

# Los cambios en el paisaje y su efecto sobre la distribución de las especies:

modelización y aplicación a la conservación de las aves de hábitats abiertos en paisajes mediterráneos

Sara Vallecillo Rodríguez



**Los cambios en el paisaje y su efecto  
sobre la distribución de las especies:**  
*modelización y aplicación a la conservación de  
las aves de hábitats abiertos en paisajes  
mediterráneos*

**TESIS DOCTORAL**

**SARA VALLECILLO RODRÍGUEZ**

**Director:**

Dr. Lluís Brotons  
*Grup d'Ecologia del Paisatge  
Àrea de Biodiversitat  
Centre Tecnològic Forestal de Catalunya*

**Tutor:**

Dr. Jose Antonio Bonet  
*Departament de Producció  
Vegetal i Ciència Forestal  
Universitat de Lleida*

**Solsona, Octubre del 2009**

**A mi Abuelina, que estaría orgullosa**

## AGRADECIMIENTOS

La realización de esta tesis ha sido posible gracias a la ayuda de muchas personas e instituciones. A todas ellas les muestro aquí mis agradecimientos:

Esta tesis se enmarca dentro del proyecto DINDIS (CGL2005-00031/BOS) subvencionado por el Ministerio de Educación y Ciencia y mi trabajo durante estos cuatro años ha sido posible gracias a la beca predoctoral FI concedida por el *Comissionat per a Universitats i Recerca* del *Departament d'Innovació, Universitats i Empresa* de la *Generalitat de Catalunya* y el Fondo Social Europeo. Además, gracias también por concederme la ayuda BE para estancias de investigación fuera de Cataluña.

A mi director de tesis Lluís Brotons, por haberme ofrecido la posibilidad de realizar la tesis en su grupo de investigación. Gracias también por haberme facilitado la realización de estancias y colaboraciones en el extranjero con la ayuda del grupo de investigación europeo GDRE “Sistemas Mediterráneo y de Montañas en un mundo cambiante”. Gracias a mi tutor de tesis José Antonio Bonet por depositar en mí la confianza como doctoranda y facilitarme los trámites y gestiones con la Universidad de Lleida.

Gracias al *Centre Tecnològic Forestal de Catalunya* por su apoyo como institución y a todos los compañeros que me han rodeado durante estos años: Magda, Elena, Dani (y los interesantes comentarios sobre las conclusiones finales), Miguel, Carol (y su genial revisión de la tesis), Miquel, Núria,...y al resto del área de *Biodiversitat*.

Gracias a todos los voluntarios que realizaron el trabajo de campo del *Atlas dels Ocells Nidificants de Catalunya*.

Especialment gràcies a Xavi, per haver estat en tot moment amb mi, tot i el mosaic heterogeni d'estats d'ànim que he patit durant la tesi. A més de pels motius personals, gràcies per les reunions parlant sobre canvis al paisatges, focs i ocells que m'han ajudat a pensar molt més clar. I gràcies pel disseny de la portada!

Gracias a Assu por haber estado codo con codo con las tesis haciendo así estos años más llevaderos. Genial tenerte como compañera de tesis, pero sobre todo como Amiga.

Gracias a Pere por contagiarme su ilusión por la ciencia y enseñarme cómo las corrientes térmicas ayudan a levantar el vuelo. A Pilar por arreglarme siempre por fuera y por dentro con ese derroche de ilusión por la vida. Gracias a todas/os los que han hecho que Solsona mole. Gracias a las niñas y todas las risas compartidas: Eva, Laura, María, Amaya, Anne y claro...el Cuco.

Y aunque fue corto pero intenso, también gracias a todo el apoyo de la gente en Brisbane: Therese, Virgilio, Jose, Tak, Marcia y Jess.

Gracias a Javi por seguir de cerca y con mucha curiosidad estos asuntos pajareros, ¡incluso en Australia! ¡Y como no! Todo gracias a mi madre y hermana que siempre han tenido toda la confianza del mundo en mí para hacer todo aquello que me proponga y a aprovechar todas las oportunidades de la vida. Ellas si que me ayudan a hacer todo posible.

**Fecha de inicio:** Enero del 2006

**Fecha de entrega:** Octubre del 2009

### **Colaboraciones durante la tesis**

- Colaboración con el Dr. Wilfried Thuiller, en el Instituto LECA-CNRS en Grenoble (Francia), dentro del marco de las actividades del grupo de investigación GDRE (Sistemas Mediterráneos y de Montaña en un Mundo Cambiante). Estancia de 1 mes (Noviembre 2006)
- Colaboración con el Dr. Patrick Osborne, en la Universidad de Southampton (Inglaterra), subvencionado por el proyecto DINDIS (CGL2005-00031/BOS). Estancia de 1 mes (Abril 2008)
- Colaboración con el Dr. Hugh Possingham, en el Centro de Ecología de la Universidad de Queensland (Australia), subvencionada por la ayuda BE (2008BE1-0009) del AGAUR (*Generalitat de Catalunya*). Estancia de 5 meses (Enero-Junio del 2009)

### **Palabras clave**

Cambios en los usos del suelo, distribución de las especies, aves de hábitats abiertos, paisaje mosaico, incendios forestales, abandono rural, modelos de distribución, heterogeneidad paisajística, dinámica paisajística, conservación de la biodiversidad

# ÍNDICE

<b>RESUMEN</b> .....	<b>3</b>
<b>ABSTRACT</b> .....	<b>4</b>
<b>RESUM</b> .....	<b>5</b>
<b>1. INTRODUCCIÓN</b> .....	<b>7</b>
PROBLEMÁTICA Y ANTECEDENTES .....	7
RETOS DE LA CONSERVACIÓN A ESCALA DE PAISAJE .....	9
EL PAISAJE MEDITERRÁNEO.....	11
LA RESPUESTA DE LAS AVES .....	14
MODELO DE ESTUDIO: CATALUÑA Y LAS AVES DE HÁBITATS ABIERTOS.....	15
<b>2. OBJETIVOS</b> .....	<b>19</b>
<b>3. ARTÍCULOS DE LA TESIS</b> .....	<b>21</b>
ARTÍCULO I .....	21
ARTÍCULO II.....	23
ARTÍCULO III.....	25
ARTÍCULO IV .....	27
<b>4. DISCUSIÓN GENERAL</b> .....	<b>29</b>
PROCESOS ESPACIALES: INFLUENCIA DEL CONTEXTO ECOLÓGICO .....	30
<i>El contexto paisajístico: procesos de selección de hábitat</i> .....	30
<i>Variación geográfica en los determinantes de la distribución de las especies</i> .....	31
PROCESOS DINÁMICOS: EL FUEGO COMO PERTURBACIÓN ECOLÓGICA .....	34
<i>Los incendios forestales en la dinámica de distribución de las aves</i> .....	35
<i>Integración de la dinámica paisajística en la conservación de las aves</i> .....	37
<i>El fuego en la gestión de la heterogeneidad paisajística</i> .....	41
IMPLICACIONES EN LOS MODELOS DE HÁBITAT.....	43
CONCLUSIÓN .....	45
<b>5. CONCLUSIONES FINALES</b> .....	<b>47</b>
<b>6. BIBLIOGRAFÍA</b> .....	<b>49</b>
<b>ANEXOS</b> .....	<b>55</b>



## Resumen

Los cambios ocurridos en el paisaje durante las últimas décadas de siglo XX han originado la degradación de numerosos hábitats afectando negativamente a la biodiversidad a una escala global. En la región mediterránea, la expansión del bosque y homogeneización del paisaje como consecuencia del abandono rural ha actuado en detrimento de las aves con preferencia por hábitats abiertos (no boscosos). Sin embargo, perturbaciones como los incendios forestales han actuado en sentido opuesto, manteniendo la disponibilidad de hábitats abiertos y la heterogeneidad paisajística (mosaico de hábitats) favorable para estas aves.

El objetivo de esta tesis ha sido la identificación de los procesos ecológicos determinantes de los cambios en la distribución de las aves de hábitats abiertos en respuesta a los cambios en los usos del suelo a escala de paisaje. Para ello se han aplicado modelos de hábitat utilizando datos del *Atlas dels Ocells Nidificants de Catalunya* y cartografía de diferentes factores ambientales (e.g. usos del suelo, topografía, clima). Además, se han utilizado los modelos de hábitat en la selección de áreas prioritarias para la conservación de las aves de hábitats abiertos minimizando la posible amenaza que los cambios en los usos del suelo puedan constituir para su persistencia. Como principal proceso de cambio se ha considerado la dinámica paisajística relacionada con el abandono rural y los incendios forestales.

Los resultados muestran que la pérdida de hábitat no siempre origina una rápida disminución de la tasa de ocupación, como ocurre en los procesos de fragmentación, sino que cada especie presentará una respuesta diferente a la pérdida de hábitat según la disponibilidad de recursos en hábitats adyacentes (contexto paisajístico). Así, la disponibilidad de hábitats arbustivos a escala de paisaje aumenta el rango potencial de hábitats utilizados por las especies, pudiendo favorecer su resiliencia a la pérdida de hábitat. Sin embargo, las especies muestran respuestas geográficamente variables debido a la heterogeneidad de las condiciones ecológicas a lo largo de su rango de distribución (i.e. hábitats adyacentes y poblaciones de aves vecinas). Esto muestra la importancia del carácter espacial de los procesos ecológicos a escala de paisaje.

Además, se ha confirmado que los incendios forestales constituyen un proceso ecológico clave en la dinámica de colonización de nuevas áreas para las aves de hábitats abiertos. Los futuros episodios de incendios pueden ser un factor determinante para mejorar las predicciones sobre los cambios en la distribución de estas especies. En este contexto, para una mayor eficiencia de las medidas de conservación a largo plazo, la selección de áreas prioritarias para la conservación se basó en, además de la actual distribución de las especies, las áreas con mayor probabilidad de mantener en el futuro la disponibilidad de hábitats abiertos mediante el fuego. De forma complementaria, la conservación de estas especies requerirá la gestión controlada mediante el fuego para mantener estadios iniciales e intermedios de la sucesión con diferente estructura en la vegetación. Esto contribuirá a mantener la heterogeneidad paisajística y favorecer, por lo tanto, la biodiversidad en los paisajes mediterráneos.

## Abstract

Landscape changes from the last decades of the 20th century are leading to important declines in habitat quality, giving rise to a negative impact on biodiversity at a global scale. In the Mediterranean region, afforestation and landscape homogenization arising as a consequence of rural land abandonment have been detrimental for bird species with preference for open-shrub habitats. However, perturbations such as wildfires have act as opposing driving forces, maintaining the availability of open habitats and the landscape heterogeneity (habitat mosaic) favouring these bird species.

The general aim of this thesis has been at identifying the ecological processes behind changes in the distribution of open-habitat bird species in response to the land-cover changes at the landscape scale. For this purpose, habitat models have been performed using data from the *Atles dels Ocells Nidificants de Catalunya* and cartography about environmental conditions (*e.g.* land-uses, topography and climate). Moreover, habitat models have been applied in the selection of priority areas for conservation of these bird species, but minimizing the likely threats of land-cover changes for the species persistence. Landscape dynamics arising from rural abandonment and wildfires have been considered as the main process behind land-cover changes.

The results showed that habitat loss for open-habitat bird species did not always yield a rapid decline in the occupation rate (*i.e.* fragmentation process), but each species may show a different response to habitat loss according to the available resources in adjacent habitats (landscape context). In this way, shrubland availability at the landscape scale may increase the potential range of the habitat used by the species, favouring the species resilience to habitat changes. However, species response may be geographically variable due to the heterogeneity in ecological conditions throughout the species range (*i.e.* adjacent habitat and nearby bird populations). This showed the important spatial character of the ecological processes determining species distributions at the landscape scale.

Furthermore, the results confirmed the important role of fire regime for open-habitat bird species as a key disturbance process driving colonization dynamics in new available areas. Future fire events may constitute a determinant factor to improve model predictions about changes in bird species distributions. In this context, selection of priority areas for conservation was based on the current habitat suitability of the species but also on the areas showing larger probability of future maintenance of open habitats due to the role of fires. This will contribute to achieve larger efficiency of conservation measurements in the long term. Additionally, conservation of open-habitat bird species appeared to require fire management to maintain early and intermediate succession stages with a diversity of vegetation structure. This may contribute to favour landscape heterogeneity and, therefore, to preserve biodiversity in Mediterranean landscapes.

## Resum

Els canvis ocorreguts al paisatge durant les últimes dècades del segle XX han originat la degradació de nombrosos hàbitats afectant negativament a la biodiversitat a una escala global. A la regió mediterrània, l'expansió del bosc i l'homogeneïtzació del paisatge com a conseqüència de l'abandonament rural han actuat en detriment dels ocells amb preferència pels hàbitats oberts (no boscosos). No obstant això, pertorbacions com els incendis forestals han actuat en sentit oposat, mantenint la disponibilitat d'hàbitats oberts i l'heterogeneïtat paisatgística (mosaic d'hàbitats) favorables per aquests ocells.

L'objectiu d'aquesta tesi ha estat la identificació dels processos ecològics determinants dels canvis en la distribució dels ocells d'hàbitats oberts en resposta als canvis als usos del sòl a escala de paisatge. Per aconseguir-ho, s'ha aplicat models d'hàbitat utilitzant les dades de l'*Atles dels Ocells Nidificants de Catalunya* i cartografia de diferents factors ambientals (p.e. usos del sòl, topografia, clima). A més, s'ha utilitzat els models d'hàbitat per seleccionar les àrees prioritàries per a la conservació dels ocells d'hàbitats oberts, però minimitzant la possible amenaça que els canvis als usos del sòl puguin constituir per a la seva persistència. Com a principal procés de canvi s'ha considerat la dinàmica paisatgística relacionada amb l'abandonament rural i els incendis forestals.

Els resultats mostren que la pèrdua d'hàbitat no sempre origina una ràpida disminució de la taxa d'ocupació, com seria el cas dels processos de fragmentació, sinó que cadascuna de les espècies presentarà una resposta diferent a la pèrdua d'hàbitat segons la disponibilitat de recursos en habitats adjacents (context paisatgístic). D'aquesta manera, la disponibilitat de bosquines i matollars a escala de paisatge augmenta el rang potencial d'hàbitats utilitzats per les espècies, podent afavorir la seva resiliència a la pèrdua d'hàbitat. No obstant, les espècies mostren respostes geogràficament variables degut a l'heterogeneïtat de les condicions ecològiques al llarg del seu rang de distribució (p.e. hàbitats adjacents i poblacions d'ocells properes). Això mostra la importància del caràcter espacial dels processos ecològics a escala de paisatge.

A més, s'ha confirmat que els incendis forestals constitueixen pels ocells d'hàbitats oberts un procés ecològic clau en la dinàmica de colonització de noves àrees. Els futurs episodis d'incendis podrien ser un factor determinant per a millorar les prediccions sobre els canvis a la distribució de les espècies. En aquest context, per una major eficiència de les mesures de conservació a llarg termini, la selecció d'àrees prioritàries per a la conservació es va basar en, a més de l'actual distribució dels ocells, les àrees amb major probabilitat de mantenir al futur la disponibilitat d'hàbitats oberts degut a l'acció dels incendis. De manera complementària, la conservació d'aquestes espècies requerirà la gestió controlada mitjançant el foc per tal de mantenir els estadis inicials i intermedis de la successió amb diferents estructures a la vegetació. Això contribuirà a mantenir l'heterogeneïtat paisatgística i afavorir, per tant, la biodiversitat als paisatges Mediterranis.



# 1. INTRODUCCIÓN

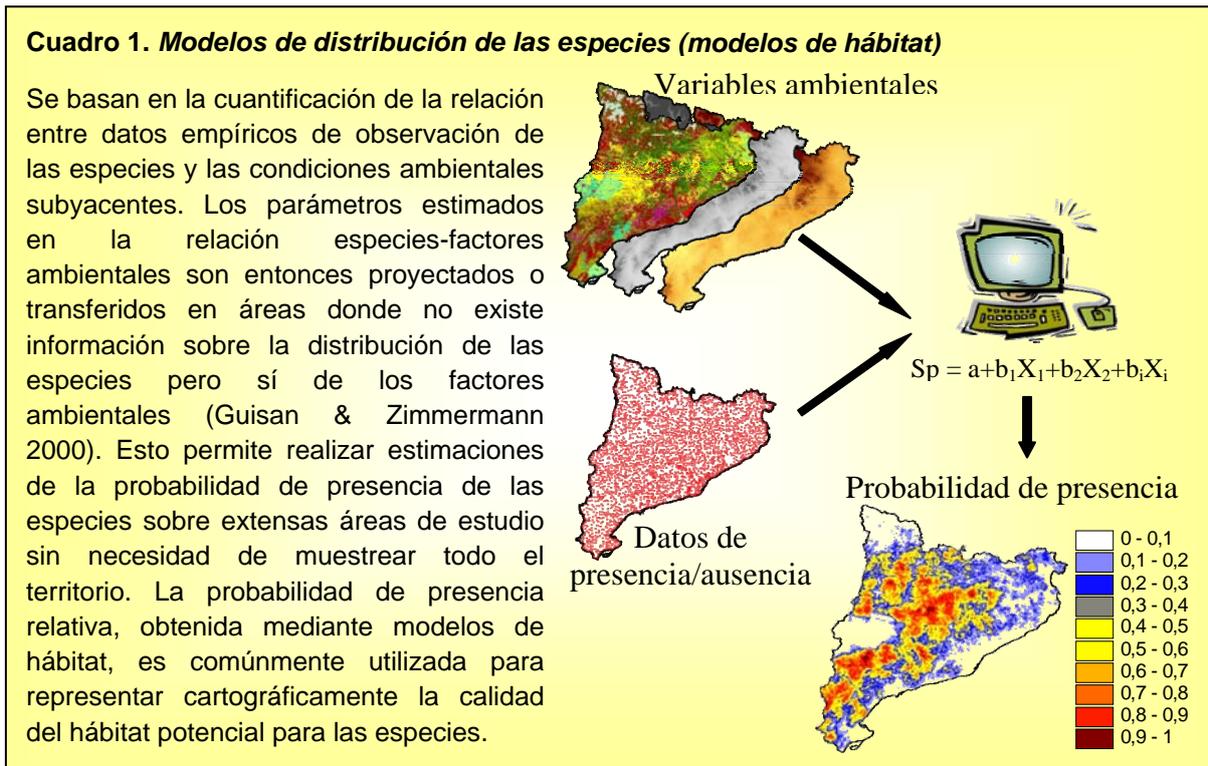
## ***Problemática y antecedentes***

En un contexto global, los cambios socioeconómicos ocurridos durante las últimas décadas del siglo XX han producido numerosos cambios ambientales a diferentes escalas espacio-temporales que han modificado la estructura y funcionamiento de los ecosistemas y han afectado a la biodiversidad a un ritmo sin precedentes (Vitousek 1994; Pimm et al. 1995; IGBP 2001). Entre los principales procesos de cambio global destacan el cambio en los usos del suelo, el cambio climático, el aumento en las concentraciones de CO<sub>2</sub>, cambios del ciclo biogeoquímico del nitrógeno y las invasiones biológicas de especies invasoras (Vitousek 1994; Sala et al. 2000; Thuiller 2007). De todos estos procesos, el cambio en los usos del suelo se considera la principal causa de la pérdida y degradación de numerosos hábitats naturales originando con ello el declive de la biodiversidad (White et al. 1997; Wilcove et al. 1998; Sala et al. 2000; Sanderson et al. 2002; Brown et al. 2005; Hanski 2005; Lepers et al. 2005). A escala global, las transformaciones más importantes en el paisaje han ocurrido como consecuencia de la utilización de los hábitats naturales para el aprovechamiento de la humanidad (*e.g.* intensificación agrícola, urbanización y deforestación) (Foley et al. 2005). Además, en áreas altamente intervenidas por la acción humana también se producen importantes cambios en los usos del suelo como consecuencia de la modificación de las prácticas de gestión, como son los cambios en las prácticas agrícolas o incluso su abandono (Verburg et al. 2006). De este modo, las transformaciones en el paisaje muestran trayectorias muy variables entre regiones según el contexto histórico, socioeconómico y ecológico del área afectada por dichos cambios (Foley et al. 2005).

En este contexto, el cambio en los usos del suelo constituye una importante amenaza a corto-medio plazo para la persistencia de las especies y se prevé que tenga un gran impacto sobre la biodiversidad en el futuro (Sala et al. 2000; Thuiller 2007). Por lo tanto, uno de los mayores retos de la ecología actual es profundizar en la comprensión del impacto que tienen estos cambios sobre la biodiversidad. Un mayor conocimiento de las relaciones espacio-temporales entre los cambios en los usos del suelo y la distribución de las especies será esencial para poder establecer adecuadas

políticas de conservación de la biodiversidad a escala regional (Turner 2005; Fischer & Lindenmayer 2006).

En este sentido, durante los últimos años están cobrando especial importancia las técnicas de modelización de la distribución de las especies cuyo fin es analizar los factores y procesos ecológicos determinantes de la distribución de las especies a grandes escalas espaciales (Guisan & Zimmermann 2000), (Cuadro 1). Así, los modelos de distribución de las especies, también denominados modelos de hábitat, son ampliamente utilizados para estimar y predecir cambios en la distribución de las especies en respuesta a los diferentes procesos de cambio global (Austin 2002; Guisan & Thuiller 2005; Rodríguez et al. 2007). La importancia del desarrollo de los modelos de hábitat, además, radica en su gran utilidad como soporte en la toma de decisiones sobre la planificación territorial orientada a la gestión y conservación de las especies (Austin 2002; Rodríguez et al. 2007). La utilización de modelos de hábitat proporciona mapas espacialmente explícitos sobre la distribución de las especies que tienen una aplicación directa en la selección de áreas prioritarias para la conservación (Margules et al. 2002).



## ***Retos de la conservación a escala de paisaje***

Debido al fuerte impacto que tienen los procesos de cambio global sobre la biodiversidad, se hace necesario el desarrollo y la aplicación de medidas de conservación para garantizar la reducción de las posibles amenazas para la persistencia de las especies (Lawler et al. 2003). En las últimas décadas, la conservación de la biodiversidad se ha centrado principalmente en sistemas de reservas que, de forma generalizada, tienden a situarse en áreas remotas, poco accesibles o no relevantes económicamente (Pressey et al. 1993). Así, la eficiencia de las medidas de conservación para frenar la pérdida de biodiversidad basada en sistemas de reservas puede ser limitada si las especies de interés para la conservación no se encuentran en el interior de dichas reservas (Gaston et al. 2002; Santos et al. 2008).

En respuesta a la necesidad de conservación de numerosas especies y los limitados recursos destinados a la conservación del medio natural, se requiere el desarrollo de nuevas metodologías para la planificación de la conservación donde se asegure una óptima representación de la biodiversidad. En este sentido, la planificación sistemática de la conservación incluye la aplicación de metodologías para realizar la selección de áreas prioritarias para la conservación con un alto valor ecológico (Pressey et al. 1993; Margules & Pressey 2000). Sin embargo, la eficacia a largo plazo de las medidas de conservación en las áreas seleccionadas como prioritarias dependerá de los posibles cambios que puedan ocurrir en el paisaje y/o en la distribución de las especies (Gaston et al. 2002). Por lo tanto, para mejorar la eficiencia de las áreas de conservación es necesario tener en cuenta el carácter dinámico tanto del paisaje como de las especies (Pressey et al. 2007; Rayfield et al. 2008).

A pesar del desarrollo de nuevas metodologías para la selección óptima de áreas prioritarias para la conservación, se ha puesto de manifiesto que la conservación de la biodiversidad mediante el diseño exclusivo de reservas puede no ser totalmente eficiente (Wiens 1994; Margules & Pressey 2000). La conservación basada en sistemas de reservas se sustenta en la teoría de la biogeografía de islas (MacArthur & Wilson 1967), según la cual se establece un claro contraste entre las teselas de hábitat a conservar y la matriz de paisaje. Desde el punto de vista de la conservación, este tipo de perspectiva se considera en ocasiones simplista, en especial en aquellos paisajes caracterizados por suaves contrastes entre teselas de hábitat, como sería el caso del paisaje tradicional mediterráneo (Fischer & Lindenmayer 2006). Las condiciones de

hábitat en el exterior de las reservas son determinantes de lo que pase en ellas debido a la gran influencia del contexto paisajístico en los procesos ecológicos a gran escala (Pino et al. 2000; Turner 2005; Lindenmayer et al. 2008). Por lo tanto, sería necesario hacer una gestión del territorio orientada a la conservación tanto fuera como dentro de las áreas de conservación (Farina 2000; Pino et al. 2000).

La consideración de la influencia del contexto paisajístico para la conservación de las especies pone de manifiesto la necesidad de considerar la gestión del paisaje como un conjunto, enfocando la conservación de las especies desde un punto de vista más holístico (Noss 1983; Naveh 1998). En este contexto, la consideración de las especies comunes cobra especial importancia para la conservación (Gaston & Fuller 2007). Las especies comunes, además de ser fundamentales en el mantenimiento de la estructura de las comunidades y ecosistemas, pueden ser consideradas buenos indicadores del estado de conservación del paisaje en conjunto debido a su amplia distribución (BirdLife International 2004). Si la gestión del paisaje, además de la investigación, se realizara considerando el paisaje como una unidad (*i.e.* paisaje como “*continuum*”), los resultados serían más satisfactorios en términos de conservación y comprensión de la dinámica de los paisajes y de las especies que albergan (Manning et al. 2004), (Cuadro 2).

### **Cuadro 2. Marco conceptual de la percepción del paisaje**

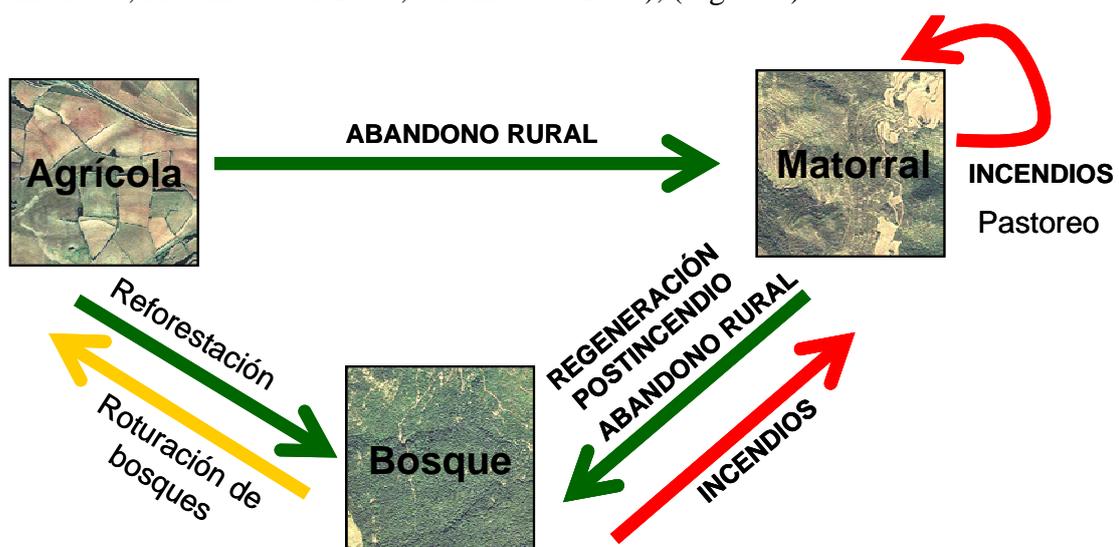
El desarrollo de objetivos y preguntas planteadas en esta tesis se ha basado en el modelo “*Continua-Umwelt*” (Manning et al. 2004), modelo alternativo al de la fragmentación y la biogeografía de islas de MacArthur y Wilson (1967). El modelo “*Continua-Umwelt*” considera los procesos de cambio del paisaje a través del tiempo (*i.e.* procesos de regeneración y perturbación) y hace referencia a la percepción específico-dependiente del paisaje como un continuo más que como un mosaico de hábitat vs. no-hábitat, como postula la teoría de biogeografía de islas. Es decir, entre el blanco y el negro hay una extensa gama de grises ante los cuales las especies presentan diferentes grados de preferencia.

El modelo “*Continua-Umwelt*” se considera especialmente apropiado para las áreas donde los cambios en el paisaje originan una modificación de los hábitats pero no la destrucción, como es el caso de la dinámica paisajística resultante del abandono y los incendios forestales en el área de estudio (Cataluña). En este sentido, uno de los principales retos en la ecología del paisaje es determinar como las especies perciben y responden al paisaje “continuo”, considerando tanto al continuo ambiental (gradientes en el espacio ambiental) como el continuo espacial (espacio geográfico).

## ***El paisaje mediterráneo***

La región mediterránea es una de las áreas de mayor diversidad del mundo cuyos ecosistemas han mostrado ser especialmente sensibles a los impactos del cambio global (Myers et al. 2000; Sala et al. 2000). En concreto, se ha reconocido la importancia de los cambios en los usos del suelo como cuestión prioritaria en la región mediterránea dado que a corto plazo podrían compensar o mitigar el efecto del cambio climático y cambios en la atmósfera (Lavorel et al. 1998). Además, la biodiversidad en la región mediterránea se puede ver fuertemente afectada por los cambios en los usos del suelo ya que un importante número de especies dependen del patrón tradicional de los usos del suelo como resultado de la histórica interacción de la actividad humana con los ecosistemas (Zavala & Burkey 1997; Blondel & Aronson 1999).

Sin embargo, las tendencias en los cambios en los usos del suelo son muy variables entre regiones, dominando durante las últimas décadas los procesos de urbanización, principalmente en las zonas costeras y alrededor de las grandes ciudades, la intensificación agrícola en las áreas más productivas y el abandono rural en áreas más inaccesibles e improductivas (Preiss et al. 1997; Debussche et al. 1999; Suárez-Seoane et al. 2002; Brotons et al. 2004; Devictor et al. 2007). En las áreas afectadas por el abandono rural, -donde se engloba el abandono de las áreas agrícolas menos fértiles, la ganadería extensiva y las actividades forestales extractivas tradicionales-, se produce de forma generalizada el desarrollo y avance de la sucesión vegetal (Escarré et al. 1983; Farina 1997; Mouillot et al. 2005; Sirami et al. 2007), (Figura 1).



**Figura 1.** Procesos determinantes de los cambios en los usos del suelo a escala de paisaje. Mayúsculas indican mayor importancia del proceso a gran escala (modificado de Almeida et al. 1997 y Moreira & Russo 2007).

Aunque la sucesión vegetal tras el abandono rural puede variar dependiendo de numerosos factores bióticos y abióticos (*e.g.* suelo, clima y factores históricos entre otros), (Mouillot et al. 2003; Sluiter & de Jong 2007), en general se produce una disminución de hábitats abiertos como son los pastos, áreas agrícolas y el matorral mediterráneo como la garriga y el maquis. De este modo, la expansión progresiva de matorrales y bosques originada por el abandono rural favorece la homogeneización del paisaje y una pérdida del mosaico mediterráneo caracterizado por la coexistencia de hábitats con variable estructura en la vegetación (*i.e.* diferentes hábitats abiertos con hábitats de bosque, Foto 1), (Moreira et al. 2001; Lloret et al. 2002; Romero-Calcerrada & Perry 2004; Vega-García & Chuvieco 2006; Moreira & Russo 2007; Sirami et al. 2007).



**Foto 1.** Paisajes mosaico caracterizado por la coexistencia de diferentes tipos de hábitats.

La homogeneización del paisaje y el aumento del combustible (materia vegetal) han incrementado el riesgo de incendio (Moreira et al. 2001; Lloret et al. 2002; Vega-García & Chuvieco 2006), siendo muchas de las áreas afectadas por grandes incendios antiguas zonas agrícolas abandonadas (Foto 2). Este proceso de cambio junto con la tendencia de aumento en la frecuencia de días cálidos y secos durante el verano ha producido importantes modificaciones en el régimen de perturbación aumentando considerablemente el riesgo de ignición (Piñol et al. 1998; Williams & Bradstock 2008). Así, el fuego pasa a convertirse en el principal proceso de perturbación de los hábitats a escala de paisaje favoreciendo el mantenimiento de hábitats abiertos (Moreira & Russo 2007).

Los incendios forestales son una perturbación natural de los ecosistemas mediterráneos que durante siglos ha contribuido a favorecer la dinámica paisajística (Moreno & Oechel 1994). El impacto de los incendios sobre las áreas boscosas contribuye a la formación de hábitats con diferente estructura en la vegetación, actuando así como un elemento clave en el mantenimiento de la heterogeneidad paisajística (Pickett & White 1985; Brawn et al. 2001). Sin embargo, el impacto del fuego sobre la estructura del paisaje es muy complejo y variable dependiendo del régimen de perturbación, el tipo de regeneración post-incendio y las condiciones climáticas, entre otros factores (Forman 1995; Brawn et al. 2001; Mouillot et al. 2003). Además, el efecto del fuego sobre la configuración estructural del paisaje dependerá de la escala espacio-temporal de observación. Así, algunos estudios han mostrado como el fuego puede favorecer a corto plazo la homogeneización del paisaje (Chuvieco 1999), mientras que a escalas espaciales amplias el fuego favorece la heterogeneidad del paisaje al crear un mosaico de hábitats en diferentes estadios de regeneración y hábitats no afectados por los incendios (Rodrigo et al. 2004). Por otro lado, el patrón de heterogeneidad paisajística será temporalmente variable según la variabilidad espacial en la regeneración de la vegetación (Turner 2005).



**Foto 2.** Área afectada por un incendio forestal donde se observan antiguas construcciones, mostrando ser una zona afectada por el abandono rural.

En este contexto, la regeneración de la vegetación, bien sea tras el abandono rural o post incendio, y los incendios forestales se convierten en dos procesos actuando en sentido opuesto sobre la dinámica paisajística a gran escala (Figura 1).

## **La respuesta de las aves**

La dinámica paisajística originada como consecuencia de los procesos de abandono y los incendios forestales modifica tanto la composición como la estructura del paisaje (Figura 1) y actúa de una forma determinante sobre los cambios en los patrones de distribución de los diferentes componentes de la biodiversidad, entre ellos las aves (Moreira & Russo 2007), (Cuadro 3). La predominancia en las últimas décadas del proceso de abandono rural en la región mediterránea ha originado una importante expansión de las aves forestales, en detrimento de las aves asociadas a diferentes tipos de hábitats abiertos en paisajes mosaicos (*i.e.* aves de hábitats abiertos), (Herrando & Brotons 2002; Brotons et al. 2005; Sirami et al. 2007; Gil-Tena et al. 2009).

Sin embargo, se ha mostrado que los incendios forestales favorecen localmente a estas aves debido a la función de esta perturbación en el mantenimiento de hábitats abiertos y heterogeneidad paisajística (Moreira et al. 2001; Herrando & Brotons 2002; Herrando et al. 2003; Brotons et al. 2004). Así, las áreas afectadas por los incendios forestales han sido colonizadas a corto-medio plazo por las aves de hábitats abiertos (Pons & Prodon 1996; Brotons et al. 2005; Pons & Bas 2005). No obstante, la mayoría de los estudios aquí mencionados centran su atención en eventos concretos de incendios, y aún son muy escasos los estudios donde se tenga en cuenta el régimen global de incendio de los últimos años a escalas espaciales amplias (Brotons et al. 2008).

### **Cuadro 3. Las aves como modelo de estudio**

Las aves se han elegido como modelo de estudio por diversos motivos:

- Responden rápidamente a los cambios de hábitat y estructura paisajística, siendo buenos indicadores biológicos de los cambios ambientales (Furness & Greenwood 1993)
- Responden a cambios a escala de paisaje (gran escala) debido a la gran distancia de dispersión que pueden alcanzar (Guo et al. 2005)
- Son un grupo ampliamente estudiado, con una ecología bien definida
- Se sitúan en la parte alta de la cadena trófica siendo especialmente sensibles a las alteraciones de los escalones inferiores (*i.e.* insectos)
- Cada vez hay mayor disponibilidad de datos obtenidos a partir de sistemas de seguimiento a gran escala, *i.e.* Estrada et al. (2004)

La asociación de las aves de hábitats abiertos con estadíos iniciales de la sucesión vegetal favorece que estas especies muestren distribuciones dinámicas a gran escala como consecuencia del carácter efímero de los hábitats que ocupan y la gran

capacidad de dispersión de estas aves (Baker & Stebbins 1977; Ellner & Fussmann 2003). Además, algunos estudios señalan que la expansión en la distribución de algunas especies de hábitats abiertos a escala regional ha sido probablemente favorecida por el régimen de incendios de los últimos años (Estrada et al. 2004). Por lo tanto, es necesario realizar una aproximación espacio-temporal más amplia donde se tenga en cuenta la dinámica paisajística asociada al régimen global de incendios y su efecto sobre la distribución de las aves a escala regional (Brotons et al. 2005; Pons & Bas 2005).

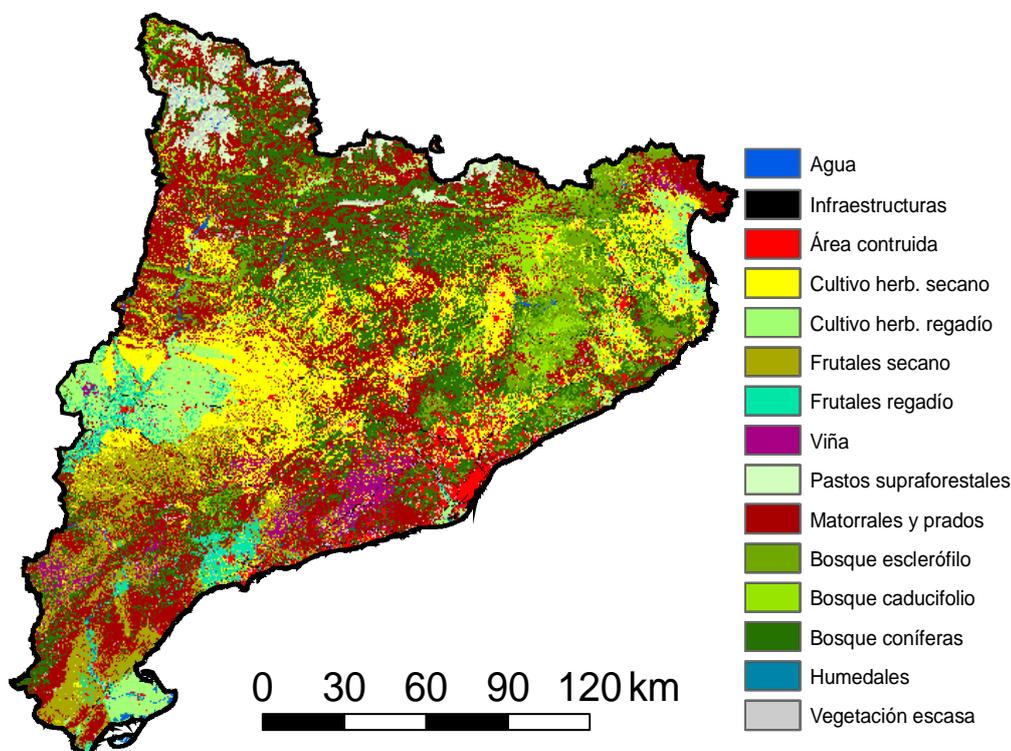
Algunos estudios han demostrado que el tipo de respuesta que presentan las aves ante los incendios y a la dinámica paisajística resultante es variable según el contexto paisajístico y las limitaciones de dispersión de las especies a nuevas áreas (Brotons et al. 2005; Brotons et al. 2008). En este contexto, la composición y configuración del mosaico de hábitats en el paisaje actuará como un factor clave sobre la movilidad y capacidad de dispersión de las especies determinando el tipo de respuesta que presenten ante los cambios, especialmente a grandes escalas espaciales (Forman 1995; Brawn et al. 2001; Virkkala et al. 2004; Brotons et al. 2005). Por lo tanto, en los estudios a escala de paisaje es fundamental profundizar en la relación entre la configuración espacial del paisaje y su influencia sobre los procesos ecológicos (Turner 2005).

A pesar del efecto positivo de los incendios forestales, las aves de hábitats abiertos han mostrado una disminución de sus poblaciones, convirtiéndose en especies de especial interés para la conservación en diferentes ámbitos geográficos: Cataluña, España y Europa (BirdLife International 2004; Dirección General para la Biodiversidad 2006), (Anexo 1).

### ***Modelo de estudio: Cataluña y las aves de hábitats abiertos***

El área de estudio escogida para el desarrollo de esta tesis ha sido Cataluña. A pesar de que el área de estudio tiene un clima predominantemente mediterráneo (excepto en el Pirineo) y que su extensión no es demasiado grande (aproximadamente 32.000 km<sup>2</sup>) presenta una gran heterogeneidad paisajística debido a la amplia diversidad topográfica y de bioclimas. Así, Cataluña incluye hábitats ampliamente contrastados: desde hábitats alpinos a humedales en la costa, de bosque perennes en áreas montañosas a estepas y áreas agrícolas en la depresión central del río Ebro.

Según el mapa de usos del suelo de Cataluña de 1997 (Viñas & Baulies 1995, disponible en la página *web* del *Departament de Medi Ambient i Habitatge*) aproximadamente un 61% del territorio corresponde a área forestal, de la cual el 73% son bosques y el 27% matorrales (Figura 2).

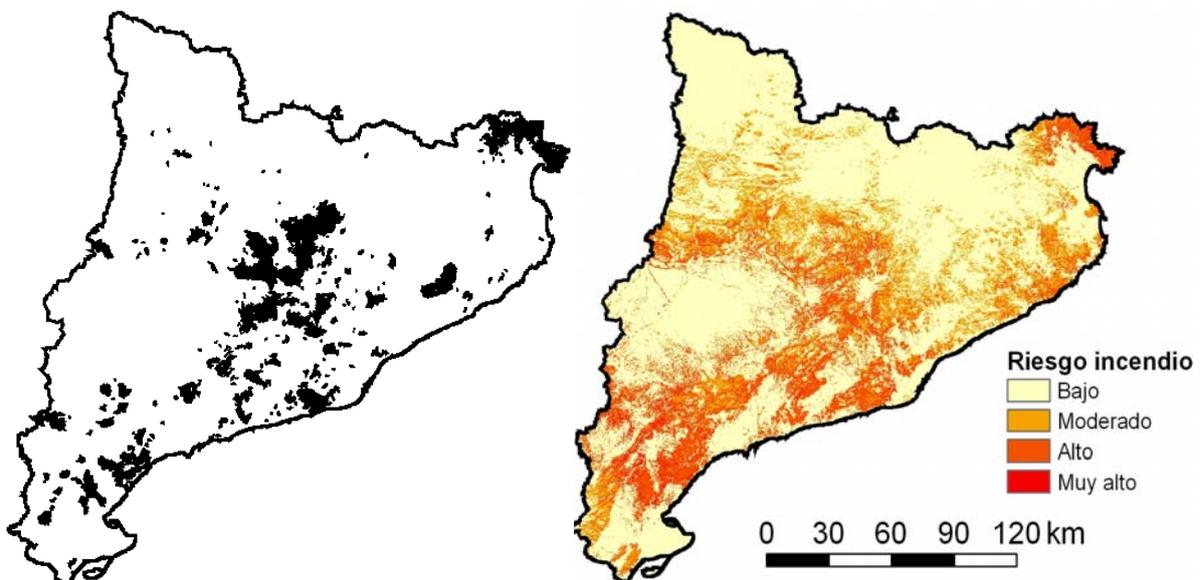


**Figura 2.** Mapa de los usos del suelo de Cataluña de 1997 (Viñas & Baulies 1995).

Las condiciones paisajísticas y de cambios en los usos del suelo de Cataluña ocurridos como consecuencia de la dinámica socio-económica de esta región durante los últimos decenios son representativas de las transformaciones ocurridas en el área mediterránea. Así, Cataluña ofrece un marco excelente para el estudio del impacto de los cambios en el paisaje sobre la biodiversidad en la región mediterránea. Aunque las comparaciones entre los mapas de los usos del suelo de Cataluña entre 1987 y 1997 no muestran importantes cambios en la extensión de los hábitats arbustivos y boscosos, estos mapas reflejan importantes cambios en su patrón espacial (Terradas et al. 2004). Esto es una consecuencia de los efectos contrapuestos del abandono rural y los incendios forestales, convirtiéndose estos dos procesos en las principales causas de los cambios en los usos del suelo en el área de estudio a escala de paisaje (Lloret et al. 2002; Brotons et al. 2005).

El régimen de incendios de las últimas dos décadas del siglo XX ha tenido un gran impacto sobre el paisaje de Cataluña, afectando un total de 234.000 ha, de las cuales el 50% fueron bosques y 31% matorrales (Díaz-Delgado et al. 2004), (Figura 3). Según el mapa de usos de suelo de 1997, un 20% de la cubierta de matorral ha estado afectada por los incendios forestales de los últimos 20 años. A pesar del gran impacto de los incendios sobre los bosques de Cataluña, su extensión no ha disminuido debido al avance de los bosques y a la sucesión secundaria tras el abandono rural. Además, los incendios forestales han contribuido a mantener la heterogeneidad paisajística a gran escala fomentando el mosaico en el cual diferentes tipos de hábitats coexisten (bosque, matorral y cultivos herbáceos de secano), (Anexo 2).

La heterogeneidad climática y de tipos de hábitats de Cataluña origina una importante variabilidad espacial en el riesgo de incendios forestales (Figura 3, disponible en la *web* del *Departament de Medi Ambient i Habitatge*). Los factores determinantes de la variación del riesgo de incendio son el régimen de incendios del pasado, el tipo de vegetación, la topografía y el clima. Así, las áreas con alto riesgo de incendio muestran una gran facilidad de que se inicie un incendio forestal, pero además una gran facilidad de propagación. Por lo tanto, es importante tener en cuenta que el impacto potencial de esta perturbación sobre el paisaje será geográficamente variable.

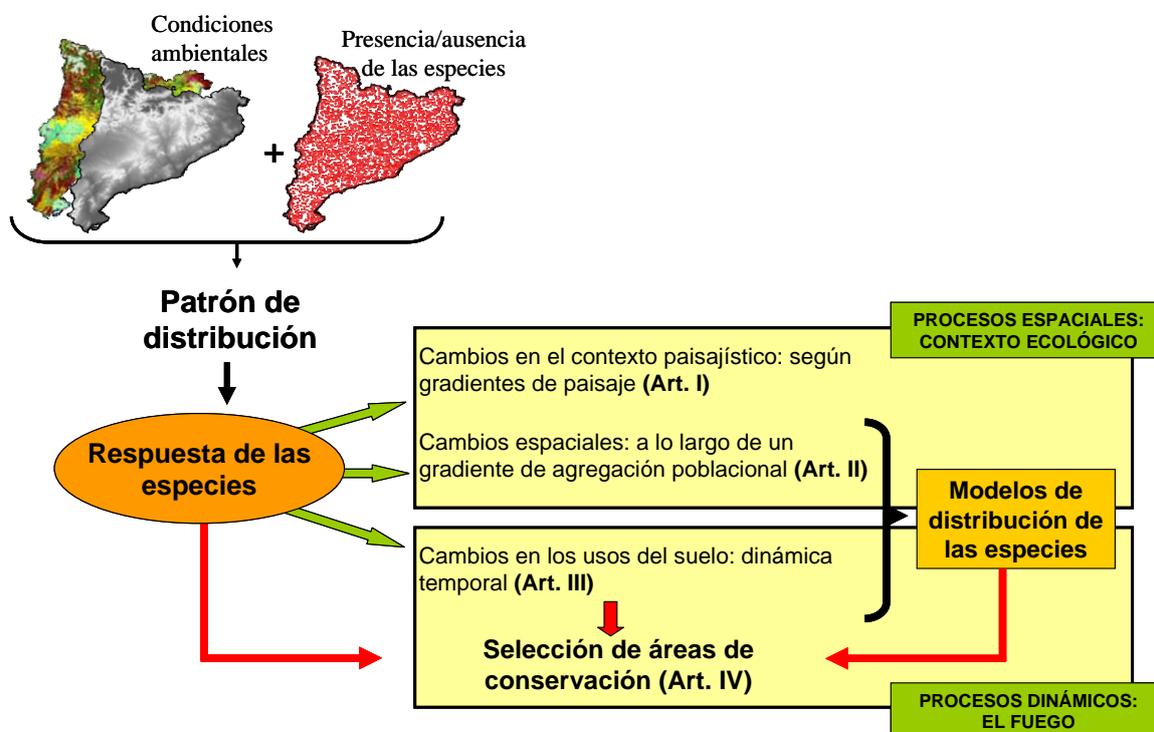


**Figura 3.** Áreas afectada por incendios forestales ocurridos entre 1980 y el 2000 (a la izquierda) y el riesgo de incendio forestal en Cataluña en términos relativos (a la derecha), (fuente: *web* del *Departament de Medi Ambient i Habitatge* y el CREAL).

Además, en Cataluña existe una gran cantidad de información disponible sobre la distribución de las aves a escala regional obtenida mediante sistemas de monitoreo a gran escala, como es el *Atles dels Ocells Nidificants de Catalunya 1999-2002* (Estrada et al. 2004). La comparación de este atlas con la información disponible en el *Atles dels Ocells Nidificants de Catalunya i Andorra* (Muntaner et al. 1984) muestran que las aves de hábitats abiertos han sufrido importantes modificaciones en su patrón espacial de distribución a escala regional. Esto se ha debido principalmente a los procesos de abandono rural y los incendios forestales (Estrada et al. 2004; Brotons et al. 2008). Así, se han seleccionado las aves de hábitats abiertos como modelo de estudio (Anexo 1), entendiendo como tal al grupo de aves con diferente grado de especialización en hábitats rocosos con escasa vegetación, matorrales de diferentes densidades, áreas de cultivo de secano y prados. Estudios previos realizados en Cataluña han mostrado una gran abundancia de este grupo de especies en las áreas afectadas por incendios forestales siendo beneficiadas, en mayor o menor medida, por los estadios iniciales de la vegetación (Pons & Prodon 1996; Herrando et al. 2002; Pons & Bas 2005).

## 2. OBJETIVOS

El objetivo general de esta tesis ha sido la identificación de los procesos ecológicos determinantes de los cambios en la distribución de las aves de hábitats abiertos en respuesta a los cambios en los usos del suelo en paisajes dinámicos. Para ello, se han aplicado modelos de distribución de las especies (*i.e.* modelos de hábitat), que han sido posteriormente aplicados para la elaboración de recomendaciones prácticas y espacialmente explícitas sobre las áreas prioritarias para la conservación de las aves de hábitats abiertos a escala de paisaje (Figura 4).



**Figura 4.** Esquema de los principales objetivos abordados en los diferentes artículos de la tesis (números romanos entre paréntesis).

Los objetivos específicos han sido (Figura 4):

1. Análisis a escala de paisaje de los factores determinantes de los patrones de distribución de las aves de hábitats abiertos y su respuesta a:
  - Cambios en el contexto de paisaje: analizado mediante gradientes paisajísticos (Art. I)
  - Cambios espaciales: a lo largo de un gradiente de agregación poblacional (Art. II)
  - Cambios en los usos del suelo: dinámica temporal (Art. III)
2. Analizar los procesos determinantes de la distribución de las especies según la variación en el contexto ecológico: procesos de selección de hábitat y su variación geográfica (procesos espaciales) (Art. I y II)
3. Análisis espacio-temporal de la capacidad explicativa y predictiva de los modelos de distribución de las especies (Art. II y III)
4. Valoración del papel del fuego como proceso ecológico de perturbación determinante de la dinámica de distribución de las especies a gran escala espacio-temporal (Art. III)
5. Aplicación de los modelos de distribución de especies para la elaboración de recomendaciones de gestión y conservación de las especies (Art. IV)
6. Análisis del efecto de integración de la futura dinámica paisajística asociada a los incendios y al abandono rural en la planificación de la conservación de las aves de hábitats abiertos, con el fin de maximizar la persistencia de las especies en las áreas prioritarias para la conservación. Se han considerando tanto las aves de hábitats abiertos como las aves forestales para poder elaborar medidas gestión y planificación del territorio sin comprometer la conservación de las especies con requisitos de gestión y conservación opuestos (hábitats abiertos vs. forestales) (Art. IV)

Los objetivos específicos aquí descritos han sido abordados en diferentes artículos (número romano entre paréntesis) presentados a continuación.

### 3. ARTÍCULOS DE LA TESIS

#### Artículo I

Vallecillo, S., L. Brotons & S. Herrando. 2008.

**Assessing the response of open-habitat bird species to  
landscape changes in Mediterranean mosaics**

Biodiversity and Conservation 17:103-119

Artículo publicado en revista indexada en el *Science Citation Index* (SCI)

Factor impacto: 1,473 (en el 2008)



## **Artículo II**

Vallecillo, S., L. Brotons & P.E. Osborne.

### **Geographical variation in ecological constraints on species distributions along a gradient of population aggregation**

Artículo en revisión en la revista OIKOS

Indexada en el SCI

Factor de impacto: 2,97 (en el 2008)



## **Artículo III**

Vallecillo, S., L. Brotons & W. Thuiller. 2009.

### **Dangers of predicting bird species distributions in response to land-cover changes**

Ecological Applications 19:538–549

Artículo publicado en revista indexada en el SCI

Factor impacto: 3,628 (en el 2008)



## **Artículo IV**

Vallecillo, S., L. Brotons & H. Possingham.

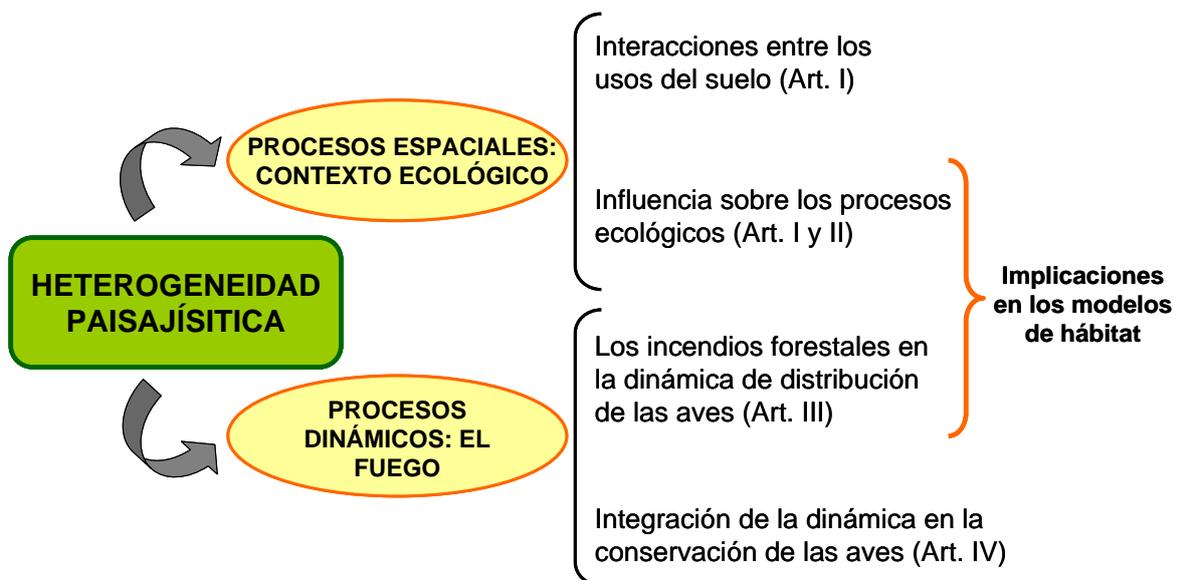
**Minimizing future threats when setting conservation  
targets: an application to birds with different response  
to fire disturbance**

Manuscrito



## 4. DISCUSIÓN GENERAL

El análisis de la respuesta de las aves de hábitats abiertos a lo largo de gradientes de paisaje y de los cambios espacio-temporales en los usos del suelo ha mostrado una gran complejidad en los patrones encontrados. Esta complejidad se debe principalmente a la gran influencia de la heterogeneidad paisajística sobre los procesos ecológicos determinantes de la distribución de las especies. Por un lado, la heterogeneidad paisajística determina la variabilidad del contexto ecológico, considerando tanto el contexto paisajístico como poblacional. Además, la heterogeneidad del paisaje presenta una dinámica espacio-temporal donde las perturbaciones como los incendios forestales juegan un papel fundamental en los cambios de distribución espacial de las especies (Figura 5).



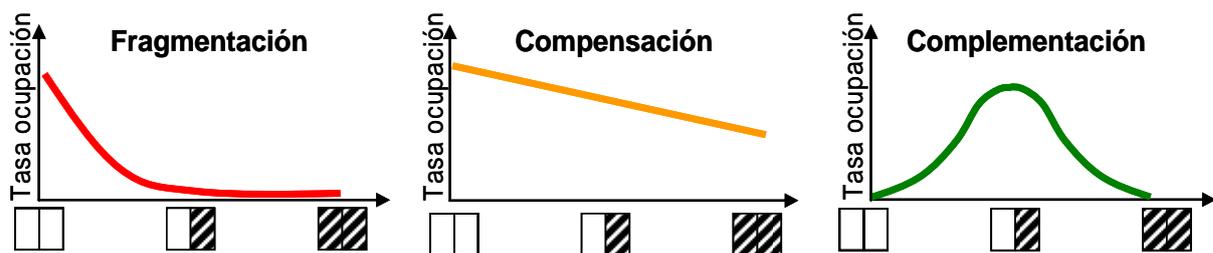
**Figura 5.** Cuadro conceptual de los principales temas discutidos en la tesis, enmarcados bajo el contexto de la ecología del paisaje (modificado de Risser et al. 1984).

### **Procesos espaciales: influencia del contexto ecológico**

Los paisajes, como áreas geográficas heterogéneas, están compuestos por un mosaico de hábitats y usos del suelo que interactúan entre sí (Risser et al. 1984). La heterogeneidad del paisaje determina diferentes tipos de respuesta de las especies a los cambios en los usos del suelo según la disponibilidad de recursos en hábitats adyacentes (Art. I). Además, la heterogeneidad espacial de las condiciones ecológicas a través del paisaje influenciará sobre los procesos determinantes de la distribución de las especies generando respuestas a las condiciones ambientales geográficamente variables a lo largo del rango de distribución de las especies (Art. II; Figura 5).

#### El contexto paisajístico: procesos de selección de hábitat

La respuesta de las especies ante la disminución del hábitat ha mostrado ser ampliamente variable según el contexto paisajístico, originando diferentes procesos de selección de hábitat (Art. I). Debido a la interacción que se produce entre hábitats adyacentes, la pérdida de hábitat preferente no siempre origina una disminución acusada de la tasa de ocupación de las especies, como ocurre en los procesos de fragmentación (Figura 6). Sino que, en numerosas ocasiones, las especies utilizan recursos de hábitats adyacentes mostrando respuestas más suaves a la reducción del hábitat (*i.e.* procesos de compensación) o incluso las especies pueden verse beneficiadas de la coexistencia de dos tipos de hábitats diferentes (*i.e.* proceso de complementación; Figura 6).



**Figura 6.** Procesos de selección de hábitat a escala de paisaje según 3 tipos de curvas de respuesta a lo largo de un gradiente de usos del suelo: a) Fragmentación: hay pérdida de hábitat preferente y el hábitat adyacente ejerce un efecto negativo sobre la presencia de la especies; b) Compensación: las especies compensan la pérdida de su hábitat preferente con recursos disponibles en hábitats adyacentes y c) Complementación: las especies requieren recursos complementarios de diferentes tipos de hábitat, siendo beneficiadas por su coexistencia (modificado del artículo I).

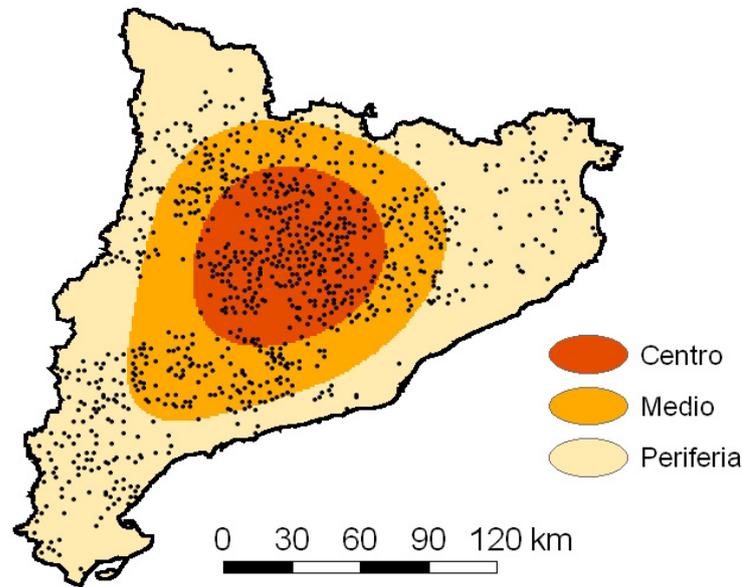
La coexistencia de diferentes tipos de hábitat abiertos a escala de paisaje, como el hábitat agrícola de secano y el matorral, favorece que las aves utilicen un mayor rango de hábitats (Art. I). Además, la presencia de una matriz arbustiva en paisajes mosaico parece favorecer la permeabilidad entre hábitats para las especies estudiadas, resultando pequeñas áreas boscosas más permeables para el movimiento de estas especies (Art. I). Por otro lado, los paisajes mosaico también pueden proporcionar hábitat adecuado para las aves forestales, dado que los matorrales han mostrado ser permeables hasta cierto punto para estas aves (Herrando & Brotons 2002). Por lo tanto, la presencia de hábitats arbustivos formando un paisaje mosaico originará una mayor movilidad de las especies, tanto forestales como de hábitats abiertos, entre los diferentes hábitats y por consiguiente, una mayor resiliencia potencial de las especies ante los cambios del paisaje (Forman 1995).

En vista de los procesos de disminución en la disponibilidad del hábitat que están ocurriendo para las especies estudiadas (Art. III), sería necesario fomentar tipologías de paisaje que favorezcan procesos de selección de hábitat flexibles y favorecer así la resiliencia de las especies. En este contexto, el paisaje tradicional mediterráneo, caracterizado por ser un mosaico de diferentes hábitats, podría favorecer procesos de selección de hábitat flexibles y por tanto fomentar la estabilidad de las poblaciones ante los cambios en el paisaje (Art. I). Sin embargo, durante las últimas décadas del siglo XX se ha producido una importante homogeneización y simplificación paisajística, predominando dos tipos de hábitats con estructura de la vegetación altamente contrastante: áreas agrícolas y bosques (Farina 1998). Esto debe favorecer procesos de fragmentación de las especies en respuesta a la disminución del hábitat poniendo en peligro la persistencia de las aves a largo plazo (Art. I).

#### Variación geográfica en los determinantes de la distribución de las especies

A lo largo del rango de distribución de las especies, definido mediante un gradiente de agregación poblacional, existe una importante variación geográfica en el contexto ecológico, incluyendo aquí tanto las poblaciones vecinas como los hábitats adyacentes. Así, de la región central a la periferia de la distribución de las especies disminuye el número de poblaciones vecinas (menor agregación) y aumenta la proporción de hábitat inadecuado entre las poblaciones, siendo el contexto paisajístico más inhóspito hacia la periferia (Art. II; Figura 7). La variabilidad espacial del contexto ecológico favorece la variación geográfica de los factores determinantes sobre la

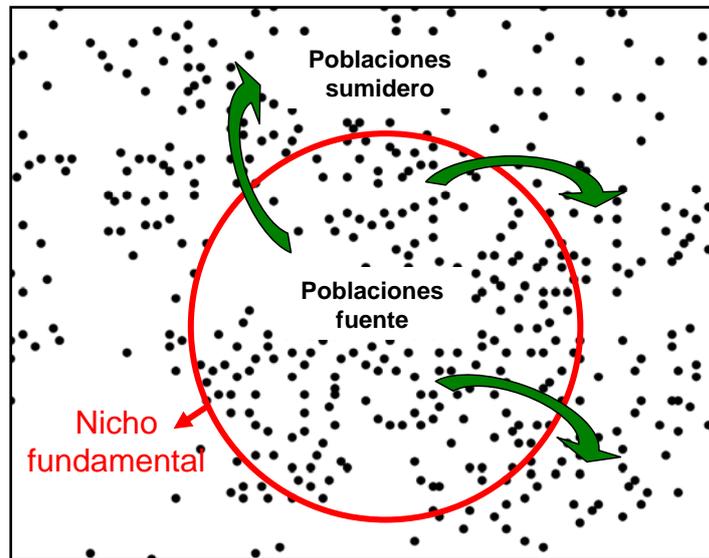
distribución de las especies. Esto parece ser una consecuencia del inherente carácter espacial de los procesos ecológicos y su interacción con la heterogeneidad de las condiciones ambientales a lo largo del rango de distribución de las especies (Wagner & Fortin 2005).



**Figura 7.** Regiones definidas a lo largo del rango de distribución de las especies (e.g. *Lullula arborea*) según el gradiente de agregación poblacional (Art. II).

La variación geográfica encontrada en la respuesta de las especies a los factores ambientales podría estar favorecida por la variabilidad en los procesos de selección de hábitat según el contexto paisajístico (Art. I). Se encontró que los factores ambientales tienen un papel más determinante sobre la distribución de las especies en áreas periféricas que en áreas de mayor agregación poblacional (Art. II). Debido a que en estas áreas el contexto paisajístico es más inhóspito para las especies, la disponibilidad de hábitat pasa a ser altamente limitante para la distribución de las especies (Brown et al. 1996), pudiendo desencadenar procesos de fragmentación en la selección del hábitat (Figura 6). Esto favorece que las poblaciones periféricas sean más vulnerables a los cambios en los usos del suelo (Guo et al. 2005) y por lo tanto, en ausencia de medidas de gestión adecuadas para el mantenimiento de su hábitat mostrarán una rápida pérdida de sus poblaciones. Si estas poblaciones periféricas desaparecieran, otras poblaciones pasarían a ocupar su lugar y por lo tanto, su vulnerabilidad ante cambios en el paisaje también aumentaría.

Por el contrario, la gran agregación poblacional en regiones medias o centrales del rango de distribución podría favorecer la dinámica fuente-sumidero de las poblaciones (Figura 8), originando una pobre relación entre las condiciones de hábitat y la distribución de las especies (Gimona & Brewer 2006; Art. II).



**Figura 8.** Esquema de la dinámica “fuente-sumidero”: las especies pueden ocupar áreas fuera del límite de su nicho fundamental, siendo estas poblaciones (poblaciones “sumidero”) mantenidas por individuos dispersados desde las poblaciones “fuente” (Pulliam 2000).

La dinámica fuente-sumidero debe estar favorecida en áreas de mayor agregación poblacional por una mayor flexibilidad de los procesos de selección de hábitat (*e.g.* procesos de compensación o complementación; Figura 6) y una mayor facilidad de dispersión de las especies ya que el contexto paisajístico es más apropiado para su movilidad (Art. I). Además, una mayor agregación poblacional en estas áreas favorecerá una mayor abundancia de individuos (Brown 1984). Por lo tanto, la distribución de las especies y su dinámica de dispersión debe estar más regulada por procesos de abundancia y densidad de poblaciones que por mecanismos determinantes de presencias y ausencias (Art. II). En este contexto, para establecer adecuadas medidas de gestión en regiones centrales, más información sobre los procesos de regulación de abundancia parece ser necesaria.

Además, como se menciona en el párrafo anterior, las condiciones de agregación poblacional pueden ser determinantes de la variación geográfica en los procesos espaciales relacionados con el comportamiento de las especies como es la dispersión

(i.e. procesos endógenos). Los procesos endógenos parecen ser más importantes bajo condiciones extremas en la agregación de las poblaciones (altas y bajas), correspondientes a los extremos del rango de distribución: en el centro y la periferia. En estas regiones se encontró una mayor agregación poblacional de lo que sería explicable por las condiciones locales del hábitat. Mientras que en las regiones periféricas esta agregación poblacional podría ser originada por limitaciones de dispersión, en las regiones centrales las especies pueden agregarse utilizando hábitats sub-óptimos, condicionadas por la decisión de no invertir en largas distancias de dispersión (Sherry & Holmes 1985). Sin embargo, estudios complementarios serían necesarios para valorar como los procesos endógenos de dispersión varían a lo largo del rango de distribución. En este contexto, la variación geográfica de los determinantes ecológicos, debe generar respuestas de las especies espacialmente variable ante los cambios en los usos del suelo dependiendo del lugar donde se produzcan los cambios y los procesos ecológicos dominantes (Art. II).

El análisis de los procesos de selección de hábitat y su variación geográfica (Art. I y II) aportan información muy valiosa sobre los procesos determinantes de la distribución de las especies a gran escala, considerando el modelo “*Continua-Umwelt*” como referencia (Manning et al. 2004), (Cuadro 2). Así, se ha definido el paisaje en función de dos gradientes continuos: a) Continuo ambiental analizado mediante las curvas de respuesta a lo largo de gradientes de usos del suelo y b) Continuo en el espacio geográfico que se ha definido en función de la agregación espacial de las poblaciones.

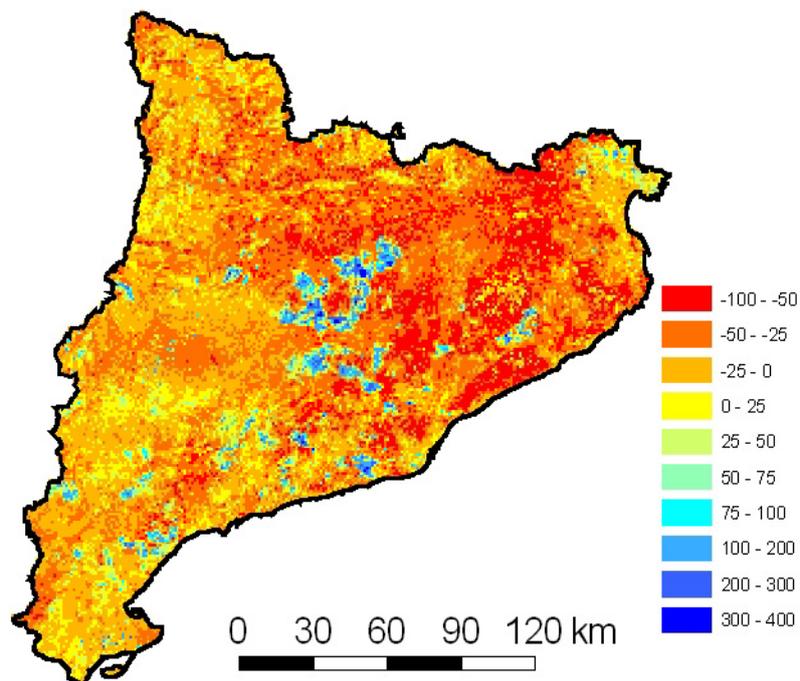
### ***Procesos dinámicos: el fuego como perturbación ecológica***

La heterogeneidad de las condiciones paisajísticas tiene un carácter naturalmente dinámico (Risser et al. 1984). Los procesos ecológicos de perturbación, como son los incendios forestales, tienen un papel fundamental sobre la dinámica paisajística y, por lo tanto, sobre la distribución de las especies (Art. III). Los incendios forestales, además de favorecer el carácter dinámico del paisaje, contribuyen a mantener la disponibilidad de hábitats abiertos y la heterogeneidad paisajística (Pickett & White 1985; Brawn et al. 2001; Lloret et al. 2002; Turner 2005), (Anexo 2). Debido a la importancia de la heterogeneidad paisajística para el mantenimiento de la biodiversidad (Blondel & Aronson 1999; Fuhlendorf et al. 2006), es necesario desarrollar medidas de gestión y

conservación de las especies donde se tenga en cuenta el carácter dinámico y heterogéneo del mosaico de hábitats mediterráneos (Art. IV; Figura 5).

*Los incendios forestales en la dinámica de distribución de las aves*

El régimen de incendios de las dos últimas décadas del siglo XX ha mostrado ser un proceso ecológico clave a escala regional en la dinámica de colonización de las aves debido a la función de esta perturbación en el mantenimiento de hábitats abiertos a grandes escalas espacio-temporales (Art. III). El análisis de la respuesta de las especies a la dinámica temporal de cambios en los usos del suelo ha mostrado una disminución generalizada en la calidad de hábitat ocurrida durante las dos últimas décadas del siglo XX para 10 especies de aves con diferente grado de preferencia por hábitats abiertos (Art. III). Esta disminución en la calidad del hábitat se ha producido como consecuencia de la transformación de hábitats arbustivos en boscosos y a la disminución de cultivos herbáceos de secano. Sin embargo, se ha observado un importante aumento de la calidad del hábitat en las áreas afectadas por los incendios durante el periodo de estudio (Figura 9).



**Figura 9.** Mapa de los cambios promedio en la calidad de hábitat (en %) de 10 aves de hábitats abiertos durante las dos últimas décadas del siglo XX (consultar Figura 3 para la comparación con las áreas afectadas por incendios durante el periodo estudiado).

El impacto de los incendios sobre la tendencia de cambios en la distribución de las aves ha sido variable entre las especies estudiadas. Para *Oenanthe hispanica* y *Lanius meridionalis*, el efecto del fuego no ha sido suficiente para compensar la disminución de la calidad del hábitat (Art. III), mostrando tendencias de disminución (contracción) de su distribución (Estrada et al. 2004). Además, para la mayoría de las especies estudiadas hay un importante factor de variación geográfica en la colonización, mostrando diferente respuesta a los incendios dependiendo de la región donde ocurran (Art. III). Esto podría ser una consecuencia de la variación geográfica de los determinantes ecológicos sobre la distribución de las especies (Art. II).

Para otras especies, la perturbación generada por los incendios forestales ha compensado el impacto negativo que podría tener la disminución generalizada de la calidad del hábitat. Así, especies como *Emberiza hortulana*, *Anthus campestris* y *Galerida theklae* han mostrado una importante expansión de su distribución (Estrada et al. 2004), colonizando las áreas afectadas por los incendios forestales durante las dos últimas décadas del siglo XX (Art. III). En ausencia de esta perturbación, estas especies podrían haber sufrido importantes reducciones en su distribución (Brotons et al. 2008), llegando incluso a mostrar extinciones locales como se ha visto con *Emberiza hortulana* en otras regiones Europeas (Sirami et al. 2007), (Figura 10).

Sin embargo, una expansión en la distribución de las especies no siempre implica un aumento de las poblaciones. Sistemas de monitoreo complementario como el *Seguiment dels Ocells Comuns de Catalunya* (SOCC) muestran tendencias poblacionales inciertas, variables entre años y en ocasiones con ligera tendencia, aunque no significativa, de disminución (SIOC 2009). Además, este grupo de especies<sup>1</sup> presentan una mayor proporción de especies amenazadas que las aves forestales de acuerdo a los criterio de amenaza de la UICN (International Union for Conservation of Nature 2003) aplicados a nivel catalán (Estrada et al. 2004; Art. IV). Por lo tanto, en vista de las tendencias de disminución de la calidad del hábitat y el deterioro del estatus de conservación de estas aves a nivel Europeo, se requiere el desarrollo de nuevas medidas de conservación eficientes, ya que las establecidas hasta el momento no han conseguido disminuir la pérdida de biodiversidad en Europa (BirdLife International 2004), (Anexo 1). Para el desarrollo de adecuadas políticas de conservación, deberá

---

<sup>1</sup> Separadas en dos subgrupos en el artículo IV (especies de hábitats abiertos y especies mosaico) para representar un gradiente de asociación a la perturbación de acuerdo a las preferencias de hábitat de las especies

tenerse en cuenta la dinámica del paisaje y su variabilidad espacio-temporal en la composición (Forman 1995). El carácter dinámico del paisaje debe ser especialmente importante para las especies estudiadas debido a su asociación con hábitats en transición como son los matorrales.



**Figura 10.** Algunas de las aves de hábitats abiertos estudiadas en la tesis. De izquierda a derecha: arriba *Emberiza hortulana*, *Anthus campestris* y abajo *Oenanthe hispanica* y *Lanius Meridionalis* (dibujos del *Atlas dels Ocells Nidificants de Catalunya*, Estrada et al. 2004).

#### *Integración de la dinámica paisajística en la conservación de las aves*

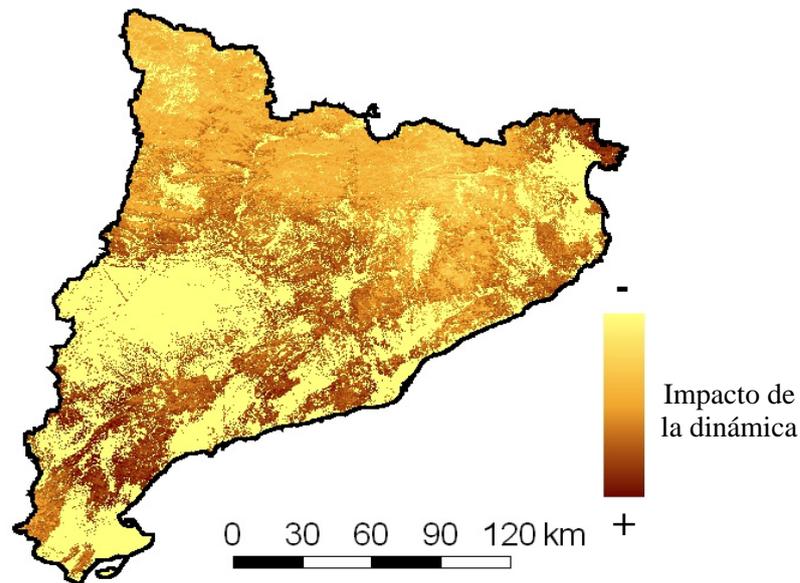
Para la elaboración de recomendaciones prácticas sobre la conservación de las aves de hábitats abiertos se han seleccionado áreas prioritarias con alto valor ecológico donde el mantenimiento de hábitats abiertos como medida de gestión es recomendable. Para una mayor eficiencia de las medidas de conservación, en la selección de áreas prioritaria para la conservación de las especies deberían considerarse tanto los patrones de distribución de las especies como los procesos de cambios y garantizar así el mantenimiento de la biodiversidad a largo plazo (Cowling et al. 1999; Pressey et al. 2007).

Debido a la dificultad que presenta la realización de predicciones precisas sobre los cambios futuros en la distribución de las especies (Art. III), se ha tenido en cuenta la futura dinámica paisajística originada por los incendios forestales para la toma de decisiones sobre la planificación de la conservación. Se han considerado los incendios forestales debido a que es la principal perturbación ecológica originando cambios a escala de paisaje en los ecosistemas mediterráneos (Blondel & Aronson 1999) y constituyen un proceso ecológico determinante de la dinámica de colonización de las especies de hábitats abiertos en amplias escalas espacio-temporales (Art. III). Por lo tanto, dado que el fuego es un elemento natural y necesario de los ecosistemas mediterráneos con el que es necesario coexistir (Blondel & Aronson 1999, Pausas & Keeley 2009), se hace necesario el desarrollo de políticas de gestión y conservación a escala regional que favorezca la coexistencia con este elemento modelador del paisaje (Pausas & Keeley 2009).

En este contexto, se ha estimado el impacto que constituye para las áreas con alto valor de conservación la dinámica paisajística asociada a los incendios forestales y el abandono rural, principalmente cambios en las cubiertas del bosque y matorral. Así, las áreas de conservación de las aves de hábitat abiertos han mostrado tener un impacto positivo de la dinámica paisajística en las áreas con alto riesgo de incendio debido al papel de esta perturbación en el mantenimiento de hábitats abiertos. Por el contrario, en las áreas con menor riesgo de incendio, bajo un escenario de abandono rural, la dinámica paisajística resultante tendría un impacto negativo sobre las áreas con alto valor de conservación (Figura 11). La integración del impacto de la futura dinámica paisajística en la planificación de la conservación de las aves de hábitats abiertos permite minimizar posibles amenazas en las áreas con alto valor de conservación (Art. IV). Las áreas con condiciones de hábitat favorables para la especies en la situación actual (estimada mediante modelos de hábitat) que además puedan garantizar el mantenimiento de hábitats abiertos en el futuro deberán ser priorizadas para la conservación de estas aves (Art. IV). Así, la conservación de las especies asociadas a los primeros estadios de la sucesión será más eficiente en áreas con alto riesgo de incendio, siempre y cuando presenten características de hábitat apropiadas para estas especies.

Debido a que los incendios forestales ocurrirán irremediablemente en un futuro próximo (Pausas & Keeley 2009), el fuego ofrece la oportunidad de realizar una gestión de los hábitats abiertos de forma pasiva, favoreciendo la disponibilidad de los estadios iniciales de la sucesión para las aves (Art. III y IV). En las áreas seleccionadas para la

conservación de las aves de hábitats abiertos considerando el impacto de la dinámica paisajística se producirá una auto-renovación de recursos, como es en este caso los hábitats abiertos, reduciendo los esfuerzos de gestión y generando medidas de conservación más eficientes y por tanto más económicas (Di Castri 1998; Wilcove et al. 1998).

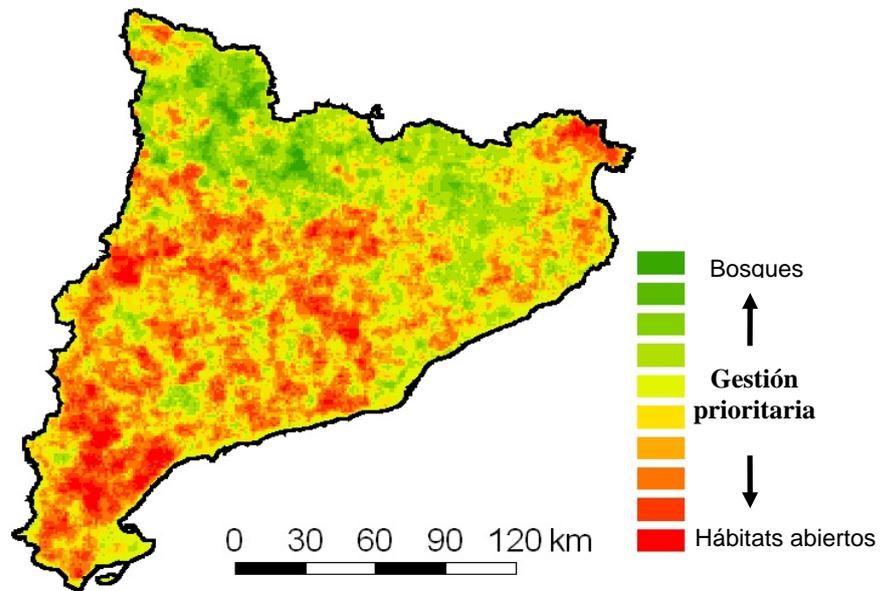


**Figura 11.** Variación geográfica del impacto de la dinámica paisajística originada como consecuencia de los incendios forestales y el abandono rural para las aves de hábitats abiertos. El impacto será positivo en áreas con alto riesgo de incendio por la posible formación de hábitats abiertos debido a esta perturbación. En las áreas con menor riesgo de incendio, bajo un escenario de abandono rural, la dinámica paisajística resultante tendría un impacto negativo sobre las áreas con alto valor de conservación para las aves de hábitats abiertos.

A pesar de que algunos autores señalan la importancia de las poblaciones con una mayor agregación desde el punto de vista de la conservación (Araújo et al. 2002), en esta tesis (Art. IV) se han considerado igualmente importantes todas las poblaciones, tanto periféricas como centrales para contribuir así a la conservación de la diversidad genética (Hanski & Gaggiotti 2004; Guo et al. 2005).

En la selección de áreas prioritarias para la conservación se tuvieron además en cuenta las especies de aves forestales. Para estas especies el fuego mostró tener un impacto negativo sobre las áreas con alto valor de conservación (Art. IV). Por lo tanto, de forma inversa a las especies de hábitats abiertos, se consideró el fuego como potencial amenaza, disminuyendo el riesgo de incendio en las áreas de conservación seleccionadas sin disminuciones importantes en la representación de las especies. La

consideración de especies forestales en el estudio sobre la selección de áreas prioritarias para la conservación es de gran utilidad para maximizar la eficacia de las medidas de conservación y garantizar la persistencia de aves con requerimientos de gestión opuestos. Así, se proporcionan recomendaciones espacialmente explícitas sobre las áreas prioritarias de conservación donde diferentes tipos de gestión deben ser aplicados: mantenimiento de hábitats abiertos vs. mantenimiento de áreas boscosas (Figura 12).



**Figura 12.** Áreas con alto valor de conservación para las aves donde diferentes tipos de gestión deben ser priorizadas: mantenimiento y conservación de los bosques (color verde) y mantenimiento de hábitats abiertos y heterogeneidad paisajística (color rojo). Para la definición de estas áreas se ha tenido en cuenta el riesgo de incendio, minimizándolo para la conservación de las especies forestales (áreas verdes) y maximizándolo en las áreas de conservación de aves de hábitats abiertos debido al impacto positivo de esta perturbación para estas aves (áreas rojas).

Comparativamente, entre las aves forestales y de hábitats abiertos se ha visto que estas últimas requieren una mayor área por especie para su conservación y, por lo tanto, originará una menor eficiencia en los esfuerzos de conservación. Esto parece ser una consecuencia del escaso solapamiento en la distribución de estas especies, originando comunidades de aves de hábitats abiertos muy heterogéneas entre diferentes localidades (Blondel & Farré 1988; Herrando et al. 2003). Por lo tanto, para la conservación de esta comunidad de aves deberán abarcarse extensas áreas distribuidas por todo el territorio para poder recoger la posible variación de las comunidades entre localidades.

Las áreas prioritarias para la conservación definidas en este estudio son una propuesta de planificación territorial orientada a la conservación más que una propuesta

de creación de reservas (Art. IV). La planificación territorial enfocada a la conservación de las especies contribuirá a fomentar la conservación a nivel de paisaje en conjunto, de acuerdo al modelo *continua-Umwelt* (Manning et al. 2004). Desde el punto de vista de la conservación, este modelo presenta especial interés en áreas donde el paisaje presenta importantes gradientes ecológicos (Art. I y II) como es el caso de Cataluña y donde las especies de interés para la conservación muestran importantes diferencias en sus requerimientos ecológicos (Fischer & Lindenmayer 2006).

#### *El fuego en la gestión de la heterogeneidad paisajística*

Con esta tesis se muestra un claro ejemplo, mediante el estudio de las aves, de la importancia del papel del fuego en el mantenimiento de la disponibilidad y la estructura de los hábitats abiertos, destacando la importancia de esta perturbación en la regulación del funcionamiento de los ecosistemas y la heterogeneidad paisajística como ha hecho de forma natural durante siglos (Rundel et al. 1998).

Tradicionalmente en la región mediterránea, las aves de hábitats abiertos ocupaban paisajes heterogéneos donde los hábitats requeridos por estas especies se mantenían gracias a la interacción de la actividad humana con los ecosistemas mediante perturbaciones como el fuego, el pastoreo y el aprovechamiento de los bosques que han tenido lugar durante siglos (Blondel & Aronson 1999). La utilización y gestión tradicional del paisaje junto con el régimen natural de incendios ha favorecido la heterogeneidad paisajística, creando el mosaico mediterráneo. Así, la pérdida de esta tipología de paisaje, debido al abandono rural por un lado y a la intensificación agrícola por otro, ha potenciado que las aves de hábitats abiertos respondan positivamente al régimen de incendios de las dos últimas décadas del siglo XX (Art. III), ya que esta perturbación a escala de paisaje es la única que favorece el mantenimiento de hábitats abiertos y la heterogeneidad paisajística para estas aves que durante siglos ha fomentado la actividad humana (Brotons & Herrando 2001; Brotons et al. 2004), (Foto 4).

A pesar del efecto positivo de los incendios forestales, se hace necesaria una gestión controlada para el mantenimiento de los hábitats abiertos y la heterogeneidad paisajística (Pons & Bas 2005; Art. I), en las áreas seleccionadas como prioritarias para la conservación de las especies (Figura 12; Art. IV). En estas áreas, las prácticas de gestión más adecuadas para controlar el desarrollo excesivo de la vegetación son el aclareo del maquis mediterráneo favoreciendo hábitats con baja densidad arbórea (De la

Montaña et al. 2006), el pastoreo y, en especial, el fuego (Pons 1998; Pons et al. 2003; Fuhlendorf et al. 2006).



**Foto 4.** Hábitat arbustivo formado como consecuencia de un incendio forestal.

El fuego es una herramienta muy eficaz en la gestión y conservación de los ecosistemas a grandes escalas espacio-temporales que frecuentemente se ha utilizado para disminuir el riesgo de grandes incendios (Martell 2001). Además, si en las áreas prioritarias para la conservación de las aves de hábitat abiertos no se usase el fuego u otras perturbaciones como el pastoreo como elemento gestor de los hábitats, el desarrollo de la sucesión vegetal con el transcurso del tiempo produciría una disminución de la calidad del hábitat y, por lo tanto, la desaparición de muchas especies (Art. III). Asimismo, la reducción de combustible y la heterogeneidad paisajística en estas áreas contribuirían a disminuir el riesgo de incendio, especialmente elevado en las zonas seleccionadas para la conservación de las aves de hábitats abiertos (Art. IV). En ausencia de una gestión adecuada, el desarrollo de combustible y homogeneización del paisaje como consecuencia del abandono rural aumentaría el riesgo de grandes incendios y de mayor carácter catastrófico (Pausas et al. 2008), que podrían incluso afectar extensas áreas importantes para la conservación de las especies forestales.

Sin embargo, los incendios forestales, a pesar de producir una disminución en la disponibilidad de superficie arbolada para las aves forestales, ofrece una nueva tipología de paisaje donde las teselas de bosque remanentes ofrecen también condiciones óptimas para aves con requerimientos forestales (Herrando & Brotons 2002). Además, estudios a gran escala han demostrado que el régimen de incendios de los últimos años no han

producido una disminución significativa de la riqueza de aves forestales (Gil-Tena et al. 2009).

En este contexto, desde el punto de vista de la conservación debe tenerse en cuenta el carácter heterogéneo y dinámico del paisaje, especialmente en relación a los estadíos iniciales de la sucesión vegetal. Por lo tanto, la gestión debería ir orientada hacia el mantenimiento de la heterogeneidad paisajística de una forma dinámica. Es decir, los diferentes hábitats deberían sustituir el uno al otro en el espacio y en el tiempo como un mosaico dinámico garantizando de forma general la persistencia espacio-temporal de todas las especies (Blondel & Aronson 1999; Bengtsson et al. 2003; Fuhlendorf et al. 2006; Wilcox et al. 2006).

Así, una vez más se pone de manifiesto la importancia de utilizar la función de las perturbaciones ecológicas para favorecer la heterogeneidad paisajística y contribuir al mantenimiento de la biodiversidad a gran escala; tanto para la conservación de las aves de hábitats abiertos como se ha mostrado en esta tesis, como para las especies con requerimientos de hábitat más forestal (Almeida et al. 1997; Askins 2001; Brawn et al. 2001; Moreira et al. 2001; Herrando & Brotons 2002; Brotons et al. 2004; Moreira & Russo 2007).

Como se ha mencionado anteriormente, el paisaje mediterráneo, caracterizado por una gran heterogeneidad de hábitats, presenta un gran interés para evitar la rápida propagación de incendios sobre el paisaje pero además posee un alto valor sociocultural (Forman 1995; Lloret et al. 2002; Turner 2005). En este sentido, debido a la importancia que presenta este paisaje, las especies objeto de los análisis de esta tesis podrían utilizarse como indicadoras del mantenimiento de hábitats abiertos y paisajes heterogéneos para restaurar las condiciones tradicionales del mosaico mediterráneo.

### ***Implicaciones en los modelos de hábitat***

El carácter heterogéneo y dinámico del paisaje es un importante determinante de la distribución de las especies y su respuesta a los cambios en los usos del suelo (Art. I, II, III, IV). Para el análisis de esta relación se han aplicado modelos de distribución de especies que han mostrado ser una herramienta de gran utilidad para la evaluación de hipótesis ecológicas sobre la respuesta de las especies a los cambios ambientales, tanto espacial como temporalmente (Art. II y III). Sin embargo, la validación de las predicciones mediante datos empíricos de presencia/ausencia de las especies ha demostrado que los modelos de hábitat basados en variables climáticas, topográficas y

de usos del suelo fracasan en la realización de predicciones de cambios ante futuros escenarios de paisaje. La dinámica de colonización y extinción local de las especies parece ser un complejo proceso que no ha resultado ser bien descrito por los cambios en los usos del suelo (Art. III).

La capacidad predictiva de los modelos podría mejorarse con la incorporación en los modelos de información sobre los procesos ecológicos determinantes de los cambios de distribución de las especies (Guisan & Zimmermann 2000), como se ha mostrado en el estudio realizado con los incendios forestales (Art. III). Así, para las especies de hábitats abiertos, la diferenciación entre áreas quemadas y no quemadas ha mejorado la explicación de las colonizaciones, ya que aportan indirectamente información relativa a las áreas quemadas, como puede ser la heterogeneidad de hábitats abiertos (Lloret et al. 2002), (Anexo 2). Los incendios, como proceso ecológico induciendo cambios en el paisaje y en la distribución de las especies, aportan más información sobre la dinámica de colonización de las especies que los cambios en la disponibilidad de hábitat como consecuencia de los cambios en los usos del suelo. Por lo tanto, en un contexto de cambio global, es crucial un mayor conocimiento de los procesos que originan variaciones en la distribución de las especies para poder realizar predicciones más precisas mediante técnicas de modelización sobre estas variaciones en respuesta a los cambios ambientales.

Asimismo, el desajuste de las predicciones de los modelos y los valores observados son una consecuencia de las numerosas limitaciones que han sido y son ampliamente discutidas en la literatura y por lo tanto deberían ser tenidas en cuenta en las posibles aplicaciones que se realicen de los modelos (Guisan & Thuiller 2005; Araújo & Guisan 2006; Austin 2007; Dormann 2007; Osborne et al. 2007). Estas limitaciones se deben a que la modelización del hábitat está basada en supuestos generales que carecen de la integración de la teoría ecológica (Austin 2002; Guisan & Thuiller 2005).

Una de las principales limitaciones se debe a que la realización de modelos de hábitat asume condiciones de equilibrio entre la distribución de las especies y los factores ambientales, sin embargo las condiciones de equilibrio raramente se dan de manera natural (Guisan & Thuiller 2005). La falta de equilibrio entre las especies y los factores ambientales se ve favorecida por la diferencia temporal que puede haber entre los cambios en los factores ambientales y la respuesta de las especies a estos cambios (Austin 2002). Los paisajes dinámicos, como es el caso del paisaje mediterráneo, deben

favorecer la situación de falta de equilibrio, especialmente para las especies asociadas a hábitats efímeros como es el caso de las aves de hábitats abiertos consideradas en esta tesis. En este sentido, el carácter dinámico de la distribución de las especies y la falta de equilibrio debe originar una mayor diferencia entre los valores observados y los estimados por el modelo (Art. III).

Además, se ha de tener en cuenta que las proyecciones de los modelos sobre la distribución de las especies representan el área potencial que una especie podría habitar. Sin embargo, la distribución potencial no tiene por qué coincidir con la distribución real (Pulliam 2000; Araújo & Guisan 2006). Las diferencias que pueda haber entre la distribución potencial y real se deben a procesos espaciales relacionados con el comportamiento y biología de las especies, como es la capacidad de dispersión, dando lugar a hábitats favorables no ocupados por la especie y hábitats no tan favorables donde la especie sí está presente (Guisan & Thuiller 2005).

Sin embargo, como se ha mencionado anteriormente, el papel de los procesos espaciales, como son la capacidad de dispersión y la influencia del contexto paisajístico, es variable geográficamente debido a la interacción de la heterogeneidad ambiental con la distribución de las especies. Esto origina en la modelización una variabilidad geográfica en la capacidad discriminatoria entre presencias y ausencias, obteniendo una menor diferencia entre el valor observado y estimado (*i.e.* residuos) en áreas de menor agregación poblacional (Art. II). Por lo tanto, los modelos serán más fiables en las áreas periféricas del rango de distribución. Por el contrario, las áreas con alta agregación poblacional de la distribución de las especies (*i.e.* región central), muestran mayores residuos de los modelos obteniendo estimaciones menos precisas. La variabilidad geográfica en la capacidad explicativa de los modelos debido a la variación espacial de la relación entre las especies y su hábitat es una consecuencia de la variación del nicho ecológico de las especies a lo largo de su rango de distribución, como es en este caso, a lo largo de un gradiente de agregación poblacional (Art. II).

## **Conclusión**

La relación establecida entre los procesos de selección de hábitat (Art. I), la variación geográfica de la respuesta a los factores ambientales (Art. II) y la dinámica de respuesta a las perturbaciones (Art. III) es fundamental para entender como las especies responden a los cambios en el paisaje a escalas espacio-temporales amplias. Esto

permite realizar recomendaciones prácticas para la gestión y conservación de las especies a una escala regional (Art. IV).

En este contexto, se ha demostrado cómo la heterogeneidad paisajística es determinante de los procesos espaciales en los que destaca la influencia de las poblaciones vecinas y los hábitats adyacentes. Además, la heterogeneidad paisajística tiene un carácter temporalmente dinámico en el cual las perturbaciones como los incendios desempeñan un papel fundamental como proceso clave en los cambios de la distribución de las especies. Ignorar la influencia de los procesos espaciales, de interacción entre hábitats adyacentes y su variación geográfica, y de los procesos dinámicos favorecidos por las perturbaciones puede originar conclusiones erróneas sobre la respuesta de las especies a los cambios ambientales y, por lo tanto, inadecuadas políticas de gestión y conservación regional.

A escalas espaciales amplias, las medidas de gestión y ordenación del territorio podrían contribuir de una forma notable a la mitigación del fuerte impacto de los procesos de cambio global sobre la biodiversidad. Medidas encaminadas a favorecer la movilidad de las especies a través del mosaico de hábitat, como la preservación de paisajes mosaico, podrían fomentar la resiliencia de las especies a los cambios ambientales. A pesar de que en esta tesis se ha remarcado la importancia de los procesos ecológicos a gran escala, estudios a múltiples escalas podrían mejorar la comprensión de los cambios de distribución de las especies. De hecho, sería recomendable que las medidas de gestión y conservación de las especies se desarrollen a diferentes escalas y que, por lo tanto, se sustenten en aproximaciones complementarias que aborden diferentes escalas espaciales.

## 5. CONCLUSIONES FINALES

- 1) Las aves de hábitats abiertos presentan **complejas respuestas ante los cambios** en los usos del suelo debido a la gran variabilidad de factores determinantes de los patrones de distribución de las especies a **escala de paisaje** (Objetivo 1). Esta complejidad se debe principalmente a la gran influencia de:
  - El contexto paisajístico: según las interacciones entre usos del suelo adyacentes
  - El contexto poblacional: variable geográficamente según el patrón de agregación espacial de las poblaciones vecinas
  - El carácter dinámico del paisaje: donde las perturbaciones como los incendios forestales juegan un papel fundamental
- 2) La **respuesta** a los cambios en el paisaje depende de la especie considerada y está influenciada por el **contexto ecológico**, entendiendo como tal tanto al contexto paisajístico como al contexto poblacional (Objetivo 2). Así:
  - La disminución de la tasa de ocupación de las especies ante la reducción de hábitat preferente será más acusada si los hábitats adyacentes no ofrecen recursos para las especies (*i.e.* procesos de fragmentación); mientras que el impacto no será tan negativo si las especies pueden adquirir **recursos de hábitats adyacentes**
  - Las especies muestran una **respuesta geográficamente variable** a los factores ambientales debido a la interacción de la distribución de las especies con la heterogeneidad ambiental a lo largo del su rango de distribución. Así, la disponibilidad de hábitat parece actuar como factor más limitante de la distribución de las especies en áreas de menor agregación poblacional (en la periferia del rango de distribución de las especies)
  - La influencia de los **procesos espaciales endógenos** como la capacidad de dispersión parecen ser muy variables según el patrón de agregación poblacional. Sin embargo, es necesaria una mayor investigación sobre las especies para valorar cómo estos procesos varían geográficamente
- 3) Los **modelos de distribución** de las especies presentan un **error espacialmente variable** que tiende a aumentar en áreas con alta agregación poblacional, siendo mayor en estas zonas la diferencia entre los valores estimados y observados (*i.e.* residuos del modelo). Por lo tanto, la fiabilidad en la información obtenida mediante modelización debería ser también geográficamente variable (Objetivo 3).

- 4) Los modelos de distribución basados en variables climáticas y usos del suelo **no predicen adecuadamente los cambios de distribución de las especies** en respuesta a los cambios del paisaje (Objetivo 3). La incorporación de información relativa a los procesos determinantes de los cambios, como son en este caso los incendios forestales, podría mejorar las predicciones sobre los cambios en la distribución de las especies ante futuros escenarios de paisaje (Objetivo 4).
- 5) Se confirma la importancia de los **incendios forestales** para las aves de hábitats abiertos, resaltando la importancia de esta perturbación a grandes escalas espacio-temporales. Así, se ha mostrado cómo el régimen de incendios de las últimas dos décadas del siglo XX ha favorecido la **dinámica de colonización** de estas aves (Objetivo 4).
- 6) El paisaje tradicional mediterráneo, donde **coexisten diferentes tipos de hábitats abiertos** (*i.e.* pastos, áreas agrícolas, matorral), favorece a las aves de hábitats abiertos a escala de paisaje, aumentando el rango de hábitats utilizados. Esta tipología de paisaje mosaico se ha visto favorecida por los incendios forestales, beneficiando a las aves de hábitats abiertos (Objetivo 2 y 4).
- 7) En respuesta a la distribución dinámica de estas especies y la vulnerabilidad que muestran ante los cambios en la disponibilidad de hábitats abiertos es necesario realizar una **planificación sistemática de la conservación** a escala de paisaje. Para ello se ha de tener en cuenta la posible incompatibilidad con la conservación de otras especies de aves con requerimientos de hábitat opuestos (*i.e.* especies forestales) (Objetivo 5).
- 8) La incorporación de la futura **dinámica paisajística** originada por los incendios forestales y el abandono rural en la **selección de áreas prioritarias para la conservación** permite hacer recomendaciones prácticas sobre cómo y dónde conservar las especies con diferentes requerimientos de hábitat, minimizando el posible impacto negativo de la dinámica paisajística sobre las áreas prioritarias para la conservación de las aves (Objetivo 6).
- 9) Es necesaria **más investigación** a múltiples escalas para mejorar las predicciones sobre futuros cambios en la distribución de las especies. Información sobre las especies en relación a la abundancia, dinámica de poblaciones, capacidad de dispersión y otros procesos ecológicos determinantes de los cambios parecen ser necesarios.

## 6. BIBLIOGRAFÍA

- Almeida, J., M. Díaz-Esteban, B. Hallman, F. Petretti, R. Prodon, & G. Rocamora. 1997. Mediterranean forest, shrubland and rocky habitats. Page 239 in G. M. Tucker, & M. I. Evans, editors. Habitats for birds in Europe: a conservation strategy for the wider environment. BirdLife International, Cambridge.
- Araújo, M. B., & A. Guisan. 2006. Five (or so) challenges for species distribution modelling. *Journal of Biogeography* 33:1677-1688.
- Araújo, M. B., P. H. Williams, & A. Turner. 2002. A sequential approach to minimise threats within selected conservation areas. *Biodiversity and Conservation* 11:1011-1024.
- Askins, R. A. 2001. Sustaining biological diversity in early successional communities: the challenge of managing unpopular habitats. *Wildlife Society Bulletin* 29:407-412.
- Austin, M. P. 2002. Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling* 157:101-118.
- Austin, M. P. 2007. Species distribution models and ecological theory: a critical assessment and some possible new approaches. *Ecological Modelling* 200:1-19.
- Baker, H. G., & G. L. Stebbins 1977. The genetics of colonizing species. Academic Press, New York.
- Bengtsson, J., P. Angelstam, T. Elmqvist, U. Emanuelsson, C. Folke, M. Ihse, F. Moberg, & M. Nystrom. 2003. Reserves, resilience and dynamic landscapes. *Ambio* 32:389-396.
- BirdLife International 2004. Birds in Europe: population estimates, trends and conservation status. Cambridge, UK.
- Blondel, J., & J. Aronson 1999. Biology and wildlife of the Mediterranean region. Oxford University Press, Oxford.
- Blondel, J., & H. Farré. 1988. The convergent trajectories of bird communities along ecological successions in European forests. *Oecologia* 75:83-93.
- Brawn, J. D., S. K. Robinson, & F. R. Thompson. 2001. The role of disturbance in the ecology and conservation of birds. *Annual Review Ecological Systems* 32:251-276.
- Brotons, L., & S. Herrando. 2001. Factors affecting bird communities in fragments of secondary pine forests in the north-western Mediterranean basin. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 22:21-31.
- Brotons, L., S. Herrando, & J. L. Martin. 2004. Bird assemblages in forest fragments within Mediterranean mosaics created by wild fires. *Landscape Ecology* 19:663-675.
- Brotons, L., S. Herrando, & P. Pons. 2008. Wildfires and the expansion of threatened farmland birds: the ortolan bunting *Emberiza hortulana* in Mediterranean landscapes. *Journal of Applied Ecology* 45:1059-1066.
- Brotons, L., P. Pons, & S. Herrando. 2005. Colonization of dynamic Mediterranean landscapes: where do birds come from after fire? *Journal of Biogeography* 32:789-798.
- Brown, D. G., K. M. Johnson, T. R. Loveland, & D. M. Theobald. 2005. Rural land-use trends in the conterminous United States, 1950–2000. *Ecological Applications* 15:1851–1863.
- Brown, J. H. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *American Naturalist* 124:255-279.
- Brown, J. H., G. C. Stevens, & D. M. Kaufman. 1996. The geographic range: size, shape, boundaries and internal structure. *Annual Review Ecological Systems* 27:597-623.
- Chuvieco, E. 1999. Measuring changes in landscape patterns from satellite images: effects of large fire disturbances. *International Journal of Remote Sensing* 20: 2331-2346.
- Cowling, R. M., R. L. Pressey, A. T. Lombard, P. G. Desmet, & A. G. Ellis. 1999. From representation to persistence: Requirements for a sustainable system of conservation areas in the species-rich mediterranean-climate desert of southern Africa. *Diversity and Distributions* 5:51-71.
- De la Montana, E., J. M. Rey-Benayas, & L. M. Carrascal. 2006. Response of bird communities to silvicultural thinning of Mediterranean maquis. *Journal of Applied Ecology* 43:651-659.

- Debussche, M., J. Lepart, & A. Dervieux. 1999. Mediterranean landscape changes: evidence from old postcards. *Global Ecology and Biogeography* 8:3-15.
- Devictor, V., R. Julliard, D. Couvet, A. Lee, & F. Jiguet. 2007. Functional homogenization effect of urbanization on bird communities. *Conservation Biology* 21:741-751.
- Di Castri, F. 1998. Politics and environment in Mediterranean-climate regions in P. W. Rundel, G. Montenegro, & F. M. Jaksic, editors. *Landscape disturbance and biodiversity in Mediterranean-type ecosystems*. Springer-Verlag, Heidelberg.
- Diaz-Delgado, R., F. Lloret, & X. Pons. 2004. Spatial patterns of fire occurrence in Catalonia, NE, Spain. *Landscape Ecology* 19:731-745.
- Dirección General para la Biodiversidad. 2006. *Catálogo Nacional de Especies Amenazadas (1990-2006)*. Ministerio de Medio Ambiente.
- Dormann, C. F. 2007. Promising the future? Global change projections of species distribution. *Basic and Applied Ecology* 8:387-397.
- Ellner, S. P., & G. Fussmann. 2003. Effects of successional dynamics on metapopulation persistence. *Ecology* 84:882-889.
- Escarré, J., C. Houssard, & M. Debussche. 1983. Évolution de la végétation et du sol après abandon cultural en région méditerranéenne: étude de succession dans les Garrigues du Montpelliérais (France). *Acta Oecologia* 4:221-239.
- Estrada, J., V. Pedrocchi, L. Brotons, & S. Herrando 2004. *Atles dels Ocells Nidificants de Catalunya (1999-2002)*. Lynx editor, Barcelona.
- Farina, A. 1997. Landscape structure and breeding bird distribution in a sub-Mediterranean agroecosystem. *Landscape Ecology* 12:365-378.
- Farina, A. 1998. Bird diversity in a changing landscape (Tuscany, Italy) in P. W. Rundel, G. Montenegro, and F. M. Jaksic, editors. *Landscape degradation and biodiversity in Mediterranean-Type ecosystems*. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg.
- Farina, A. 2000. *Landscape ecology in action*. Kluwer Academic Publisher, Netherlands.
- Fischer, J., & B. D. Lindenmayer. 2006. Beyond fragmentation: the continuum model for fauna research and conservation in human-modified landscapes. *Oikos (Forum)* 112:473-480.
- Foley, J. A. et al. 2005. Global consequences of land use. - *Science* 309:570-574.
- Forman, R. T. T. 1995. *Land mosaics: the ecology of landscapes and regions*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Fuhlendorf, S. D., W. C. Harrell, D. M. Engle, R. G. Hamilton, C. A. Davis, & D. M. Leslie. 2006. Should heterogeneity be the basis for conservation? Grassland bird response to fire and grazing. *Ecological Applications* 16:1706-1716.
- Furness, R. W., & J. J. D. Greenwood (eds.). 1993. *Birds as Monitors of Environmental Change*. Chapman & Hall, London.
- Gaston, K. J., & R. A. Fuller. 2007. Commonness, population depletion and conservation biology. *Trends in Ecology and Evolution* 23:14-19.
- Gaston, K. J., R. L. Pressey, & C. R. Margules. 2002. Persistence and vulnerability: retaining biodiversity in the landscape and in protected areas. *Journal of Biosciences* 27:361-384.
- Gil-Tena, A., L. Brotons, & S. Saura. 2009. Mediterranean forest dynamics and forest bird distribution changes in the late 20th century. *Global Change Biology* 15:474-485.
- Gimona, A., & M. J. Brewer. 2006. Local environmental effects and spatial effects in macroecological studies using mapped abundance classes: the case of rook *Corvus frugilegus* in Scotland. *Journal of Animal Ecology* 75:1140-1146.
- Guisan, A., & W. Thuiller. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* 8:993-1009.
- Guisan, A., & N. E. Zimmermann. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135:147-186.
- Guo, Q., M. Taper, M. Shchoenenberger, & J. Brandle. 2005. Spatial-temporal population dynamics across species range: from centre to margin. *Oikos* 108:47-57.
- Hanski, I. 2005. *The shrinking world: ecological consequences of habitat loss*. International Ecology Institute, Oldendorf/Luhe, Germany.

- Hanski, I., & O. E. Gaggiotti 2004. *Ecology, Genetics and Evolution of Metapopulations*. Elsevier, Academic Press.
- Herrando, S., & L. Brotons. 2002. Forest bird diversity in Mediterranean areas affected by wildfires: a multi-scale approach. *Ecography* 25:161-172.
- Herrando, S., L. Brotons, & S. Llacuna. 2003. Does fire increase the spatial heterogeneity of bird communities in Mediterranean landscapes? *Ibis* 145:307-317.
- IGBP. 2001. *Global change and the Earth system: a planet under pressure*. Science Series, 4. International. Geosphere-Biosphere Programme.
- International Union for Conservation of Nature. 2003. *Guidelines for Application of IUCN Red List Criteria at Regional Levels: Version 3.0*. IUCN, Gland and Cambridge.
- Lavorel, S., J. Canadell, S. Rambal, & J. Terradas. 1998. Mediterranean terrestrial ecosystems: research priorities on global change effects. *Global Ecology and Biogeography* 7:157-166.
- Lawler, J. J., D. White, & L. L. Master. 2003. Integrating representation and vulnerability: Two approaches for prioritizing areas for conservation. *Ecological Applications* 13:1762-1772.
- Lepers, E., E. F. Lambin, A. C. Janetos, R. DeFries, F. Achard, N. Ramankutty, & R. J. Scholes. 2005. A synthesis of information on rapid land-cover change for the period 1981–2000. *BioScience* 55:115–124.
- Lindenmayer, B. D., R. J. Hobbs, R. Montague-Drake, J. Alexandra, A. F. Bennet, L. Fahrig, J. Fischer, H. P. Possingham, & T. D. Sisk. 2008. A checklist for ecological management of landscape for conservation. *Ecology Letters* 11:78-91.
- Lloret, F., E. Calvo, X. Pons, & R. Diaz-Delgado. 2002. Wildfires and landscape patterns in the Eastern Iberian peninsula. *Landscape Ecology* 17:745-759.
- MacArthur, R., & E. O. Wilson 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Manning, A. D., B. D. Lindenmayer, & H. Nix. 2004. Continua and umwelt: novel perspectives on viewing landscapes. *Oikos* 104:621-628.
- Margules, C. R., & R. L. Pressey. 2000. Systematic conservation planning. *Nature* 405:243-253.
- Margules, C. R., R. L. Pressey, & P. H. Williams. 2002. Representing biodiversity: data and procedures for identifying priority areas for conservation. *Journal of Biosciences* 27:309-326.
- Martell, D. L. 2001. Forest fire management in E. A. Johnson, & M. Kiyoko, editors. *Forest fires: behavior and ecological effects*, California (USA).
- Moreira, F., P. G. Ferreira, F. C. Rego, & S. Bunting. 2001. Landscape changes and breeding bird assemblages in northwestern Portugal: the role of fire. *Landscape Ecology* 16:175-187.
- Moreira, F., & D. Russo. 2007. Modelling the impact of agricultural abandonment and wildfires on vertebrate diversity in Mediterranean Europe. *Landscape Ecology* 22:1461-1476.
- Moreno, J. M., & W. C. Oechel 1994. *The role of fire in Mediterranean-type ecosystems*. Springer-Verlag, New York.
- Mouillot, F., J. P. Ratte, R. Joffre, J. M. Moreno, & S. Rambal. 2003. Some determinants of the spatio-temporal fire cycle in a Mediterranean landscape (Corsica, France). *Landscape Ecology* 18:665-674.
- Mouillot, F., J. P. Ratte, R. Joffre, D. Mouillot, & S. Rambal. 2005. Long-term forest dynamic after land abandonment in a fire prone Mediterranean landscape (central Corsica, France). *Landscape Ecology* 20:101-112.
- Muntaner, J., X. Ferrer, & A. Martínez-Vilalta 1984. *Atles dels ocells nidificants de Catalunya i Andorra*. Ketres Editor, Barcelona, Spain.
- Myers, N., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. B. da Fonseca, & J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853–858.
- Naveh, Z. 1998. From biodiversity to ecodiversity - holistic conservation of the biological and cultural diversity of Mediterranean landscapes in P. W. Rundel, G. Montenegro, & F. M. Jaksic, editors. *Landscape disturbance and biodiversity in Mediterrean-type ecosystems*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- Noss, R. F. 1983. A regional landscape approach to maintain diversity. *BioScience* 33:700-706.

- Osborne, P. E., G. M. Foody, & S. Suárez-Seoane. 2007. Non-stationarity and local approaches to modelling the distributions of wildlife. *Diversity and Distributions* 13:313-323.
- Pausas, J. G., & J. E. Keeley. 2009. A Burning Story: The Role of Fire in the History of Life. *Bioscience* 59:593-601.
- Pausas, J. G., J. Llovet, A. Rodrigo, & R. Vallejo. 2008. Are wildfires a disaster in the Mediterranean basin? - A review. *International Journal of Wildland Fire* 17:713-723.
- Pickett, S. T. A., & P. S. White 1985. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, Orlando, Florida (USA).
- Pimm, S. L., J. G. Russell, J. L. Gittleman, & T. M. Brooks. 1995. The future of biodiversity. *Science* 269:347-350.
- Pino, J., F. Roda, J. Ribas, & X. Pons. 2000. Landscape structure and bird species richness: implications for conservation in rural areas between natural parks. *Landscape and Urban Planning* 49:35-48.
- Piñol, J., J. Terradas, & F. Lloret. 1998. Climate warming, wildfire hazard, and wildfire occurrence on coastal eastern Spain. *Climatic Change* 38:345-357.
- Pons, P. 1998. Bird site tenacity after prescribed burning in a Mediterranean shrubland. Pages 261-270 in L. Trabaud, editor. *Fire management and landscape ecology*, Fairfield, Washington (USA).
- Pons, P., & J. M. Bas. 2005. Open-habitat birds in recently burned areas: the role of the fire extent and species' habitat breadth. *Ardeola* 52:119-131.
- Pons, P., B. Lambert, E. Rigolot, & R. Prodon. 2003. The effects of grassland management using fire on habitat occupancy and conservation of birds in a mosaic landscape. *Biodiversity and Conservation* 12:1843-1860.
- Pons, P., & R. Prodon. 1996. Short term temporal patterns in a Mediterranean shrubland bird community after wildfire. *Acta Oecologica* 17:29-41.
- Preiss, E., J. Martin, & M. Debussche. 1997. Rural depopulation and recent landscape changes in a Mediterranean region: consequences to the breeding avifauna. *Landscape Ecology* 12:51-61.
- Pressey, R. L., M. Cabeza, M. E. Watts, R. M. Cowling, & K. A. Wilson. 2007. Conservation planning in a changing world. *Trends in Ecology & Evolution* 22:583-592.
- Pressey, R. L., C. J. Humphries, C. R. Margules, R. I. Vane-Wright, & P. H. Williams. 1993. Beyond opportunism: key principles for systematic reserve selection. *Trends in Ecology & Evolution* 8:124-128.
- Pulliam, H. R. 2000. On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters* 3:349-361.
- Rayfield, B., P. M. A. James, A. Fall, & M. J. Fortin. 2008. Comparing static versus dynamic protected areas in the Quebec boreal forest. *Biological Conservation* 141:438-449.
- Risser, P. G., J. R. Karr, & R. T. T. Forman 1984. *Landscape Ecology: directions and approaches*. Illinois Natural History Survey, Champaign, IL.
- Rodríguez, J., L. Brotons, J. Bustamante, & J. Seoane. 2007. The application of predictive modelling of species distribution to biodiversity conservation. *Diversity and Distributions* 13:243-251.
- Romero-Calcerrada, R., & G. L. W. Perry. 2004. The role of land abandonment in landscape dynamics in the SPA 'Encinares del río Alberche y Cofio, Central Spain, 1984-1999'. *Landscape and Urban Planning* 66:217-232.
- Rundel, P. W., G. Montenegro, & F. M. Jaksic 1998. *Landscape disturbance and biodiversity in Mediterranean-type ecosystems*. Springer-Verlag, Heidelberg.
- Sala, O. E., et al. 2000. Biodiversity - Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287:1770-1774.
- Sanderson, E. W., M. Jaiteh, M. A. Levy, K. H. Redford, A. V. Wannebo, & G. Woolmer. 2002. The human footprint and the last of the wild. *BioScience* 52:891-904.
- Santos, K. C., J. Pino, F. Roda, M. Guirado, & J. Ribas. 2008. Beyond the reserves: The role of non-protected rural areas for avifauna conservation in the area of Barcelona (NE of Spain). *Landscape and Urban Planning* 84:140-151.
- Sherry, T. W., & R. T. Holmes. 1985. Dispersion patterns and habitat responses of birds in northern hardwoods forests. Pages 283-309 in M. L. Cody, editor. *Habitat selection in birds*. Academic Press, New York.

- SIOC. 2009. Servidor d'informació ornitològica de Catalunya. <http://www.sioc.cat/>. Institut Català d'Ornitologia. Generalitat de Catalunya.
- Sirami, C., L. Brotons, & J. L. Martin. 2007. Vegetation and songbird response to land abandonment: from landscape to census plot. *Diversity and Distributions* 13:42-52.
- Sluiter, R., & S. M. de Jong. 2007. Spatial patterns of Mediterranean land abandonment and related land cover transitions. *Landscape Ecology* 22:559-576.
- Suárez-Seoane, S., P. E. Osborne, & J. Baudry. 2002. Responses of birds of different biogeographic origins and habitat requirements to agricultural land abandonment in northern Spain. *Biological Conservation* 105:333-344.
- Terradas, J., C. Gracia, A. Àvila, J. J. Ibàñez, J. M. Espelta, & J. Vayreda. 2004. Els boscos de Catalunya: estructura, dinàmica i funcionament. Documents dels Quaderns de Medi Ambient, 11. Departament de Medi Ambient i Habitatge, Generalitat de Catalunya, Barcelona.
- Thuiller, W. 2007. Climate change and the ecologist. *Nature* 448:550-552.
- Turner, M. G. 1989. Landscape ecology: the effect of pattern on process. *Annual Review Ecological Systems* 20:171-197.
- Turner, M. G. 2005. Landscape ecology: What is the state of the science? *Annual Review of Ecology Evolution & Systematics* 36:319-344.
- Vega-García, C., & E. Chuvieco. 2006. Applying local measures of spatial heterogeneity to Landsat-TM images for predicting wildfire occurrence in Mediterranean landscapes. *Landscape Ecology* 21:595-605.
- Verburg, P. H., C. J. E. Schulp, N. Witte, & A. Veldkamp. 2006. Downscaling of land use change scenarios to assess the dynamics of European landscapes. *Agriculture Ecosystems & Environment* 114:39-56.
- Viñas, O., & X. Baulies. 1995. 1:250 000 Land-use map of Catalonia (32 000km<sup>2</sup>) using multitemporal Landsat-TM data. *International Journal of Remote Sensing* 16:129-146.
- Virkkala, R., M. Luoto, & K. Rainio. 2004. Effects of landscape composition on farmland and red-listed birds in boreal agricultural-forest mosaics. *Ecography* 27:273-284.
- Vitousek, P. M. 1994. Beyond global warming - ecology and global change. *Ecology* 75:1861-1876.
- Wagner, H. H., & M. J. Fortin. 2005. Spatial analysis of landscape: concepts and statistics. *Ecology* 86:1975-1987.
- White, D., P. G. Minotti, M. J. Barczak, J. C. Sifneos, K. E. Freemark, M. V. Santelmann, C. F. Steinitz, A. Ross Kiester, & E. M. Preston. 1997. Assessing risk to biodiversity from future landscape change. *Conservation Biology* 11:349-360.
- Wiens, J. A. 1994. Habitat fragmentation: island vs. landscape perspectives on bird conservation. *Ibis* 137:S97-S104.
- Wilcove, D. S., D. Rothstein, J. Dubow, A. Phillips, & E. Losos. 1998. Quantifying threats to imperiled species in the United States. *Bioscience* 48:607-615.
- Wilcox, C., B. J. Cairns, & H. P. Possingham. 2006. The role of habitat disturbance and recovery in metapopulation persistence. *Ecology* 87:855-863.
- Williams, R. J., & R. A. Bradstock. 2008. Large fires and their ecological consequences: introduction to the special issue. *International Journal of Wildland Fire* 17:685-687.
- Zavala, M. A., & T. V. Burkey. 1997. Application of ecological models to landscape planning: the case of the Mediterranean basin. *Landscape and Urban Planning* 38:213-227.

*Pàgina web citada:*

<http://mediambient.gencat.net/cat/inici.jsp>

*Departament Medi Ambient i Habitatge. Avd/ Diagonal, 523-525. Barcelona.*



## ANEXOS

**Anexo 1.** Aves de Cataluña seleccionadas en la realización de la tesis de acuerdo a la preferencia por hábitats abiertos o paisajes mosaico. Para cada especie se indica a nivel catalán el estatus de conservación y las tendencias en la distribución durante las dos últimas décadas del siglo XX (1967). A nivel Europeo se indica la categoría dentro de las especies de especial interés para la conservación (SPEC) (Furness & Greenwood 1993; BirdLife International 2004)

Especie <sup>(1)</sup>	Nombre común	Cataluña		Europa
		IUCN nivel Catalán	Tendencia Atlas	SPEC
<i>Alectoris rufa</i>	Perdiz Roja	vulnerable	0	2
<i>Milvus milvus</i>	Milano Real	peligro	+335%	2
<i>Hieraaetus fasciatus</i>	Águila-azor Perdicera	peligro	0	3
<i>Falco naumanni</i>	Cernícalo Primilla	peligro	0	1
<i>Falco peregrinus</i>	Halcón Peregrino	no amenazada	+34%	no-SPEC
<i>Columba oenas</i>	Paloma Zurita	vulnerable	-12%	no-SPEC
<i>Streptopelia turtur</i>	Tórtola Europea	vulnerable	-8%	3
<i>Apus pallidus</i>	Vencejo Pálido	no amenazada	+156%	no-SPEC
<i>Jynx torquilla</i>	Torcecuello Euroasiático	no amenazada	-9%	3
<i>Picus viridis</i>	Pito Real	no amenazada	-2%	2
<i>Galerida theklae</i> <sup>(2)</sup>	Cogujada Montesina	no amenazada	+44%	3
<i>Lullula arborea</i> <sup>(2)</sup>	Totavía	no amenazada	+20%	2
<i>Alauda arvensis</i>	Alondra Común	no amenazada	0	3
<i>Hirundo daurica</i>	Golondrina Dáurica	no amenazada	+629%	no-SPEC
<i>Anthus campestris</i> <sup>(2)</sup>	Bisbita Campestre	no amenazada	+82%	3
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	Colirrojo Real	peligro	-73%	2
<i>Saxicola torquata</i>	Tarabilla Común	no amenazada	0	no-SPEC
<i>Oenanthe hispanica</i>	Collalba Rubia	vulnerable	-20%	2
<i>Oenanthe leucura</i>	Collalba Negra	no amenazada	0	3
<i>Monticola solitarius</i>	Roquero Solitario	no amenazada	+23%	3
<i>Sylvia hortensis</i>	Curruca Mirlona	no amenazada	+34%	3
<i>Sylvia communis</i>	Curruca Zarcera	no amenazada	-40%	no-SPEC
<i>Sylvia conspicillata</i>	Curruca Tomillera	vulnerable	-44%	no-SPEC
<i>Sylvia undata</i>	Curruca Rabilarga	no amenazada	0	2
<i>Muscicapa striata</i>	Papamoscas Gris	no amenazada	0	3
<i>Ficedula hypoleuca</i>	Papamoscas Cerrojillo	no amenazada	0	no-SPEC
<i>Lanius meridionalis</i>	Alcaudón Real	vulnerable	-26%	3
<i>Lanius senator</i>	Alcaudón Común	vulnerable	-15%	2
<i>Pyrhcorax pyrrhcorax</i>	Chova Piquirroja	no amenazada	0	3
<i>Corvus corax</i>	Cuervo	no amenazada	0	no-SPEC
<i>Petronia petronia</i>	Gorrión Chillón	no amenazada	0	no-SPEC
<i>Serinus serinus</i>	Verdecillo	no amenazada	0	no-SPEC
<i>Carduelis carduelis</i>	Jilguero	no amenazada	0	no-SPEC
<i>Carduelis cannabina</i>	Pardillo Común	no amenazada	0	2
<i>Emberiza cirius</i>	Escribano Soteño	no amenazada	0	no-SPEC
<i>Emberiza hortulana</i> <sup>(2)</sup>	Escribano Hortelano	no amenazada	+88%	2
<i>Emberiza calandra</i>	Triguero	no amenazada	-5%	2

<sup>(1)</sup> La mayor parte de las especies aquí incluidas sólo se han tenido en cuenta en el artículo IV, en la selección de áreas prioritarias para la conservación. En este estudio se han considerado importantes para la conservación tanto las especies con especial interés de conservación a nivel europeo como especies comunes cuyo estatus de conservación es favorable (Cuadro 3)

<sup>(2)</sup> Especies incluidas en los cuatro artículos de estas tesis por mostrar una clara respuesta positiva a los incendios forestales. Estas especies tienen un grado diferente de especialización en hábitats abiertos, siendo *Lullula arborea* la especie más situada al extremo del gradiente, requiriendo paisajes heterogéneos con la presencia de hábitats más forestales

## Anexo 2. El régimen de incendios y la heterogeneidad paisajística en Cataluña

El impacto de los incendios sobre la estructura del paisaje es muy complejo y variable según el régimen de incendios y la escala de observación, entre otros factores (Forman 1995; Chuvieco 1999; Brawn et al. 2001; Mouillot et al. 2003). El objetivo de este anexo ha sido analizar el efecto del régimen de incendios de las dos últimas décadas del siglo XX sobre la estructura del paisaje en Cataluña a la escala de paisaje utilizada en estas tesis (1x1 km). Así, se evaluó si las áreas afectadas por los incendios en este período de tiempo presentan mayor, menor o igual heterogeneidad paisajística que las áreas circundantes a los incendios en un radio de 5 km. La heterogeneidad paisajística se cuantificó mediante el índice de diversidad de Shannon ( $H'$ ) aplicado sobre el mapa de usos del suelo de Cataluña de 1997. Se calculó teniendo en cuenta 3 clases de usos del suelo con diferente estructura en la vegetación: bosques, matorrales y zona agrícola (cultivo herbáceo de secano). De esta forma, el índice será indicativo de la diversidad estructural en la vegetación a escala de paisaje. Formula de Shannon:

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i$$

Donde  $S$  es el número de clases de usos del suelo y  $p_i$  corresponde a la abundancia relativa del uso del suelo. El test para evaluar la significación de las diferencias en la heterogeneidad paisajística fue un análisis ANOVA para un factor. Los análisis mostraron diferencias significativas ( $p < 0,001$ ) del índice de Shannon entre las zonas quemadas y las áreas circundantes, demostrando que el régimen de los incendios en los últimos 20 años ha favorecido de forma generalizada para la todo Cataluña la heterogeneidad estructural en la vegetación a escala de paisaje.

