentemente (17,4%). Por último, las medidas de cobertura de formaciones arboladas (5 variables) fueron seleccionadas en el 23,7% de las ramificaciones. De estos resultados se desprende el gran papel desempeñado por variables sencillas indicativas de la situación geográfica, climatología y geomorfología en la distribución de las especies de aves forestales y de medios arbolados en la península Ibérica.

Las variables que más afectan los patrones de distribución de las especies en España difieren en la magnitud de su efecto entre los distintos grupos biogeográficos analizados. A continuación se resaltan las principales diferencias entre grupos, seleccionando aquellas para las que se obtienen resultados estadísticamente significativos ($p < 0,05$) en tablas de contingencia de 2×2 . Las diferencias señaladas deben considerarse exclusivamente como comentarios de los principales patrones sin ninguna validez estadística, debido al inflado del error tipo I por haber efectuado múltiples estimas de probabilidad con datos relacionados.

La altitud (media o rango altitudinal –montañsidad-) afecta negativamente al 45% de las especies categorizadas como Mediterráneas (*s.l.*; 11 especies), mientras que sólo al 4% de las Europeas (*s.l.*; 27 especies) y al 5% de las 38 especies Holárticas-Paleárticas. Por el contrario, afecta positivamente al 36% de las especies Mediterráneas, al 67% de las Europeas y al 63% de las Holárticas-Paleárticas. De las variables climatológicas, el número de días despejados al año es la única que marca las principales diferencias entre grupos biogeográficos, afectando positivamente al 36% de las especies Mediterráneas, pero sólo al 8% de las Holárticas-Paleárticas, y al 4% de las Europeas. En cuanto a las preferencias por los grandes tipos de masas forestales, los bosques de hoja ancha afectan positivamente al 44% de las especies Europeas, al 42% de las Holárticas-Paleárticas y sólo al 9% de las Mediterráneas.

En resumen, las especies Mediterráneas están afectadas positivamente por el clima seco y negativamente por la altitud y la presencia de masas forestales caducifolias, mientras que las especies Holárticas-Paleárticas, y en mayor medida las Europeas, se asocian positivamente con áreas montañosas de clima húmedo y con la cobertura de bosques caducifolios.

2. VARIACIÓN GEOGRÁFICA DE LA RIQUEZA DE ESPECIES SEGÚN GRUPOS BIOGEOGRÁFICOS

A continuación se analiza la variación geográfica del número medio de especies en las cuadrículas

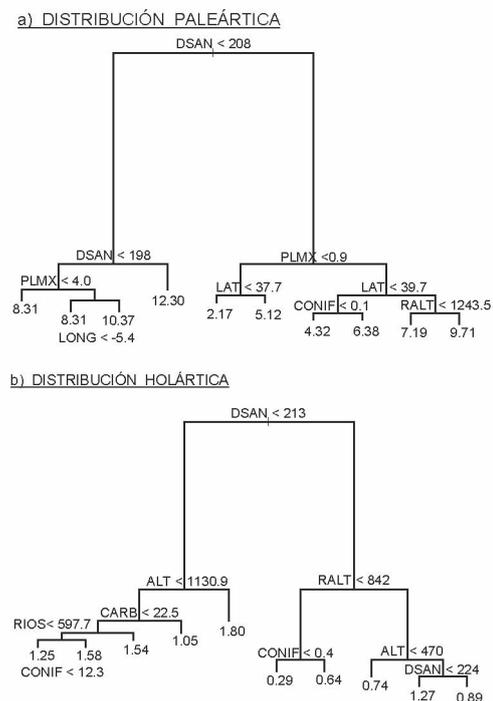


Fig. 3.— Árboles de regresión de la riqueza de especies (valores de las puntas) en bloques UTM de 10×10 km de los grupos biogeográficos Paleártico (a) y Holártico (b). Los criterios hacen referencia a las ramas de la izquierda. Para el significado de las siglas véase la Tabla 2. La longitud de las ramas es proporcional a la devianza explicada por cada criterio (i.e., a mayor longitud, mayor variabilidad explicada).

Fig. 3.— Regression trees of species richness in UTM squares of 10×10 km for the forestal and/or wooded bird species of the Palearctic (a) and Holarctic (b) biogeographic groups. See Table 2 for acronyms. Branch lengths are proportional to deviance explained by each split criterium. Tip values represent species richness.

las UTM de 10×10 km, dentro de los bloques de 50×50 km de la Figura 1, de cada uno de los grupos biogeográficos distinguidos. En la Figura 2 se ilustra la variación geográfica de la riqueza de especies de los grupos Paleártico, Europeo, Mediterráneo y del que tiene amplia distribución en África. Los patrones subsiguientes pretenden sintetizar los modelos de regresión ilustrados en el apartado anterior, identificando las tendencias comunes de distribución de especies que comparten patrones de distribución geográfica similares. Los árboles de regresión elegidos son los más parsimoniosos de los posibles (es decir, maximizan la

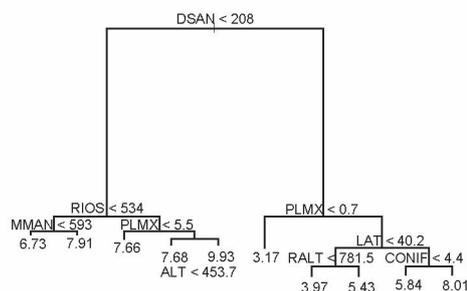
devianza explicada minimizando el número de criterios explicativos), ya que seleccionan para cada grupo biogeográfico solamente las nueve ramificaciones más significativas que producen 10 valores finales de riqueza media.

La variación espacial del número medio de especies Paleárticas *sensu lato* en cuadrículas UTM de 10x10 km pudo ser explicado en el 82,4% ($p < 0,0001$) por el árbol de regresión de la Figura 3a (31 especies estrictamente Paleárticas, más 2 Paleomontanas y una Mongolo-Tibetana). El número de días despejados al año fue la principal variable responsable de la riqueza de especies de este grupo en Iberia (52,2% + 6,4% = 58,6% de la devianza original retenida por dos ramificaciones), de manera que aumentó al disminuir la insolación. La cobertura de bosques de hoja ancha también desempeñó un papel importante (7,7% + 2,6% = 10,3% de la devianza original), al aumentar el número de especies Paleárticas con la extensión de estos bosques. La riqueza de especies Paleárticas también aumentó con la latitud y la longitud (más especies hacia el norte y este de la península Ibérica), la superficie cubierta por bosques de coníferas, y el carácter montañoso de las cuadrículas.

La riqueza de especies Holárticas (6 especies) también varió geográficamente de un modo muy predecible (74,4% de la devianza retenida; $p < 0,0001$), viéndose afectada principalmente, y de modo negativo, por la insolación (37,3% + 2,1% = 39,4% de la devianza original retenida por dos ramificaciones), y de manera positiva por el carácter montano (rango altitudinal; 15,8%) y la altitud media (7,0% + 3,6% = 10,6%) de los bloques UTM de 50x50 km. La extensión de bosques de coníferas y la presencia de cursos fluviales también afectó positivamente al número de especies de este grupo biogeográfico, mientras que disminuyó al aumentar la cobertura de suelo agropecuario arbolado (Figura 3b).

El número de especies Europeas (*sensu stricto*; 20 especies) pudo ser explicado al 83% ($p < 0,0001$) por el árbol de regresión de la Figura 4a. La principal variable responsable de la variación geográfica de la riqueza de este grupo fue el número de días despejados al año (insolación; 54,4%), de manera que hubo menos especies por 100 km² al ser el clima más térmico. Además, el número de especies Europeas aumentó con la cobertura de bosques de hoja ancha (9,1% + 2,2% = 11,3% de la devianza original retenida por dos ramificaciones) y, en menor medida con la altitud, la latitud, la presencia de cursos fluviales, la cobertura de bosques de coníferas y la precipitación anual.

a) DISTRIBUCIÓN TIPO EUROPEA



b) DISTRIBUCIÓN TIPO EUROTURQUESTANA

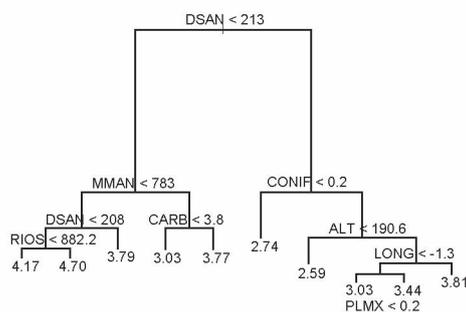


Fig. 4.— Árboles de regresión de la riqueza de especies en bloques UTM de 10x10 km de los grupos biogeográficos Europeo (a) y Euroturquestano (b). Los criterios hacen referencia a las ramas de la izquierda. Para el significado de las siglas véase la Tabla 2. La longitud de las ramas es proporcional a la devianza explicada por cada criterio (i.e., a mayor longitud, mayor variabilidad explicada).

Fig. 4.— Regression trees of species richness in UTM squares of 10x10 km for the forestal and/or wooded bird species of the European (a) and Euroturkestan (b) biogeographic groups. See Table 2 for acronyms. Branch lengths are proportional to deviance explained by each split criterium.

Las variables que más afectan a la riqueza de especies del grupo Euroturquestano (8 especies) son, negativamente, la insolación (28,6% + 3,5% = 32,1% de la devianza original retenida por dos ramificaciones) y la precipitación anual (6,3%), y positivamente la cobertura de bosques de coníferas (7,9%). El número de especies Euroturquestanas también aumentó, aunque en menor medida, con la altitud, la superficie cubierta por áreas agropecuarias arboladas y bosques de hoja ancha, la presencia de cursos fluviales y la longitud (más riqueza hacia el oriente de la península Ibérica). El árbol de regresión para este grupo de especies, ilustrado en la Figura 4b, explicó el 59,3% de la variación geográfica en la riqueza ($p < 0,0001$).

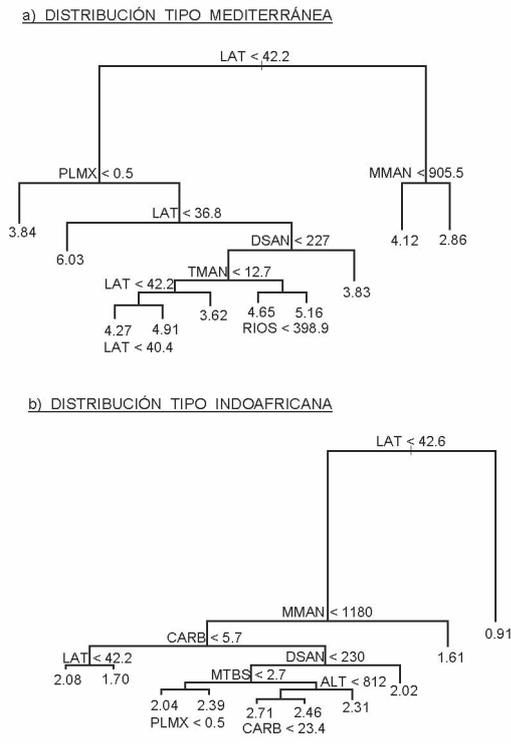


Fig. 5.— Árboles de regresión de la riqueza de especies en bloques UTM de 10x10 km de los grupos biogeográficos Mediterráneo (a) y del que tiene amplia distribución en África (Indoafriano, Etiópico, Antiguo Mundo; b). Los criterios hacen referencia a las ramas de la izquierda. Para el significado de las siglas véase la Tabla 2. La longitud de las ramas es proporcional a la devianza explicada por cada criterio (i.e., a mayor longitud, mayor variabilidad explicada).

Fig. 5.— Regression trees of species richness in UTM squares of 10x10 km for the forestal and/or wooded bird species of the Mediterranean (a) biogeographic group and that which has a wide distribution in Africa (Indoafriano, Aetiopic and Old World biogeographic groups; b). See Table 2 for acronyms. Branch lengths are proportional to deviance explained by each split criterium.

Las variables asociadas con la variación geográfica del número de especies por 100 km² de los grupos biogeográficos Mediterráneo y Turquestano-mediterráneo (11 especies) se ilustran en la Figura 5a (51,6% de la devianza, p<<0,0001). La latitud entró en cuatro ocasiones en el árbol de regresión, afectando negativamente a la riqueza de especies de este grupo en tres ocasiones (19,7% + 4,6% + 2,2% = 26,5% de la devianza original retenida por tres ramificaciones). En otra ocasión más afectó positivamente al número de especies mediterráneas

Tabla 2.— Análisis de las componentes principales efectuado con los valores medios de los rasgos ambientales de los bloques UTM 50x50 km donde 85 especies de aves forestales y de medios arbolados están presentes (ver Apéndice 1). En negrita se señalan las correlaciones entre las variables y los factores significativas a p<=0,001.

Tabla 2.— Principal components analysis performed with the weighted average values of the enviromental variables of the UTM 50x50 km blocks where 85 bird species from forestal and/or wooded enviroments are present (see Appendix 1). Significant correlations at p<0,01 between variables and factors are highlighted in bold type.

	PC1	PC2
Altitud media (ALT)	0.93	0.27
Rango altitudinal (RALT)	0.96	0.03
Precipitación anual (MMAN)	0.87	0.00
Temperatura media anual (TMAN)	-0.89	-0.30
Días despejados al año (DSAN)	-0.86	0.35
% suelo agropecuario arbolado (CARB)	-0.97	0.06
% matorrales arbolados y monte bajo (MTBS)	0.10	0.89
% bosques de hoja ancha (PLMX)	0.70	-0.63
% bosques de coníferas (CONIF)	0.76	0.54
km de cursos fluviales (RIOS)	0.84	-0.28
Autovalor / eigenvalue	6.79	1.86
% varianza explicada	67.9	18.6

(2,1%), circunscribiéndose este efecto a los bloques UTM de 50x50 km entre los 36°49' y 42°12' de latitud, con coberturas de bosques de hoja ancha mayores del 0,5%, con menos de 227 días completamente despejados al año y temperaturas medias anuales menores de 12,7°C. Otras variables importantes que determinan la riqueza de especies de este grupo fueron la precipitación anual (negativamente; 7,7%), la cobertura de bosques de hoja ancha (positivamente; 6,6%) y la insolación (negativamente; 5%). Menores efectos, aunque significativos y positivos, tuvieron la temperatura media anual y la presencia de cursos fluviales.

Por último, la variación geográfica de la riqueza de especies del grupo con presencia geográfica extensa en África (Antiguo Mundo, Indo-Africano, Etiópico y *Elaneus caeruleus* no categorizada por Voous, 1960; 6 especies) pudo ser explicada al 66,7% por el árbol de regresión de la Figura 5b. La latitud fue la variable que más afectó el número de especies de este grupo (43,7% + 4,4% = 48,1% de la devianza original retenida por dos ramificaciones), estableciendo un nivel crítico muy marcado hacia los 42°30': por encima de esta latitud se distribuyen muchas menos especies de este grupo que por debajo. La precipitación anual también afectó

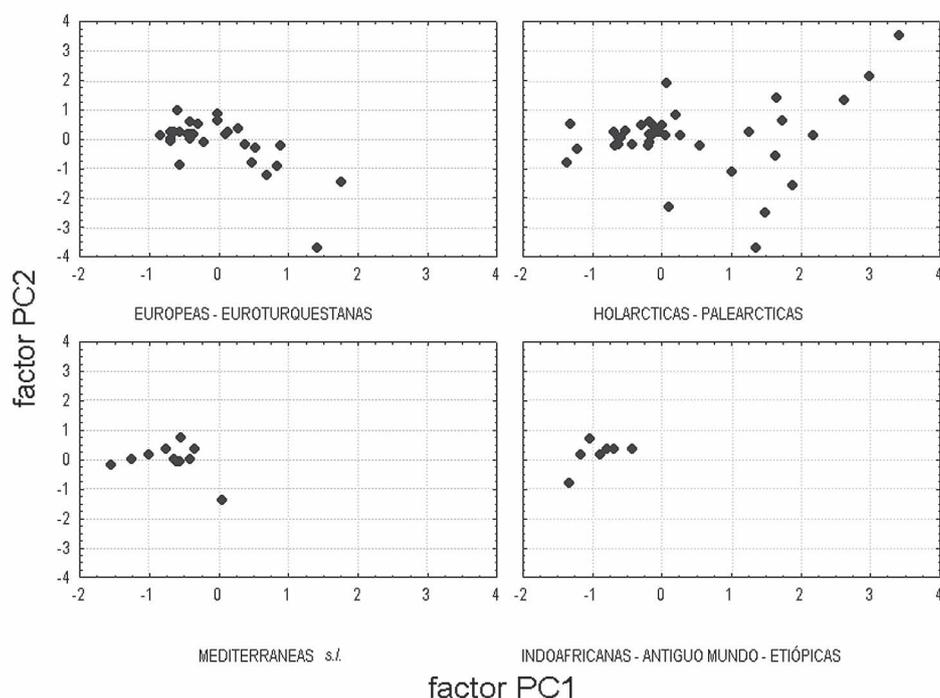


Fig. 6.— Situación de las especies en el plano definido por los factores ambientales PC1 y PC2 de la Tabla 2. Las especies se han agrupado en cuatro grupos según su pertenencia a las categorías biogeográficas de Voous (1960).

Fig. 6.— Species position in the plane spanned by the environmental factors PC1 and PC2 (see Table 2). The species have been grouped according to the four biogeographic categories defined by Voous (1960).

negativamente a la riqueza de especies con distribución extensa en África (6,4%). La cobertura de formaciones agropecuarias arboladas y de monte bajo contribuyó a incrementar el número de especies de este grupo, mientras que la altitud media y la insolación le afectaron negativamente.

3. PREFERENCIAS AMBIENTALES DE LAS ESPECIES

El Apéndice 1 proporciona los valores medios de las 85 especies en cada una de las variables consideradas. La combinación de los resultados del Apéndice 1 y la Tabla 1 permite describir los grandes patrones ambientales asociados con la distribución de las especies de estudio en la península Ibérica.

Se ha efectuado un análisis de las componentes principales con los promedios de las variables de las 85 especies sin incluir las medias de latitud y longitud que definen el baricentro de la distribución geográfica de las especies en Iberia (Tabla 2). Se han obtenido dos factores que, en conjunto, retienen el 86,5% de la variación interespecífica en

los grandes patrones medios de distribución de las especies a gran escala geográfica. El primero de ellos define un gradiente según el cual las especies se ordenan atendiendo a la ocupación preferente de áreas montañosas de clima húmedo (elevadas precipitaciones anuales) con elevada cobertura de masas forestales y presencia de ríos (extremo positivo), frente a la distribución en zonas de valles de clima cálido (elevada insolación y/o temperaturas medias anuales) cubiertas por poca superficie forestal y grandes extensiones de formaciones agropecuarias arboladas (dehesas, olivares y frutales principalmente; extremo negativo). El segundo factor (19%) define un gradiente de preferencia por áreas forestales de hoja ancha frente a aquellas en las que predominan bosques de coníferas y/o áreas arboladas de escaso porte.

La Figura 6 ilustra la situación de las 85 especies clasificadas según su adscripción a grupos biogeográficos en el plano definido por los dos factores del análisis de las componentes principales. Los tres grupos más homogéneos y que

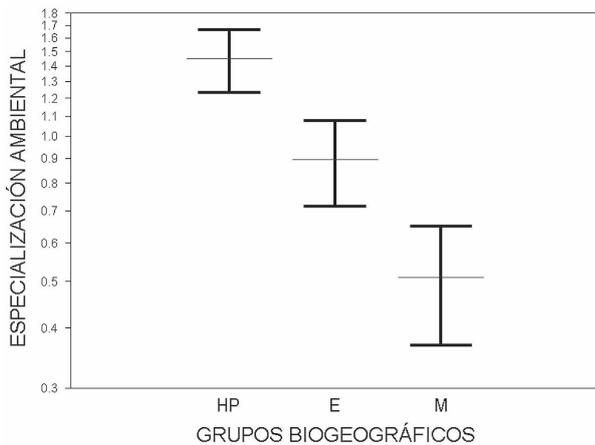


Fig. 7.— Asociación entre la especialización ambiental de las especies al distribuirse sobre grandes superficies y su pertenencia a los grupos biogeográficos de Voous (1960). La especialización ambiental se mide como la distancia entre la posición de cada especie en los factores PC1 y PC2 de la Tabla 2 y el centro de este espacio (PC1=0 y PC2=0). Los tamaños muestrales son n=27 para las especies Europeas *s.l.* (E), n=38 para las Holárticas-Paleárticas (HP) y n=11 para las Mediterráneas *s.l.* (M). Se representa el valor medio \pm 1 error estándar.

Fig. 7.— Relationship between environmental specialization of species and the biogeographic groups of Voous 1960. Environmental specialization is measured as the euclidean distance between the position of species in the plane spanned by factors PC1 and PC2 (see Table 2) and the center of this space (PC1=0 and PC2=0). Sample sizes are n=27 for the European *s.l.* (E), n=38 for the Holarctic-Paleartic (HP) and n=11 for the Mediterranean *s.l.* (M) species. Bars show average \pm one standard error.

más especies aglutinan (Holárticas-Paleárticas, Europeas *s.l.* y Mediterráneas *s.l.*) difieren entre sí en el gradiente definido por el factor ambiental 1 (PC1; $F_{2,75}=5,87$, $p=0,004$). Esto es, las especies con amplia distribución en el hemisferio norte (Holárticas-Paleárticas) ocupan posiciones más positivas en este factor (marcadas preferencias por áreas montañosas de clima fresco-húmedo y cubiertas por extensas superficies forestales). Las Europeas-Euroturquestanas ocupan posiciones intermedias en este factor, mientras que las Mediterráneas *s.l.* se sitúan principalmente en el extremo negativo (ocupación de llanuras-valles de clima cálido y seco con poca cobertura de masas forestales y gran extensión de áreas agropecuarias arboladas). No existen diferencias entre grupos en las preferencias ambientales definidas por el segundo factor ($F_{2,75}=0,35$, $p=0,707$).

Tabla 3.— Resultados del análisis de las escalas multidimensionales ordenando 85 especies de aves forestales y de medios arbolados en función de su frecuencia de aparición en 10 zonas repartidas al azar en Europa. Cada zona es un bloque de 150x150 km que incluye 9 cuadrículas UTM de 50x50 km. Los valores mostrados son coeficientes de correlación de Spearman que muestran la asociación entre las zonas de la Figura 1 y los tres factores biogeográficos europeos obtenidos. En negrita se señalan las correlaciones significativas a $p<0,01$.

Table 3.— Results of the multidimensional scaling analysis ordering 85 bird species from forestal and/or wooded environments considering their frequencies of appearance in 10 areas randomly spread throughout Europe. Each area is a 150x150 km block which includes nine 50x50 km squares. The figures are Spearman's correlation coefficients measuring the relationship between the frequency of occupation of the ten areas in Figure 1 and the position of species in the multidimensional scaling biogeographic factors. Significant correlations at $p<0,01$ are highlighted in bold type.

		BIOG1	BIOG2	BIOG3
Z1	67°N – 25°E	0.68	0.58	0.14
Z2	62°N – 26°E	0.80	0.45	0.16
Z3	60°N – 12°E	0.81	0.46	0.11
Z4	52°N – 21°E	0.80	-0.04	-0.21
Z5	48°N – 31°E	0.79	-0.28	-0.27
Z6	49°N – 8°E	0.79	0.04	-0.22
Z7	46°N – 20°E	0.78	-0.35	-0.18
Z8	45°N – 5°E	0.68	-0.29	-0.03
Z9	40°N – 16°E	0.46	-0.74	0.31
Z10	39°N – 21°E	0.39	-0.62	0.59

4. EURICIDAD Y ESTENOICIDAD DE LOS REQUERIMIENTOS AMBIENTALES

La distancia entre la situación media de cada especie en los factores anteriores y la posición de las características ambientales promedio de la península Ibérica en dicho espacio multivariante define una medida de la especialización de los requerimientos de las especies al distribuirse sobre grandes superficies. Las 20 especies con unos requerimientos ambientales más especializados, y por tanto más distantes de lo que en promedio se encuentra disponible en Iberia son, por orden decreciente, *Aegolius funereus*, *Dendrocopos medius*, *Dendrocopos leucotos*, *Turdus torquatus*, *Tetrao urogallus*, *Parus palustris*, *Certhia familiaris*, *Phylloscopus sibilatrix*, *Dryocopus martius*, *Serinus citrinella*, *Dendrocopos minor*, *Regulus regulus*, *Scolopax rusticola*, *Pyrrhula pyrrhula*, *Loxia curvirostra*, *Carduelis spinus*, *Anthus trivialis*, *Pernis apivorus*, *Phylloscopus brehmii-ibericus* y *Prunella modularis*. Por el contrario, las 20 espe-

Tabla 4.— Análisis de regresión múltiple entre los gradientes ambientales de preferencias medias de las especies (PC1 y PC2; ver Tabla 2), la especialización ambiental y los factores de distribución geográfica en Europa (BIOG 1 a 3 de la Tabla 3). Los valores mostrados son los coeficientes de regresión parcial estandarizados (beta) y sus significaciones (p). En la parte baja de la tabla se exponen los resultados de los modelos de regresión múltiple considerando conjuntamente los tres factores biogeográficos. El tamaño muestral es 81 especies en los 3 casos (se han excluido cuatro especies que no aparecieron representadas en la muestra de los diez sectores de la Figura 1b).

Table 4.— Multiple regression analyses between the environmental specialization and the position of 81 bird species from forestal and/or wooded habitats in the two environmental gradients (PC1 and PC2; see Table 2), and the position of these species in the three biogeographic factors (BIOG 1 to 3 from Table 3). Beta: partial standardized regression coefficients. Results of the regression models including the three biogeographic factors ($R^2\%$: percentage of variance explained) are shown at the bottom of the table. Four out of 85 species were excluded from analyses because they were not present in the ten sectors of the Figure 1b.

	PC1		PC2		ESPECIALIZACION	
	beta	p	beta	p	beta	p
Factor BIOG1	0.02	0.827	-0.11	0.304	-0.21	0.018
Factor BIOG2	0.58	<0.0001	0.09	0.391	0.60	<0.0001
Factor BIOG3	-0.06	0.501	0.31	0.005	-0.15	0.082
R^2 (%)	33.7		12.0		41.0	
F _{3,77}	13.07		3.51		17.69	
p	<0.001		0.019		<0.001	

cies más eurioicas son (en orden creciente de especialización) *Turdus merula*, *Parus major*, *Serinus serinus*, *Cettia cetti*, *Carduelis carduelis*, *Carduelis chloris*, *Hippolais polyglotta*, *Muscicapa striata*, *Passer montanus*, *Columba palumbus*, *Hieraaetus pennatus*, *Luscinia megarhynchos*, *Picus viridis*, *Parus caeruleus*, *Pica pica*, *Streptopelia turtur*, *Asio otus*, *Fringilla coelebs*, *Certhia brachydactyla* y *Buteo buteo*.

La especialización de las especies en sus preferencias ambientales a gran escala estuvieron significativamente asociadas con los grupos biogeográficos ($F_{2,75}=3,84$ $p=0,026$; Figura 7; no se han considerado las especies "Africanas" por escasez de tamaño muestral para la realización del ANOVA. Las especies que mostraron unos requerimientos ambientales más exigentes en relación con el ambiente existente en la península Ibérica fueron las de amplia distribución en el hemisferio norte (grupo Holártico-Paleártico), mientras que las especies Mediterráneas (*s.l.*) tuvieron en promedio los menores valores de especialización ambiental en sus requerimientos al distribuirse sobre grandes superficies. Las especies del grupo biogeográfico Europeo mostraron valores de especialización intermedios.

5. DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA EN EUROPA Y PREFERENCIAS AMBIENTALES EN IBERIA

La Tabla 3 muestra el resultado del análisis de las escalas multidimensionales ordenando el patrón

de distribución de las especies en 10 bloques de 150x150 km seleccionados al azar en Europa. La primera componente (BIOG1) determina la extensión global en el subcontinente Europeo, ya que la frecuencia de aparición en cada uno de los 10 bloques de 150x150 km distinguidos se asocia positivamente con este factor. La segunda componente (BIOG2) define un gradiente de distribución latitudinal. Por último, el tercer factor (BIOG3) ordena a las especies según su distribución en la cuenca Mediterránea frente a la distribución más frecuente en Centro Europa.

La distribución geográfica de las especies en Europa, definida por los factores anteriores, está muy relacionada con las preferencias ambientales a gran escala de las aves en la península Ibérica (ver en la Tabla 4 los resultados de los análisis de regresión múltiple entre los factores de las tablas 2 y 3). Así, las especies que en España ocupan preferentemente áreas forestales extensas en zonas de montaña de clima fresco y húmedo, ocupan mayoritariamente en Europa las regiones más septentrionales. Por otro lado, aquellas que se distribuyen en Europa principalmente en el entorno de la cuenca Mediterránea son más frecuentes en áreas de la península Ibérica con predominio de valles de clima cálido cubiertas por poca superficie forestal y grandes extensiones de formaciones agropecuarias arboladas (Figura 8). Las especies con preferencia por áreas de Iberia con elevadas coberturas de bosques de coníferas y/o áreas arbo-

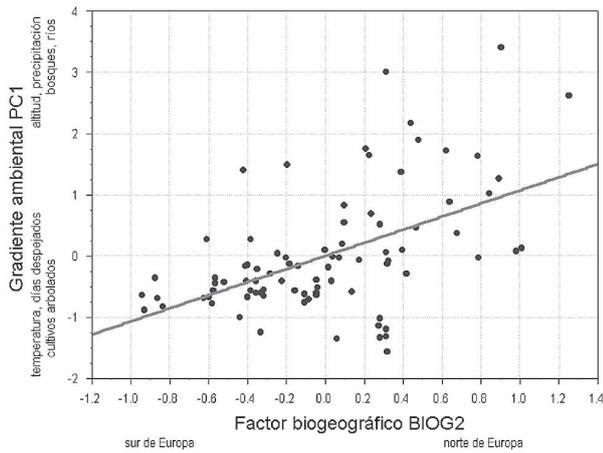


Fig. 8.— Asociación entre el gradiente ambiental PC1 (Tabla 2) y el factor biogeográfico de distribución en Europa BIOG2 (Tabla 3). N=82 especies (ver Tabla 4)

Fig. 8.— Relationship between the environmental gradient PC1 (Table 2) and the biogeographic factor of European distribution BIOG2 (Table 3). N=81 species (see Table 4 for statistical results).

ladas de escaso porte tienen elevadas frecuencias de aparición en la región mediterránea, siendo más escasas en Centroeuropa.

Por otro lado, el baricentro de distribución de las especies en Iberia y en Europa están muy relacionados. Así, la latitud media de distribución de las especies en la España continental se asoció significativamente ($F_{2,78}=29,20$, $p<<0,001$; $R^2=42,8\%$) con la latitud ($\beta=0,65$, $p<<0,001$) y longitud ($\beta=-0,22$, $p=0,015$) media de la distribución en Europa: las especies que en la península Ibérica tienen distribuciones más septentrionales ocupan en Europa baricentros geográficos más occidentales y septentrionales. La posición media de las especies dentro de Iberia en el gradiente este-oeste también estuvo estrechamente relacionado con su baricentro de distribución europeo ($F_{2,78}=13,40$, $p<<0,001$; $R^2=25,6\%$), describiendo un patrón geográfico similar al descrito anteriormente (latitud media en Europa: $\beta=0,38$, $p<0,001$; longitud media en Europa: $\beta=-0,40$, $p<<0,001$).

La especialización ambiental de las especies en la península Ibérica también estuvo muy asociada con el patrón de distribución geográfica en Europa (Tabla 4). El 40,2% de la variabilidad interespecífica en dicha especialización pudo ser

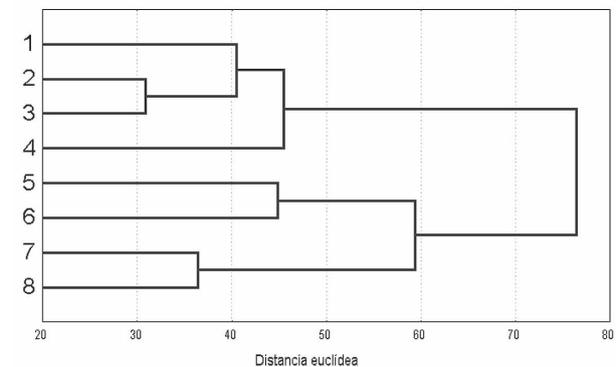
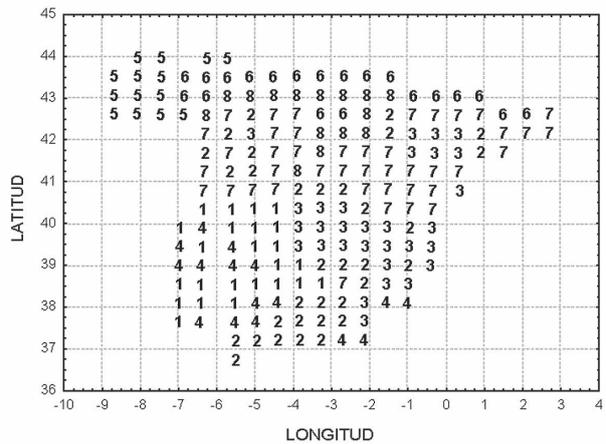


Fig. 9.— Situación geográfica de las 8 regiones definidas por el procedimiento de k-medias utilizando la frecuencia de aparición de las especies en cuadrículas UTM de 10x10 km dentro de bloques de 50x50 km. El dendrograma ilustra el parecido avifaunístico entre estas 8 regiones.

Fig. 9.— Geographic location of eight ornithological regions defined by the K-means procedure analyzing the frequency of occupation of UTM squares 10x10 km within 50x50 km blocks by 85 bird species from forestal and/or wooded habitats. The ornithological similarities among these eight regions are illustrated by the cluster analysis dendrogram.

explicado por los tres factores biogeográficos de la Tabla 3. Las especies con unas preferencias ambientales menos exigentes en Iberia tuvieron una distribución europea más amplia, y fueron más escasas en latitudes septentrionales de Europa.

En resumen, los grandes patrones de distribución geográfica y preferencias ambientales a gran escala de las aves en la península Ibérica reflejan los patrones de distribución a una escala geográfica mayor (Europa), aunque la magnitud de la varianza explicada no es muy elevada (12-43%).

Tabla 5.— Porcentaje de cuadrículas UTM 10x10 km ocupadas por cada especie en cada una de las regiones ornitogeográficas consideradas (Figura 9).

Table 5.— Frequency occupation of UTM squares of 10x10 km by the species studied within the eight ornitogeographic regions shown in Figure 9.

	R1	R2	R3	R4	R5	R6	R7	R8
<i>Accipiter gentilis</i>	28.7	35.5	19.5	7.8	53.9	57.1	51.8	60.3
<i>Accipiter nisus</i>	23.1	41.3	23.6	5.7	67.9	70.7	49.7	70.7
<i>Aegithalos caudatus</i>	66.7	62.5	48.4	18.1	88.0	89.4	84.4	92.3
<i>Aegolius funereus</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	5.2	0.1	0.0
<i>Aegyptius monachus</i>	13.4	0.2	0.3	1.7	0.0	0.0	2.5	2.1
<i>Anthus trivialis</i>	0.0	3.1	0.4	0.0	70.1	80.2	15.8	83.2
<i>Aquila adalberti</i>	10.9	1.9	0.9	4.1	0.0	0.0	1.4	1.3
<i>Asio otus</i>	10.8	33.6	28.5	9.4	5.8	18.1	30.1	46.4
<i>Buteo buteo</i>	82.1	69.8	44.5	44.7	96.2	90.5	82.6	97.3
<i>Carduelis chloris</i>	87.5	91.5	89.7	78.6	92.1	77.2	90.2	98.9
<i>Carduelis carduelis</i>	98.1	97.5	95.3	87.9	80.2	87.4	97.3	99.5
<i>Caprimulgus europaeus</i>	6.3	24.2	14.9	3.0	74.5	53.3	48.7	72.0
<i>Caprimulgus ruficollis</i>	54.9	47.7	44.0	52.7	0.2	0.2	17.5	3.5
<i>Carduelis spinus</i>	0.1	0.1	0.3	0.0	1.5	7.9	1.4	2.1
<i>Certhia brachydactyla</i>	78.0	77.7	41.2	33.0	81.2	89.8	89.1	94.4
<i>Cettia cetti</i>	61.6	73.2	49.7	38.0	34.3	51.0	80.7	93.1
<i>Certhia familiaris</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	20.5	0.2	3.2
<i>Circaetus gallicus</i>	68.0	50.9	31.8	28.7	23.2	67.3	53.6	63.2
<i>Ciconia nigra</i>	41.4	2.4	0.4	11.9	0.2	0.0	7.0	1.1
<i>Clamator glandarius</i>	32.9	40.7	43.0	22.6	1.1	2.9	25.1	27.2
<i>Coccothraustes coccothraustes</i>	26.3	18.4	2.3	3.9	0.2	6.0	14.2	15.2
<i>Corvus corone</i>	9.4	51.2	53.2	0.9	96.1	91.5	85.0	99.5
<i>Columba oenas</i>	9.1	25.9	41.0	3.5	9.0	15.4	52.3	58.7
<i>Columba palumbus</i>	93.5	90.8	90.0	53.3	95.3	85.9	97.5	98.4
<i>Cyanopica cyana</i>	83.9	16.6	7.4	31.1	0.0	1.0	20.9	19.5
<i>Dendrocopos leucotos</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.4	0.0	0.0
<i>Dendrocopos major</i>	63.0	43.7	19.4	9.5	81.9	90.3	76.9	93.1
<i>Dendrocopos medius</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	5.4	0.0	4.5
<i>Dendrocopos minor</i>	7.5	3.5	0.8	0.8	1.5	19.5	8.0	15.5
<i>Dryocopus martius</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	42.1	1.9	2.9
<i>Elanius caeruleus</i>	16.6	4.9	0.6	10.3	0.7	0.0	4.2	2.7
<i>Emberiza cia</i>	45.3	60.1	40.2	20.6	77.6	84.0	75.2	82.4
<i>Emberiza cirius</i>	38.5	68.7	47.6	19.9	80.9	65.9	90.3	97.3
<i>Erithacus rubecula</i>	32.8	46.3	14.7	8.1	95.8	95.8	83.7	94.4
<i>Falco subbuteo</i>	8.8	24.9	22.2	4.9	48.0	36.3	45.8	71.7
<i>Ficedula hypoleuca</i>	5.8	6.7	4.1	1.8	0.2	18.1	8.4	22.7
<i>Fringilla coelebs</i>	92.1	86.3	59.3	46.6	92.1	96.1	93.2	98.7
<i>Garrulus glandarius</i>	63.8	54.7	29.3	17.6	92.7	93.0	74.5	84.0
<i>Hieraaetus pennatus</i>	73.3	54.4	21.3	25.7	10.4	47.0	53.8	80.0
<i>Hippolais polyglotta</i>	61.3	76.3	57.9	46.7	81.3	54.1	87.7	95.2
<i>Jynx torquilla</i>	13.7	23.4	21.5	7.9	11.2	59.8	45.7	84.8
<i>Lanius senator</i>	96.3	81.0	80.4	87.0	2.5	14.4	69.9	76.3
<i>Loxia curvirostra</i>	0.3	32.1	19.5	7.1	2.3	34.3	28.8	29.1
<i>Lullula arborea</i>	74.5	65.6	49.2	22.5	39.2	54.4	88.1	94.9
<i>Luscinia megarhynchos</i>	85.3	89.7	72.7	60.4	23.5	49.2	96.4	99.2
<i>Milvus milvus</i>	71.7	31.6	24.7	42.3	34.0	50.2	46.6	85.1
<i>Muscicapa striata</i>	27.1	49.0	43.3	34.1	10.8	48.3	42.6	38.7
<i>Oriolus oriolus</i>	78.3	82.8	74.2	41.7	50.8	38.2	90.2	90.1
<i>Otus scops</i>	61.9	74.9	68.5	47.3	33.6	29.4	72.0	70.7
<i>Parus ater</i>	4.8	41.6	28.6	6.5	92.7	90.0	60.3	76.0
<i>Parus caeruleus</i>	94.6	80.4	40.7	54.2	89.9	90.8	91.2	98.7
<i>Parus cristatus</i>	36.0	37.1	29.2	8.5	61.0	82.5	61.3	58.1
<i>Parus major</i>	95.8	93.7	83.7	77.5	95.1	93.0	97.2	99.7

	R1	R2	R3	R4	R5	R6	R7	R8
<i>Passer montanus</i>	32.4	53.5	72.0	29.4	52.6	34.7	72.3	83.5
<i>Parus palustris</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	2.7	51.2	1.6	18.9
<i>Pernis apivorus</i>	3.0	1.5	0.8	0.0	25.7	49.8	8.9	33.3
<i>Phylloscopus bonelli</i>	10.8	49.3	32.3	7.7	16.3	63.8	82.2	94.4
<i>Phylloscopus brehmii-ibericus</i>	9.2	14.3	0.7	3.6	85.1	37.3	10.1	35.2
<i>Phylloscopus collybita</i>	5.8	8.3	4.5	2.4	22.0	73.9	34.8	64.0
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	6.6	4.3	0.6	0.4	10.9	28.4	8.9	27.2
<i>Phylloscopus sibilatrix</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.4	0.0	0.0
<i>Pica pica</i>	66.0	75.4	87.9	40.8	91.9	79.0	91.0	98.9
<i>Picus viridis</i>	63.0	79.8	83.4	40.2	90.9	90.2	91.4	99.7
<i>Prunella modularis</i>	0.4	1.8	0.2	0.0	88.9	88.9	19.1	67.7
<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	0.0	0.0	0.1	0.0	77.6	83.6	3.6	34.1
<i>Regulus ignicapillus</i>	10.6	30.3	10.9	0.9	86.7	88.3	62.2	85.1
<i>Regulus regulus</i>	0.0	0.5	0.0	0.0	2.7	43.2	3.2	20.5
<i>Scolopax rusticola</i>	0.3	0.2	0.0	0.0	0.0	23.6	1.4	6.7
<i>Serinus citrinella</i>	0.1	1.0	0.2	0.5	0.7	41.9	8.7	16.0
<i>Serinus serinus</i>	95.0	96.0	93.3	85.5	94.4	91.3	98.8	99.7
<i>Sitta europaea</i>	41.6	15.3	2.0	14.2	34.1	77.4	33.9	49.1
<i>Strix aluco</i>	49.4	39.9	16.3	28.7	78.6	79.8	53.5	55.7
<i>Streptopelia turtur</i>	83.6	90.6	84.9	73.8	76.9	36.1	86.1	86.1
<i>Sylvia atricapilla</i>	50.6	65.1	28.7	23.9	93.4	93.6	74.7	93.9
<i>Sylvia borin</i>	2.9	12.6	8.4	1.1	30.2	71.0	48.4	88.8
<i>Sylvia cantillans</i>	47.7	58.2	48.4	12.0	5.4	21.9	82.3	77.3
<i>Sylvia hortensis</i>	21.3	38.4	28.3	20.0	0.0	9.0	40.2	48.3
<i>Sylvia melanocephala</i>	92.5	74.7	71.8	79.5	22.6	6.5	45.5	24.8
<i>Tetrao urogallus</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	22.9	0.4	0.3
<i>Troglodytes troglodytes</i>	55.2	69.2	29.8	16.6	96.3	93.5	91.2	98.7
<i>Turdus merula</i>	96.5	95.3	87.9	84.6	96.1	94.6	98.4	99.7
<i>Turdus philomelos</i>	3.9	8.9	3.0	2.5	84.1	89.8	29.2	75.7
<i>Turdus torquatus</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	16.0	0.5	0.3
<i>Turdus viscivorus</i>	64.5	59.0	47.1	20.6	60.0	85.3	74.7	83.2
<i>Upupa epops</i>	97.7	93.9	96.5	88.4	44.3	35.2	91.9	91.7

6. CLASIFICACIÓN DE REGIONES EN FUNCIÓN DE SU COMPOSICIÓN ORNÍTICA

En la Figura 9 se ilustran la ocho regiones orníticas definidas por el procedimiento de k-medias. Se obtuvieron diferencias muy significativas entre las ocho regiones en la frecuencia de aparición de 83 de las 85 especies analizadas ($p < 0,0006$ en los tests de Kruskal-Wallis utilizando el nivel crítico de significación corregido por múltiples estimas de probabilidad; para *Dendrocopos leucotos* $-p = 0,035-$ y *Phylloscopus sibilatrix* $-p = 0,01-$ las diferencias fueron marginalmente significativas). También existen diferencias muy significativas entre las regiones para las variables ambientales utilizadas en este estudio ($p < 0,0001$ en los 10 ANOVAs efectuados con las variables de la Tabla 2).

Los sectores 5 y 6 reúnen las áreas eurosiberianas de la península Ibérica (Rivas-Martínez, 1987), la región fitogeográfica atlántica y de alta montaña definida por Bolós (1985) y el sector de clima templado atlántico húmedo de la sectorización climáti-

ca de Benito (2002), pudiéndose distinguir un sector Atlántico Occidental (Galáico) y otro de las áreas montanas de la cornisa Cantábrica y Pirineos. Las áreas 7 y 8 quedan perfectamente englobadas dentro de la delimitación del piso supramediterráneo de Rivas-Martínez (1987). El área 8 puede vincularse estrechamente con el sector que circunda el borde septentrional y occidental de la submeseta norte de clima subatlántico y oromediterráneo (Benito, 2002), mientras que el sector 7 engloba mayoritariamente las áreas de clima supramediterráneo continental subhúmedo (paramera; Benito 2002) de la submeseta norte y de las zonas montañosas del Sistema Central, Sistema Ibérico, pre-Pirineos y los Montes Catalanes (además se incluye, en el sur de la península, las sierras de Cazorla y Segura).

Los sectores 1-4 pueden asociarse a los diferentes pisos mediterráneos más térmicos (mesomediterráneo y termomediterráneo), aunque no pueden vincularse estrechamente a las distintas regiones fitoclimáticas definidas por distintos autores (ver

Tabla 6.— Especies más características de las regiones orníticas distinguidas en la Figura 9. Entre paréntesis se señala el porcentaje de cuadrículas UTM 10x10 km ocupadas dentro de los bloques de 50x50 km.

Tabla 6.— The most characteristic species from ornitic regions distinguished in Figure 9. Percentage of UTM squares of 10x10 km occupied are shown in brackets.

<p>REGIONES 5-6-7-8 <i>Accipiter gentilis</i> (56) <i>Accipiter nisus</i> (65) <i>Anthus trivialis</i>* (62) <i>Caprimulgus europaeus</i>* (62) <i>Corvus corone</i> (93) <i>Dendrocopos major</i> (86) <i>Emberiza cirius</i> (84) <i>Erithacus rubecula</i> (92) <i>Falco subuteo</i> (50) <i>Garrulus glandarius</i> (86) <i>Parus ater</i>* (80) <i>Parus cristatus</i> (66) <i>Pernis apivorus</i>* (29) <i>Regulus ignicapillus</i>* (81) <i>Sylvia atricapilla</i>* (89) <i>Troglodytes troglodytes</i> (95) <i>Turdus philomelos</i>* (70)</p>	<p>REGIONES 1-2-3-4 <i>Caprimulgus ruficollis</i> (46) <i>Clamator glandarius</i> (32) <i>Sylvia melanocephala</i> (73)</p> <p>REGIÓN 1 <i>Aegypius monachus</i> (13) <i>Aquila adalberti</i> (11) <i>Ciconia nigra</i> (41) <i>Coccothraustes coccothraustes</i> (26) <i>Cyanopica cyana</i> (84)</p>
<p>REGIONES 5-6 <i>Phylloscopus brhemii-ibericus</i> (61) <i>Prunella modularis</i> (89) <i>Pyrrhula pyrrhula</i> (81) <i>Strix aluco</i> (79)</p>	<p>REGIONES 6-8 <i>Dendrocopos minor</i> (17) <i>Ficedula hypoleuca</i> (20) <i>Phoenicurus phoenicurus</i> (28) <i>Phylloscopus collybita</i> (69) <i>Sylvia borin</i> (80)</p>
<p>REGIÓN 6 <i>Sitta europaea</i> (77) <i>Parus palustris</i> (51) <i>Regulus regulus</i> (43) <i>Dryocopus martius</i> (42) <i>Serinus citrinella</i> (42) <i>Scolapax rusticola</i> (24) <i>Tetrao urogallus</i> (23) <i>Certhia familiaris</i> (20) <i>Turdus torquatus</i> (16)</p>	<p>REGIÓN 8 <i>Jynx torquilla</i> (85)</p>

*: más escasas en la región 7

revisión de Costa *et al.*, 1998). Las regiones 2 y 3 se corresponden muy estrechamente con el sector de clima mesomediterráneo semiárido (Benito, 2002) del valle del Ebro, la submeseta sur y algunos sectores de la submeseta norte. Las regiones 1 y 4 se sitúan sobre las penillanuras del suroeste peninsular y la zona costera suroriental dentro del sector climático termomediterráneo (Benito, 2002).

La Tabla 5 muestra la frecuencia de aparición de cada especie en cada una de las ocho regiones ornitogeográficas distinguidas, y la Tabla 6 selecciona las especies más características de cada región en función de su frecuencia de aparición en cuadrículas UTM de 10x10 km dentro de bloques de 50x50 km. Se han seleccionado considerando los resultados de los tests de Kruskal-Wallis, y teniendo en cuenta que su frecuencia de aparición en la región / regiones seleccionadas fuese, al menos, un 50% superior al de las restantes. A las especies de la Tabla 6 habría que añadir otras que están ampliamente representadas en algunas regiones de los dos grandes sectores ornitogeográficos destacados en los párrafos anteriores. Así, *Hieraetus pennatus*, *Columba oenas*, *Lullula arborea*, *Oriolus oriolus*, *Luscinia megarhynchos*, *Cettia cetti*, *Phylloscopus bonelli* y *Sylvia cantillans* son más frecuentes en las regiones 1-2 y 7-8 que en ninguna otra, caracterizando las extensiones que ocupan como áreas de transición entre los sectores peninsulares septentrionales y meridionales.

De la regionalización de la avifauna de medios forestales y arbolados de Iberia (Figura 9), y de la identificación de las especies más características de estas regiones (Tabla 6) destacan cuatro hechos. En primer lugar, la gran cantidad de especies que caracterizan con su presencia abundante las regiones más septentrionales y de clima más oceánico de la península. En segundo lugar, la escasa frecuencia de aparición de las especies características de las regiones mediterráneas más meridionales. En tercer lugar, la mayor homogeneidad avifaunística del sector meridional de Iberia, con una acusada ausencia de especies características de subregiones dentro de esta área. Y por último, el patrón global de distribución continental de las especies se asocia muy estrechamente con la regionalización de la avifauna en la península Ibérica, de manera que las especies de amplia distribución en Europa y en el Paleártico se distribuyen preferentemente por las regiones eurosiberianas y montañas del norte de la península, y las mediterráneas y aquellas de distribución extensa en África, aunque repartidas por toda España, son más frecuentes en los sectores mesomediterráneos del suroeste peninsular.

Discusión

CONSISTENCIA ENTRE PATRONES DE DISTRIBUCIÓN CONTINENTAL Y REGIONAL

Los patrones de distribución geográfica (localización y amplitud del rango de distribución) tienen su base en fenómenos evolutivos relacionados con los centros de especiación-radiación y vicisitudes históricas de cambio climático y geológico en las masas continentales (p.e., Blondel & Mourer-Chauviré, 1998 para la avifauna del Paleártico occidental), así como en los requerimientos ecológicos (preferencias de hábitat, disponibilidad de alimento) y fisiológicos de las especies (p.e., asociaciones durante la reproducción entre ciclos hormonales y fotoperíodo, temperatura o humedad, gasto metabólico, balance hídrico, etc). La estrecha asociación entre la distribución peninsular y la distribución a escalas geográficas superiores (grupos biogeográficos en Europa) pone de manifiesto que lo observado en la península Ibérica es el resultado de la interacción entre el ambiente de la península y los requerimientos ambientales de las especies considerando su patrones corológicos globales. Estas interacciones se han debido mantener durante los últimos 6 millones de años produciéndose continuos cambios en la avifauna. A pesar de las vicisitudes históricas y evolutivas ocurridas durante este periodo en la península Ibérica, lo particular de sus condiciones ambientales en comparación con el resto de Europa, y la gran diversidad de bosques atendiendo a su composición florística y parámetros estructurales (Costa *et al.*, 1998), la avifauna forestal y de medios arbolados de esta región muestra una baja tasa de endemidad (*Aquila adalberti*, *Phylloscopus brehmii/ibericus* propias de Iberia, y parcialmente *Serinus citrinella*, *Sylvia cantillans* y *S. hortensis* ampliamente distribuidas en las montañas del suroeste de Europa y gran parte de la cuenca mediterránea). La razón de este fenómeno hay que encontrarla en que durante los ciclos glaciales-interglaciales hubo un proceso continuado de compresión-expansión de los rangos de distribución de las especies que mezclaron las poblaciones separadas durante los periodos glaciales, impidiendo de este modo su especiación en alopatria (Blondel & Mourer-Chauviré, 1998).

Las regiones ornitogeográficas obtenidas manifiestan una estrecha asociación con los grandes pisos bioclimáticos definidos por Rivas-Martínez (1987) considerando aspectos climatológicos y botánicos. Sin embargo, contrastan con otras regionalizaciones obtenidas para otros taxa en la península (por ejemplo, Doadrio, 1988 para peces de

aguas continentales; Puente *et al.*, 1998 para gasterópodos terrestres; Márquez *et al.*, 1997, 2001 para pteridofitos; Vargas *et al.*, 1998 para anfibios y peces continentales). Estos contrastes pueden ser debidos a aspectos metodológicos relacionados con las distintas unidades geográficas consideradas (bloques UTM de 50x50 km en este caso), los diferentes métodos de análisis utilizados, aspectos históricos asociados con la evolución de los organismos y su interacción con cambios geológicos y climáticos en el pasado, fenómenos autoecológicos relacionados con su posibilidad de dispersión y franquear fronteras ambientales (cadenas montañosas, ríos, etc), su estenoicidad-euricidad ante interacciones ecofisiológicas, recursos tróficos, etc. En esta ocasión, el parecido entre regiones fito- y ornito-geográficas podría ser entendido desde la perspectiva de las marcadas preferencias de hábitat, manifestadas por las aves, ligadas a la estructura de la vegetación y la composición florística. Por otro lado, los cambios en la avifauna y la flora durante los últimos 6 millones de años parecen haberse relacionado con el devenir de los cambios climáticos ocurridos en Europa, hecho facilitado por la gran movilidad de las aves que les permite rápidos desplazamientos rastreando los cambios ambientales (Blondel & Mourer-Chauviré, 1998). La menor capacidad de dispersión de gasterópodos terrestres, anfibios, peces de aguas continentales y pteridofitos ha debido determinar su aislamiento y evolución local condicionado por barreras geográficas de difícil superación, y por tanto la definición de distintas regiones biogeográficas.

EL EFECTO PENÍNSULA Y LA HIPÓTESIS DE LOS "CENTROS DE ABUNDANCIA"

Otro de los fenómenos postulados para explicar la escasa riqueza de especies en la península Ibérica es el "efecto península". Esta hipótesis biogeográfica postula una disminución en la riqueza de especies desde el istmo de una masa terrestre hacia el extremo de la península, consecuencia de la disminución de la tasa de inmigración y el aumento en las probabilidades de extinción con la distancia al istmo (p.e., Simpson, 1964; Taylor & Regal, 1978; Busack & Hedges, 1984; Means & Simberloff, 1987). No obstante, este fenómeno biogeográfico puede confundirse con la definición del área de distribución de las especies, en especial con la delimitación de los bordes de distribución, de manera que la abundancia disminuya desde los centros geográficos de distribución hacia los límites de los mismos por motivos puramente autoecológicos asociados con la disponibilidad de sus recursos clave o

sus tolerancias fisiológicas (Brown, 1984; Sagarin & Gaines, 2002 y referencias allí dadas).

Tellería & Santos (1993, 1994) encuentran que la densidad de algunas especies de Passeriformes norteñas o con amplia distribución en el Paleártico disminuye con la distancia al centro-norte de la península (frontera política entre España y Francia). Por otro lado, también encuentran que en algunas especies mediterráneas su abundancia disminuye hacia el norte de la península Ibérica (2 de 11 especies). Los resultados de nuestro trabajo confirman los aportados por estos autores, pero amplían la magnitud del efecto. La frecuencia de ocupación de cuadrículas UTM de 10x10 km se asoció positiva y significativamente con la latitud en 32 de las 65 especies con amplia distribución Holártica, Paleártica o Europea que encuentran su límite meridional de distribución en el suroeste del Paleártico Occidental (aparición entre las cinco primeras ramificaciones de los árboles de regresión de la Tabla 1). Dentro de las especies que tienen una amplia distribución en África, o que se distribuyen principalmente por la cuenca Mediterránea, hay 11 sobre un total de 18 en las que su frecuencia de aparición disminuye al ascender en latitud. Por otro lado, los resultados de la variación de la riqueza geográfica de especies para distintos grupos biogeográficos (Figuras 3 a 5) manifiestan un escaso papel de la latitud determinando el número de especies en Iberia, lo cual no es consistente teniendo en cuenta un marcado efecto península (i.e., menor número de especies hacia el extremo meridional en este caso). Más aun, la riqueza de especies de los grupos 'Africano' y Mediterráneo se asoció negativa y fortísimamente con la latitud ($p < 0,001$ en varios criterios de regresión-ramificación), indicando mayores números de especies en el sur de la península Ibérica.

Por tanto, los resultados de este trabajo descartan o minimizan el efecto península explicando la distribución de las especies en Iberia, y apoyan la hipótesis de centros de abundancia y disminución hacia la periferia, a pesar de lo controvertido de este fenómeno (Sagarin & Gaines, 2002). El efecto península podría ser en Iberia un subproducto de la covariación entre la latitud-longitud (NE-SO), la altitud y las variables climatológicas que determinan la distribución de tipos de bosques y otros aspectos relacionados con la tolerancia a factores abióticos y la productividad ambiental. Es más, este fenómeno no tendría mucho sentido con grupos de organismos que no tienen limitada su dispersión espacial, como es el caso de las aves, ya que son voladoras y muchas especies son migran-

tes transaharianas que en su viaje de vuelta a las zonas de reproducción primeramente pasan por el extremo meridional de la península Ibérica. Así, el porcentaje de especies que está afectado positivamente por la latitud sería esperable que fuese mayor en las especies sedentarias que en las migrantes dentro de los grupos biogeográficos Holártico, Paleártico y Europeos *s.l.*. Los resultados de este trabajo, sin embargo, no apoyan esta predicción: en el 10% de las especies sedentarias hubo un efecto positivo de la latitud, mientras que en las migrantes la latitud influyó positivamente sobre el 12,5% de las especies.

Estos resultados son también consistentes con los obtenidos por Busack & Hedges (1984) para reptiles en cuatro regiones (Yucatán, Ibérica, Florida y California), para las que no pudieron apoyar el efecto península. En el caso de la península Ibérica encontraron una disminución de la riqueza de especies conforme se ascendía en latitud (mayor proximidad al istmo). Sin embargo, sí se observa el patrón de disminución de densidad y riqueza de especies conforme nos alejamos del istmo de la Península Ibérica al considerar organismos con baja capacidad de dispersión como las mariposas (Martín & Gurra, 1990), siendo las especies de patrón biogeográfico europeo las que mostraban principalmente esta tendencia. Por el contrario, la diversidad de mariposas de la subfamilia Anthocharinae, de origen fundamentalmente africano, se correlacionaba negativamente con la latitud. Este contraste de resultados apoyan la idea de que para muchos organismos de locomoción limitada la historia paleoclimática y geotectónica puede ser el factor más importante a la hora de explicar los patrones actuales de distribución (Busack & Hedges, 1984).

Por otro lado, la particular situación de la península Ibérica en el suroeste del Paleártico Occidental, en la transición bioclimática entre biomas templados y tropicales, plantea un escenario ecológico y biogeográfico proclive a la aparición de efectos confundidos. Esto es, en Iberia sería esperable que se diese el efecto península por su configuración y posición geográfica (menos riqueza de especies hacia el extremo de la misma), pero también sería esperable este fenómeno con las especies de amplia distribución en el Paleártico Occidental debido a que en este espacio geográfico, independientemente de su configuración como península, se establecen los límites meridionales de distribución de muchas especies (efecto 'borde de distribución'). Para complicar más las cosas, en el espacio geográfico definido por Iberia hay fuertes cambios

ambientales de vegetación y climatología (gradiente de húmedo-fresco en el norte a seco-cálido en el sur), con lo cual los efectos 'península' y borde de 'distribución' pueden confundirse con meras respuestas con bases autoecológicas considerando los requerimientos ambientales de las especies. Sólo contemplando simultáneamente estos tres fenómenos con un numeroso grupo de especies será posible discernir entre estos fenómenos sin las limitaciones derivadas de los efectos confundidos en los estudios previamente realizados (Carrascal *et al.*, en preparación).

DETERMINANTES CLIMATOLÓGICOS DE LA DISTRIBUCIÓN DE GRUPOS BIOGEOGRÁFICOS

La variable que más afecta a las especies con amplia distribución en Europa y el Paleártico (grupos biogeográficos Holártico, Paleártico, Euroturquestano y Europeo) es el número de días despejados al año (es decir, número de días con situación anticiclónica). Esta variable es una medida sintética de la intensidad de radiación solar, y por tanto, elevadas temperaturas y bajos niveles de precipitación. Esto es, se asocia directamente con el estrés térmico e hídrico. Los niveles críticos de días de insolación que introducen un fuerte cambio en las frecuencias de aparición de las especies en España oscilan alrededor de los 210 días (55-60% del año). Por encima de estos valores, la frecuencia de aparición de las especies en bloques UTM 10x10 km es aproximadamente la mitad que en las áreas por debajo de este nivel de insolación (ver Figuras 3 y 4). Aunque con menor magnitud de efecto, la insolación también aparece como determinante de la distribución de las especies de los grupos 'Africano' y Mediterráneo: en las áreas con más de 225-230 días despejados al año, la riqueza de especies de estos dos grupos biogeográficos disminuye considerablemente (ver Figura 5).

La base ecológica de este fortísimo efecto a escala biogeográfica posiblemente radique en procesos asociados con la productividad ambiental o en el estrés hídrico que sufren las aves durante la reproducción. Así, la precipitación es el principal determinante de la productividad primaria en la región Mediterránea (Mooney & Kummerow, 1981) y parece existir una estrecha relación entre la humedad y la abundancia de aves a través de la productividad ambiental en formaciones arboladas (p.e., Smith, 1977; Kendeigh & Fawyer, 1981; Welsh & Loughheed, 1996; Ahumada, 2001; Van-Wilgenburg *et al.*, 2001). Por otro lado, el final de primavera y verano en la península Ibérica coinciden con un periodo de considerable déficit de

humedad, que puede afectar al balance hídrico fisiológico de muchas especies (Marder *et al.*, 1989; Walsberg, 1983), hasta el punto de que esta limitación se ha señalado como la principal causa asociada con la supervivencia de las poblaciones de aves en ecosistemas mediterráneos (Blondel, 1990; Tellería & Santos, 1993).

A pesar del importante papel de la temperatura y humedad sobre la variación geográfica en la densidad de la avifauna forestal de España, identificado por Tellería y Santos (1994), ambas variables han entrado en muy pocas ocasiones en los modelos de regresión de las especies, absorbiendo, además, poca devianza. Este hecho puede venir determinado por el carácter sintético de la variable que cuantifica el número de días despejados al año (situaciones anticiclónicas), que integra las variaciones geográficas tanto de la precipitación como de la humedad, y que no fue utilizada por aquellos autores. Por otro lado, los árboles de regresión indican que los efectos de la temperatura y precipitación no pueden ser generalizados para cada grupo biogeográfico.

Así, la precipitación influye negativamente, y de modo marcado, sobre la riqueza de especies Mediterráneas en latitudes peninsulares por encima de los 42°. En el grupo de aves 'Africanas', el número de especies por 100 km² también se relaciona negativamente con la precipitación, pero afectando en esta ocasión a casi toda Iberia (por debajo de los 42°40' de latitud). En el caso de las aves Europeas, la precipitación afecta positivamente a la riqueza de especies, pero muy marginalmente y sólo en las áreas peninsulares con una insolación inferior a 208 días al año y con menor presencia de cursos fluviales. Sin embargo, en el grupo de las especies Euroturquestanas, la pluviosidad tiene un efecto negativo, incluso dentro de los sectores peninsulares con menor insolación (menos de 213 días despejados al año).

El efecto de la temperatura, aunque muy destacado en los análisis de Tellería & Santos (1994), desempeña un papel muy limitado en los análisis de este trabajo. Sólo en la riqueza de especies Mediterráneas la temperatura media anual tiene un efecto positivo, aunque acotado a un subconjunto muy especial de características ambientales de la península Ibérica. El escaso papel de la temperatura observado en este trabajo a escala de distribución geográfica es consistente con las pocas evidencias observadas en Europa en relación con el estrés térmico y aspectos fisiológicos y de éxito reproductivo durante primavera-verano. Así, Thomas *et al.* (2001) no encuentran que la mayor

temperatura que sufre una población insular de *Parus caeruleus* que habita una localidad muy cálida de Córcega afecte a un marcado incremento en el balance hídrico (pérdida de agua por evaporación) de pollos y adultos reproductores, o que introduzca cambios fisiológicos como manifestación de adaptaciones locales a condiciones muy térmicas. Por otro lado, Eeva *et al.* (2002) no encuentran en el límite septentrional de distribución de *Ficedula hypoleuca* que los cambios de temperatura entre una localidad templada (61° N) y otra subártica (69° N) afecten a parámetros de éxito reproductivo, aunque las poblaciones septentrionales soportaban mejor las olas de frío durante la reproducción que las meridionales.

Estos patrones del efecto de la climatología, a través del efecto sintético de la insolación como variable integradora de la precipitación y temperatura, deben hundir sus raíces en las condiciones ambientales que las especies analizadas encuentran en todo su rango de distribución. Los biomas forestales de Eurasia, donde se centra la distribución de las especies Europeas y Paleárticas-Holárticas y donde ha ocurrido la evolución y radiación adaptativa de estas aves (Blondel & Mourer-Chauviré, 1998), ocupan extensas áreas con elevados regímenes de precipitación y donde las temperaturas no son extremas durante la primavera y el verano. La península Ibérica constituye un escenario geográfico y bioclimático donde ocurre la transición entre biomas euro-siberianos húmedos-frescos y los tropicales más áridos, y donde se establecen los límites de distribución (Hagemeijer & Blair, 1997), o disminuyen muy marcadamente las densidades (Tellería & Santos, 1993; Díaz *et al.*, 1996; Tellería *et al.*, 1999) de muchas de estas especies. Por tanto, el patrón obtenido no hace más que refrendar a escala regional, los patrones de distribución y asociación con grandes rasgos climatológicos a escala continental.

Las repercusiones biogeográficas de los cambios climáticos pasados, han debido ser muy importantes sobre las especies de aves forestales de la península Ibérica, si se tiene en cuenta el importante papel que tiene la variable sintética 'días de insolación' sobre la distribución de las especies (ver Hughes, 2000; McCarty, 2001; Walther *et al.*, 2002 para una revisión de los efectos del cambio climático sobre la distribución de especies).

Según la acumulación de datos climatológicos obtenidos directamente a través de registros oficiales o particulares (algo más de dos siglos, ver Martín, 2000), y los obtenidos indirectamente a través del estudio estratigráfico, paleontológico, etc (De Torres, 2000; Houghton, 2001), en el

hemisferio norte en general, y la península Ibérica en particular, se vivió una época de temperaturas suaves y abundantes precipitaciones en la Alta Edad Media (siglos X-XIV), seguido de una mini-glaciación (episodio Neoboreal en los siglos XV-XVI principalmente). Además, se registra un patente incremento en la temperatura a partir del año 1975 para todo el hemisferio norte (incluida la península Ibérica) que se mantiene hasta nuestros días (Font, 1988; Houghton, 2001), aunque con fortísimas oscilaciones interanuales (Laboratorio de Teledetección, INIA).

Considerando estos datos de variación climática en la península Ibérica y los resultados aportados por este trabajo podemos postular que las distribuciones de las especies de los diferentes grupos biogeográficos no han debido permanecer constantes en los últimos 6 siglos, retrayéndose las áreas de distribución de las especies Holárticas, Paleárticas y Europeas hacia las localidades más húmedas, septentrionales y/o montañosas de Iberia, y expandiéndose hacia el norte y el oeste las especies Mediterráneas y ampliamente extendidas en África durante los períodos de sequía. Además, puede postularse que los períodos de sequía extrema del pasado, y la tendencia actual de calentamiento global (Stott *et al.*, 2000), han afectado y afectarán de modo muy distinto a las especies de aves forestales y de medios arbolados en diferentes áreas de la península Ibérica. Estos cambios afectarán negativamente, sobre todo, a la región Mediterránea donde el aumento de la temperatura y la disminución de las precipitaciones incrementarán el estrés hídrico y disminuirán la ya reducida productividad durante la estación reproductora. Por otro lado, promoverán la expansión hacia el norte de Iberia de especies de los grupos Mediterráneo y Africano (véase, por ejemplo, el caso de *Sylvia melanocephala*; Martí & Del Moral, 2003) y el enrarecimiento de las poblaciones de especies de los grupos Europeos y Holárticos-Paleárticos de las regiones más septentrionales y de clima húmedo y templado-frío.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo se enmarca dentro del contexto de una invitación efectuada por la Sociedad Española de Ornitología para analizar los patrones biogeográficos y de biodiversidad de la avifauna española a partir de los datos obtenidos en el Atlas de las Aves de España (Martí & Del Moral, 2003). Gracias al enorme esfuerzo de numerosos ornitólogos españoles anónimos este trabajo ha sido posible. Nuestro más sincero agradecimiento a todos ellos. Juan Carlos del Moral (SEO) nos puso

toda serie de facilidades para trabajar con estos datos. Jorge Lobo nos ayudó con la obtención de variables ambientales a partir de las bases de datos de Sistemas de Información Geográfica. Juanjo Sanz nos proporcionó literatura científica potencialmente interesante. José M. Rey Benayas revisó una versión previa del manuscrito apuntando sustanciales mejoras. Este trabajo es una contribución al proyecto BOS2000-0993 del Ministerio de Ciencia y Tecnología.

Referencias

- AHUMADA, J. A., 2001. Comparison of the reproductive biology of two Neotropical wrens in an unpredictable environment in northeastern Colombia. *Auk*, 118: 191-210.
- A.M.A. - SEO/BIRDLIFE. 1994. *Atlas de las aves nidificantes en Madrid*. Comunidad de Madrid. Madrid. 221 pp.
- BENITO, M., 2002. *Potencialidad del elemento relicto paleotropical lauroide en la Península Ibérica. Aproximación mediante redes neuronales en un entorno SIG*. Departamento de Biología, Universidad Autónoma de Madrid.
- BERNIS, F., 1954. An ecological view of spanish avifauna with reference to the nordic and alpine birds. *Acta XI Congressus Internationalis Ornithologici*, Basel: 147-423.
- BLONDEL, J., 1978. L' avifaune du Mont-Ventoux, essai de synthèse biogéographique et écologique. *Terre et Vie*, 32(Supl. 1): 111-145.
- BLONDEL, J., 1990a. Biogeography and history of forest bird faunas in the Mediterranean zone. In: Allen Keast (ed). *Biogeography and ecology of forest bird communities*. SPB Academic Publishing bv. The Hague: 95-107.
- BLONDEL, J., 1990b. Long term studies on bird communities and populations mainland and island Mediterranean forests. In: Allen Keast (ed). *Biogeography and ecology of forest bird communities*. SPB Academic Publishing bv. The Hague: 95-107.
- BLONDEL, J., CHEESEL, D. & FROCHOT, B., 1988. Bird species impoverishment, niche expansion and density inflation in Mediterranean island habitats. *Ecology*, 69: 1899-1917.
- BLONDEL, J. & FARRÉ, H., 1988. The convergent trajectories of bird communities along ecological successions in European forests. *Oecologia (Berl.)*, 75: 83-93.
- BLONDEL, J. & MOURER-CHAUVIRÉ, C., 1998. Evolution and history of the western Palearctic avifauna. *TREE*, 13: 488-492.
- BOLÓS, O. DE, 1985. Le territoire subméditerranéen et le territoire carpatano-atlantique dans la Péninsule Ibérique. *Botanica Helvetica*, 95: 3-17.

- BROWN, J. H., 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *American Naturalist*, 124: 255-279.
- BUSACK, S. & HEDGES, B., 1984. Is the peninsular effect a red herring?. *The American Naturalist*, 123: 266-275.
- CARRASCAL, L.M. & LOBO, J., 2003. Respuestas a viejas preguntas con nuevos datos: estudio de los patrones de distribución de la avifauna española y su aplicación en conservación. In: Martí, R y Del Moral, J.C. 2003. *Atlas de las aves nificantes de España*. Sociedad Española de Ornitología. Madrid: 651-668.
- CARRASCAL, L.M., & LOBO, J., en preparación. Avian biodiversity and ornitogeographical regions in the Iberian peninsula.
- CARRASCAL, L.M., DÍAZ, L. & LOBO, J. en preparación. Relative abundance towards the border of the distribution range. Test of the peninsula effect and the 'abundant centre' distribution hypothesis with south-western Palearctic woodland birds.
- COSTA, M., MORLA, C., & SÁINZ, H. (eds.), 1998. *Los bosques ibéricos. Una interpretación geobotánica*. Geoplaneta. Barcelona. 597 pp.
- COVAS, R. & BLONDEL, J., 1997. Biogeography and history of the mediterranean bird fauna. *IBIS*, 140: 395-407.
- DE'ATH, G. & FABRICIUS, K., 2000. Classification and regression trees: a powerful yet simple technique for ecological data analysis. *Ecology*, 81: 3198-3192.
- DE TORRES, T., 2000. El clima del pasado: una perspectiva paleoclimática. In: *El Campo de las ciencias y las artes*. Servicio de estudios BBVA, nº 137. Madrid: 5-25.
- DÍAZ, M., ASENSIO, B. & TELLERÍA, J.L., 1996. *Aves Ibéricas. Vol I. No paseriformes*. J.M. Reyero editor. Madrid. 303 pp.
- DOADRIO, I., 1988. Delimitation of areas in the Iberian Peninsula on the basis of freshwater fishes. *Bonner Zoologische Beiträge*, 39: 113-128.
- EEVA, T., LEHIKONEN, E., RÖNKÄ, M., LUMMAA, V.M. & CURRIE, D., 2002. Different responses to cold weather in two pied flycatcher populations. *Ecography*, 25: 705-713.
- EMLÉN, J.T., DE JONG, M.J., JAEGER, M.J., MOERMOND, T.C., RUSTELHOLZ, K.A. & WHITE, R.P., 1986. Density trends and range boundary constraints of forest bird along a latitudinal gradient. *Auk*, 103: 791-803.
- FONT, I., 1988. *Historia del clima de España. Cambios climáticos y sus causas*. Instituto Nacional de Meteorología. Madrid. XX pp.
- HAGEMEIJER, W. & BLAIR, M., 1997. *The EBCC Atlas of European Breeding Birds. Their distribution and abundance*. T & A D Poyser. London. 903 pp.
- HAILA, Y. & JÄVINEN, O., 1990. Northern conifer forests and their bird species assemblages. In: Allen Keast (ed). *Biogeography and ecology of forest bird communities*. SPB Academic Publishing bv. The Hague: 61-85.
- HASTIE, T. J. & TIBSHIRANI, R.J., 1990. *Generalized additive models. Monographs of statistics and applied probability*. 43. Chapman & Hall. Bury St. Edmunds. 335 pp.
- HINO, T., 1990. Palearctic deciduous forests and their bird communities: comparisons between East Asia and West-Central Europe. In: Allen Keast (ed). *Biogeography and ecology of forest bird communities*. SPB Academic Publishing bv, The Hague: 87-94.
- HOUGHTON, J. T., DING, Y., GRIGGS, D. J., NOGUER, M., VAN DER LINDEN P. J., & XIAOSU, D. (eds.), 2001. *Climate Change 2001: The Scientific Basis*. Cambridge University Press. Cambridge. 944 pp.
- HUGHES, L., 2000. Biological consequences of global warming: is the signal already. *TREE*, 15: 56-61.
- MARDER, J., ARIELI, Y. & BEN-ASHER, J., 1989. Defense strategies against environmental heat stress in birds. *Israel Journal of Zoology*, 36: 61-75.
- MÁRQUEZ, A. L., REAL, R. & VARGAS, J. M., 2001. Methods for comparison of biotic regionalizations: the case of pteridophytes in the Iberian Peninsula. *Ecography*, 24: 659-670.
- MÁRQUEZ, A. L., REAL, R., VARGAS, J. M. & SALVO, A. E., 1997. On identifying common distribution patterns and their causal factors: a probabilistic method applied to pteridophytes in the Iberian Peninsula. *Journal of Biogeography*, 24: 613-631.
- MARTÍ, R. & DEL MORAL, J. C. (eds.), 2003. *Atlas de las Aves Reproductoras de España*. Dirección General de la Conservación de la Naturaleza-Sociedad Española de Ornitología. Madrid. 733 pp.
- MARTÍN, J. & BARRIENDOS, M., 2000. El clima del pasado: la perspectiva histórica. In: *El Campo de las ciencias y las artes*. Servicio de estudios BBVA, nº 137. Madrid: 49-68.
- MARTÍN, J. & GURREA, P., 1990. The peninsular effect in iberian butterflies (Lepidoptera: Papilionidea and Hesperioidea). *Journal of Biogeography*, 17: 85-96.
- MCCARTY, J., 2001. Ecological consequences of recent climate change. *Conservation Biology*, 15: 320-331.
- MÖNKKÖNEN, M., 1994. Diversity patterns in Palearctic and Nearctic forest bird assemblages. *Journal of Biogeography*, 21: 183-195.
- MÖNKKÖNEN, M. & VIRO, P., 1997. Taxonomic diversity of the terrestrial bird and mammal fauna in temperate and boreal biomes of the northern hemisphere. *Journal of Biogeography*, 24: 603-612.
- MOONEY, H. A. & KUMMEROW, J. 1981. Phenological development of plants in Mediterranean-climate regions. In: F. D. Castri, D. W. Goodall & R. L. Specht (eds.). *Ecosystems of the World II. Mediterranean type shrublands*. Elsevier. Amsterdam: 303-307.

- POLO, V. & CARRASCAL, L. M., 1999. Shaping the body mass distribution of passeriformes: habitat use and body mass are evolutionary and ecologically related. *Journal of Animal Ecology*, 68: 324-337.
- PRONDON, R., THIBAUT, J. & DEJAIFVE, P., 2002. Expansion vs. Compression of bird altitudinal ranges on a mediterranean island. *Ecology*, 83: 1294-1306.
- PUENTE, A. I., ALTONAGA, K., PRIETO, C. E. & RALLO, A., 1998. Delimitation of biogeographical areas in the Iberian Peninsula on the basis of Helicoidea species (Pulmonata: Stylommatophora). *Global Ecology and Biogeography Letters*, 7: 97-113.
- RAMÍREZ, A. & TELLERÍA, J. L., 2003. Efectos geográficos y ambientales sobre la distribución de las aves forestales ibéricas. *Graellsia*, 59(2-3): 219-231.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S., 1987. *Mapa de series de vegetación de España 1: 400.000 y memoria*. I.C.O.N.A., Madrid. 29 mapas.
- SAGARIN, R. D. & GAINES, S. D., 2002. The 'abundant centre' distribution: to what extent is it a biogeographical rule? *Ecology Letters*, 5: 137-147.
- SALOMON, M., VOISIN, J. & BRIED, J., 2003. On the taxonomic status and denomination of the Iberian Chiffchaffs. *Ibis*, 145: 87-97.
- SIMPSON, G. G., 1964. Species density of North American recent mammals. *Systematic Zoology*, 13: 57-73.
- STATSOFT, 1999. *STATISTICA for Windows* [Computer program manual]. StatSoft Inc.
- STOTT, P. A., TETT, S. F. B., JONES, G. S., ALLEN, M. R., MITCHELL, J. F. B. & JENKINS, G. J., 2000. External control of 20th century temperature by natural and anthropogenic forcings. *Science*, 290: 2133-2137.
- TAYLOR, R. J. & REGAL, P. J., 1978. The peninsular effect on species diversity and the biogeography of Baja California. *American Naturalist*, 112: 583-593.
- TELLERÍA, J. L., ASENSIO, B. & DÍAZ, M., 1999. *Aves Ibéricas. Vol II. Paseriformes*. J.M. Reyero editor. Madrid. 232 pp.
- TELLERÍA, J. L. & 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. & SANTOS, T., 1994. Factors involved in the distribution of forest birds in the Iberian Peninsula. *Bird Study*, 41: 161-169.
- THOMAS, D., BLONDEL, J. & PERRET, P., 2001. Physiological ecology of mediterranean Blue Tits (*Parus caeruleus*). I. A test for inter-population differences in nesting metabolic rate and thermal conductance as a response to hot climates. *Zoology*, 104: 33-40.
- VAN-WILGENBURG, S. L., MAZEROLLE, D. F. & HOBSON, K. A., 2001. Patterns of arthropod abundance, vegetation, and microclimate at boreal forest edge and interior in two landscapes: implications for forest birds. *Ecoscience*, 8: 454-461.
- VARGAS, J. M., REAL, R. & GUERRERO, J. C., 1998. Biogeographical regions of the Iberian peninsula based on freshwater fish and amphibian distributions. *Ecography*, 21: 371-382.
- VOOUS, K., 1960. *Atlas of European Birds*. Amsterdam : Nelson. 284 pp.
- WALTHER, G.-R., POST, E., CONVEY, P., MENZEL, A., PARMESANK, C., BEEBEE, T. J. C., FROMENTIN, J.-M., HOEGH-GULDBERG, O. & BAIRLEIN, F., 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416: 389-395.
- WELSH, D.A. & LOUGHEED, S. C., 1996. Relationships of bird community structure and species distributions to two environmental gradients in the northern boreal forest. *Ecography*, 19: 194-208.

Apéndice 1.— Características medias de los bloques UTM de 50x50 km ocupados por cada especie (los valores son medias ponderadas por el número de cuadrículas UTM 10x10 km ocupadas dentro de cada bloque UTM de 50x50 km) y del total de bloques utilizados en la península Ibérica (PROMEDIO ESPAÑA; 194 bloques). Valores de diferencia entre especies y el promedio de España superiores al 20% o inferiores al -20% proporcionan resultados significativos ($p < 0,01$; los valores de p varían dependiendo del tamaño muestral -número de bloques UTM 50x50 km ocupados- de cada especie).

Appendix 1.— Weighted averages of variables in UTM blocks of 50x50 km occupied by each species (the values are averages weighted by the number of UTM squares of 10x10 km occupied within each UTM block of 50x50 km), and average of the 196 blocks used in the analyses (Promedio España). Differences between species' averages and the average of the whole sample of Spanish 50x50 km blocks higher than 20% or lower than -20% provide significant results ($p < 0,01$; p values vary depending on the sample size of each species -number of UTM blocks of 50x50 km occupied-).

	Categ.	Longitud	Latitud	Altitud	Rango altitudinal	mm año	T anual	Días sol	% Cultivos arbolados	% matorrales arbolados	% bosques planifolios	% bosques coníferas	km ríos
<i>Accipiter gentilis</i>	H	-3.7	40.9	776	1211	780	13.3	200	14.0	5.0	8.0	7.0	505
<i>Accipiter nisus</i>	P	-3.5	41.0	762	1271	802	13.3	198	15.0	5.0	8.0	7.0	492
<i>Aegithalos caedatus</i>	P	-3.4	40.8	741	1185	761	13.4	202	15.0	5.0	7.0	7.0	477
<i>Aegolius funereus</i>	H	1.0	42.5	1573	2496	1092	8.7	186	2.0	7.0	8.0	16.0	615
<i>Aegypius monachus</i>	MTI	-5.3	39.3	635	981	597	13.8	224	17.0	6.0	7.0	4.0	517
<i>Anthus trivialis</i>	ET	-4.4	42.6	812	1297	930	13.4	180	12.0	5.0	11.0	6.0	604
<i>Aquila adalberti</i>	P	-4.9	39.1	583	881	594	13.9	225	17.0	6.0	5.0	4.0	469
<i>Asio otus</i>	H	-3.0	40.8	755	1002	655	13.2	205	14.0	5.0	5.0	5.0	461
<i>Buteo buteo</i>	P	-3.9	40.8	714	1100	755	13.5	203	15.0	5.0	7.0	6.0	490
<i>Caprimulgus europaeus</i>	P	-3.4	41.6	737	1202	827	13.5	193	14.0	5.0	8.0	7.0	505
<i>Caprimulgus ruficollis</i>	M	-3.6	39.0	571	965	608	14.1	221	21.0	4.0	4.0	5.0	413
<i>Carduelis carduelis</i>	ET	-3.5	40.4	692	1091	707	13.6	207	17.0	5.0	6.0	6.0	461
<i>Carduelis chloris</i>	ET	-3.5	40.4	679	1090	717	13.7	206	17.0	5.0	6.0	6.0	459
<i>Carduelis spinus</i>	P	-2.4	42.1	976	1663	887	12.2	186	10.0	5.0	10.0	11.0	573
<i>Certhia brachyactyla</i>	E	-3.6	40.7	727	1164	750	13.4	204	16.0	5.0	7.0	6.0	489
<i>Certhia familiaris</i>	H	-2.8	42.8	1161	2072	921	11.7	181	6.0	4.0	14.0	7.0	653
<i>Cettia cetti</i>	TM	-3.4	40.5	704	1078	699	13.5	207	16.0	5.0	6.0	6.0	475
<i>Ciconia nigra</i>	P	-5.8	39.4	564	853	640	14.2	224	19.0	5.0	7.0	3.0	506
<i>Circus gallicus</i>	LA	-3.4	40.4	718	1205	726	13.4	207	16.0	5.0	7.0	7.0	489
<i>Clamator glandarius</i>	ETI	-3.3	39.9	694	949	631	13.3	215	18.0	5.0	4.0	5.0	410
<i>Coccothraustes coccothraustes</i>	P	-4.3	39.8	740	1101	663	13.3	214	16.0	5.0	6.0	5.0	510
<i>Columba oenas</i>	ET	-2.4	41.0	773	1005	640	13.2	205	15.0	6.0	5.0	7.0	439
<i>Columba palumbus</i>	ET	-3.6	40.5	715	1098	724	13.4	206	16.0	5.0	6.0	6.0	460
<i>Corvus corone</i>	P	-3.4	41.5	808	1151	784	12.9	196	13.0	6.0	7.0	7.0	481
<i>Cyanopica cyana</i>	P	-5.1	39.5	629	837	617	14.1	221	17.0	5.0	6.0	4.0	490
<i>Dendrocopos leucotos</i>	P	-1.3	43.0	784	1791	775	12.4	167	5.0	3.0	25.0	7.0	473
<i>Dendrocopos major</i>	P	-3.8	41.1	767	1164	782	13.3	200	14.0	5.0	8.0	7.0	513
<i>Dendrocopos medius</i>	E	-3.9	42.9	995	1859	790	12.2	177	7.0	3.0	15.0	4.0	717
<i>Dendrocopos minor</i>	P	-3.6	41.7	653	1244	828	13.8	192	13.0	3.0	11.0	6.0	558
<i>Dryocopus martius</i>	P	-1.6	42.7	1161	2177	977	11.1	181	6.0	5.0	12.0	10.0	622
<i>Elanus caeruleus</i>	P	-5.4	39.8	585	795	694	13.9	220	18.0	4.0	6.0	3.0	448
<i>Emberiza cia</i>	P	-3.5	40.7	776	1253	770	13.2	202	15.0	6.0	7.0	7.0	488
<i>Emberiza cirius</i>	M	-3.3	40.9	733	1174	750	13.4	202	16.0	5.0	7.0	7.0	475
<i>Erethacus rubecula</i>	E	-3.6	41.2	789	1253	812	13.2	197	13.0	5.0	8.0	7.0	514
<i>Falco subbuteo</i>	P	-3.4	41.5	735	1076	764	13.5	196	14.0	5.0	8.0	6.0	494
<i>Ficedula hypoleuca</i>	E	-3.4	40.9	891	1303	695	12.7	202	12.0	5.0	8.0	7.0	533
<i>Fringilla coelebs</i>	E	-3.8	40.6	736	1133	745	13.3	205	15.0	5.0	7.0	6.0	482

	Categ.	Longitud	Latitud	Altitud	Rango altitudinal	mm año	T anual	Días sol	% Cultivos arbolados	% matorrales arbolados	% bosques planifolios	% bosques coníferas	km ríos
<i>Garrulus glandarius</i>	P	-3.6	40.8	749	1235	788	13.4	201	15.0	6.0	8.0	7.0	496
<i>Hieracetus pennatus</i>	TM	-4.0	40.4	754	1081	702	13.2	209	14.0	5.0	7.0	6.0	505
<i>Hippolais polyglotta</i>	M	-3.6	40.6	697	1092	730	13.6	205	16.0	5.0	6.0	6.0	478
<i>Jynx torquilla</i>	P	-2.6	41.1	771	1237	726	13.4	199	15.0	5.0	7.0	7.0	518
<i>Lanius senator</i>	M	-3.6	39.7	689	1018	639	13.5	216	18.0	5.0	5.0	5.0	446
<i>Loxia curvirostra</i>	H	-1.8	40.2	876	1462	720	12.5	207	14.0	6.0	5.0	10.0	450
<i>Lullula arborea</i>	E	-3.5	40.5	762	1101	708	13.2	207	15.0	5.0	6.0	6.0	477
<i>Luscinia megarhynchos</i>	E	-3.3	40.2	722	1096	676	13.4	210	16.0	5.0	5.0	6.0	464
<i>Milvus milvus</i>	E	-4.5	40.9	690	963	712	13.5	205	15.0	4.0	7.0	5.0	512
<i>Muscicapa striata</i>	ET	-2.4	40.1	671	1290	699	13.7	208	18.0	5.0	5.0	7.0	453
<i>Oriolus oriolus</i>	AM	-3.4	40.4	709	1070	694	13.4	209	16.0	5.0	6.0	6.0	458
<i>Otus scops</i>	AM	-3.1	40.2	698	1081	676	13.5	210	17.0	5.0	5.0	6.0	447
<i>Parus ater</i>	P	-3.2	41.2	800	1358	830	13.1	196	14.0	6.0	8.0	8.0	494
<i>Parus caeruleus</i>	E	-3.8	40.6	722	1129	748	13.4	205	16.0	5.0	7.0	6.0	490
<i>Parus cristatus</i>	E	-3.2	40.9	754	1277	789	13.3	201	15.0	6.0	8.0	8.0	492
<i>Parus major</i>	P	-3.6	40.5	697	1116	728	13.5	206	17.0	5.0	6.0	6.0	467
<i>Parus palustris</i>	P	-2.7	42.8	892	1766	948	12.8	174	8.0	4.0	15.0	8.0	652
<i>Passer montanus</i>	P	-3.2	40.8	716	984	693	13.5	205	15.0	5.0	6.0	6.0	441
<i>Pernis apivorus</i>	E	-4.0	42.3	834	1495	947	13.2	184	12.0	5.0	12.0	7.0	589
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	E	-4.2	41.6	853	1306	805	13.0	193	11.0	5.0	10.0	6.0	602
<i>Phylloscopus bonelli</i>	E	-2.7	40.9	835	1254	725	12.9	203	13.0	5.0	6.0	8.0	492
<i>Phylloscopus brehmii</i>	M	-5.6	41.9	640	1148	977	14.0	185	16.0	5.0	11.0	5.0	532
<i>Phylloscopus collybita</i>	P	-2.9	41.9	859	1363	812	13.0	191	11.0	5.0	9.0	8.0	561
<i>Phylloscopus sibilatrix</i>	E	-3.0	42.9	1091	2337	750	11.6	181	5.0	5.0	17.0	6.0	596
<i>Pica pica</i>	P	-3.4	40.8	728	1090	727	13.3	204	16.0	5.0	6.0	6.0	454
<i>Picus viridis</i>	E	-3.4	40.7	730	1140	734	13.4	204	16.0	5.0	6.0	6.0	467
<i>Prunella modularis</i>	E	-4.4	42.4	838	1465	985	13.0	181	12.0	6.0	11.0	7.0	577
<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	P	-4.4	42.8	777	1503	1055	13.4	174	13.0	5.0	13.0	7.0	599
<i>Regulus ignicapillus</i>	E	-3.3	41.5	789	1329	839	13.3	193	13.0	6.0	9.0	8.0	516
<i>Regulus regulus</i>	P	-2.9	42.4	1144	1859	931	11.5	186	7.0	6.0	10.0	9.0	622
<i>Scolopax rusticola</i>	P	-2.8	42.5	1049	1796	904	12.0	182	7.0	5.0	12.0	8.0	653
<i>Serinus citrinella</i>	PM	-1.8	41.9	1118	1791	874	11.4	190	6.0	6.0	10.0	12.0	572
<i>Serinus serinus</i>	M	-3.6	40.4	693	1106	722	13.6	207	17.0	5.0	6.0	6.0	461
<i>Sitta europaea</i>	P	-3.9	41.0	799	1341	813	13.2	200	13.0	9.0	9.0	7.0	563
<i>Streptopelia turtur</i>	ET	-3.6	40.2	670	1052	702	13.7	209	17.0	5.0	6.0	6.0	451
<i>Strix aluco</i>	P	-3.9	40.9	704	1211	797	13.5	200	15.0	5.0	8.0	7.0	517
<i>Sylvia atricapilla</i>	E	-3.7	41.0	737	1197	785	13.4	200	15.0	5.0	8.0	6.0	499
<i>Sylvia borin</i>	E	-3.2	41.9	861	1255	793	12.9	192	11.0	5.0	9.0	7.0	542
<i>Sylvia cantillans</i>	M	-3.0	40.5	773	1074	665	13.1	209	15.0	5.0	5.0	7.0	449
<i>Sylvia hortensis</i>	M	-2.7	40.1	738	1129	638	13.5	211	16.0	5.0	5.0	6.0	447
<i>Sylvia melanocephala</i>	TM	-3.2	39.5	578	1074	658	14.0	216	20.0	5.0	5.0	5.0	418
<i>Tetrao urogallus</i>	P	-2.0	42.8	1402	2351	1108	10.1	183	5.0	6.0	9.0	9.0	625
<i>Troglodytes troglodytes</i>	H	-3.6	40.9	753	1206	778	13.3	200	15.0	5.0	7.0	7.0	497
<i>Turdus merula</i>	P	-3.6	40.4	696	1113	726	13.5	206	16.0	5.0	6.0	6.0	464
<i>Turdus philomelos</i>	E	-3.7	42.2	777	1353	912	13.5	185	13.0	5.0	11.0	7.0	545
<i>Turdus torquatus</i>	PM	-0.1	42.6	1437	2457	1047	9.3	185	3.0	6.0	10.0	13.0	613
<i>Turdus viscivorus</i>	ET	-3.4	40.7	762	1184	748	13.2	204	15.0	5.0	7.0	7.0	477
<i>Upupa epops</i>	AM	-3.4	40.1	681	1035	671	13.6	212	17.0	5.0	5.0	6.0	446
PROMEDIO ESPAÑA		-3.5	40.4	705	1106	719	13.5	207	17.8	5.0	6.0	6.0	471