

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE MADRID

FACULTAD DE CIENCIAS

Departamento de Ecología

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE MADRID

FACULTAD DE CIENCIAS

Departamento de Ecología



**Ecología y movimientos migratorios del sisón del sisón común
(*Tetrax tetrax*) fuera del periodo reproductor**

Memoria presentada para optar al Grado de Doctor por:

Eladio L. García de la Morena

Bajo la dirección de los doctores:

Eduardo de Juana Aranzana
Profesor Titular
Dpto. de Zoología y Antropología Física
Universidad Complutense de Madrid

Manuel B. Morales Prieto
Profesor Titular
Dpto. de Ecología
Universidad Autónoma de Madrid

Madrid, 2015



Ecología y movimientos migratorios del sisón del sisón común (*Tetrax tetrax*) fuera del periodo reproductor

Memoria presentada para optar al Grado de Doctor por:

Eladio L. García de la Morena

Bajo la dirección de los doctores:

Eduardo de Juana Aranzana
Profesor Titular
Dpto. de Zoología y Antropología Física
Universidad Complutense de Madrid

Manuel B. Morales Prieto
Profesor Titular
Dpto. de Ecología
Universidad Autónoma de Madrid

Madrid, 2015

*En memoria de Francisco (Quico) Suárez Cardona,
mi profesor, mi mentor, mi amigo.*

“El sisón es un miembro excepcionalmente interesante de una familia cuyas especies se están volviendo muy escasas en las áreas ocupadas de la tierra, y como tal tenemos que averiguar tanto como podamos sobre sus historias vitales antes de que sea demasiado tarde”

(Bannerman, 1962)

Agradecimientos

Muchos han sido los años y los kilómetros recorridos desde que se iniciaron los trabajos contemplados en esta Tesis, allá por el año 2000. Y muchas han sido las personas que, de una manera u otra, han contribuido a que esta tesis vea finalmente la luz. A este respecto, he de reconocer que me siento muy afortunado por toda la ayuda recibida, los ánimos, la buena disposición y la colaboración prestada por tantas y tantas personas. Vaya desde aquí mi más sincero agradecimiento a todas ellas.

Las tesis suponen finalmente el reconocimiento de una persona, el doctorando. Sin embargo, al menos en mi caso, me gustaría que esta tesis también suponga el reconocimiento de un trabajo colectivo, en equipo y en colaboración de múltiples personas con un fin común: contribuir a la conservación del sisón común y nuestros medios esteparios. Su compromiso e implicación ha sido fundamental para nunca arrojar la toalla, a pesar de las dificultades, y espero que con esta tesis todos se vean correspondidos.

Como no puede ser de otra manera, quisiera agradecer especialmente a mis directores de Tesis el haber confiado en mí, haber compartido conmigo todo su conocimiento y experiencia, y haberme dado todo su apoyo para poder desarrollar todo este trabajo. Sin ellos nada de esto habría sido posible. Pero es que además, si contar con un buen director es una suerte, qué puede decir si finalmente se tienen tres, y de categoría. No me cabe duda de que el hecho de que Quico contase conmigo para formar parte de su equipo de investigación en el Dpto. de Ecología de la UAM supuso un punto de inflexión en mi vida, tanto en lo académico y profesional como en lo personal, por todo lo que ha venido después. Y es que no pude caer en mejor sitio ni estar mejor rodeado; desde entonces todo fue sumar y seguir. El proyecto de tesis se forjó gracias a la determinación de Eduardo y de Quico, que en seguida vieron la importancia y necesidad de abordar el estudio de la ecología invernal del sisón, sacando recursos de donde no los había para que pudiese comenzar con los trabajos incluso antes de conseguir el primer proyecto o beca oficial. Pero es que además, con semejantes catalizadores solo se podían producir sinergias positivas. La consiguiente incorporación de Manolo al equipo fue otro paso determinante para el desarrollo de la tesis, ya no solo por su dirección, sino también por todo lo compartido sobre el terreno, que ha sido muchísimo a lo largo de todos estos años. Una vez más, muchas gracias a los tres.

Agradezco a mi familia todo el apoyo prestado. En gran medida esta tesis se debe a mis padres, por la educación recibida y por su esfuerzo para permitirme estudiar aquello que

me gustaba, sin presiones, estando siempre ahí para todo lo que he necesitado; son todo un referente. Por supuesto a Ana, mi mujer, por su inestimable apoyo y por soportar mis ausencias a lo largo de toda la tesis.

También quiero agradecer a todos mis compañeros del Departamento de Ecología, en particular a Jesús Herranz, Juan Traba y Paula Delgado por su imponderable ayuda para el desarrollo de la tesis, pero también a Juan Oñate, Juan Malo, Israel Hervás, María Castañeda, Pablo Acebes, Eduardo Carriles, Jorge Hernández, Vicente Garza, Raúl López, Álvaro Ramírez..., a todos los que pasaron por allí, y que también colaboraron en diversas cuestiones. Además, con todos ellos he tenido la suerte de compartir el día a día y tantos buenos momentos.

Quiero dar las gracias a todos los compañeros sisoneros y esteparios con los que he tenido la ocasión de colaborar, por su hospitalidad, su ayuda y su buena disposición. La buena sintonía ha sido otro de los factores que han marcado esta Tesis, y la han hecho especialmente llevadera: Joao Paulo Silva, Axel Wolff, Bea Arroyo, Vincent Bretagnolle, Carol Attie, Javier Viñuela, Fabián Casas, Gerard Bota, Santi Mañosa, Anni Ponjoan, Susana Suárez-Seoane...

También a los colegas avutarderos del MNCN, Juan Carlos Alonso, Carlos Palacín, Carlos Ponce y Carlos Martín, quienes además de compartir alguna frecuencia, proporcionaron información de gran interés sobre sisonos. Y sus trabajos sobre avutardas han sido un gran referente para su pariente el sisón.

Gracias a todas las Administraciones que colaboraron y nos facilitaron los trabajos, especialmente Javier Caldera, Ángel Sánchez, María Jesús Palacios y Luis Lozano, de la Junta de Extremadura; Antonio Aranda y Víctor Díez, de la Junta de Castilla-La Mancha; Mariano Rodríguez, Roberto Carbonell, Alfonso Balmori, en Castilla y León; Luis Prada, de la Comunidad de Madrid; Manuel Alcántara, Javier Sampietro y Enrique Pelayo en Aragón. Carlos Astrain y Alejandro Onrubia también nos ayudaron en Navarra; Rafa Salvadores, Francisco Arcos, Oscar Rivas y Xosé Otero en Galicia, Javier García en León...

Gracias a Víctor García Matarranz por todo lo que me ha enseñado sobre el marcaje y seguimiento de aves, así como por los buenos momentos que hemos pasado tanto en cielo como en tierra. Y hablando del cielo, también agradezco a los operadores y pilotos las facilidades prestadas para la realización de esos vuelos de radioseguimiento tan “especiales”. La ayuda de GREFA también fue de gran interés para el manejo de los sisonos.

Numerosos voluntarios participaron ayudando tanto en los trabajos de captura como en los seguimientos y, sobre todo, en los censos. Gracias a SEO/BirdLife, particularmente, a Juan Carlos del Moral, Blas Molina y Jesús Pinilla. Igualmente, fueron muchos los que respondieron amablemente a las peticiones de información y compartieron sus observaciones sisoneras. Mención especial merecen Miguel Yanes, Ignacio García-Páez en Andalucía; Carmen Martínez, Benedicto Campos o John Muddeman en Castilla-La Mancha; Juan Luis Hernández en Soria; Javier Prieta en Extremadura; Antonio Torrijo en Aragón; Eduardo Alcalá y Javier Cano en Madrid; Gorka Ocio en el País Vasco... A todos ellos muchas gracias por su desinteresada colaboración.

Por otro lado, agradezco a los agentes forestales y a los guardas y encargados de fincas la colaboración prestada, particularmente en las zonas de estudio de La Puebla de Montalbán, Miguelturra y Ciudad Real, donde se llevaron a cabo la mayor parte de los trabajos de campo intensivos.

Por último, pero no por ello menos importante, el Ministerio de Educación y Ciencia financió los dos proyectos CICYT en los que se enmarcaron la mayor parte de los trabajos de la Tesis, así como una beca predoctoral FPU para la realización de la misma.

En fin, después de tanto tiempo, seguro que se me ha pasado alguien por alto pero espero que no se lo tome a mal. Cualquiera que sienta una mínima implicación con esta tesis, aunque no se le mencione expresamente en estas líneas, ya sabe que cuenta con mi más sincera gratitud.

Índice

CAPÍTULO 1	INTRODUCCIÓN GENERAL.....	1
	MIGRACIÓN Y CONSERVACIÓN DE ESPECIES.....	1
	EL CASO DEL SISÓN COMÚN: TRIBULACIONES Y MISTERIOS DE UNA ESPECIE AMENAZADA	6
	OBJETIVOS Y ESTRUCTURA DE LA TESIS	10
CAPÍTULO 2	ESTUDIO DE LA DISTRIBUCIÓN Y ABUNDANCIA DEL SISÓN COMÚN DURANTE EL PERIODO INVERNAL.....	13
	RESUMEN	13
	ABSTRACT	14
	INTRODUCTION	15
	METHODS.....	17
	RESULTS	21
	DISCUSSION	23
	ACKNOWLEDGEMENTS.....	26
CAPÍTULO 3	REVISIÓN DE LA DISTRIBUCIÓN DEL SISÓN COMÚN FUERA DEL PERIODO REPRODUCTOR.....	27
	INTRODUCCIÓN	27
	MATERIAL Y MÉTODOS	29
	RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	38
	CONCLUSIONES	65
	ANEXO I. DETALLES SOBRE LA DISTRIBUCIÓN DEL SISÓN COMÚN EN LAS REGIONES ESPAÑOLAS	68
	ANEXO II. DESCRIPCIÓN DE LA BASE DE DATOS DE DISTRIBUCIÓN	95
CAPÍTULO 4	MODELIZACIÓN DE LOS CAMBIOS ESTACIONALES EN LA DISTRIBUCIÓN DEL SISÓN COMÚN A ESCALA REGIONAL.....	96
	RESUMEN	96
	ABSTRACT	97
	INTRODUCTION	98
	MATERIALS AND METHODS	102
	RESULTS	107
	DISCUSSION	113
	CONCLUSIONS.....	115
	ACKNOWLEDGEMENTS.....	116
CAPÍTULO 5	SELECCIÓN DE HÁBITAT INVERNAL A ESCALAS LOCALES.....	117
	INTRODUCCIÓN	117
	MATERIAL Y MÉTODOS	121
	RESULTADOS	124
	DISCUSIÓN	132
	ANEXO I.....	139
	ANEXO II	140
CAPÍTULO 6	PATRONES MIGRATORIOS DE LOS SISONES COMUNES IBÉRICOS	142
	RESUMEN.....	142
	ABSTRACT	143
	INTRODUCTION	144
	MATERIAL AND METHODS.....	146
	RESULTS	151
	DISCUSSION	156
	ACKNOWLEDGEMENTS.....	159
CAPÍTULO 7	DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES	161
	DISCUSIÓN GENERAL	161
	CONCLUSIONES	174
CAPÍTULO 8	REFERENCIAS	178

Capítulo 1 Introducción general

Migración y conservación de especies

“El suelo estaba gris por ellos; el aire lleno de sus gritos, el cielo vivo con el movimiento de sus alas”. Así describía impresionado Clive Phillipps-Wolley (1881) la visión de “millones” de sisonos migrando por las estepas del Mar Negro. Y es que sin duda la migración de las aves es uno de los fenómenos naturales que más nos ha fascinado desde la antigüedad pues, aunque no es exclusivo de este grupo faunístico, su gran capacidad de vuelo y navegación, la regularidad y extensión de sus movimientos o el esfuerzo fisiológico que requiere no deja de sorprendernos incluso en nuestros días, a medida que conocemos sus más íntimos detalles gracias en parte a las nuevas tecnologías aplicadas al marcaje y seguimiento (Wikelski *et al.*, 2007; Robinson *et al.*, 2009; Thorup y Holland, 2009; Shamoun-Baranes *et al.*, 2010; Bridge *et al.*, 2011; Nathan *et al.*, 2012; Tøttrup *et al.*, 2012). La explicación de estas grandes concentraciones temporales de aves o su desaparición durante ciertas épocas del año, aunque conocidas desde antaño (entre otras cosas también por su interés económico o cultural), ha resultado un misterio hasta tiempos relativamente recientes, cuando a finales del siglo XIX se empezó a estudiar la migración de forma científica (Bernis, 1966a; Asensio, 1998). Desde luego, gracias al marcaje de individuos ya sabemos que las aves no hibernan, ni se entierran en el barro o se esconden en la luna cuando llega el invierno, como se pensaba hasta no hace tanto, sino que se desplazan a otras zonas cuando los cambios estacionales limitan ciertos recursos, fundamentalmente el alimento, pudiendo entenderse que la migración es una estrategia que ha evolucionado en las aves para el aprovechamiento de los recursos en ambientes estacionalmente complementarios (Berthold, 1993; Pérez-Tris y Tellería, 2002; Pulido y Berthold, 2010). A día de hoy se puede decir que el estudio de las migraciones ha alcanzado un enorme desarrollo conceptual y metodológico, de modo que la teoría de la migración es un programa científico consolidado que permite formular predicciones en terrenos tan variados como el biomecánico, el ecológico o el evolutivo, lo cual no quita que todavía queden muchas incógnitas por resolver (Pérez-Tris y Santos, 2004), tanto a nivel general, como en el caso particular de muchas especies.

El conocimiento preciso de los patrones de movimiento y la distribución a lo largo de todo el ciclo anual es un aspecto fundamental para la conservación de muchas especies de aves a pesar de lo cual todavía existen importantes lagunas (Morales *et al.*, 2002a; Bibby,

2003). La migración es uno de los factores determinantes de la biodiversidad global de aves (Somveille *et al.*, 2013) y aproximadamente el 20 % de las 2.000 especies de aves conocidas hacen movimientos estacionales regulares, muchas de ellas con desplazamientos de hasta miles de kilómetros entre sus áreas de cría e invernada. Pero más del 40 % de estas especies migratorias están disminuyendo y casi 200 están actualmente clasificadas como amenazadas a nivel mundial (BirdLife International, 2015a).

En el caso de las aves migratorias, una de las principales cuestiones a resolver es si la tendencia de la población está determinada por las condiciones de las áreas de reproducción, las de las zonas donde pasan el resto del año o las de ambas (Sherry y Holmes, 1995; 1996). Por lo tanto, desde el punto de vista de la conservación es fundamental prestar atención tanto a las zonas de cría como a las áreas donde las aves pasan el periodo no reproductor, es decir, teniendo en cuenta todo el ciclo reproductor (Sutherland, 1998).

La pérdida de hábitat es una de las amenazas más constatadas para la conservación de aves migratorias (Goss-Custard *et al.*, 1995a; Goss-Custard *et al.*, 1995b; BirdLife International, 2015a). Sin embargo, el deterioro del hábitat, es decir, la merma de su calidad, es probablemente un problema global mucho más importante que resulta de los cambios en la agricultura, la silvicultura, la hidrología, los regímenes de incendios, la perturbación humana o la introducción de especies competidoras (Sutherland, 1998). Simplificando mucho, el equilibrio de las poblaciones depende de las relaciones denso-dependientes entre la reproducción y la mortalidad (véase, por ejemplo, Newton, 1998), pero estos parámetros pueden variar geográfica o estacionalmente en función de diversos factores. Si las afecciones durante el periodo reproductor son más importantes, cabría esperar observar declives más acusados en aquellas regiones que hayan perdido más hábitat de cría (en calidad o cantidad). Por el contrario, si los factores más importantes son los de la época no reproductora, cabría esperar mayores reducciones en aquellas poblaciones cuyos hábitats fuera de la época de cría se hayan reducido más (Bibby, 2003). No obstante, la situación real es mucho más compleja, pues ambos escenarios no son excluyentes. Incluso los propios movimientos migratorios conllevan mayor o menor desgaste físico y riesgos implícitos de mortalidad (por depredación, caza, colisiones con estructuras artificiales y otras causas). Además, la condición física de las aves tanto en la época de cría como fuera de ella puede depender de lo que ocurre fuera de cada estación, lo cual finalmente también tiene efectos sobre la productividad, la mortalidad u otros parámetros poblacionales (Newton, 1989).

Por lo tanto, desde un punto de vista aplicado, la identificación de áreas de interés para las aves basándose simplemente en censos en ciertos periodos puede no ser suficiente para determinar su valor de conservación, aunque sea la práctica que tradicionalmente se ha adoptado para su designación a escala mundial, como en el caso de los espacios designados bajo el marco del Convenio de Ramsar (1962) relativo a los Humedales de Importancia Internacional especialmente como hábitat de aves acuáticas, o en el de las Áreas Importantes para las Aves (IBAs) designadas por BirdLife International (Infante *et al.*, 2011; BirdLife International, 2013). Aunque estas últimas originariamente surgieron a partir de la misma visión parcial, actualmente prestan atención, bajo un abanico de criterios más amplio, tanto a aves que se congregan, como a especies migratorias. En cualquier caso, hay que tener en cuenta diversos factores para determinar la importancia real de un espacio en particular teniendo en cuenta el complejo contexto metapoblacional de las especies migratorias (Figura 1) (véanse, para una discusión más detallada de la cuestión, Opdam *et al.*, 1994; Esler, 2000). Más aún, estos patrones de distribución también pueden variar como efecto del cambio climático (Ens *et al.*, 1996; Walther *et al.*, 2002; Jonzén *et al.*, 2007; Carey, 2009; Buskirk *et al.*, 2012).

Por otro lado, la migración de las aves es un fenómeno complejo y en constante evolución que, además, muestra enorme variación intra e interespecífica (véase Newton, 2010, para una exhaustiva revisión). Los individuos de diferentes poblaciones, o incluso de la misma población, pueden realizar movimientos migratorios de diferente magnitud y fenología. Existen especies o poblaciones “migradoras totales” (o anuales) en donde todas las aves migran desde sus áreas de cría (Terrill y Able, 1988); poblaciones “migradoras parciales” donde algunos individuos migran y otros no (Gauthreaux, 1982; Lundberg, 1988); y “migradores diferenciales” en poblaciones donde algunas clases de individuos (edad, sexo o condición social) difieren en el momento de la migración, la distancia recorrida, o ambos parámetros (Gauthreaux, 1982; Ketterson y Nolan, 1983).

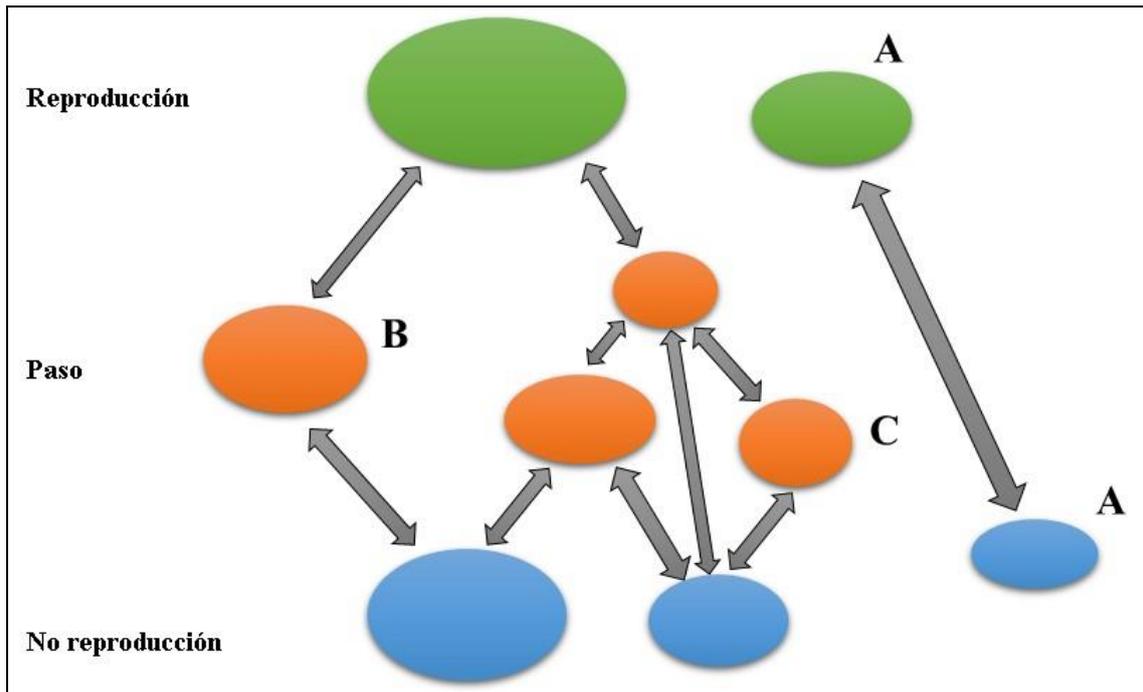


Figura 1. La importancia de las áreas individuales puede no estar definida simplemente por los conteos de aves presentes en un momento dado (adaptado de Bibby, 2003). La población A es diferente y requiere el mantenimiento de sus áreas separadas. El sitio B puede ser usado raramente pero puede ser crítico bajo ciertas circunstancias, como periodos inusualmente fríos o secos. El impacto de la destrucción del área C puede ser mayor o menor para poblaciones que tengan rutas alternativas.

Por otro lado, la migración de las aves es un fenómeno complejo y en constante evolución que, además, muestra enorme variación intra e interespecífica (véase Newton, 2010, para una exhaustiva revisión). Los individuos de diferentes poblaciones, o incluso de la misma población, pueden realizar movimientos migratorios de diferente magnitud y fenología. Existen especies o poblaciones “migradoras totales” (o anuales) en donde todas las aves migran desde sus áreas de cría (Terrill y Able, 1988); poblaciones “migradoras parciales” donde algunos individuos migran y otros no (Gauthreaux, 1982; Lundberg, 1988); y “migradores diferenciales” en poblaciones donde algunas clases de individuos (edad, sexo o condición social) difieren en el momento de la migración, la distancia recorrida, o ambos parámetros (Gauthreaux, 1982; Ketterson y Nolan, 1983).

Por lo tanto, la conservación de especies amenazadas que presentan una gran movilidad, como es el caso de las aves migratorias, supone un reto importante para investigadores, gestores y organizaciones ambientales pues, además, su ámbito vital excede en muchos casos el ámbito geográfico administrativo donde estos agentes tienen competencias. Por otro lado, en un territorio determinado pueden existir diversas amenazas para las poblaciones de aves presentes en el mismo, tanto las locales como las poblaciones

foráneas de las que procedan las aves migradoras que usan este territorio al menos durante una parte del año. De la misma manera, a la hora de considerar la conservación de la población de aves de un territorio concreto también habrá que tener en cuenta las amenazas existentes en aquellas áreas fuera del mismo donde se desplacen las aves locales durante algún momento de su ciclo anual. Y estas áreas externas pueden estar en regiones o incluso países diferentes al territorio de origen, lo cual implica una necesaria coordinación y colaboración internacional si se quiere abordar una estrategia global de conservación para la especie (Bibby, 2003; Marfil-Daza *et al.*, 2013; Somveille *et al.*, 2013; BirdLife International, 2015a).

Por supuesto, es muy importante localizar y analizar los efectos de los principales impactos que afectan a cualquier especie amenazada con el fin de tomar medidas para su erradicación o minimización. Independientemente del tipo de amenaza que se trate (pérdida de hábitat, molestias, mortalidad directa o indirecta) también es importante conocer la procedencia de los ejemplares afectados y, por lo tanto, el impacto de dichas afecciones sobre la dinámica de sus poblaciones de origen.

En este contexto, se pone de manifiesto que cualquier estrategia de conservación de una especie de ave amenazada en un territorio determinado debe contar con:

- información detallada sobre su distribución y abundancia a lo largo de todo el ciclo anual.
- datos precisos sobre sus movimientos, con el fin de determinar sus áreas clave (zonas de cría, veraneo, invernada, etc.).
- conocimiento del origen de las aves presentes en el mismo, del cual dependen durante al menos una parte del año y donde, eventualmente, pueden verse afectadas por algún tipo de impacto.

Más aún, es fundamental contar con información básica sobre los factores biológicos y ecológicos que determinan estos patrones de distribución y la dinámica poblacional de las especies, de manera que las acciones y medidas de conservación se requieran sean propuestas a partir del mejor conocimiento científico-técnico posible (Hansen y Urban, 1992; Opdam *et al.*, 1995; Sæther *et al.*, 1996; Wilson y Tisdell, 2005; Amano y Yamaura, 2007; Morris *et al.*, 2008).

El caso del sisón común: tribulaciones y misterios de una especie amenazada

El sisón común (*Tetrax tetrax*, Linnaeus, 1758) es una especie de tamaño mediano de la familia de las avutardas (*Otididae*) característica de medios abiertos y con vegetación herbácea del Paleártico Occidental (Snow y Perrins, 1998; Collar *et al.*, 2014). Presenta dos principales áreas de distribución (Figura 2): Por el oeste, se encuentra en Marruecos, la Península Ibérica y Francia, además de Cerdeña y el sureste de Italia (donde parece que se ha extinguido recientemente; BirdLife International, 2015b). Las poblaciones orientales se extienden desde Ucrania y el suroeste de Rusia, a través de Kazakstán hasta Kirguistán, el extremo noroeste de China y el norte de Irán. Inverna desde la zona mediterránea por Turquía y el Cáucaso hasta Irán, y de forma errática por otras áreas del sur de Asia.



Figura 2. Distribución mundial del sisón común (BirdLife International y NatureServe, 2014).

Durante la época de cría la especie presenta comportamiento territorial, sobre todo los machos, pero a partir del verano y a lo largo del otoño e invierno es sumamente gregaria (Schulz, 1985a; 1985b), pudiendo abandonar las zonas de cría en búsqueda de recursos hacia otras zonas más o menos distantes en búsqueda de recursos, comportamiento también

frecuente en otras aves esteparias (Suárez *et al.*, 1997a,b). Las poblaciones de sisón tienden a ser más migratorias cuanto más al norte y al este de su área de reproducción, siendo migratorias parciales o sedentarias en el resto (Figura 2) (Snow y Perrins, 1998; Collar *et al.*, 2014). En Italia, sur de Francia y la Península Ibérica se han considerado habitualmente sedentarias o dispersivas, mientras que en el centro-oeste de Francia presentan movimientos hacia el sur a partir de octubre, retornando a las zonas de cría en marzo (Villers *et al.*). Las poblaciones de Rusia, Kazajstán y resto de Asia, al igual que las del centro-oeste de Francia, también parecen ser fundamentalmente migradoras, desplazándose hacia Irán (Sehhatisabet *et al.*, 2012), Azerbaiyán (Gauger, 2007; Heiss, 2013) y, de forma ocasional, Asia central (Collar *et al.*, 2014). Por lo tanto, se trata de una especie migratoria, de amplia distribución, cuya conservación está muy condicionada por los factores señalados en el apartado anterior.

Actualmente está clasificada como “*Casi Amenazada*” a nivel mundial, pues las últimas revisiones apuntaban a que estaba experimentando un moderadamente rápido declive poblacional en todo su rango de distribución, particularmente en sus poblaciones occidentales (BirdLife International, 2015c). Los datos recientes de las poblaciones europeas analizados para la Lista Roja de Aves Europea (BirdLife International, 2015b) indican que la especie ha continuado en declive y que este declive va a más. La población reproductora se ha reducido en su conjunto un 35-40 % durante las últimas tres generaciones, particularmente en España que alberga aproximadamente el 70 % de la población europea (García de la Morena *et al.*, 2006; SEO/BirdLife, 2013; de Juana y García, 2015). Por lo tanto, recientemente se ha clasificado como “*Vulnerable*” a escala Europea (BirdLife International, 2015b), al igual que ya se había hecho en España (García de la Morena *et al.*, 2004a). También está protegido a escala nacional, clasificado como “*Vulnerable*” en el *Real Decreto 139/2011, de 4 de febrero, para el desarrollo del Listado de Especies Silvestres en Régimen de Protección Especial y del Catálogo Español de Especies Amenazadas*. Basándonos en su distribución y abundancia, Europa alberga en torno al 40 % del área de cría global, que se encuentra mayoritariamente en Kazajstán (Figura 2), por lo que el declive en Europa y particularmente en España es de importancia global (BirdLife International, 2015c).

Las principales amenazas para la especie están relacionadas con la intensificación agrícola, afectando, tanto a la extensión, como a la calidad del hábitat a través de procesos tales como la reducción de los barbechos y márgenes de los campos sin cultivar, la expansión del regadío y los cultivos leñosos (como olivares, almendros o viñedos emparrados), una

reducción en la disponibilidad de invertebrados mediante la aplicación de insecticidas o la pérdida de cobertura herbácea por pastoreo excesivo (García de la Morena *et al.*, 2004a; Iñigo y Barov, 2010; BirdLife International, 2015c). También parece afectarle la fragmentación de su hábitat, tanto por la citada intensificación agrícola, como por el desarrollo urbano y de infraestructuras de transporte (García de la Morena *et al.*, 2006; Garcia *et al.*, 2007; Gauger, 2007). A escala local, la caza, las colisiones con infraestructuras artificiales o los atropellos con vehículos también pueden ser importantes (hasta un tercio de las causas de muerte conocidas en sisonos radio-marcados; datos propios inéditos). Y a escala global, parece que se trata de una especie que puede ser sensible a los efectos del cambio climático (de Juana y García, 2005; Osborne y Suárez-Seoane, 2007; Delgado *et al.*, 2009; Delgado y Moreira, 2010; Delgado *et al.*, 2011).

Aunque durante la última década se ha avanzado considerablemente, tanto en el estudio de la biología básica del sisón, como en el conocimiento de su distribución y abundancia (véanse revisiones recientes de Martínez 2011 y de Juana y García 2015), lo que se sabe sobre la historia natural de esta especie es muy fragmentario, sobre todo en lo relativo a los movimientos migratorios, la distribución y la ecología fuera de la época de cría, a los que se ha prestado mucha menor atención. Esta situación era mucho más acusada a finales de los años 90, cuando la mayoría de los trabajos existentes se habían centrado exclusivamente en su distribución (de Juana y Martínez, 1996; Purroy, 1997) y selección de hábitat durante el periodo reproductor (por ejemplo Martínez, 1994; 1998; Salamolard y Moreau, 1999), desconociéndose la mayor parte de su ecología reproductiva y, en mayor medida, su distribución invernal, movimientos estacionales y condicionantes ecológicos fuera del periodo reproductor (véase, no obstante, Cheylan, 1985; Oliosio y Cheylan, 1991; Díaz *et al.*, 1996). El conocimiento de estas cuestiones resulta esencial de cara al establecimiento de una adecuada estrategia de conservación, como se ha comentado anteriormente. De hecho, el primer Plan de Acción para el sisón común en Europa (de Juana y Martínez, 1999) ya establecía como una prioridad fundamental, en lo referido a necesidades de investigación aplicada, “*Determinar los patrones de movimiento y localizar las principales concentraciones invernales en Iberia*” y más concretamente “*Determinar los patrones de movimiento (...) mediante el marcaje de aves. Potenciar la cooperación internacional con el fin de localizar las áreas de invernada. Estudiar los requerimientos de hábitat en invierno*”.

Fue precisamente en este contexto, allá por el año 2000, cuando se inician los trabajos contemplados en la presente tesis doctoral, dirigida concretamente a cubrir estas lagunas de información, avanzando en el conocimiento básico de la biología y distribución del sisón común estudiando, por primera vez de forma específica, los dos aspectos comentados: su ecología fuera del periodo reproductor y sus movimientos migratorios. Cabe señalar que a pesar de ser una especie de tamaño mediano, la coloración críptica del sisón y su comportamiento retraído, así como los hábitats que ocupa (planicies cultivadas y pastizales) y su gran capacidad de vuelo, dificultan ciertamente su observación y estudio. Por ello se planteaba, además, la necesidad de desarrollar y emplear metodologías de estudio que maximizasen la detectabilidad y las posibilidades de seguimiento de los individuos, incluyendo el radio-marcaje (convencional y por satélite), que hasta entonces prácticamente no se había realizado en esta especie (salvo los trabajos pioneros de Holger Schulz (1985a; 1985b) y los primeros marcajes de los investigadores portugueses, fundamentalmente João Paulo Silva, en colaboración con la Junta de Extremadura, y franceses, dirigidos por Vincent Bretagnolle, que comenzaron a finales de los años 90).

Las poblaciones ibéricas se han considerado habitualmente como fundamentalmente sedentarias, más que migratorias en sentido estricto, aunque con movimientos dispersivos (Díaz *et al.*, 1996) pero se conocía la existencia de algunos movimientos locales de norte a sur o de noreste a suroeste (Bannerman, 1962; Bernis, 1966b) o en regiones concretas de la península Ibérica (por ejemplo Bárcena *et al.*, 1987). No obstante, la información disponible entonces sobre los movimientos del sisón en España se reducía en su mayor parte a la observación de bandos post-reproductores o invernales, de hasta cientos o miles de individuos en ciertas zonas de Castilla-La Mancha, Extremadura o Andalucía, en coincidencia con la reducción de efectivos en otras zonas de cría. De hecho, Collar (1996) señalaba que la desaparición de los machos después de la época de exhibición era un fenómeno extraño, sin quedar claro si las aves realmente desaparecían de las zonas de cría o simplemente pasaban desapercibidos entre la vegetación densa de áreas apartadas de sus territorios. Por otro lado, la información sobre la distribución invernal era muy escasa, con tan solo algunos trabajos puntuales a escala local o regional que ya diferenciaban zonas de cría e invernada (Curcó y Estrada, 1987; Guadalfajara y Insausti, 1990; Guadalfajara, 1991; Martínez y de Juana, 1995; Martínez, 1999), y prácticamente inexistente para el periodo posreproductor (verano-otoño).

Objetivos y estructura de la tesis

El objetivo principal de esta tesis doctoral es contribuir a mejorar el conocimiento sobre la ecología, los patrones de movimiento y la distribución del sisón común fuera del periodo reproductor. Aunque se tratan cuestiones de biología básica de la especie, el objetivo final es obtener información relevante y de utilidad para la propuesta de medidas de gestión y conservación de la especie, que se encuentra en franco declive, particularmente en España (SEO/BirdLife, 2013; Morales *et al.*, 2015). El ámbito geográfico de referencia es la Península Ibérica incluyendo tanto las poblaciones españolas, donde se encuentra el grueso de la población europea de la especie, portuguesas así como la fracción migradora de los sisones franceses que invernan en ella (García de la Morena *et al.*, 2001a; Morales *et al.*, 2002a; Villers *et al.*, 2010).

El grueso de los trabajos presentados en esta Tesis Doctoral se desarrollaron entre los años 2000 y 2007, en gran medida fruto de trabajos colectivos de investigación llevados a cabo en el marco de los proyectos “*Ecología invernal y movimientos migratorios del sisón*” (CICYT REN2000-0765; Universidad Complutense de Madrid y Universidad Autónoma de Madrid. Años 2000-2003) y “*Ecología reproductiva, movimientos y filogeografía del Sisón Tetrax tetrax en la península ibérica*” (MEC-DGI (CGL2004-06147-C02-02/BOS; Universidad Autónoma de Barcelona-CTFC y Universidad Autónoma de Madrid; años 2004-2007). En estos proyectos además colaboraron otros muchos investigadores y entidades, tanto nacionales (IREC-CSIC-UCLM; SEO/BirdLife) como internacionales (SPEA e ICN en Portugal; LPO/BirdLife y CNRS en Francia), estos últimos en el marco de sendos proyectos LIFE sobre la conservación del sisón común en sus respectivos países. Además se incluyen algunos datos propios, inéditos, más recientes (por ejemplo, García de la Morena, 2013) y, lógicamente, se contempla toda la información de interés sobre la cuestión disponible hasta la actualidad (2015).

Tras este capítulo introductorio, la tesis doctoral se estructura en diferentes capítulos organizados de tal manera que se pueda dar respuesta a tres grandes preguntas sobre la ecología y los movimientos del sisón común:

¿Dónde están los sisones fuera del periodo reproductor?

Esta ha sido una cuestión que no se había abordado previamente en detalle, y mucho menos a escala nacional, por lo que en primer lugar se propone una metodología para el

estudio de la distribución y abundancia del sisón común durante el periodo invernal mediante censos (Capítulo 2, publicado íntegramente en García de la Morena *et al.*, 2007). A continuación se analiza la distribución de la especie en España fuera de la época de cría (Capítulo 3), mediante dos metodologías complementarias: por un lado, la revisión bibliográfica y documental de citas u observaciones de la especie; por otro lado, la realización de censos específicos a gran escala (siguiendo la metodología propuesta en el Capítulo 2 e incluyendo parte de los resultados del primer censo nacional de la especie, realizado por García de la Morena *et al.*, 2006). El objetivo particular de este capítulo es doble pues se centra tanto en la valoración de las diferentes metodologías para el estudio de la distribución de la especie como en el análisis exhaustivo de la distribución estacional del sisón común en España, incluyendo la época de cría, el periodo posreproductor (verano-otoño) y la invernada, así como los cambios que se producen entre estaciones.

¿Por qué están donde están los sisones fuera de la época de cría?

De nuevo se aborda esta cuestión con dos diferentes enfoques metodológicos y a dos escalas espaciales. En primer lugar se estudian los factores climáticos y de hábitat que determinan los cambios estacionales de distribución (reproducción versus invernada) del sisón común a escala regional (Capítulo 4, publicado íntegramente en Suárez-Seoane *et al.*, 2008), mediante la modelización espacial de su nicho ecológico (Hutchinson, 1957). A continuación (Capítulo 5) se analiza la importancia de la estructura del hábitat (macro y micro hábitat) para la distribución de los bandos invernales de sisones comunes a escala local, en este caso con un doble interés añadido: por un lado se comparan los patrones de selección de esta especie en sistemas agrarios con diferentes niveles de intensificación (secano versus regadío); por otro lado, también se estudian los factores determinantes de las interacciones del sisón común con la ganga ibérica (*Pterocles alchata*) con la que habitualmente forma bandos mixtos invernales.

¿Cómo y cuándo se mueven los sisones fuera del periodo reproductor?

Se procede a analizar los patrones de migración de la especie en la península Ibérica a partir de la información de detalle sobre los movimientos proporcionadas por aves marcadas con radio-emisores (convencionales o satelitales) en todo su rango de distribución (Capítulo 5, publicado íntegramente en García de la Morena *et al.*, 2015). Se pretende constatar si los notables cambios que se observan en la distribución de la especie a lo largo del ciclo anual,

señalados en los capítulos iniciales, responden a patrones definidos geográfica y temporalmente. También se evalúa si los patrones de movimiento observados responden a cuestiones ecológicas como las tratadas en la cuestión anterior. En definitiva, se trata de discernir si realmente se puede hablar, o no, de poblaciones ibéricas migratorias y, de ser así, de qué tipo o clases de migración estaríamos hablando.

Finalmente, el capítulo 7 recoge una discusión general de los resultados obtenidos a lo largo de la tesis, con especial énfasis en su importancia para la conservación de la especie, así como las conclusiones que se extraen de los mismos.

Aunque esta Tesis Doctoral no se ha presentado como un compendio de publicaciones¹, algunos de los capítulos reproducen el texto íntegro de manuscritos originales en diferentes fases de publicación y, por ello, se presentan en el idioma y la forma en la que fueron publicados, excepto el capítulo 3, que incluye además otra serie de datos inéditos, y el capítulo 5, que aún no ha sido enviado. Para facilitar la lectura y la consulta de referencias, toda la bibliografía se presenta al final del documento.

¹ Según el Procedimiento relativo al tribunal, defensa y evaluación de la tesis doctoral en la Universidad Autónoma de Madrid (Aprobado por Consejo de Gobierno de 1 de junio de 2012 y modificado por Consejo de Gobierno de 6 de febrero de 2015, por Consejo de Gobierno de 24 de abril de 2015 y modificado nuevamente por Consejo de Gobierno de 16 de julio de 2015)

Capítulo 2 Estudio de la distribución y abundancia del sisón común durante el periodo invernal

Este capítulo reproduce íntegramente el siguiente artículo:

Eladio L. García de la Morena; Manuel B. Morales; Eduardo de Juana y Francisco Suárez. 2007. Surveys of wintering Little Bustards *Tetrax tetrax* in central Spain: distribution and population estimates at a regional scale. *Bird Conservation International*, 17:1–13.

DOI: 10.1017/S0959270906000608

Recibido 13 de septiembre de 2005

Revisión aceptada: 13 de febrero 2006

Resumen

Una de las principales prioridades de conservación para el amenazado sisón común es desarrollar una metodología de muestreo estandarizada para censar y estimar el tamaño de las poblaciones invernantes. Se presenta una metodología estandarizada y repetible para censar sisonos invernantes a escala regional, y la primera estima estadísticamente fiable de una población invernante en España. Se llevaron a cabo dos censos, en 2003 y en 2004, usando cuadrículas UTM de 10 x 10 km como unidades de censos las cuales fueron objeto de un muestreo estratificado sobre la distribución potencial de la especie en la Comunidad de Madrid (España Central). Solo se consideraron las áreas de las cuadrículas que contaron con hábitat adecuado para la presencia invernal de la especie. La distribución invernal de la especie se mantuvo bastante constante entre años, mostrando un patrón de distribución fragmentado en tres núcleos principales. El número de sisonos observado fue consistente entre años, (752 y 786 sisonos, respectivamente) con las aves agrupadas en una media de 32 bandos (de 1 a 350 individuos, promedio = 27,9 aves). No se observaron diferencias en el tamaño de bando entre años, aunque las diferencias entre sectores de censo fueron significativas. Las mayores densidades fueron observadas en el valle del Tajo (densidad media = 2,9 aves/km²,

293 aves), seguido de los cultivos del noreste (densidad media = 0,6 aves/km², 269 individuos). El tamaño de la población de sisón invernante estimado para la Comunidad de Madrid fue 1.051 (95 % IC = 1.043–1.231). Este cálculo se basó en la densidad de población registrada, medida como en número de aves por kilómetro cuadrado, y considerando el hábitat potencial disponible en cada sector. Se considera que esta metodología es adecuada para censar cualquier área de invernada de sisón común, tanto a escala regional como a una escala espacial menor. Los censos son consistentes con las estimas previas que, de forma tentativa, se habían propuesto para la región, así como con la información disponible sobre los movimientos de la especie. El sesenta y cinco por ciento de las cuadrículas con presencia de sisón se localiza fuera de cualquier tipo de área protegida, lo cual hace que la población madrileña de sisón invernante sea especialmente vulnerable a la pérdida de hábitat y pueda afectar a la viabilidad de las poblaciones reproductoras de donde proceden estas aves.

Abstract

Developing a standardized survey methodology to census and estimate the size of wintering populations is a main conservation priority for the endangered Little Bustard. We present a standard and repeatable methodology to census wintering Little Bustard populations at a regional scale, and the first statistically reliable population estimate of a Little Bustard wintering population in Spain. We carried out two surveys, in 2003 and 2004, using UTM 10 km x 10 km squares as census units, which were subjected to stratified sampling over the species' potential distribution range in the region of Madrid (Central Spain). Only the areas of potentially suitable habitat within squares of known winter presence of the species were considered. The species' winter distribution in Madrid was fairly constant between years, showing a fragmented pattern in three main nuclei. The number of Little Bustards observed was consistent between surveys (752 and 786 birds, respectively), with birds grouped in an average of 32 flocks (1 to 350 birds, mean = 27.9 birds). No between-winter differences in flock size were observed, although differences between sectors were significant. The highest densities were observed in the Tagus valley (mean density = 2.9 birds km⁻², 293 birds), followed by north-eastern farmland (mean density = 0.6 bird km⁻², 269 birds). The estimated size of the Little Bustard population wintering in the Madrid region was 1,051 (95 % CI = 1,043–1,231). This calculation was based on recorded population density, measured as the number of birds per square kilometre, and considers the potential habitats available in each sector. We propose this methodology as adequate for surveying any Little Bustard wintering

area, at both regional and smaller spatial scales. Survey results are consistent with previous tentative estimates for the region of Madrid, and with available information on Little Bustard movements. Sixty-five per cent of squares with Little Bustard presence were outside any protected area, which makes the wintering Little Bustard population of Madrid highly vulnerable to habitat disappearance and may affect the viability of breeding nuclei whose individuals winter in the region.

Introduction

Winter is a critical period for the survival of birds breeding in temperate areas, at both individual and population levels (i. e. Wiens 1989, Newton 1998), and therefore knowledge of winter ecology, movements and distribution is essential to a complete understanding of a species' biological cycle, as well as to the design of adequate conservation strategies (Rappole and McDonald 1994, Sherry and Holmes 1996, Newton 1998, Suárez 2004).

The Little Bustard *Tetrax tetrax* is a Palearctic, medium-sized steppe bird of the Otididae family whose main habitat in Western Europe corresponds to extensive cereal farmland, although it can also be found in natural steppe and extensive pastureland (Snow and Perrins 1998, Martínez 1994, Salamolard and Moreau 1999, Wolff *et al.* 2001, Morales *et al.* 2005a). Although the Iberian populations of the species have been classified as sedentary or dispersive by different authors (i. e. Bernis 1966b, Cramp and Simmons 1980, Díaz *et al.* 1996), many populations can actually be considered as migratory or partially migratory since they completely or partly disappear from their breeding grounds, performing regular medium or long-distance movements and concentrating in certain wintering sites (Morales *et al.* 2002a, García de la Morena *et al.* 2004b, own unpubl. data). In spite of recent findings, however, current information on the winter distribution and abundance of Little Bustards in Spain is still limited (García de la Morena 2002, García de la Morena *et al.* 2004a).

The Little Bustard has undergone a severe population decline throughout its range in recent decades (Goriup 1994, Del Hoyo *et al.* 1996), and disappeared from many European countries (Schulz 1985c). It is currently classified as Near Threatened globally (Collar *et al.* 1994) and Vulnerable in Europe (BirdLife International 2004) and Spain (García de la Morena *et al.* 2004a). Seventy to eighty per cent of the European population is concentrated in Spain (BirdLife International 2004, García de la Morena *et al.* 2003, 2004a). A recent update of the species' population status and distribution in Spain has in fact confirmed steep

reductions over the last 30 years in those regions where either agriculture intensification or habitat transformation (irrigation, introduction of new cultures; infrastructures and urbanization) have occurred more intensively (García de la Morena *et al.* 2004a, Suárez 2004).

Among other conservation priorities on monitoring and research, the species' European Action Plan (De Juana and Martínez 2001) highlights the need to standardize census methods so they can be used throughout the range of the species in order to develop and implement an international monitoring programme. It also emphasizes the need to carry out an inventory and census of the wintering concentrations, particularly in the Iberian Peninsula.

In spite of this and the species' declining trends, no reliable estimate for the Iberian population is available. De Juana and Martínez (1996) made an estimate of 100,000–200,000 breeding males in Spain, although a more recent review yielded around 50,000–100,000 breeding males (García de la Morena *et al.* 2004a), and the Portuguese population is estimated at around 10,000–20,000 individuals (BirdLife International 2004). Neither estimate, however, is based on a standardized and repeatable methodology for large-scale (regional or national) censuses. Additionally, these and other figures are based on breeding numbers, which consider only males, since reproductive females and juveniles are highly discreet and undetectable, so that sex ratios of most Iberian populations are largely unknown. These limitations make real population sizes very difficult to calculate. In contrast, wintering Little Bustards gather in relatively large mixed flocks that tend to concentrate in certain areas (Cramp and Simmons 1980, García de la Morena *et al.* 2004b, own unpubl. data), therefore providing winter surveys with two main advantages: (i) estimates can be made for the entire population (males plus females and juveniles), and (ii) if main wintering quarters are located, the main body of the population can be counted, thus reducing estimates or extrapolation errors. Consequently, winter surveys may be preferable to breeding censuses in terms of estimating the size of the Iberian population of the species and, therefore, a very important percentage (.90 %) of all Little Bustards in Western Europe. Therefore, although our aim in the present study was to survey wintering Little Bustards, and to assess the suitability of the method at a regional scale, this method may be applied to a national or Iberian scale if the required survey effort could be coordinated. Nevertheless, the gregarious behaviour of birds and the relatively low detectability of flocks raise several methodological problems, both in

survey design and the subsequent estimates, and impose the need for previous knowledge on the species' potential winter distribution, habitat preferences and flocking behaviour (Bibby *et al.* 2000). Regarding previous knowledge on the species' range, there is little information on its winter distribution, although some regional atlases have been done in some areas of Spain and Portugal (Pinto 1999; García de la Morena 2002). Moreover, the systematic review of wintering records from literature, bird reports, etc.; could provide valuable information on distribution and location of main wintering areas of the species in Spain and elsewhere (García de la Morena *et al.* in prep.).

Here we present the results of two regional-scale Little Bustard winter censuses carried out in two consecutive years in the province of Madrid (central Spain), and propose a standardized winter census methodology, discussing its applicability to larger scale surveys and future monitoring programmes, and thus contributing to a major claim of the species' Action Plan. Additionally, our results are discussed in relation to the available information on the species' winter distribution and movements in central Spain, and their implications for the conservation of the Little Bustard in the region.

Methods

Study area

The region of Madrid is located in Central Spain between 41°10'N and 39°53'N, and 4°35'W and 3°03'W and occupies about 8,000 km². It can be broadly divided into two main geographical units: the mountains of the Iberian Central Range, which run along the north-east to south-west limit of the region over 900 m, and the plains, which extend over the rest of the region as part of the Spanish Southern Plateau, at between 440 and 900 m elevation. The plains are made up of many different habitats, including extensive pastures, shrubs, forests, and urban areas, although extensive cereal or mosaic (with interspersed olive groves and vineyards) farmland is dominant. They also hold the highest human population density, most of the inhabitants (approx. 5.8 million) being concentrated in Madrid city, and its surroundings.

Breeding Little Bustards are widely distributed over the plains (Díaz *et al.* 1994, García de la Morena *et al.*, 2001b), and their presence and abundance are positively correlated with landscape heterogeneity and the proportion of arable land (Morales *et al.* 2005a). Winter

distribution is more restricted and localized (García de la Morena 2002), occupying mainly areas of extensive cereal farming but also other habitats, such as broom (*Retama sphaerocarpa*) shrublands or irrigated alfalfa (*Medicago sativa*) fields.

Survey design

Surveys were carried out in early February 2003 and late January 2004. In order to obtain a statistically reliable population estimate, stratified sampling was carried out over the species' potential winter range in the region (Bibby *et al.* 2000) using UTM 10 km 6 10 km squares as census units (Figure 1). To determine the potential winter range, we considered all squares with reported winter presence of the species over the last 10 years (García de la Morena 2002, own unpubl. data) together with those that, even if they had no presence records, were adjacent to squares with reports of more than 10 individuals and included potential Little Bustard winter habitats. We classified as potential winter habitats for the species any habitat type reported to hold wintering Little Bustards, either in the literature (i. e. García de la Morena 2002; Silva *et al.* 2004) or in our own database: extensive pasturelands; non-irrigated crops (extensive cereal crops and vineyards); mosaics of non-irrigated crops with other cultures (olive groves, irrigated crops); wastelands; broom shrublands; and wastelands in suburban areas. This habitat classification is based on the official 1:50,000 habitat cartography of the region (CAM 1998). We stratified the potential winter range into areas where population density was expected to be high, selecting for surveying all the squares with more than 10 birds recorded, and areas where the population was probably small. The remaining squares (those with fewer than 10 birds recorded or adjacent to squares with more than 10 birds), were randomly sampled. Moreover, we divided the species' potential winter range in the region into eight survey sectors which could be treated as separate territorial units due to their distinctive and homogeneous physiography, landscape and main land uses (Figure 1, Table 1).

In 2003 the potential winter range of the species was estimated in 51 squares, while in 2004 the estimate increased to 63 squares, since new areas with reported presence were added. The overall number of squares surveyed was 40 (78 % of the estimated potential range, 32 of them with known winter presence) in 2003 and 55 (87 % of the potential range, 38 squares with known winter presence) in 2004. In order to optimize survey effort, within each square only potential Little Bustard winter habitats were prospected, these being identified using published 1:50,000 scale habitat cartography for the region of Madrid (CAM

1998). In squares shared with other provinces, only the portions included in Madrid were considered. Total survey cover in relation to potential habitat per sector and census year is presented in Table 1.

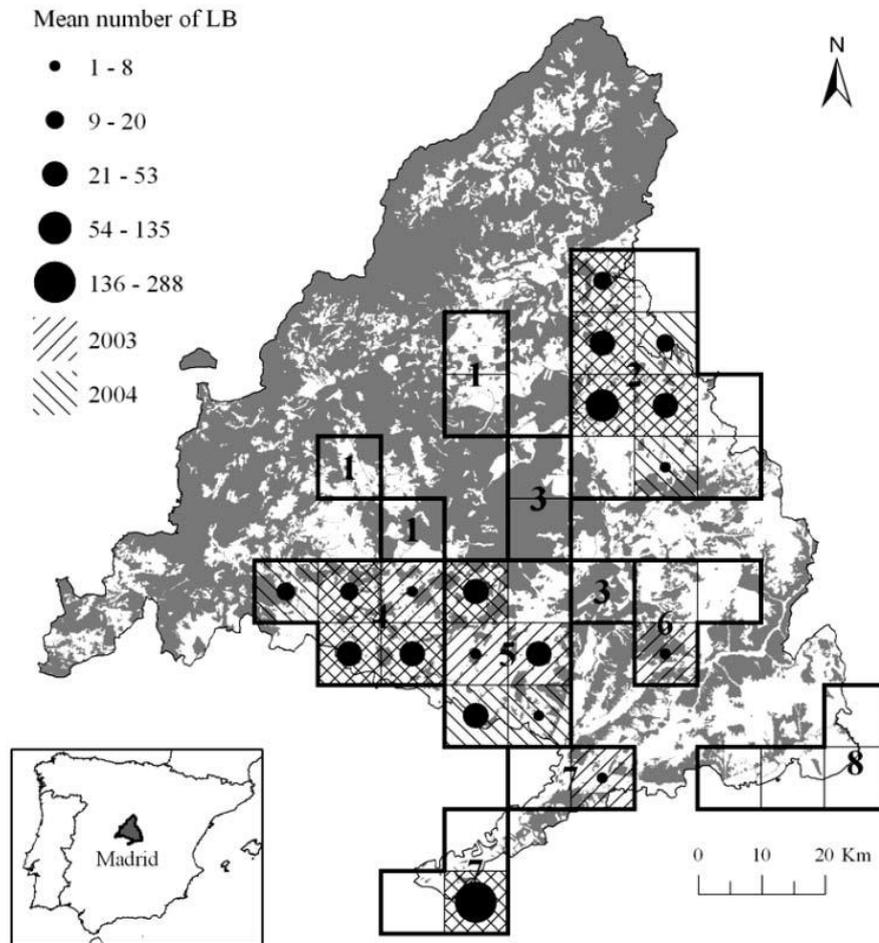


Figure 1. Mean numbers of Little Bustard (LB) per 10 km UTM square (thin lines) and years (diagonal lines). Potential habitats (in white) and survey sectors (thick lines): 1, Escarpment pasturelands; 2, North-eastern croplands; 3, Madrid suburban area; 4, South-western croplands; 5, Southern croplands; 6, Campo Real plateau; 7, Tagus valley; 8, South-east.

Table 1. Area of potential winter range of the Little Bustard in the Madrid region in each survey sector, and the proportion of that range covered by the survey each year, together with the corresponding mean values. ^a Winter range is the known winter distribution of the species.

Sector	Winter range ^a	Survey cover 2003		Survey cover 2004		Mean cover	
	km ²	km ²	(%)	km ²	(%)	km ²	(%)
Escarpment	197.0	14.1	(7.2)	50.5	(25.6)	32.3	(16.4)
North-eastern	568.6	466.3	(82.0)	476.5	(83.8)	471.4	(82.9)
Madrid suburban	70.3	13.6	(19.3)	33.4	(47.5)	23.5	(33.4)
South-western	319.0	195.2	(54.8)	214.1	(60.1)	204.6	(57.5)
Southern croplands	356.0	238.8	(74.9)	207.3	(65.0)	223.1	(69.9)
Campo Real	191.5	131.3	(68.6)	131.3	(68.6)	131.3	(68.6)
Tagus valley	140.1	104.1	(74.3)	101.1	(72.2)	102.6	(73.2)

South-east	118.3	75.5	(63.8)	77.0	(65.1)	76.2	(64.4)
Total	1960.9	1238.8	(63.2)	1291.1	(65.8)	1265.0	(64.5)

Little Bustard counts

Each square was surveyed using the look-see counting and mapping method (Bibby *et al.* 2000), adapted for a large-scale area. Potential habitat areas were covered by car at low speed (15–20 kph) along all available roads and tracks to assure homogeneous survey effort. Stops were made every 500–1,000 m, normally at high-visibility points, to visually scan the area for Little Bustard flocks. All tracks within each square were covered, so that most fields or groups of fields were scanned from different observation points, thus allowing precise mapping and between-flock discrimination. Exhaustive scrutiny of the terrain (culture plots, field margins, shrubs, etc.) was normally required due to the secretive behaviour of Little Bustards out of the breeding season, even when they gather in large flocks. Once a group was detected, it was observed *ad libitum* until all birds were finally recorded. If observers felt that part of the flock could have been missed, they moved towards the birds so they would raise their heads, in order that they could be counted thoroughly (if the flock was flying, it was tracked visually and its landing point recorded to avoid potential duplication). Each square was censused by a team of one or two observers provided with 8–10 x 40 binoculars and 20–40 x 80 telescopes, as well as the corresponding topographic and habitat cartography. Detected flocks were located on 1:50,000 scale topographic maps and their movements recorded if observed. Potential double counts within and between squares were later evaluated on the basis of their proximity, date and hour of observation. The areas covered and not covered in each square were also recorded on the maps provided. Surveys were performed during the entire daytime period, avoiding the hours around midday, when the activity of the Little Bustard is normally lower. The total number of days required to cover all selected squares was 3 in both years, while the number of survey teams was 13 in 2003 and 16 in 2004 (range of squares per team in both censuses: 1–6). To assist the statistical design of the study, surveyors did not know the strata (high or low) into which the squares they had been allocated fell (Bibby *et al.* 2000).

Population estimates

We counted the number of Little Bustards recorded in each square and estimated the number of birds per square after subtracting double counts. A minimum total of birds was thus obtained by summing the square numbers, both for each sector and for the whole study

area. Given that not all potentially suitable habitats were surveyed and their area differs between squares and sectors, an estimate was calculated by extrapolating the number of birds per square kilometre to the total area of potential habitat within the species' winter distribution range. This extrapolation was based on the equation (Bibby *et al.* 2000):

$$N = n \times A / a$$

where N is the estimated population size, n is the number of birds recorded, A is the potentially suitable area in the species' known winter distribution range (1,960.9 km²) and a is the area of potential Little Bustard habitat surveyed in the squares (Table 1). For the population estimate, only the area of potential winter habitat within the squares of known winter presence of the species was considered, independently of the numbers of birds recorded. This estimate was made for each of the eight geographical sectors considered. Sector values were summed to give an overall figure for Madrid province. Because of the non-parametric and skewed distribution of counts and differing sample fractions between the different sectors of Madrid, 95 % confidence intervals were calculated by means of a bias corrected and accelerated (BCa) bootstrapping procedure (Efron and Tibshirani 1986). Yearly variability in the sampled squares was calculated as the corresponding coefficient of variation.

Census differences between survey sectors were analysed by means of a chi-square test, while inter-annual and between-sector differences in flock size were assessed using non-parametric Kruskal–Wallis ANOVAs. The probability level of significance was set at $P = 0.05$.

Results

Little Bustard distribution and population size

The percentage area of potential Little Bustard winter habitat surveyed in the winter range of the species during the 2003 and 2004 censuses was, respectively, 63.2 % and 65.8 % (1,265 km² on average; Table 1). Considering both years, the overall number of different squares in which the species was detected was 19, which corresponds to 47.5 % of the potential winter range (no Little Bustard was observed out of this range in either census or outside the known winter range where the population estimations were done), and 16.5 % of the region of Madrid (Figure 1). The number of squares with presence each winter was 14, both surveys showing a fairly constant inter-annual distribution pattern at regional scale

(Figure 1). The greatest variations at sector scale were found in areas such as ‘Southern croplands’ where only 1 of 5 squares showed presence in both years. No Little Bustards were detected in the ‘Escarpment pasturelands’, ‘Madrid suburban area’ and ‘South-east’ sectors.

Survey counts are provided in Table 2. The two censuses yielded very similar numbers at a regional scale: 786 and 752 individuals in 2003 and 2004, respectively (mean value, 769; CV = 3 %) At sector scale, there were differences between years ($\chi^2_4 = 66.84$, $P < 0.001$). The greatest differences were due to changes in numbers in the ‘North-eastern croplands’ and ‘Tagus valley’ sectors: in the first sector 94 more individuals were detected in 2004 than in the previous year (CV = 25 %), while in the latter the number of Little Bustards counted decreased by 141 individuals with respect to 2003 (CV = 33 %). On the other hand, in sectors such as ‘Southwestern croplands’ or ‘Southern croplands’ the results were more similar, with differences of only 1 (CV = 1 %) and 9 (CV = 5 %) birds between surveys, respectively.

Birds were grouped, on average, in 32 flocks of variable size, ranging from 1 to 350 individuals (mean value 27.9). Flock size did not differ statistically between winters (Kruskal–Wallis test: $H = 0.55$, $P = 0.46$, $n = 60$), although differences were significant between sectors (Kruskal–Wallis test: $H = 11.69$, $P < 0.01$, $n = 60$) with the lowest values in the ‘Southern croplands’ and the highest in the ‘Tagus valley’, where the biggest Little Bustard concentrations were found (largest flock size, 361 birds in 2003, average 293; mean Little Bustard density, 2.9 birds km⁻²). The sector with the next-highest Little Bustard concentrations was ‘North-eastern croplands’, where the average number of birds was 269 (maximum number, 316 in 2004; average density, 0.6 individuals km⁻²). In ‘Southern croplands’ and ‘South-western croplands’ observed densities were of the same order of magnitude, although the mean number of birds observed in these sectors was smaller (c. 100 Little Bustards). In the remaining sectors, survey results were negative in both censuses, except for the ‘Campo Real plateau’, where a solitary individual was observed in 2003.

The estimated size of the Little Bustard population wintering in the region of Madrid was 1,051 (95 % CI = 1043–1231) birds, while the minimum number of birds counted was 752 (Table 2). At sector scale, population estimates differed between winters, as shown above, although no differences were detected in ‘Southern croplands’. The main nuclei were those included in the ‘Tagus valley’ sector, with 400 birds, and the ‘North-eastern croplands’ sector, with 324 Little Bustards, followed by the ‘Southern croplands’ and ‘South-western croplands’ sectors, with 164 and 161 birds, respectively (Table 2).

Discussion

Census methodology and population estimates

Our results are the first estimate of a wintering Little Bustard population in Spain and show that this census method is adequate for regional-scale surveys supported by a statistically reliable framework. The overall results, at regional scale, were consistent between years as regards both total numbers and distribution of the species. These numbers were very close to the broad estimate of 800–1,000 individuals given for the region of Madrid by García de la Morena (2002), which was the only figure previously available, although based on a non-systematic compilation of non-simultaneous records. Our estimate also approaches the quantity tentatively estimated for the population breeding in the region of Madrid (500–750 males) by García de la Morena *et al.* (2004b). These results seem to confirm the resident status of most Little Bustard nuclei in Madrid (García de la Morena 2002), although the direct inference of reproductive numbers from winter estimates should be avoided until more information on species' movements is gathered, since the region receives some wintering birds from more northern populations (i. e. western France; Morales *et al.* 2002a) or adjacent regions (own unpubl. radiotracking data), and exports wintering individuals to other parts of the Iberian Southern Plateau (own unpubl. radiotracking data).

Our extrapolation procedure considers the number of birds recorded per square kilometre of potential habitat at each individual sector, which provides reasonably realistic estimates, since the proportion of suitable habitat can vary considerably between squares. The use of spatially and physiographically homogeneous sectors contributes to reduced extrapolation errors in relation to the error made if census results were extrapolated directly to the total surface of potentially suitable habitat. This conclusion is supported by two facts: (i) the proportion of potential habitat differs greatly between sectors, so that extrapolations are based on a more realistic availability of suitable habitat, and (ii) the spatial distribution of Little Bustard flocks is also significantly different between sectors.

In this context, the CORINE Land Cover 2000 Project (Büttner *et al.* 2004) offers a good chance to apply a survey design like this at larger scales (national, peninsular or European level), since it allows identification of potential habitats all over the species' distribution in Europe for medium or long-term monitoring because habitat definitions are standardized for Europe. The most recent update of CORINE Land Cover (2005) shows a

good correspondence in terms of habitat types and precision with the 1:50,000 cartography used in this survey for the region of Madrid.

Finally, it is important to emphasize that, as pointed out by Bibby *et al.* (2000), some previous knowledge of the potential distribution of the species in the region is useful in optimizing survey effort to preferentially cover the areas of greater probability of presence. In this context, our design has proved to be adequate, since no Little Bustard was observed out of the previously known range of the species in the region, in spite of the large area of potential habitat covered during surveys out of that range.

Between-year differences were greater at sector scale, so that wintering populations in sectors such as ‘Southern croplands’ or ‘South-western croplands’ seemed to be stable, while they showed noticeable changes in others such as ‘North-eastern croplands’ and ‘Tagus valley’. In these two sectors, CVs were very similar between years, suggesting the arrival of wintering birds from northern to southern sectors. At the square scale, the overall CV was around 53 %, which also suggests the existence of between-year population variations within sectors, as well as some variability between areas and populations within the region of Madrid. Nevertheless, all these trends should be confirmed with a longer series of surveys.

In addition to inter-annual comparisons, several other factors should be considered in order to evaluate the general adequacy of this census method. For example, this methodology has been used for several years for weekly and monthly monitoring of wintering Little Bustard populations in smaller areas (35–50 km²) in Toledo and Ciudad Real provinces (also in Central Spain), giving consistent results (own unpubl. data). The average area of potentially suitable habitat surveyed per 10 km x 10 km UTM square in the present study was 44.2 km² (maximum 89.2 km²). Consequently, our census method seems suitable to surveys even more extensive than the one presented here. Additionally, variation due to immigration or emigration is very small over the course of a few days (own unpubl. data), and the extent of daily movements (i. e. from roosts to foraging areas), as shown by radiotracking, is less than 10 km (García de la Morena *et al.* in prep.).

Winter distribution

The main wintering sectors found in the present study (‘Tagus valley’, ‘North-east croplands’ and ‘Southern croplands’) coincide with those published in García de la Morena (2002), although the distribution pattern presented here is more concentrated around the

above-mentioned sectors, while the species seems to have disappeared from several others (i. e. ‘Campo Real plateau’ or ‘South-East’). These sectors are dominated by a cereal pseudo-steppe landscape where wintering Little Bustards normally select those habitats with higher availability of limiting resources such as food (green plant material; see Jiguet 2002) and shelter from predators (i. e. vegetation growth), such as winter stubbles with high vegetation cover or some leguminous crops (Morales *et al.* 2002a, own unpubl. data). The absence of wintering Little Bustards in the ‘Madrid suburban area’ sector could be explained by the rapid transformation of wastelands and extensive croplands in to urbanized areas, as well as the high habitat fragmentation by infrastructures (highways, high-speed railways, etc.) in recent years (see CORINE Land Cover 2000 Project, Büttner *et al.* 2004), which have resulted in a significant reduction of suitable habitat for the species. In other sectors such as ‘EscarPMENT pasturelands’ and ‘Campo Real plateau’, both located in the upper altitude range of the species (c. 800 m), absence of Little Bustard may be explained by the harsher winter conditions, and therefore lower availability of green plant material and vegetation growth (Jiguet 2002). Breeding densities in those sectors, however, are relatively high (García de la Morena *et al.* 2001). In that context, the ‘EscarPMENT pasturelands’ and ‘Campo Real plateau’ populations can be considered as migratory, while other nuclei would behave as partially migratory or sedentary, a hypothesis supported by recent radiotracking results (García de la Morena *et al.* in prep, own unpubl. data). Finally, except for a few sites that can be considered exclusively wintering grounds, such as one square of irrigated crops in the ‘Tagus valley’ which is used by Little Bustards only outside the breeding season, all main wintering sectors seem to receive non-breeding birds from other populations, specially in the South of the region (own unpubl. radiotracking data).

Conservation implications

The census methodology presented here may help managers and researchers to carry out standardized and repeatable surveys in other wintering areas in order to develop year-round and long-term monitoring programmes for Little Bustard populations, at local, regional or national spatial scales. Such monitoring should increase current knowledge on the species’ winter ecology, thus contributing to better conservation strategies, as claimed by the species’ Action Plan in Europe (De Juana and Martínez 2001). On the other hand, our results show the relevance for wintering Little Bustards of certain sites that hold large concentrations of birds during periods of time even longer than the breeding season, some of which seem to be fairly

constant between years, such as the ‘North-eastern croplands’, ‘Southern croplands’, ‘South-western croplands’ and ‘Tagus valley’ sectors. Most of these wintering sites are not included in protected areas such as Special Protected Areas, Community Interest Sites or Natural Parks (65 % of squares with species presence). In spite of their comparatively small population size (the main Little Bustard populations wintering in Spain are concentrated in Castilla-La Mancha and Extremadura; García de la Morena *et al.* 2004a), the presence of wintering birds coming from populations outside Madrid confers on these sites conservation relevance at a national and even international scale, especially considering that winter mortality might be a main cause of decline of threatened breeding populations (Morales *et al.* 2005b). In this context, the disappearance due to urbanization of some wintering sites historically located within the ‘Madrid suburban area’ that were reported to receive French Little Bustards (Morales *et al.* 2002a) should be viewed with concern, since urbanization is rapidly expanding over all flat and open landscape areas of the region, especially the unprotected ones (CORINE Land Cover 2000 Project, Büttner *et al.* 2004). This process may lead to a higher concentration of wintering Little Bustards in the remaining fragments of suitable habitat, thereby increasing their vulnerability both to local catastrophes (i. e. rapid disappearance of resources due to, for example, early ploughing of stubbles, or substitution of alfalfa by unsuitable crops) and longer-term mortality factors (i. e. poaching, collision with power lines, etc.).

Acknowledgements

We are grateful to all the participants and collaborators in the surveys: A. Mirat, A. Ramírez, B. Molina, C. Galán, C. Clamagirand, C. Martín, C. Palacín, C. Ponce, E. Alcalá, E. Escudero, E. Martín, F. Mesquida, G. González, I. Sánchez, J. Cano, J. Pinilla, J. Traba, J. A. Fimia, J. A. López, J. M. Traverso, J. C. del Moral, L. Pokorny, M. Juan, M. L. Gil, S. Rosellini and S. Sotillos. P. G. Peter Ryan made valuable comments on data analysis. This is a contribution to the CICYT Project: REN 2000-0765. E. L. García was funded by the Ministry of Education’s FPU Programme.

Capítulo 3 Revisión de la distribución del sisón común fuera del periodo reproductor

Introducción

El sisón común (*Tetrax tetrax*) es una de las especies más características de los paisajes abiertos de la Península Ibérica, habiendo sido antaño muy abundante y con una amplia distribución por España y la mitad sur de Portugal (de Juana y García, 2015). Hasta hace relativamente poco tiempo la mayor parte de los estudios sobre su distribución se habían centrado en la época reproductora (de Juana y Martínez, 1996; Purroy, 1997; García de la Morena *et al.*, 2003) y ponían de manifiesto que la especie se encontraba en altas densidades y con una distribución prácticamente continua en la Meseta Sur (Castilla-La Mancha y Madrid) y Extremadura, mientras que en Castilla y León, el Valle del Ebro (Navarra, Aragón y Cataluña), Andalucía, Murcia y Galicia se encontraba, generalmente, en menores densidades y fragmentada en pequeños núcleos de población. No aparecía como reproductor en la cornisa cantábrica ni en la mayor parte del litoral mediterráneo, así como en las zonas montañosas y forestales. También faltaba en Ceuta, Melilla y los archipiélagos Canario y Balear.

Sin embargo, el conocimiento de la distribución de la especie fuera de la época reproductora ha sido muy reducido hasta hace tan solo unos años y la información disponible sobre el tamaño de las poblaciones invernantes era prácticamente nula, puesto que no se realizaron censos invernales de la especie a escala nacional hasta el año 2005 (García de la Morena *et al.*, 2006), con tan solo algunos trabajos realizados en el Valle del Ebro (Canut *et al.*, 1987; Guadalajara e Insausti 1990; Guadalajara 1991), Madrid (García de la Morena *et al.*, 2001b; García de la Morena, 2002; García de la Morena *et al.*, 2007; véase capítulo 2), en el Sureste Ibérico (Pleguezuelos y Manrique, 1987), el área de Jumilla-Yecla, Murcia (Martínez *et al.*, 1996), o en Fuentepiedra, Málaga (García Páez, 2003). La mayoría de los datos existentes eran cualitativos o se reducían a citas dispersas sobre el tamaño máximo de los bandos observados. Por otro lado, aún hoy en día se desconoce en gran medida la distribución de la especie fuera de la época de cría o la de invernada, a pesar de que otros

periodos, como el verano, puedan ser igualmente críticos para la supervivencia de la especie y conlleven importantes cambios en su distribución (Silva *et al.*, 2007; véase capítulo 6).

Por otro lado, se sabía que justo después de la época de cría, a finales de junio, es muy difícil encontrar machos en muchas de las áreas de reproducción, aunque no si se desplazaban a zonas alejadas o simplemente permanecían ocultos en zonas apartadas con vegetación densa y con un comportamiento muy discreto (Collar, 1996). Siempre se ha sido evidente que en invierno la especie desaparece de gran parte de su área de distribución, especialmente en las regiones más septentrionales, donde las observaciones son entonces muy esporádicas o inexistentes (San Segundo, 1990; Román *et al.*, 1996; J. L. Hernández, com. pers.). También es conocida la presencia invernal de grandes bandos en la Meseta Sur, Extremadura y Andalucía, apuntándose en diversas ocasiones, incluso, la llegada de individuos foráneos (Bernis, 1966b; Cramp y Simmons, 1980; Collar, 1996), hecho que se ha comprobado en los últimos años (García de la Morena *et al.*, 2001a; Morales y García de la Morena 2001; Villers *et al.*, 2010). Las poblaciones ibéricas se han considerado habitualmente como fundamentalmente sedentarias, aunque con movimientos dispersivos (Díaz *et al.*, 1996), más que migradoras en sentido estricto (Bernis, 1966b). Sin embargo, a tenor de lo comentado anteriormente y de los nuevos resultados que han ofrecido las técnicas de radioseguimiento convencional y por satélite (véase capítulo 6), se ha comprobado que existen diferentes patrones de movimiento dentro de la propia península Ibérica.

Con estos antecedentes, en un intento de mejorar el conocimiento sobre estos aspectos relativos a la distribución de la especie fuera del periodo reproductor, entre los años 2001 y 2004 se procedió a recopilar la información existente sobre el estatus migratorio y la distribución posreproductora del sisón en España, disponible tanto en publicaciones como en trabajos inéditos. Estos esfuerzos se enmarcaron dentro del proyecto de la CICYT “Ecología invernal y movimientos migratorios del Sisón Común”, cuyo investigador principal fue Eduardo de Juana y en el que también participaron Francisco Suárez, Manuel Morales y el propio doctorando. Como resultado se elaboró una base de datos geo-espacial sobre la distribución de la especie fuera del periodo reproductor (tanto en invierno como en verano o en época de migración) que posteriormente sirvió de base para la planificación del Primer Censo Nacional de la Especie en el año 2005 (García de la Morena *et al.*, 2006), en el que se censó tanto la población reproductora como la invernante. Dicho censo, además de ofrecer una primera estima cuantitativa de la población invernante de sisón común en España, fue una

oportunidad para confirmar y validar sobre el terreno la distribución invernal resultante de la revisión bibliográfica y documental realizada previamente.

En este capítulo se analiza la distribución del sisón común en España fuera del periodo reproductor como resultado de los dos trabajos citados anteriormente, es decir, el análisis de la distribución de la especie a partir de datos bibliográficos (trabajo inédito solo publicado parcialmente en García de la Morena *et al.*, 2006) y los resultados de los censos concretos sobre el terreno (García de la Morena *et al.*, 2006). El objetivo del capítulo es doble. Por un lado, se pretende valorar la utilidad y validez de estas dos aproximaciones metodológicas para los estudios de distribución de especies de aves. Por otro lado, se revisa la distribución de la especie incluyendo la información sobre su distribución fuera de los periodos de cría e invernada, fundamentalmente en verano pero también en otoño, cuando se producen los movimientos migratorios pre-invernales (véase capítulo 6). Hasta la fecha, la única información que se había publicado sobre la distribución del sisón fuera de la época de cría había sido la relativa a la distribución invernal, ya sea a escala nacional (García de la Morena *et al.*, 2006; Morales y Delgado, 2012) o, en algún caso, a escala regional (García de la Morena *et al.*, 2007; Ponjoan *et al.*, en Herrando *et al.*, 2011).

Material y métodos

Revisión bibliográfica y documental

El estudio de la distribución del sisón común a partir de datos bibliográficos y documentales se realizó mediante la revisión exhaustiva y sistemática de todas aquellas referencias o fuentes de información que, de forma general o específica, pudiesen aportar datos sobre la presencia de la especie fuera de la época de cría y que, con un mayor o menor grado de precisión, se pudiesen asignar a una determinada localización geográfica. Se realizaron búsquedas específicas en bases de datos (ISI Web of Knowledge y Zoological Records), además de otros buscadores web genéricos (Google). La información disponible y el grado de detalle fue muy heterogénea (véase Anexo I), incluyendo desde estudios y atlas de distribución de avifauna, tanto publicados como inéditos, anuarios ornitológicos; artículos científicos, informes inéditos; tesis doctorales, inventarios de especies o espacios naturales; citas y observaciones en revistas o publicaciones on-line; comunicaciones personales; etc. Además de estas fuentes de información bibliografía y documental, también se incluyeron datos propios, en su mayor parte inéditos, procedentes de los trabajos de censo y

radioseguimiento realizados en el marco de distintos proyectos de investigación. También se hizo una petición pública de información sobre citas de sisón común durante el periodo invernal y posreproductor a través del foro de SEO/BirdLife *Avesforum*, en diciembre de 2000, así como en la revista *Quercus*, en el año 2002.

La unidad geográfica de referencia objetivo fue la cuadrícula UTM de 10 x 10 km, por ser la más comúnmente utilizada en los estudios de distribución de fauna a escala nacional o regional en España, como es el caso del “Inventario Español de Especies Terrestres” del Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente, donde se recoge la información de los distintos grupos de vertebrados, invertebrados y flora amenazada a escala nacional (por ejemplo, Doadrio, 2001; Pleguezuelos, Márquez y Lizana, 2002; Palomo, 2007; Martí y Del Moral, 2003a); o los programas de seguimiento de avifauna a escala nacional que realiza SEO/BirdLife (SEO/BirdLife, 2015; García de la Morena *et al.*, 2006, para el caso del sisón común). Por lo tanto, la información geográfica resultante presentaba originariamente distinto grado de detalle, según los casos, desde coordenadas geográficas o UTM de unos pocos metros de precisión, como en el caso de los datos procedentes de radioseguimiento o datos propios de censos, hasta simples referencias de la localidad o el municipio donde fue observada la especie.

Se creó una base de datos en MS Access 2003 con una serie de campos básicos que permitiesen la homogenización de la información recopilada y facilitase su posterior integración en un Sistema de Información Geográfico (Anexo II). La asignación final de cada cita a referencia a una cuadrícula UTM de 10 x 10 km cuando la información original no estaba referida a dichas unidades fue realizada mediante el SIG gracias a la representación de los puntos (coordenadas geográficas o UTM precisas), municipios o espacios naturales (por ejemplo ZEPAs) correspondientes a cada cita. Cuando la localización se refería a un municipio o ámbito geográfico (por ejemplo espacios naturales protegidos) que podía abarcar varias cuadrículas UTM, la asignación de la cuadrícula definitiva se realizó únicamente en aquellos casos en los que se pudo precisar con seguridad la ubicación de la cita gracias al apoyo de topónimos o elementos geográficos fácilmente reconocibles en mapas topográficos u ortofotos. En el caso de los topónimos, además de contar con mapas topográficos en formato digital o accesibles on-line (en formato WMS) directamente desde el SIG, se utilizaron las herramientas de localización de elementos geográficos de la Infraestructura de Datos Espaciales de España (IDEE; <http://www.idee.es/IDEE-Gazetteer/Gazetteer.html>).

Las fechas de referencia para asignar los periodos en función de la fenología de la especie (Cramp y Simmons, 1980; Schulz, 1985b; García de la Morena *et al.*, 2006), considerándose periodo reproductor del 1 de abril al 30 de junio; posreproductor del 1 de julio al 31 de octubre; invernal del 1 de noviembre al 29 de febrero; y prerreproductor del 1 al 31 de marzo.

El grueso de la revisión bibliográfica se realizó entre los años 2001 y 2004, hasta las fechas previas al censo nacional. No obstante, la base de datos de distribución se fue completando hasta el año 2007, incorporando los datos de los últimos censos (incluido el censo nacional) así como nuevos datos de radioseguimiento de sisonos.

Censo nacional

A continuación se detallan los aspectos metodológicos más relevantes desde el punto de vista del análisis de la distribución de la especie del primer censo nacional de sisón realizado en el año 2005 (García de la Morena *et al.*, 2006).

Área de estudio

Distribución de la especie

Se consideró el área de distribución del sisón común en España, la cual se restringe al territorio peninsular. La distribución se analizó a nivel de provincia, pero también a escala de grandes regiones atendiendo a criterios geográficos y biológicos (de Juana y Martínez, 1996), sobre la base del área de distribución de la población reproductora (García de la Morena *et al.*, 2003). Estas regiones fueron: Valle del Ebro, Meseta Norte, Meseta Sur, Extremadura, Andalucía-Murcia y Galicia.

La selección de las unidades de muestreo así como las posteriores extrapolaciones de los resultados a áreas no muestreadas se realizaron utilizando como base la cuadrícula UTM de 10 x 10 km, si bien en este último caso también se ha tenido en cuenta la disponibilidad en cada cuadrícula de hábitats adecuados para la especie, en función de la cartografía del proyecto CORINE Land Cover 2000 (Büttner *et al.*, 2004) y la información obtenida en durante los muestreos de campo (ver García de la Morena *et al.*, 2006, para más detalles).

Para el censo de efectivos reproductores se utilizó como referencia para el diseño de los muestreos la información recogida en el Atlas de las Aves Reproductoras de España

(García de la Morena *et al.*, 2003), por ser el trabajo más reciente que aborda la distribución de la especie a escala estatal durante el periodo reproductor. La distribución del sisón común en España durante el periodo reproductor según dicho atlas es de 1.292 cuadrículas UTM de 10 x 10 km (Figura 3). La mayor parte de los trabajos de campo de este atlas se realizaron durante los años 2000 y 2002 aunque también hay que tener en cuenta que parte de la información provenía de años previos, entre 1990 y 1999, como en el caso de varias provincias de Castilla y León o la Comunidad Autónoma de Aragón, e incluso de años anteriores (Ávila o Almería).

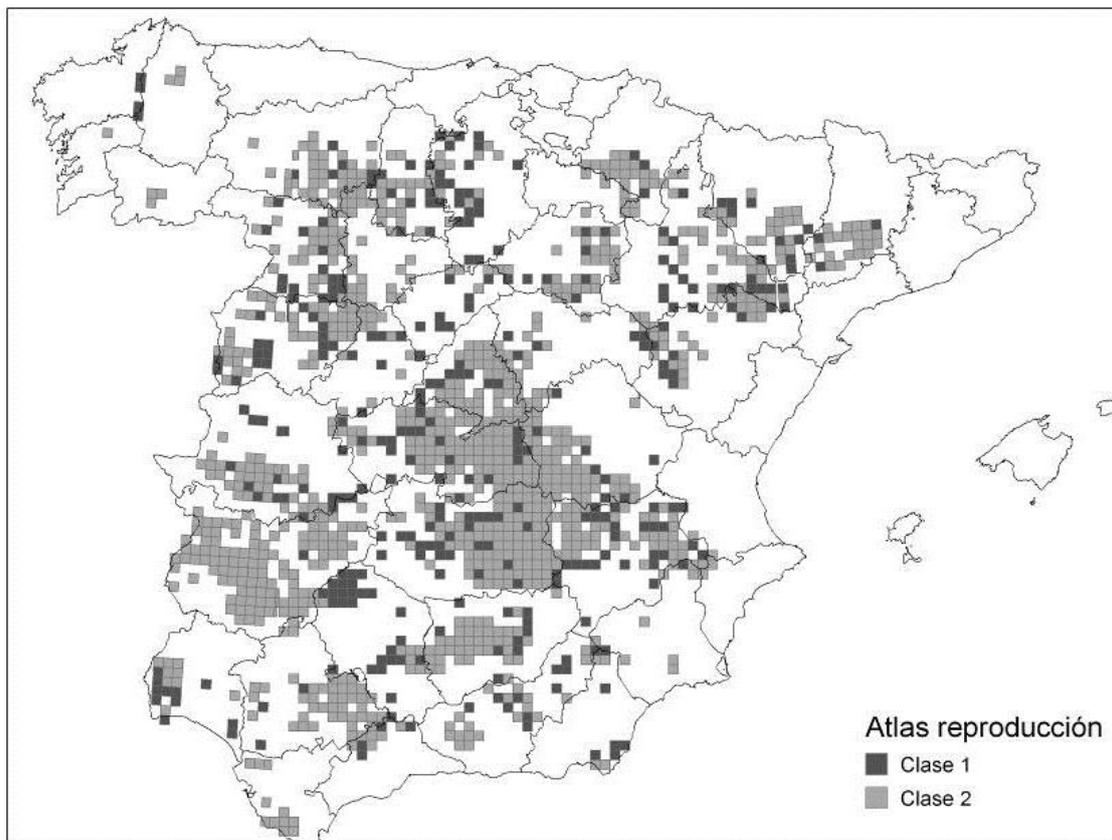


Figura 3. Mapa de distribución del sisón común durante el periodo reproductor según García de la Morena *et al.*, (2003), clasificadas según las clases del primer censo nacional de sisón común en España (García de la Morena *et al.*, 2006): Clase 1, reproducción posible; Clase 2: reproducción probable o segura.

La información de base para la realización del censo invernal procedió de la revisión de la distribución del sisón fuera del periodo reproductor que hemos señalado arriba. En el momento del planteamiento del censo dicha revisión contaba ya con más de 4.200 registros y se consideraba suficientemente representativa de la distribución invernal de la especie a escala peninsular, si bien se sabía que la información para algunas regiones (por ejemplo

Extremadura) era más reducida y la distribución invernal en las mismas podría estar subestimada. Según dicha revisión, el área de distribución potencial del sisón común en España durante el periodo invernal era de 442 cuadrículas UTM de 10 x 10 km (Figura 4), de las cuales en 262 se había confirmado la invernada y en las 180 restantes era probable.

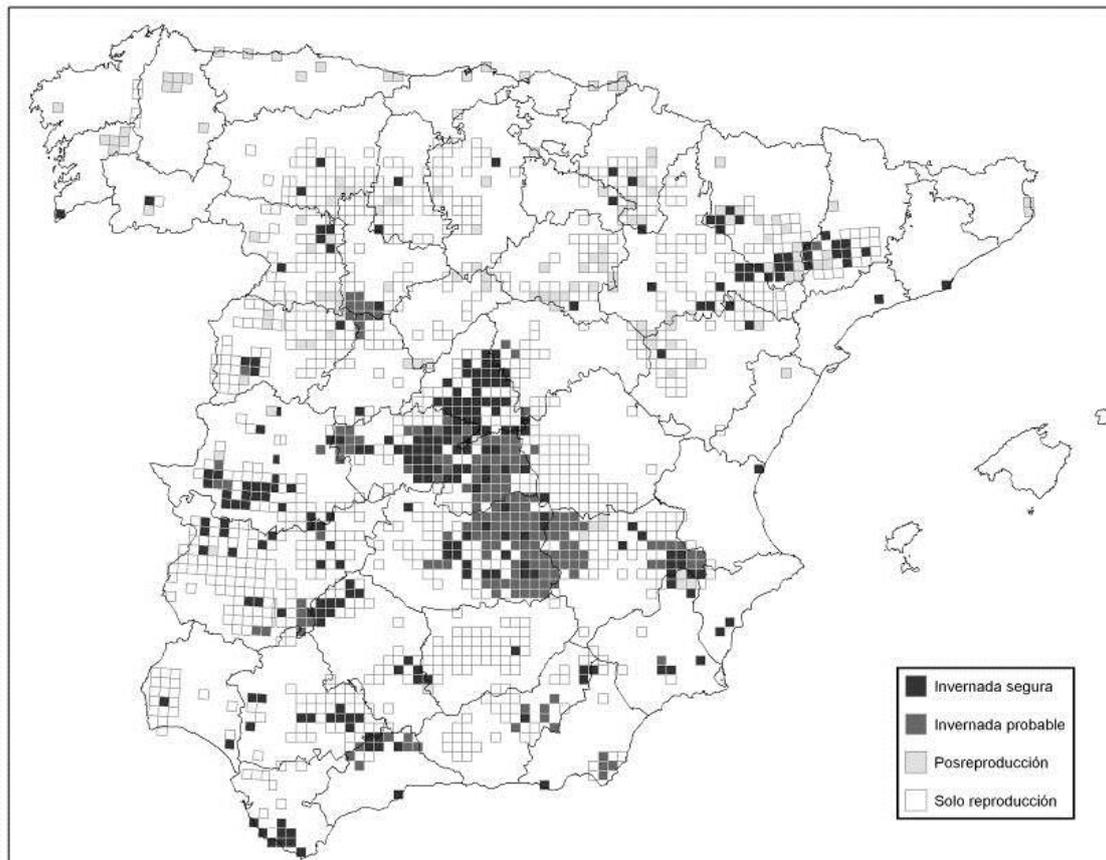


Figura 4. Mapa de distribución del sisón común fuera del periodo reproductor utilizada como referencia para el diseño del primer censo nacional de sisón común en España (García de la Morena *et al.*, 2006) a partir de los datos de revisión inéditos presentados en este capítulo.

Selección de las unidades de muestreo

Durante el censo de reproductores se muestrearon 695 cuadrículas (

Tabla 1), seleccionadas en función de las clases de reproducción (posible, probable o segura) y las clases de abundancia consideradas en el Atlas de las Aves Reproductoras de España (para una descripción detallada de las mismas, ver Martí y del Moral, 2003a). Para la selección de las cuadrículas del censo invernal se consideraron todos los datos de distribución fuera del periodo reproductor registrados entre los años 1990 y principios de 2005, incluyendo

información tanto del periodo propiamente invernal (de noviembre a febrero), como del periodo posreproductor (de julio a octubre) así como la distribución durante el periodo reproductor según el Atlas de las Aves Reproductoras.

Tabla 1. Cuadrículas UTM de 10 x 10 km con presencia de Sisón según el Atlas de las Aves Reproductoras de España por comunidades autónomas. Se indica el total de cuadrículas ocupadas, el número de cuadrículas prioritarias de censo (reproducción probable o segura y con más de nueve parejas estimadas) así como el porcentaje de éstas respecto al total (véanse detalles en García de la Morena et al., 2006).

Comunidad Autónoma	Total	Prioritarias	%
Andalucía	207	108	52,2
Aragón	114	68	59,6
Castilla y León	295	119	40,3
Castilla-La Mancha	367	246	67,0
Cataluña	23	10	43,5
Comunidad Valenciana	5	3	60,0
Extremadura	176	97	55,1
Galicia	11	4	36,4
La Rioja	6		0,0
Madrid	50	21	42,0
Murcia	16	9	56,3
Navarra	22	10	45,5
Total general	1.292	695	53,8

Aunque la distribución invernal según esta revisión se consideró más que aceptable para la mayor parte de las regiones, se tenía constancia de la información de algunas zonas era más reducida y no estaba bien conocida. Por ello, también se consideraron las cuadrículas con concentraciones posreproductoras o aquellas en las que la especie está presente al menos como reproductor, aunque de forma jerarquizada según su probabilidad de presencia invernal, como se verá a continuación. En función de la información disponible, las cuadrículas UTM de 10 x 10 km se clasificaron según los siguientes criterios:

- **Cuadrículas de invernada segura**, con citas invernales posteriores a 1990.
- **Cuadrículas de invernada probable**, obtenidas a partir de municipios o localidades con citas invernales posteriores a 1990 pero en los que no se especificaba la UTM (se seleccionaron las cuadrículas cuyo centro cayese dentro de los respectivos municipios).
- **Cuadrículas posreproductivas**, con citas posreproductivas posteriores a 1990 y sin citas de invernada.

- **Cuadrículas posreproductivas probables**, obtenidas a partir de municipios o localidades con citas posreproductivas posteriores a 1990 y sin citas de invernada pero en los que no se especificaba la UTM (se seleccionaron las cuadrículas cuyo centro cayese dentro de los respectivos municipios).
- **Cuadrículas reproductoras**, con presencia de la especie durante la época de cría (a partir del Atlas de Aves Reproductoras) y sin información de invernada o concentraciones posreproductivas.

En la Figura 4 se muestra la distribución geográfica de las cuadrículas UTM de cada clase y en la Tabla 2 se presenta su número, desglosado por comunidades autónomas.

Tabla 2. Cuadrículas UTM de 10 x 10 km con presencia potencial de Sisón fuera del periodo reproductor: INV-S; Cuadrículas de invernada segura; INV-P: Cuadrículas de invernada probable; POS: Cuadrículas posreproductivas; POS-P: Cuadrículas posreproductivas probables; y SREP: Cuadrículas reproductoras y sin información de invernada o concentraciones posreproductoras (más detalles en el texto).

Comunidad Autónoma	INV-S	INV-P	POS	POS-P	SREP	Total
Andalucía	48	17	1		167	233
Aragón	24		24		83	131
Asturias			7			7
Cantabria			3			3
Cataluña	11	1	3	3	16	34
Castilla-La Mancha	76	136	2	4	187	405
Comunidad Valenciana	3		1		5	9
Castilla y León	17	12	35	14	235	313
Extremadura	40	13	3		135	191
Galicia	2		10	3	5	20
La Rioja	1		2		2	5
Madrid	31				22	53
Murcia	6	1		3	5	15
Navarra	3		8		18	29
País Vasco			5			5
Total general	262	180	104	27	880	1.453

A partir de estas clases, en cada región, estas cuadrículas fueron seleccionadas para el censo según el siguiente orden de preferencia:

1º. Todas las cuadrículas con citas invernales y posreproductoras. En estas últimas también se incluyen citas de verano, pero dado que en algunas regiones, como la Meseta Norte y parte del Valle del Ebro, donde apenas hay citas de invernada, son mayoría,

éstos se censaron aunque solo fuese para confirmar su ausencia en invierno. Dentro de este grupo se censaron de forma prioritaria todas aquellas en las que se han visto bandos con más de 10 individuos en invierno.

2°. Todas las cuadrículas con presencia probable en ambos periodos. En este caso las cuadrículas probables en invierno son mayoría en Castilla- La Mancha, donde ya había superficie considerable a censar en función de las de invernada segura. Dentro de estas cuadrículas, dado que se seleccionaron a partir de los límites de los términos municipales y puede que algunas no incluyesen mucho hábitat potencial para la especie, los coordinadores regionales tuvieron en cuenta este criterio para ajustar la selección.

3°. Un porcentaje al azar (25 %) de cuadrículas de presencia en época reproductora en aquellas provincias con invernada probable pero cobertura de la información disponible escasa o potencialmente incompleta: Fundamentalmente en Extremadura y alguna zona Castilla-La Mancha, Andalucía y valle del Ebro o, incluso la Meseta N, teniendo en cuenta el criterio de los coordinadores regionales y su conocimiento más cercano de las zonas.

Diseño de los muestreos

El método de censo de los efectivos reproductores se basó en estaciones de escucha regulares dispuestas de forma sistemática dentro de sub-cuadrículas de 5x5 km en cada cuadrícula UTM de 10x10 km seleccionada, según la propuesta metodológica para el censo de efectivos reproductores de sisón en la que participaron expertos en la especie de España y Portugal con el fin que de los censos realizados en ambos países se realizasen de forma consensuada (Bota *et al.*, 2001). En cuanto a los censos invernales, se utilizó la metodología propuesta por García de la Morena *et al.*, (2007) para escalas regionales, basadas a su vez en el método de conteo directo de Bibby *et al.*, (2000). Básicamente consistía en un muestreo estratificado según la distribución y abundancia conocida de la especie durante el periodo invernal y el hábitat potencial. Véase García de la Morena *et al.* (2006) para más detalles.

Además se consideraron una serie de fuentes adicionales de datos para ciertas zonas que no fueron cubiertas siguiendo el esquema general de muestreo, o sólo lo fueron

parcialmente como Andalucía (Garzón y Pinilla, 2005), Galicia (O. Rivas y M. Conde, com. pers.); La Rioja (I. Gámez, com. pers.); y Cataluña (Bota y Ponjoan, 2005).

En el censo invernal, una pequeña parte de los datos incluidos en los resultados procedieron de observaciones adicionales obtenidas independientemente de los muestreos específicos del censo (dentro del mismo periodo de muestreo), aunque la mayor parte de ellas hayan sido aportadas por los mismos colaboradores del censo nacional.

Distribución general del sisón común en España

Se ha realizado un mapa de síntesis a escala de UTM de 10 x 10 km a partir de la información procedente de la base de datos de distribución según su versión final del año 2007, incluyendo los resultados del primer censo nacional de sisón común. Además, para el caso de Castilla – La Mancha, se ha incluido información actualizada sobre su distribución reproductora a invernal según García de la Morena (2013).

Se han clasificado las cuadrículas UTM en función del estatus migratorio de la especie y su fenología, considerando las siguientes clases:

- **Residente:** Presente durante todo el ciclo anual.
- **Cría e invernada:** cría e inverte en la zona pero la abandona durante el periodo estival.
- **Solo cría:** Solo presente durante el periodo reproductor.
- **Cría y veraneo:** Presente durante la época de cría y el periodo posreproductor (verano-otoño).
- **Solo veraneo:** Presente únicamente durante el periodo posreproductor
- **Veraneo e invernada:** presente durante el verano y la invernada pero no cría.
- **Solo invernada:** Presente únicamente durante el periodo invernal.
- **Paso prenupcial:** Presente únicamente durante el paso prenupcial (marzo).

La distribución de la especie se analiza en función de estas clases y, de manera más general, en función de su distribución durante la época de cría, el periodo posreproductor, el periodo invernal o los pasos migratorios.

Resultados y discusión

Consideraremos aquí primero por separado los resultados de las dos aproximaciones efectuadas, esto es, la revisión bibliográfica y documental (I) y el Censo Nacional (II), y finalmente intentaremos efectuar una síntesis (III).

I. Revisión bibliográfica y documental

De los cerca de 4.200 registros incluidos en la base de datos de distribución considerados para el censo nacional (Figura 4), la mayor parte correspondían a datos propios de censos y radioseguimiento, aunque estos se referían fundamentalmente a la comunidad de Madrid y a las zonas de estudio en Castilla- La Mancha (básicamente Toledo y Ciudad Real) (Tabla 3). Sin embargo, para la mayor parte de las comunidades autónomas, la información se obtuvo principalmente de la revisión de diversas publicaciones o informes inéditos, con especial relevancia de anuarios y noticiarios ornitológicos (aproximadamente un tercio de éstos) y los atlas regionales. También fue muy relevante la información aportada mediante comunicaciones personales de investigadores o naturalistas, particularmente en aquellas regiones donde la especie es rara, como en la cornisa Cantábrica (Galicia, Asturias, Cantabria, País Vasco). Entre los años 2005 y 2007, aparte de los datos proporcionados por el propio Censo Nacional (436 registros), el grueso de los nuevos registros incorporados a la base de datos correspondió a los procedentes del radioseguimiento, especialmente al incluir aves marcadas con emisores GPS vía satélite, que ofrecieron un elevado número de localizaciones (Tabla 3).

La versión final de la base de datos de distribución cuenta con 14.403 registros de los cuales a 14.087 (97,8 %) se les pudo asignar una cuadrícula UTM 10 x 10 km. Incluye datos sobre la presencia de sisón fuera del periodo reproductor en 646 cuadrículas. Atendiendo a las diferentes fuentes de datos, la revisión bibliográfica fue la que aportó de primeras una información más amplia (50 %), seguida de los trabajos del censo nacional (33 %, aunque realizado sobre la base de datos inicial) y el radio seguimiento (31 %). Las comunicaciones personales aportaron información sobre un 21 % de las cuadrículas y el 7 % restante procedió de datos propios.

El periodo temporal para el que se ha dispuesto de información sobre la presencia del sisón común fuera del periodo reproductor en España abarca desde el año 1903, cuando Álvarez Balbuena (2000) recoge una cita de un sisón cazado en Asturias, hasta el 2007,

cuando se incorporaron los últimos datos de radioseguimiento de sisonos marcados con emisores satélite por el equipo de investigación de la Universidad Autónoma de Madrid (véase capítulo 6). No obstante, el grueso de la información se obtiene a partir de los años 90 del siglo pasado (Figura 5), en gran medida debido a la proliferación de guías y atlas regionales, anuarios y noticiarios ornitológicos a escala provincial, así como algunos trabajos específicos o sobre aves esteparias a escala regional (véase por ejemplo, Guadalfajara *et al.*, 1990 y 1991; Martínez, 1999). En este sentido, parece notarse también el auge de la ornitología como actividad lúdica, siendo constatable el incremento de observaciones de la especie ligado a la presencia de un mayor número de observadores y naturalistas en el campo a finales de dicha década y, sobre todo, principios de la del 2000.

Tabla 3. Porcentaje de registros en la base de datos sobre distribución no reproductora del sisón común hasta el año 2004 y hasta el año 2007, según el origen de la información. Se resaltan los valores superiores al 30 %.

Comunidad autónoma	Bibliografía		Comunicaciones personales		Datos propios (censos)		Radio seguimiento	
	Hasta 2004	Hasta 2007	Hasta 2004	Hasta 2007	Hasta 2004	Hasta 2007	Hasta 2004	Hasta 2007
Andalucía	74,65 %	66 %	25,35 %	14 %	0,00 %	0 %	0,00 %	20 %
Aragón	56,10 %	6 %	40,24 %	4 %	0,00 %	0 %	3,66 %	90 %
Asturias	96,43 %	96 %	3,57 %	4 %	0,00 %	0 %	0,00 %	0 %
Cantabria	0,00 %	0 %	100,00 %	100 %	0,00 %	0 %	0,00 %	0 %
Castilla- La Mancha	14,39 %	8 %	0,56 %	0 %	61,47 %	50 %	23,58 %	41 %
Castilla y León	25,00 %	2 %	33,54 %	3 %	0,61 %	0 %	40,85 %	96 %
Cataluña	65,94 %	47 %	34,06 %	53 %	0,00 %	0 %	0,00 %	0 %
Comunidad Valenciana	0,00 %	100 %	0,00 %	0 %	0,00 %	0 %	0,00 %	0 %
Extremadura	68,09 %	2 %	17,02 %	1 %	6,38 %	0 %	8,51 %	97 %
Galicia	37,88 %	1 %	62,12 %	1 %	0,00 %	0 %	0,00 %	98 %
La Rioja	50,00 %	36 %	25,00 %	45 %	0,00 %	0 %	25,00 %	18 %
Madrid	6,80 %	5 %	14,50 %	12 %	21,30 %	16 %	57,40 %	68 %
Murcia	100,00 %	100 %	0,00 %	0 %	0,00 %	0 %	0,00 %	0 %
Navarra	56,36 %	8 %	0,00 %	0 %	0,00 %	0 %	43,64 %	92 %
País Valenciano	87,50 %	88 %	12,50 %	13 %	0,00 %	0 %	0,00 %	0 %
País Vasco	50,00 %	50 %	50,00 %	50 %	0,00 %	0 %	0,00 %	0 %
Total general	21,51 %	6 %	7,51 %	3 %	46,16 %	18 %	24,81 %	73 %

Además, la aparición de internet por esas fechas facilitó la difusión de este tipo de información, hasta entonces solo recogida en algunos noticiarios y anuarios ornitológicos,

cuando no en el fondo de las libretas de campo de los naturalistas. En este sentido, la difusión de observaciones de aves mediante medios electrónicos como los noticiarios ornitológicos *on line*, foros temáticos (como *Avesforum*), webs temáticas (informes de viajes ornitológicos, fotografías de aves, espacios naturales, etc.) o directamente a bases de datos bibliográficas y documentales ha facilitado mucho las labores de recopilación de información. Finalmente, a partir del año 2000, cuando se empezó a trabajar específicamente sobre la ecología invernal y los movimientos migratorios del sisón común mediante censos y radioseguimiento, es cuando se obtiene la información más detallada y sistemática.

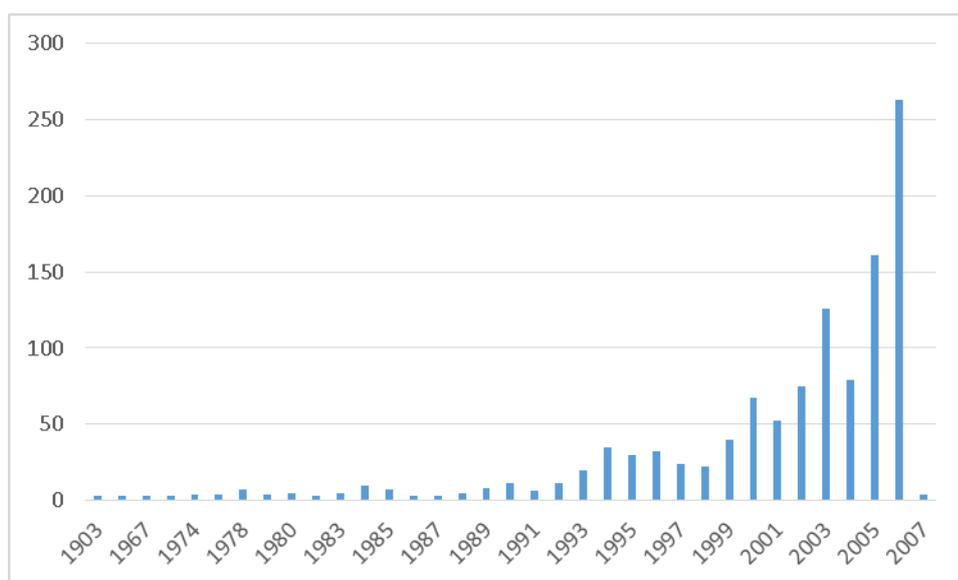


Figura 5. Número de cuadrículas con presencia de sisón común registradas según los años considerados en la base de datos de distribución del sisón común.

Por otro lado, la mayor parte de la información recopilada en la base de datos se refiere a citas en invernada y del periodo posreproductor, por ser el objeto de estudio, aunque también se incluyen datos, ya en menor medida, relativos a los periodos reproductor y prerreproductor (Tabla 4).

Tabla 4. Número de cuadrículas de distribución del sisón común incluidas en la base de datos de distribución fuera del periodo reproductor según el periodo de la observación.

Periodo	Número de cuadrículas	%
Invernal	444	69 %
Posreproductor	286	44 %
Prerreproductor	64	10 %
Reproductor	97	15 %

Total general	646
----------------------	------------

Por último, la información recopilada también permite analizar, entre otras cosas, los tamaños de bando máximos observados a lo largo los diferentes años para los que se tiene información. A este respecto se observa una tendencia generalizada de disminución tanto en la frecuencia de citas como en el tamaño máximo de bando en las principales regiones de invernada, como Castilla–La Mancha o Extremadura, donde no era raro observar bandos de más de un millar de ejemplares hasta los años 90 (

Figura 6). Desde entonces, estos grandes bandos (que precisamente son los que suelen destacarse en anuarios y noticiarios ornitológicos) prácticamente han desaparecido, particularmente en Extremadura. Por el contrario en Cataluña, donde habitualmente eran raros los bandos superiores a unas pocas decenas de ejemplares, se han comenzado a observar importantes concentraciones de aves a partir del año 2001, con algún bando superior a los 1.000 ejemplares en los años 2004 y 2006 (Bota y Ponjoan, 2005; 2006).

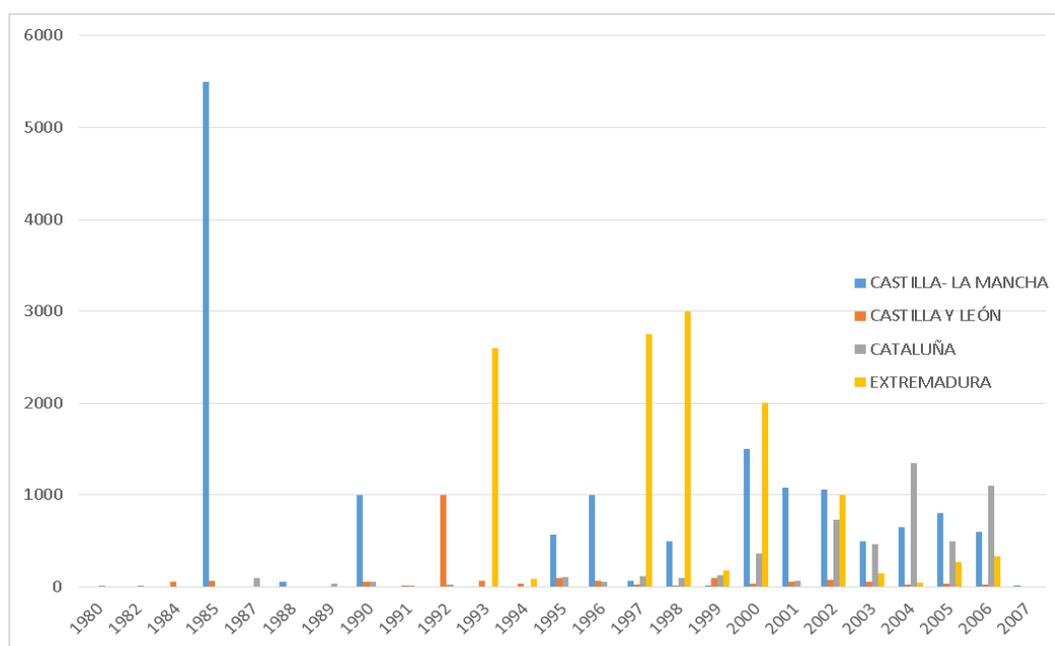


Figura 6. Tamaño máximo anual de bando entre 1980 y 2007 en aquellas regiones con registros históricos superiores a los 1.000 ejemplares.

II. Censo Nacional

A continuación se presentan los resultados del primer Censo Nacional de sisón común (García de la Morena *et al.*, 2006) referidos a la distribución de la especie durante el periodo invernal.

Cobertura espacial y distribución temporal

En total se consideraron, tras revisar la fecha y localización de las mismas con el fin de descartar dobles conteos con otros resultados del censo, un total de 27 observaciones (Tabla 4) correspondientes a 21 cuadrículas UTM de 10 x 10 km de diferentes provincias. Aportaron nuevos datos de un total de 9 cuadrículas no muestreadas según los criterios del censo nacional e incorporando datos adicionales sobre 12 cuadrículas incluidas en el mismo (pero censadas en días diferentes), lo que ha permitido completar la información de algunas provincias en las que la cobertura inicial del censo no había sido completamente satisfactoria (por ejemplo Cáceres o Sevilla) o la inclusión de algunas observaciones importantes en cuanto al número de efectivos, como en el caso de 2 observaciones de 300 y 430 individuos localizados en dos cuadrículas de Toledo. En el caso de las observaciones en cuadrículas muestreadas en el marco del presente censo únicamente mejoraron los resultados del mismo aquellas en las que el total de individuos detectados fue mayor que el día del censo.

Tabla 5. Resumen de las observaciones adicionales consideradas en el censo nacional de sisón. Se presentan, por provincias, el número de observaciones totales (Nº obs.), el número de cuadrículas muestreadas o no muestreadas según el diseño propuesto (Cuadrículas censadas y no censadas, respectivamente) en las que se realizaron mostrando, en cada caso, el número de individuos adicionales aportados respecto a los resultados obtenidos en el censo (García de la Morena *et al.*, 2006).

Provincia	Nº obs.	Cuadrículas no censadas	Nº ind.	Cuadrículas censadas	Nº ind.	Nº Ind. Total
Córdoba	1	1	5			5
Sevilla	3	2	150	1	11	161
Albacete	1	1	2			2
Guadalajara	0	0		1	11	11
Toledo	2	0		2	712	712
Zamora	3	1	22	1	7	29
Badajoz	5	2	68	1	5	73
Cáceres	5	3	51	2	51	102
Madrid	4	0		3	118	118
Total general	27	9	349	12	864	1213

Los valores de cobertura del censo por comunidades autónomas y el total regional se presentan numéricamente en la Tabla 6 y gráficamente en la Figura 7. En total se censaron 609 cuadrículas UTM de 10 x 10 km de las cuales 522 (85,7 %) correspondían al área de distribución conocida y las 87 restantes (14,3 %) a cuadrículas en las que no se tenía información previa sobre la distribución de la especie, fundamentalmente en Extremadura y Castilla y León (Tabla 6).

La cobertura general del Censo Nacional se puede considerar como buena o muy buena teniendo en cuenta la amplia distribución de la especie y los criterios de selección de cuadrículas propuestos inicialmente. Según las clases de distribución consideradas se censaron cerca de un 70 % de las cuadrículas con invernada conocida y algo más de un 40 % de las de invernada potencial. Dentro de las de distribución posreproductora, se censaron más de un 50 % de las seguras y más de un 40 % de las probables. Considerando conjuntamente las cuadrículas más prioritarias, es decir las de invernada y las posreproductoras, la cobertura global fue del 55 %. En cuanto a las cuadrículas reproductoras sin invernada conocida, la cobertura estuvo en torno al 20 %.

A nivel de comunidades autónomas, la cobertura también fue alta y superior al 40 % en la mayoría de los casos, especialmente en las clases de cuadrículas prioritarias (Tabla 6). Entre las comunidades con invernada conocida, los porcentajes superaron generalmente el 50 % y fueron especialmente elevados en las comunidades *a priori* más importantes para la invernada del sisón, como son Extremadura (con un 90 % y un 84 % de las cuadrículas de invernada segura y probable, respectivamente) y Castilla-La Mancha (con un 77 % y un 37 % de las cuadrículas de invernada segura y probable, respectivamente). Entre estas comunidades, únicamente en Navarra no se censó ninguna cuadrícula aunque en esta comunidad la invernada del sisón no es regular y, además, no representa ni el contiene menos del 1 % de las cuadrículas invernales. En Galicia y La Rioja, donde la invernada es incluso más escasa e irregular que en Navarra, solamente se censaron cuadrículas de concentraciones posreproductivas. Finalmente, en Cataluña se realizó un censo específico basado en información más actualizada, al margen de la metodología general del Censo Nacional, por lo que se considera que la cobertura real en dicha comunidad fue adecuada (Bota y Ponjoan, 2006).

En cuanto a las cuadrículas con presencia posreproductora, la cobertura a nivel de comunidades autónomas también fue elevada, a excepción de las correspondientes a la cornisa

cantábrica (Asturias, Cantabria y el País Vasco), donde no se realizó ningún censo, o Navarra, siendo todas éstas áreas de baja o muy baja prioridad de cara al censo invernal.

Por último, el mayor porcentaje de cuadrículas censadas de las que no existía información previa sobre la presencia invernal o posreproductora de la especie han sido Extremadura y Castilla y León (Tabla 6), precisamente aquellas comunidades en las que los datos de invernada eran relativamente más reducidos, ya fuese por la escasez de información, o por la menor presencia de la especie durante este periodo, respectivamente.

A escala provincial, la cobertura fue igualmente elevada en la mayor parte de los casos, especialmente en lo que respecta a las cuadrículas de invernada segura o probable, en las que en muchas regiones la cobertura estuvo por encima del 80 %. No obstante, en otras provincias la cobertura de cuadrículas fue relativamente baja, al menos para alguna de las clases, como las de invernada probable en Valladolid, Granada, Albacete o Toledo, (entre un 17 % y 28 %).

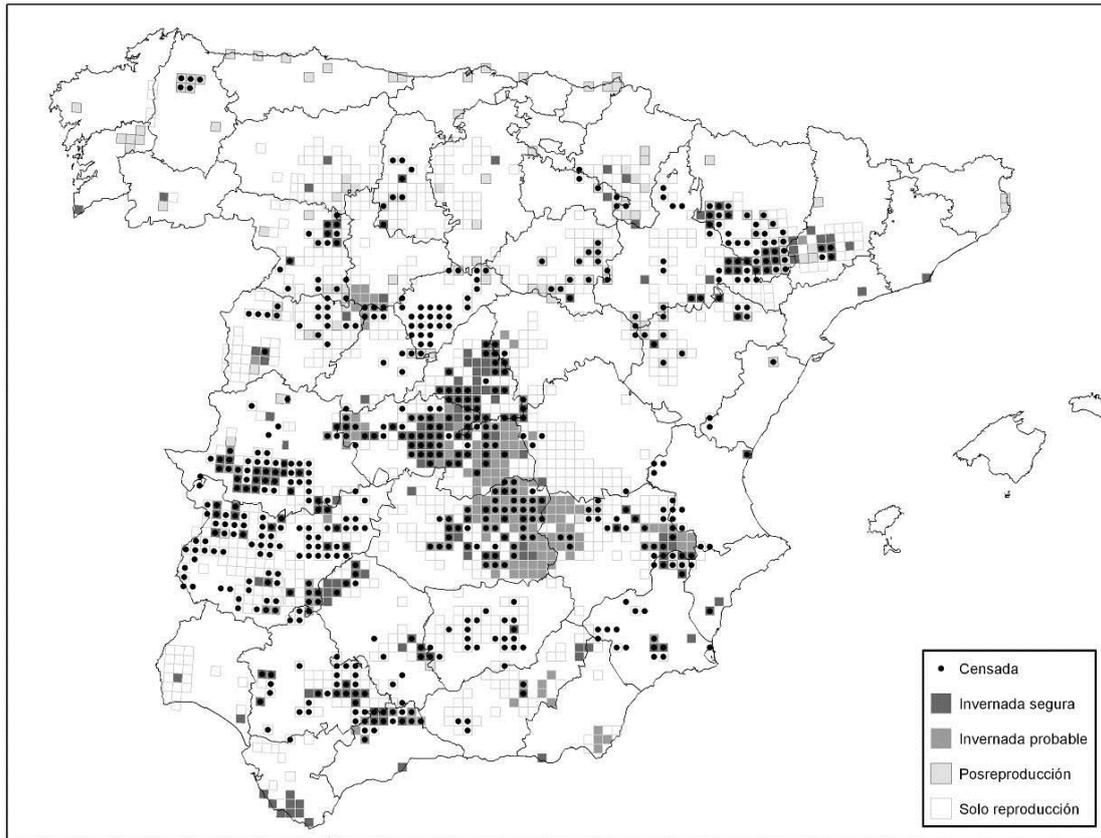


Figura 7. Cobertura del censo invernal de sisón (García de la Morena *et al.*, 2006).

Entre las provincias con presencia conocida de invernada no se realizaron censos en Almería, Cádiz (solo una cuadrícula de reproducción), Huelva, Barcelona, Tarragona, Burgos, León, Ourense y Pontevedra, si bien la presencia invernal de la especie en las mismas es casi anecdótica.

La distribución geográfica de las cuadrículas censadas también fue relativamente buena a escala nacional, incluyendo los principales núcleos de invernada conocidos de Extremadura, la Meseta Sur, Valle del Ebro o Andalucía-Murcia (Figura 7). No obstante, en ciertas zonas el muestreo fue relativamente deficitario, destacando, por su posible importancia en cuanto a la invernada de la especie, el suroeste de la provincias de Toledo y el sureste de Ciudad Real, aunque la mayor parte de las cuadrículas no censadas en estas áreas se incluyesen en la clase de invernada probable.

Tabla 6. Cuadrículas UTM de 10 x 10 km con presencia potencial de sisón fuera del periodo reproductor censadas y porcentaje relativo a las cuadrículas propuestas inicialmente en según el primer censo nacional de sisón (García de la Morena *et al.*, 2006): INV-S; Cuadrículas de invernada segura; INV-P: Cuadrículas de invernada probable; POS-S: Cuadrículas posreproductivas; POS-P: Cuadrículas posreproductivas probables; SREP: Cuadrículas reproductoras y sin información de invernada o concentraciones posreproductoras; NPP: Cuadrículas sin conocimiento previo de la presencia de la especie, censadas fuera del área de estudio (más detalles en el texto).

CCAA	INV-S	%	INV-P	%	POS-S	%	POS-P	%	SREP	%	NPP	%	Total
Andalucía	25	52,1	7	41,2		0,0			48	28,7	8	9,2	88
Aragón	20	83,3			22	91,7			15	18,1	11	12,6	68
Asturias						0,0							
Cantabria						0,0							
Cataluña	3	27,3		0,0		0,0		0,0		0,0	1	1,1	4
Castilla-La Mancha	59	77,6	51	37,5	1	50,0	3	75,0	24	12,8	6	6,9	144
Comunidad Valenciana	2	66,7			1	100,0			4	80,0	8	9,2	15
Castilla y León	9	52,9	4	33,3	22	62,9	5	35,7	37	15,7	19	21,8	96
Extremadura	36	90,0	11	84,6	1	33,3			67	49,6	26	29,9	141
Galicia		0,0			5	50,0		0,0		0,0			5
La Rioja		0,0			2	100,0			2	100,0			4
Madrid	20	64,5							1	4,5			21
Murcia	5	83,3	1	100,0			3	100,0	4	80,0	8	9,2	21
Navarra		0,0				0,0			2	11,1			2
País Vasco						0,0							
Total general	179	68,3	74	41,1	54	51,9	11	40,7	204	23,2	87		609

Esfuerzo de muestreo por cuadrículas

Se puede considerar que la cobertura de hábitat potencial por cuadrícula fue en general buena, aunque no se pudo cuantificar con precisión en la mayor parte de los casos. No obstante, la revisión de los datos de campo ha permitido constatar que en las principales regiones de invernada, como la Meseta Sur y Extremadura, la cobertura por cuadrícula

también fue buena, a excepción de la provincia de Cáceres donde fue relativamente baja (39 % de media), aunque aceptable. También fue baja en otras zonas, como algunos sectores de Madrid, Córdoba o Palencia. En general, independientemente del esfuerzo de los participantes, existen algunos factores que han condicionado la cobertura homogénea de las cuadrículas, como la imposibilidad de acceder a algunas fincas de titularidad privada, el mal estado de los caminos durante el periodo invernal o simplemente la disponibilidad de los mismos.

Distribución y abundancia invernal por regiones geográficas

De las 609 cuadrículas muestreadas, la especie estuvo presente en 211 (Tabla 7), lo que supone un 34,6 % del total, un 47,7 % de las cuadrículas de invernada del área censada y un 36 % de las 591 cuadrículas de invernada según su distribución potencial actualizada para el censo invernal (Figura 8, véase más abajo). De manera general, los resultados son muy coherentes con el conocimiento previo de la distribución invernal de la especie, confirmándose la importancia de la Meseta Sur (fundamentalmente Toledo, Ciudad Real y Madrid) y Extremadura como principales áreas de invernada, seguidas del Valle del Ebro y Andalucía, donde presentan una distribución más restringida y fragmentada. También queda claro el abandono generalizado de las poblaciones más norteñas, como Galicia y la Meseta Norte, así como aquellas poblaciones situadas a mayor altitud, como es el caso de las de Soria o Teruel ubicadas el Sistema Ibérico.

Como resultado del censo la especie fue detectada en 91 cuadrículas en las que no se tenía constancia previa de presencia invernal (Tabla 7 y Figura 8), lo que supone una importante mejora (c. de un 20 %) en cuanto al conocimiento de la distribución de la especie durante este periodo inicialmente planteado en el área de estudio. Teniendo en cuenta la información de partida, procedente fundamentalmente de revisión y de un periodo temporal relativamente amplio (1990-2005), es difícil valorar hasta qué punto estas nuevas cuadrículas pueden suponer cambios reales en la distribución de la especie. De manera general, se considera que estos cambios se deben principalmente al gran esfuerzo de muestreo realizado durante el censo nacional, en el que se ha prospectando de manera homogénea toda el área de distribución potencial de la especie, incluidas muchas áreas alejadas de los grandes núcleos de población o de los circuitos turístico-ornitológicos de donde se tenía menos información.

Tabla 7. Cuadrículas con resultado positivo en el censo invernal nacional por provincias y clases de cuadrícula del área de estudio, incluidas aquellas de las que no se tenía constancia previa de la presencia de la especie (NPP). Las categorías consideradas son las mismas que las de la Tabla 6.

Región-provincia	INV-S	INV-P	POS-S	POS-P	SREP	NPP	Total general
AM-CO	1					1	2
AM-GR	1				1		2
AM-J					3		3
AM-MA	3	2			1		6
AM-MU				1	1		2
AM-SE		2			3	2	7
EX-BA	12	3	1		28	6	50
EX-CC	9	1			8	5	23
MN. AV				1		1	2
MN-SG	1				2		3
MN-ZA	1			2			3
MS-AB	5				3	2	10
MS-CR	20	6	1		1	2	30
MS-CU	1			1	1		3
MS-GU	2	1			1		4
MS-M	8				1		9
MS-TO	9	19			4		32
VE-HU	3				3		6
VE-L	3					1	4
VE-TE	1						1
VE-Z	6		3				9
Total general	86	34	5	5	61	20	211

La distribución invernal a escala peninsular resultante del primer censo nacional no ha cambiado sustancialmente respecto a la planteada inicialmente en el área de estudio (Figura 4 y Figura 8) pero ha mejorado notablemente el conocimiento sobre aquellas zonas donde ya se contaba con una menor información de partida y donde se hizo un esfuerzo mayor de prospección en cuadrículas sin invernada conocida (véase Material y Métodos). Así, la mayor parte de las nuevas cuadrículas (el 53 %) se localizaron en Extremadura, fundamentalmente en Badajoz; la Meseta Sur (16,5 %), donde su distribución es muy amplia; o Andalucía-Murcia (14,3 %), donde se presenta de forma bastante dispersa durante esta época del año.

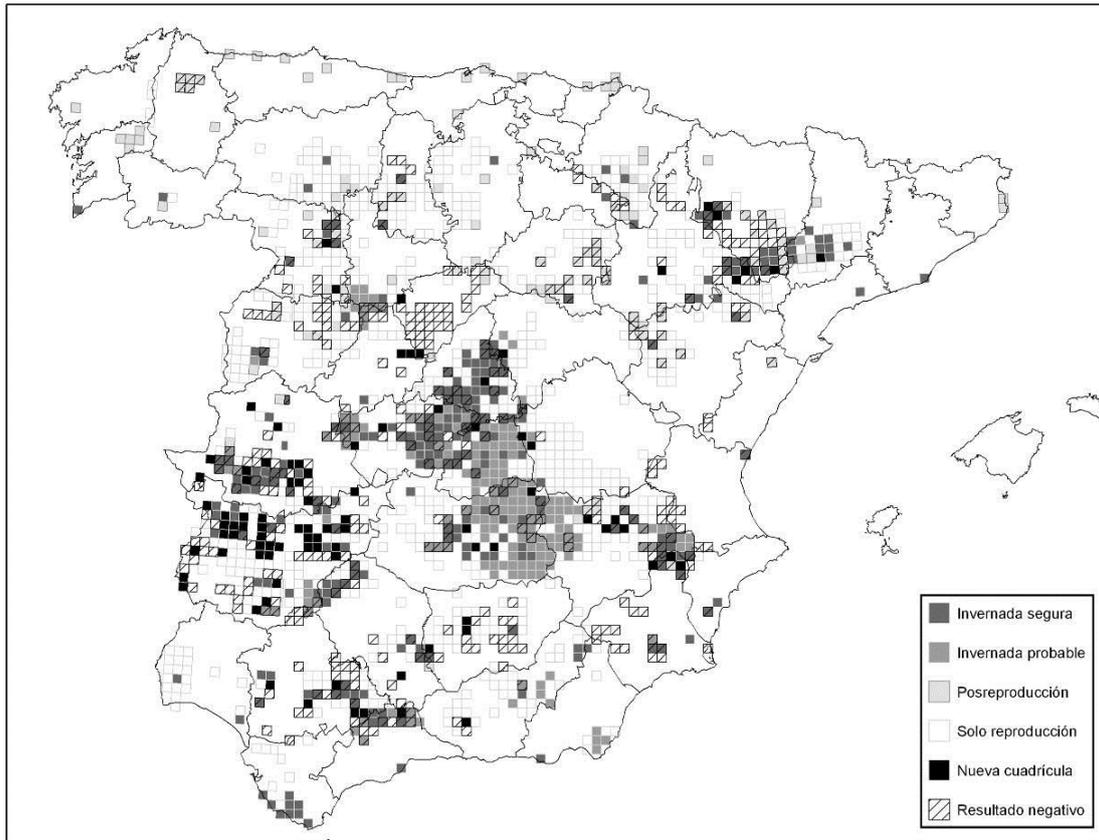


Figura 8. Contribución de los resultados del censo nacional de sisón a la distribución del sisón común en España durante el periodo invernal (noviembre-febrero) a escala de cuadrícula UTM de 10 x 10 km planteado en el área de estudio (García de la Morena *et al.*, 2006). Las cuadrículas con nueva presencia invernal a partir de los resultados del censo nacional se marcan en negro. Las cuadrículas con resultado negativo en el mismo aparecen con un rayado diagonal.

También cabe destacar que parte de las nuevas cuadrículas detectadas en la Meseta Norte, en concreto en Zamora y en Ávila, han coincidido con áreas de invernada de sisones franceses descubiertas recientemente, durante los inviernos 2005/2006 y 2006/2007, respectivamente (García de la Morena y Morales, 2006; Villers *et al.*, 2010). Hasta la fecha se sabía del paso de sisones franceses por la Meseta Norte de camino hacia sus cuarteles de invernada en la Meseta Sur (Morales y García de la Morena, 2001; Morales *et al.*, 2002a) pero estos datos indican que al menos una parte de los escasos efectivos invernantes en la Meseta Norte proceden de estas poblaciones más septentrionales.

Por otro lado, en el valle del Ebro, una de las pocas regiones donde existían trabajos previos sobre la invernada del sisón (Canut *et al.*, 1987; Guadalfajara e Insausti, 1990; Guadalfajara, 1991; Ponjoan *et al.*, 2004) también han aparecido algunas cuadrículas nuevas en las que la presencia de la especie podría ser relativamente reciente, al menos de forma

regular, y estar ligada a la implantación de regadíos y, en concreto, de cultivos de la alfalfa, como en el caso del entorno de Bujaraloz (Zaragoza) o la Plana de Lleida.

Considerando las diferentes clases de cuadrículas, la mayor parte de las nuevas correspondieron a cuadrículas con presencia conocida únicamente como reproductor (67 %), mientras que las de presencia durante la época posreproductora (seguras y probables) han constituido un 11 % en total (Tabla 7). Destaca que el 22 % restante fueron cuadrículas en las que no se tenía constancia de la presencia de la especie en cualquier época del año. Entre estas últimas, Extremadura destaca de nuevo con un 55 % de las cuadrículas, mientras que un 20 % corresponden a la Meseta Sur (Albacete y Toledo) un 15 % a Andalucía (Sevilla y Córdoba) y el resto a Lleida y Ávila. El estatus de todas estas cuadrículas ha pasado a *invernada segura*. También se pudo asegurar la *invernada* en 34 cuadrículas de *invernada probable*, principalmente en la Meseta Sur y, en concreto, en la provincia de Ciudad Real, donde precisamente el porcentaje de cuadrículas de este tipo era mayor (véase Material y métodos).

Del total de las 609 cuadrículas muestreadas, el resultado del censo fue negativo en 398 (el 65 %, Figura 8, Tabla 8). De éstas, la mayor parte (el 52 %) corresponden a cuadrículas sin conocimiento previo de la *invernada* de la especie, como era de esperar, fundamentalmente en áreas de reproducción o sin datos previos de la Meseta Norte, Extremadura o Andalucía-Murcia. También se ha confirmado la ausencia invernal de la especie en áreas de concentraciones posreproductivas (un 13 %) del Norte peninsular (Galicia), la Meseta Norte (fundamentalmente Soria) y Valle del Ebro, especialmente en las zonas altas donde los inviernos son más duros.

No obstante, el 33 % restante pertenecían a alguna de las clases de *invernada*. Al igual que se ha comentado en el caso de las nuevas cuadrículas donde ha aparecido la especie, resulta difícil valorar con total seguridad hasta qué punto estas ausencias suponen realmente cambios en el área de distribución invernal de la especie, aunque en este caso, al tratarse de censos sobre la totalidad del hábitat potencial de las cuadrículas, el grado de incertidumbre sobre las ausencias es menor (excepto para aquellas cuadrículas en el que la cobertura ha sido baja), aunque la falta de simultaneidad de los censos tampoco contribuya en este sentido. No obstante, cabe destacar que la mayor parte de estas ausencias corresponden a cuadrículas de *invernada segura* (el 70 %) y localizadas en las principales zonas de *invernada*, como la Meseta Sur y Extremadura, lo que podrían indicar cambios significativos al menos durante el periodo de estudio. Algunos de estos cambios podrían estar ligados a cuestiones

climatológicas a corto plazo, como en el caso de Extremadura o el Sudeste peninsular, donde el invierno 2005/2006 fue más frío de lo normal (véase apdo. de climatología en García de la Morena *et al.*, 2006). Por ejemplo, a finales de diciembre, gracias al seguimiento por satélite de un sisón gallego (García de la Morena *et al.*, datos inéditos) se pudo constatar el abandono de la zona de invernada de Brozas (Cáceres) hacia el sur de Portugal, hecho que no se produjo durante un invierno relativamente normal o más cálido como el de 2006/2007.

Tabla 8. Cuadrículas con resultado negativo en el censo nacional por provincias y clases de cuadrícula del área de estudio, incluidas aquellas de las que no se tenía constancia previa de la presencia de la especie (NPP).

Región-provincia	INV-S	INV-P	POS-S	POS-P	SREP	NPP	Total
AM-CA					1		1
AM-CO	6				4	2	12
AM-GR		1			2		3
AM-J	2				15	2	19
AM-MA	2	4			2	1	9
AM-MU	4	1		1	4	8	18
AM-SE	5				16		21
EX-BA	3	4			20	12	39
EX-CC	12	3			11	3	29
GA-LU			5				5
LV-A	1				1		2
LV-CS			1		1	1	3
LV-V	1				2	7	10
MN-AV		3			5		8
MN-P	2		3		3		8
MN-SA	1		3		13		17
MN-SG			2		8	18	28
MN-SO	1		12				13
MN-VA		1					1
MN-ZA	4		2	2	6		14
MS-AB	7	5		3	4	1	20
MS-CR	4	12			1		17
MS-CU	1				1	1	3
MS-GU	1				1		2
MS-M	12						12
MS-TO	14	6			6		26
VE-HU	3		10		7	4	24
VE-L							-
VE-LO			2		2		4
VE-NA					2		2
VE-TE	2		6		2		10
VE-Z	5		3		3	7	18
Total	93	40	49	6	143	67	398

Por otro lado, también es posible que parte de estos cambios estén ligados a importantes transformaciones de hábitat y tengan un efecto a más largo plazo, como parece ser el caso de Málaga, donde se ha producido un notable avance de las áreas de olivar en detrimento de los cultivos herbáceos (I. García Páez, com. pers.) o la Comunidad de Madrid, donde se ha producido un rápido y significativo proceso fragmentación y pérdida de hábitat debido a la urbanización de las áreas agrícolas (obs. pers.). A una escala más local, la desaparición de alfalfas en algunas zonas de regadío también parece explicar alguna de las ausencias detectadas, como en el caso de algunas cuadrículas del valle medio del río Tajo en las que la presencia de la especie es completamente dependiente de este tipo de cultivos.

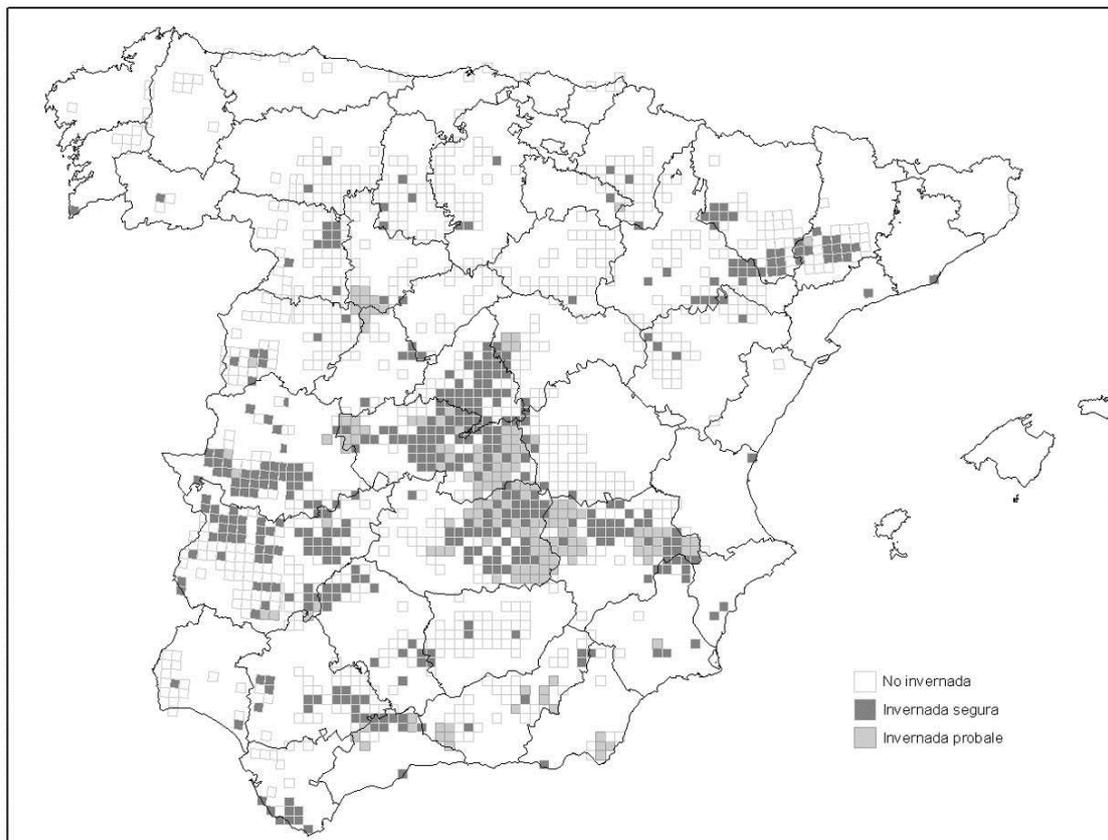


Figura 9. Distribución actualizada del sisón común en España durante el periodo invernal (noviembre-febrero) a escala de cuadrícula UTM de 10 x 10 km (García de la Morena *et al.*, 2006).

Teniendo en cuenta los resultados positivos del censo nacional, el área de distribución potencial del sisón en España durante el periodo invernal, sin tener en cuenta aquellas cuadrículas sin datos de invernada conocida (presencia *posreproductora* o *reproductora*), pasó de 442 cuadrículas UTM de 10 x 10 km (262 de *invernada segura* y 180 de *invernada probable*) recogidas inicialmente en el área de estudio (Figura 4), a 533 cuadrículas (387 de

invernada segura y 146 de invernada probable). Finalmente, a la hora de extrapolar las estimas poblacionales invernantes del Censo Nacional (más detalles en García de la Morena *et al*, 2006) también se tuvieron en cuenta una serie de datos recopilados de forma paralela a la realización del censo (informes inéditos, algunas citas y nuevos datos de radioseguimiento), resultando en 591 cuadrículas UTM de 10 x 10 km (431 de invernada segura y 160 de invernada probable (Figura 9).

Tamaños de bando

En los muestreos de las 609 cuadrículas censadas se registraron un total de 436 bandos, con un tamaño de entre 1 y 1. 100 ejemplares. Destaca la baja frecuencia de bandos de gran tamaño (Figura 10), resultando en un 92 % de los casos menores de 100 individuos, en un 7 % entre 100 y 500 individuos; y solo un 1 % supero esta cifra. Estos últimos han sido observados en la Meseta Sur, con una cita de unos 600 individuos en una leguminosa cerca de Calera y Chozas (comarca de Talavera, Toledo); otra de unos 800 ejemplares al Sur de Valdepeñas (Campo de Montiel, Ciudad Real), en un cereal de Torralba; y el valle del Ebro, con un máximo absoluto de 1. 100 aves en un solo bando registrado en la comarca del Pla d’Urgell (Lleida), en una alfalfa de regadío de El Poal.

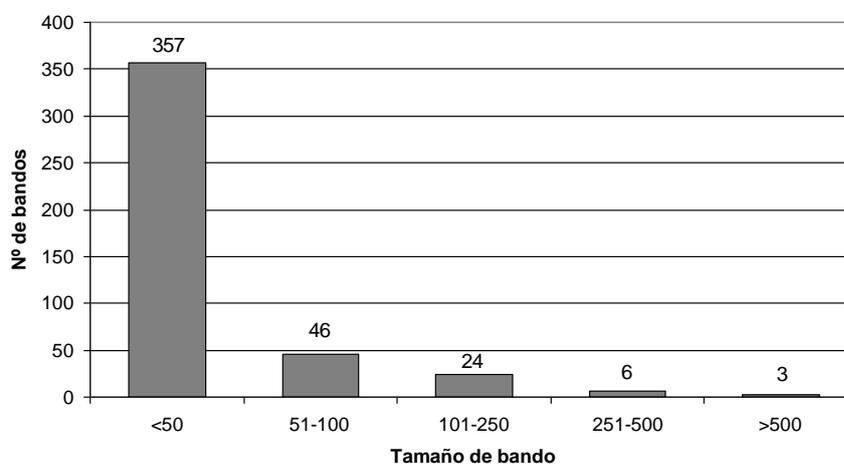


Figura 10. Histograma de frecuencias de tamaños de bando detectados durante el censo invernal (García de la Morena *et al.*, 2006).

Fuera de estas provincias los tamaños máximos son generalmente discretos, especialmente en regiones como Extremadura, donde el bando de mayor tamaño observado ha sido de 275 aves, bastante por debajo de lo que solía ser habitual en esta comunidad autónoma. Si bien es cierto que los bandos de mayor tamaño suelen ser más escasos y que

únicamente se suelen localizar en las mejores áreas de invernada, como ha sido el caso, bandos mayores de 500 ejemplares (e incluso el millar) no solían ser raros en otras áreas de La Mancha (por ejemplo Campo de Calatrava o Campo de Alcázar, en Ciudad Real), el valle medio del Tajo, en Toledo o diversas zonas de Extremadura, como La Serena (Badajoz), Llanos de Cáceres o las Vegas Altas del Guadiana, entre ambas provincias. De hecho, en estas zonas de Extremadura se han llegado a ver bandos de hasta 2.000-3.000 sisones con cierta regularidad hasta la década de los años 90, como se ha visto en el apartado relativo a la Revisión bibliográfica y documental.

En general, parece que en los últimos años estas grandes concentraciones se han rarificado notablemente, incluso en las mejores zonas, a pesar de que los estudios específicos y el número de aficionados al turismo ornitológico en las mismas haya aumentado (García de la Morena, en preparación). Únicamente en la Plana de Lleida parece haberse producido un reciente incremento en el tamaño de los bandos, parejo al aumento de las poblaciones invernantes de los últimos 5 años (Bota y Ponjoan, 2005; 2006).

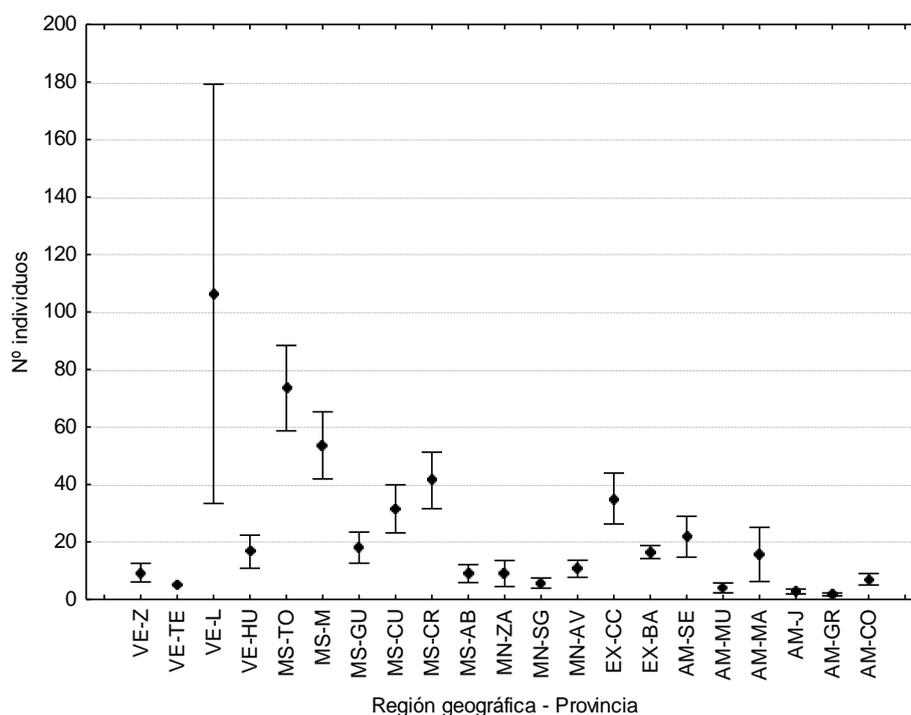


Figura 11. Tamaño medio de bando observado por provincias (agrupadas por regiones geográficas). Las barras indican el error estándar (García de la Morena *et al*, 2006).

Analizando someramente el tamaño medio de los bandos observados (Figura 11, Tabla A-4 del Anejo de García de la Morena *et al*, 2006) se detectaron diferencias significativas en cuanto al tamaño medio de bando de las diferentes regiones consideradas (Kruskal-Wallis

test: $H(4, N = 436) = 20,349$; $p < 0,01$). Los tamaños medios de bando siguieron el mismo patrón que los valores máximos observados, destacándose Lleida, en el Valle del Ebro (con un valor por encima de 100 aves/bando, aunque sesgado por el bando comentado anteriormente de 1. 100 ejemplares); Toledo, Madrid, y Ciudad Real, en la Meseta Sur (con valores por encima de las 50 aves/bando); Cáceres en Extremadura (35 aves/bando); y Sevilla y Málaga en Andalucía-Murcia, con valores por debajo de 25 aves/bando. En la Meseta Norte, el tamaño medio de los bandos fue inferior a 10 aves, con la excepción de Ávila, que lo supero ligeramente.

En la Tabla 9 se muestran los resultados de los censos por comunidades autónomas, considerando la suma de los resultados parciales de cada cuadrícula (los detalles provinciales y de cada clase de cuadrícula se pueden consultar en la tabla A-5 del Anexo de García de la Morena *et al*, 2006), y se presentan, a escala nacional, en la Figura 12 y de forma más detallada en los apartados subsiguientes. En total se han censado 14.788 individuos, la mayor parte de ellos en cuadrículas de invernada segura (80 %). Cerca del 63 % se observaron en la Meseta Sur, fundamentalmente, en Castilla – La Mancha; un 20 % han correspondido a Extremadura; un 13 % al Valle del Ebro, concentrados principalmente en Cataluña; y el resto han quedado repartidos por Andalucía (3 %) y la Meseta Norte. En Galicia, el litoral levantino y la parte central de Murcia no se detectaron sisones invernantes.

Tabla 9. Resultados del censo invernal por comunidades autónomas. Se indican los números totales de individuos, los porcentajes respecto al total y las cuadrículas censadas y potenciales según el área de distribución potencial actualizada (García de la Morena *et al*, 2006).

Comunidad Autónoma	Nº individuos	%	Cuadrículas Censadas	Cuadrículas Potenciales
Andalucía	501	3,4 %	43	83
Murcia	12	0,1 %	8	9
Aragón	319	2,2 %	27	33
Cataluña	1.595	10,8 %	4	16
La Rioja	0	0,0 %	1	2
Navarra	0		0	3
Castilla - La Mancha	8.660	58,6 %	128	255
Madrid	679	4,6 %	21	32
Extremadura	2.943	19,9 %	98	108
Comunidad Valenciana	0	0,0 %	2	3
Castilla y León	79	0,5 %	23	45
Galicia	0	0,0 %	0	2
Total general	14.788		355	591

Las densidades medias obtenidas a nivel de comunidades autónomas, ajustando estos resultados por la superficie de hábitat potencial presente dentro de las cuadrículas de cada

clase (invernada segura o probable) y a escala provincial (véase Material y métodos), también se ajustan a este patrón de abundancia (Tabla 17). Las densidades brutas originales, se presentan desglosadas con más detalle, a nivel provincial, en la Tabla A6 del Anexo de García de la Morena *et al.* (2006), con excepción de Lleida, que presentó una densidad claramente superior al resto de las comunidades autónomas. Las principales zonas de invernada, como Castilla-La Mancha, Extremadura y Madrid, presentan densidades de entre 1,00 y 0,59 individuos/km², mientras que en el resto no llegan a los 0,20 individuos/km².

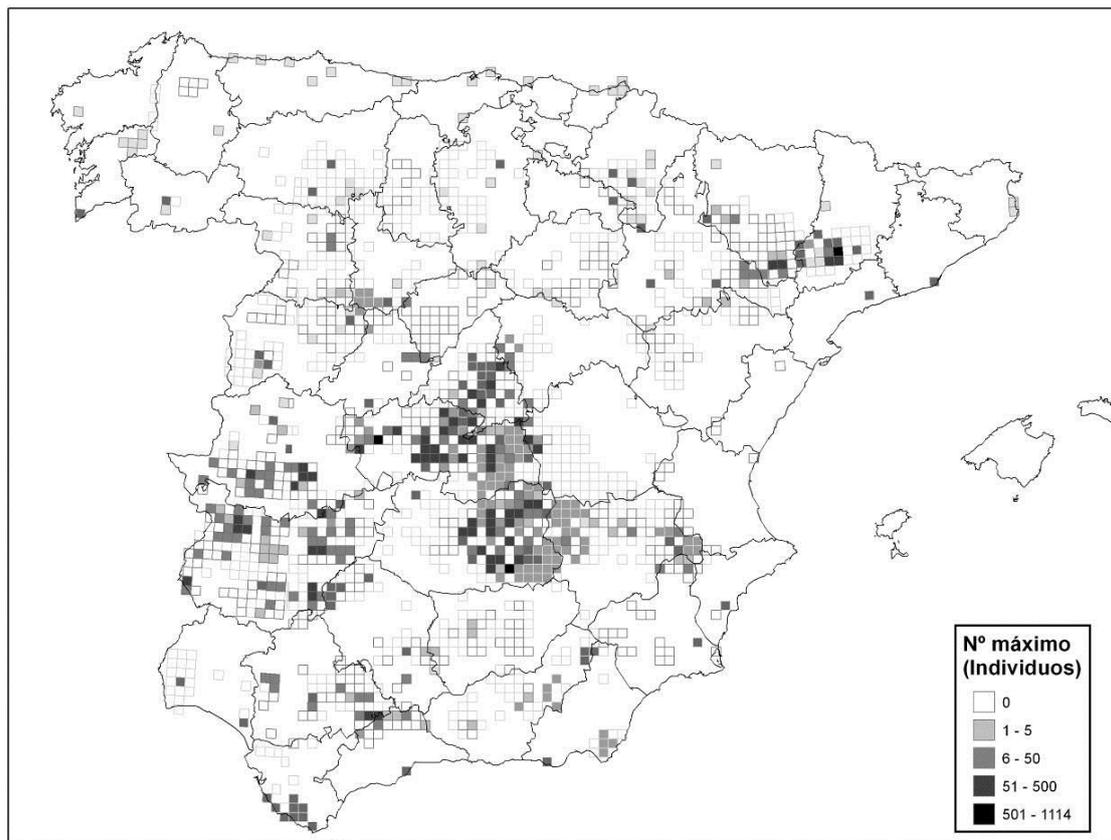


Figura 12. Resultados del censo invernal de sisón en España. Se muestra el número máximo observado por cuadrícula UTM de 10 x 10 km (García de la Morena *et al.*, 2006).

Tabla 10. Densidades medias invernales por comunidades autónomas. Se indica el área potencial, en km², censada (a) y total (A), teniendo en cuenta las clases CORINE seleccionadas; la densidad resultante (D) con sus intervalos de confianza al 95 % (Di, intervalo inferior; Ds, intervalo superior).

CCAA	D	Di	Ds	a	A
Andalucía	0,16	0,03	0,62	2.095	3.590
Murcia	0,04	0,00	0,15	140	161
Aragón	0,13	0,02	0,28	1.906	2.249
Cataluña	5,91			270	964
La Rioja	0	0	0	70	75
Navarra				-	184
Castilla - La Mancha	1,00	0,35	2,59	6.365	12.045
Madrid	0,59	0,20	1,44	1.143	1.643
Extremadura	0,80	0,24	2,27	4.303	5.776
Castilla y León	0,07	0,00	0,24	1.843	3.343
Galicia				-	-
Comunidad Valenciana	0	0	0	27	36
Total general	0,55	0,15	1,74	18.162	30.066

Estimas poblacionales invernales

Las estimas poblacionales calculadas a partir de las densidades obtenidas a escala provincial, para cada clase de cuadrícula de invernada y el hábitat potencial disponible, se presentan en la Tabla 11. La población total invernante a escala nacional resultante se cifró en 22.442 individuos, con un intervalo de confianza al 95 % de entre 17.589-34.829 individuos. No obstante, como se ha visto anteriormente (apartado de Valoración-Methodológica), el planteamiento inicial del censo presenta una serie de limitaciones metodológicas que invitan a tomar estos resultados con cierta cautela, al menos bajo ciertas circunstancias. Aunque los resultados provinciales obtenidos parecen coherentes con la mayor parte de las estimas previas, en los escasos casos en los que existen (Tabla 11 y discusión detallada más adelante), también muestran una tendencia a la subestima en los casos en que la cobertura del general del censo ha sido relativamente baja o con deficiencias de muestreo, ya sea a escala provincial, como en el caso de Albacete (aunque la estima más reciente de Campos *et al.*, 2004), queda dentro del intervalo de confianza obtenido); o cuando no se ha censado algún núcleo conocido de invernada, tal como ha ocurrido en Granada o Córdoba (con estimas 6 y 18 veces menores, respectivamente). También en el caso en el que la cobertura media de cada cuadrícula haya sido baja existe un riesgo de subestimar la población, aunque es difícil de evaluar la magnitud del problema si no existen estimas previas recientes, como ocurre en el caso de Cáceres. En cualquier caso, teniendo en cuenta estas consideraciones y reajustando los resultados de estas provincias, incluyendo en el cómputo total las estimas más recientes

para aquellos núcleos de invernada no censados (como en el caso de Córdoba, Granada, Cádiz y Huelva) y considerando el límite superior del intervalo de confianza de aquellas provincias en las que la cobertura pudo ser deficiente (Albacete y Cáceres), el cómputo global aumenta en torno a un 11 %, hasta los 25.179 ejemplares, pero se mantiene el mismo orden de magnitud y no cambia sustancialmente la importancia relativa de las diferentes regiones.

Se trata de la primera estima de la población invernante realizada a escala nacional realizada de forma estandarizada, ya que hasta la fecha no existían más que trabajos parciales a escala regional y local. También es la primera vez que se considera la población total en su conjunto, incluyendo tanto machos como hembras e individuos juveniles (estos últimos no censados habitualmente y estimados de forma indirecta en el mejor de los casos). La buena cobertura general de las cuadrículas prospectadas, así como el propio método de censo, que permite cubrir amplias zonas, reduciendo así el margen de extrapolación (García de la Morena *et al.*, 2007), sugieren que esta estima es consistente.

El grueso de la población invernante en España se concentra en la Meseta Sur, con un 55-60 % en Castilla – La Mancha y en torno a 5 % en Madrid. La segunda región y comunidad autónoma más importante es Extremadura, que alberga el 20-27 % de la población. Le sigue el Valle del Ebro, con 8-9 % del total, concentrados fundamentalmente en Cataluña que con un 6-7 % pasa a ser la tercera comunidad autónoma más relevante numéricamente. El resto de la población se reparte entre Andalucía-Murcia, con aproximadamente 2-3 % en la primera y una presencia casi anecdótica en la segunda; y en la Meseta Norte, con una población estimada para Casilla y León que no alcanza ni el 1 % del total.

Tabla 11. Estimaciones poblacionales de la población invernante de sisón durante el invierno 2005/2006 (García de la Morena *et al.*, 2006). Se presentan la estimación original, con sus intervalos de confianza al 95 %, inferior (ICI) y superior (ICS), la estimación corregida para aquellas provincias con muestreo deficiente (más detalles en el texto), y las estimaciones previas más recientes. *Estimaciones provinciales mínimas, pues los censos solo incluían las principales zonas de invernada y la totalidad de las áreas potenciales para la especie. **Censo específico de avutarda pero con información detallada sobre el sisón.

<i>Comunidad Autónoma</i>	<i>Provincia</i>	<i>Estima original</i>	<i>ICI</i>	<i>ICS</i>	<i>Estima corregida</i>	<i>Estimas previas</i>	<i>REFERENCIA</i>
<i>Andalucía</i>	Total	555	513	675	878	933*	Garzón y Pinilla, 2005
	Almería				-		
	Cádiz				3	3*	Garzón y Pinilla, 2005
	Córdoba	31	14	73	312	560*	Garzón y Pinilla, 2005
	Granada	12	6	36	48	71*	Garzón y Pinilla, 2005
	Huelva				3	3*	Garzón y Pinilla, 2005
	Jaén	10	10	10	10	47*	Garzón y Pinilla, 2005
	Málaga	174	172	181	174	381	García Páez, 2003
	Sevilla	328	311	374	328	202*	Garzón y Pinilla, 2005
<i>Aragón</i>	Total	370	328	419	369	200	Guadalfajara, 1991
	Huesca	285	258	343	285		
	Teruel	6	5	11	6		
	Zaragoza	78	65	65	78		
<i>Cataluña</i>	Lleida	1.595	1.595	1.595	1.595	765	Bota y Ponjoan, 2005
<i>Castilla - La Mancha</i>	Total	14.041	10.540	23.748	14.440		
	Albacete	205	77	604	604	603**	Campos <i>et al.</i> 2004
	Ciudad Real	7.040	5.320	11.265	7.040		
	Cuenca	228	191	309	228		
	Guadalajara	110	65	316	110		
	Toledo	6.458	4.886	11.254	6.458		
	Total	106	79	173	106		
	<i>Castilla y León</i>	Ávila	59	32	126	59	
Burgos				-			
León				-			
Palencia	-	-	-	-			
Salamanca	-	-	-	-			
Segovia	17	17	17	17			
Soria	-	-	-	-			
Valladolid	-	-	-	-			
Zamora	30	30	30	30			
<i>Extremadura</i>	Total	4.785	3.741	6.802	6.802		
	Badajoz	1.719	1.674	1.810	1.810		
	Cáceres	3.066	2.067	4.993	4.993	3.523*	Corrales Vázquez, 2004
<i>Madrid</i>	Madrid	976	781	1.398	976	1.051	García de la Morena <i>et al.</i>, 2007
<i>Murcia</i>	Murcia	14	12	18	14		
Total general	Total	22.442	17.589	34.829	25.179		

Valoración metodológica y errores detectados

La metodología de censo propuesta, basada en la prospección exhaustiva de las zonas de invernada mediante recorridos en coche, ha demostrado ser adecuada y ofrecer resultados muy consistentes al menos a escala provincial (véase capítulo 2). No obstante, para la correcta aplicación de esta metodología y la obtención de unos resultados fiables se deben intentar cumplir una serie de condiciones, como un conocimiento previo de la distribución de la especie, ajustar los censos a las zonas de hábitat potencial, y la simultaneidad de los censos. El cumplimiento de estos condicionantes a una escala tan amplia como la del Censo Nacional ha presentado una serie de dificultades o problemas que se discuten a continuación con el fin de mejorar en un futuro trabajos similares.

En primer lugar, se considera que el conocimiento previo de la distribución invernal de la especie, en base a la revisión aportada por García de la Morena (véase apartado anterior) ha sido adecuado y suficiente para la realización del censo en la mayor parte de la Península, pues el patrón general de distribución y abundancia resultó coherente con la información de partida.

Por otro lado, la diferenciación de estratos o clases de cuadrículas en función de la probabilidad de aparición de la especie ha permitido censar de forma prioritaria las principales zonas de invernada, donde presumiblemente se encuentra el grueso de la población. También ha permitido una prospección adecuada de aquellas zonas donde la información sobre la distribución invernal era más reducida, mejorándose notablemente el conocimiento de su distribución de cara a futuros trabajos. El área de distribución potencial actualizada parece recoger con gran seguridad la mayor parte de las áreas de invernada y no parece probable que queden por localizar nuevos núcleos, al menos de los más importantes y fuera del área conocida actualmente.

A partir de esta información se recomienda de cara a futuros trabajos concentrar los esfuerzos de muestreo en las zonas de invernada ya conocidas, no pareciendo prioritaria de cara a prospecciones futuras la prospección sistemática de áreas de concentración posreproductora o zonas donde la especie está únicamente en primavera.

En cuanto a la determinación de los hábitats potenciales para la especie, de cara a los censos invernales poco más se puede añadir a lo ya comentado en el apartado de los censos de efectivos reproductores (véase García de la Morena *et al.*, 2006). Cuanto mejor se conozca los

requerimientos de hábitat de la especie y la distribución de los mismos, más fácil será la realización de los muestreos y mejor se ajustarán los resultados en los casos en los que haya que extrapolar. Desde un punto de vista del trabajo de campo, es importante que los participantes dispongan de cartografía detallada de dichos hábitats de cara a la realización de los censos pues permite concentrar el esfuerzo de muestreo únicamente en aquellas zonas donde la especie está presente, lo cual es especialmente importante cuando los participantes no tienen un buen conocimiento previo de las áreas a censar (capítulo 2).

Otro aspecto muy importante de cara a realización de las estimas es la determinación adecuada del área potencial realmente cubierta en cada cuadrícula. Aunque se pidió a los participantes que indicasen en los mapas topográficos proporcionados las zonas muestreadas con el fin de posteriormente evaluar de forma detallada la cobertura de cada hábitat, la evaluación *a posteriori* de las zonas registradas sobre los mapas es muy costosa si implica su digitalización o evaluación visual precisa, especialmente en un proyecto con tantas cuadrículas prospectadas como el presente. Por ello parece más adecuado pedir a los participantes que realicen una estimación cuantitativa o semicuantitativa de la cobertura de hábitat potencial muestreada de cara a su fácil incorporación en las bases de datos y su análisis. La mala prospección de las cuadrículas aumenta el riesgo de no detectar algún bando, lo que puede implicar, al menos en las principales zonas de invernada, la pérdida de un importante número de efectivos; en un solo bando se puede concentrar una parte importante de la población total, como se ha observado en el caso de Cataluña.

Otra limitación importante planteada desde el inicio del proyecto fue la imposibilidad de realizar un censo simultáneo a una escala tan amplia, sin saber con certeza de antemano la disponibilidad de voluntarios y presupuesto que se iba a tener para las diferentes zonas. A media que disminuye la simultaneidad aumenta el riesgo de que se produzcan dobles conteos y se reduce la capacidad de detectarlos. Este problema es mayor cuanto más grande es el ámbito del estudio, especialmente si tenemos en cuenta la gran capacidad de movimiento que tiene el sisón. En este sentido, la especie parece presentar una alta fidelidad interanual a las zonas de invernada (capítulo 6), lo que reduce en gran medida este riesgo en un contexto espacial amplio, pero también es cierto que parece presentar una cierta flexibilidad en sus patrones de movimiento, en función de las condiciones climatológicas extremas (por ejemplo periodos anormalmente cálidos o fríos) afectando a la extensión de los movimientos, a las

fechas en las que estos se producen, o a ambos. De cara a futuros trabajos se debería intentar garantizar una mayor simultaneidad de los censos, al menos a escala provincial o regional.

También es importante señalar que el periodo de censo debe estar más ajustado que lo planteado en el presente trabajo, con simultaneidad a escala regional además de a escala de todo el área de estudio. La mayor parte de los censos se han realizado entre la primera quincena de enero y la segunda de febrero, lo que da una idea de la disponibilidad de participantes en el caso de realizarlo con voluntarios. Se recomienda realizar los trabajos preferiblemente durante el mes de enero ya que, además de lo anterior, estas fechas coinciden con el periodo de máxima agregación de los bandos invernales (datos inéditos).

III. Síntesis de la distribución del sisón común en España

La distribución y el estatus fenológico del sisón en España según los resultados presentados en los apartados anteriores, se sintetiza en la Figura 11. Cabe señalar que ésta recoge la información acumulada a lo largo del periodo de estudio y por lo tanto no pretende reflejar la distribución actual de la especie, que podría haber sufrido algún cambio en los últimos años. No obstante, como la mayor parte de la información es relativamente reciente, de los últimos 10-15 años, sí que ofrece una idea ajustada de la distribución reciente de la especie, tanto de los principales núcleos poblacionales como también de otras áreas más localizadas y dispersas que parecen señalar zonas de paso migratorio o de dispersión. Otro aspecto novedoso de este estudio es que, a diferencia de trabajos anteriores, no se centra exclusivamente en la distribución durante la época reproductora o invernal (Martínez y de Juana, 1996; Purroy, 1997; García de la Morena *et al.*, 2003; 2006), sino que refleja el estatus fenológico de la especie a lo largo de todo el ciclo anual.

Un aspecto a destacar es la amplia distribución de la especie, pues ha sido registrada en todas las provincias del territorio español peninsular, incluyendo las áreas del litoral cantábrico y mediterráneo, aunque sea de manera ocasional. La distribución conocida del sisón en España se extiende hasta las 1.551 cuadrículas UTM de 10 x 10 km (Tabla 12), de las cuales en un 88 % se aparece durante la época de cría y en el 11,2 % restante no se reproduce. Durante el periodo invernal su distribución se restringe a un 39,8 % de la distribución total, mientras que solo se tiene constancia de su presencia durante el periodo posreproductor (verano y otoño) un 17,3 % de las cuadrículas. En este último caso, estos datos se deben considerar parciales pues el nivel de detalle de la información disponible no es comparable

con la del periodo invernal. Finalmente, se han identificado un 0,5 % de las cuadrículas con presencia exclusiva durante los pasos preinvernal o prenupcial (6 y 2 cuadrículas respectivamente).

Tabla 12. Distribución del sisón en España a lo largo de todo el ciclo reproductor, según cuadrículas UTM y su fenología en las mismas.

Clase	Nº Cuadrículas	% Cuadrículas
Residente	111	7,2 %
Cría e invernada	400	25,8 %
Solo cría	791	51,0 %
Cría y veraneo	76	4,9 %
Solo veraneo	64	4,1 %
Veraneo e invernada	18	1,2 %
Solo invernada	89	5,7 %
Paso prenupcial	2	0,1 %
TOTAL	1.551	

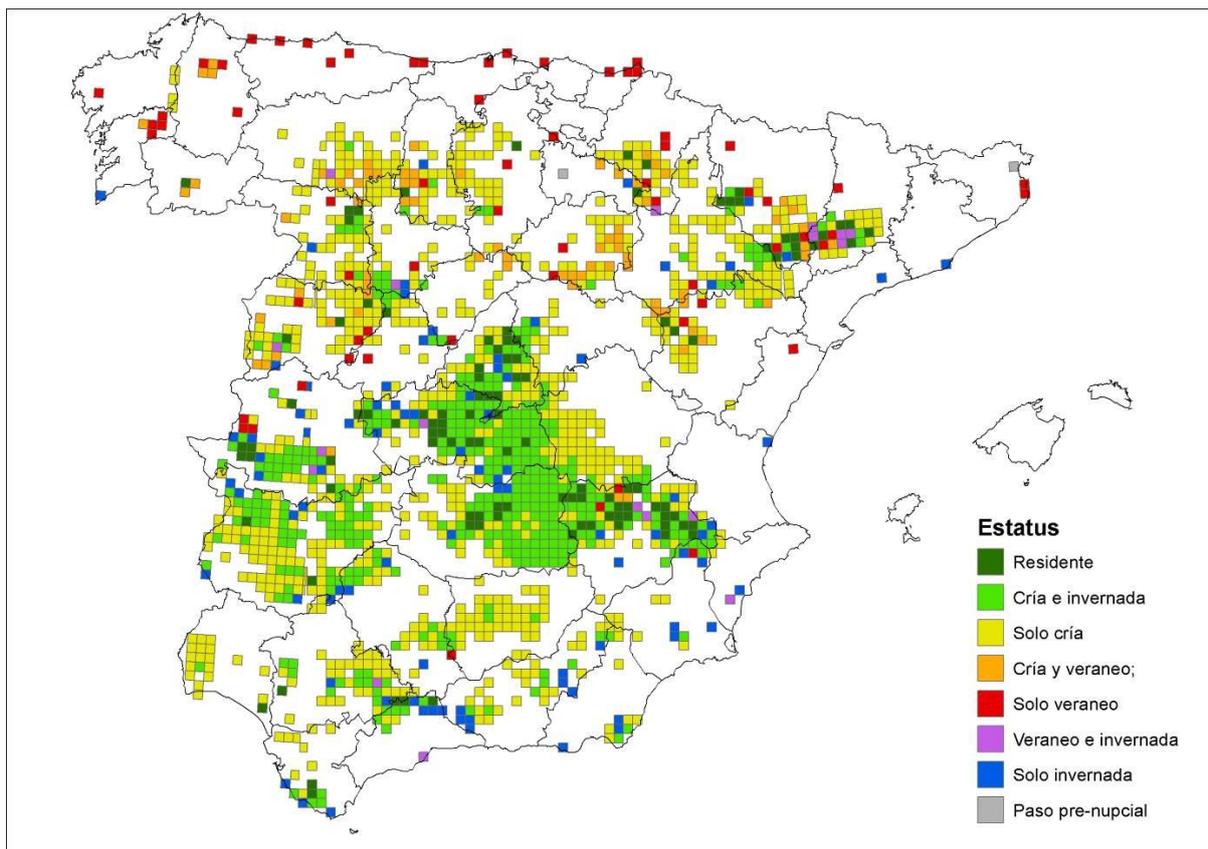


Figura 13. Distribución y estatus del sisón común en España, en cuadrícula UTM de 10 x 10 km.

En este sentido, aparecen por primera vez representadas áreas de distribución exclusivamente estival, usadas como zonas de veraneo o durante el paso migratorio posreproductor (capítulo 6). Estas zonas se localizan fundamentalmente en la mitad norte peninsular, sobre todo en cornisa cantábrica, donde el paso de aves procedentes de Francia era un hecho conocido desde antaño, entre otros por los cazadores asturianos y vascos (Zubergoitia *et al.*, 1995; Gorospe, 1996; 1998; 1999; Gainzarain, 1999; Álvarez-Balbuena, 2000; Noval, 2001; Carrera, 2002), y ha sido constatado en tiempos recientes mediante el marcaje y seguimiento de aves (Carol Attie, com. pers.; Villers *et al.*, 2010). También las citas en la vertiente sur de los Pirineos parecen corresponder a zonas de paso (Folch, 1996; Villers *et al.*, 2010). Las localidades estivales de los sistemas Central e Ibérico y sus piedemontes están relacionadas con áreas de veraneo, donde los sisones encuentran zonas más frescas, con una mayor actividad vegetal asociadas a la altitud o prados húmedos en zonas de descarga (González-Bernáldez *et al.*, 1989; Alcaraz *et al.*, 2006; García de la Morena *et al.*, 2015). Algo parecido ocurre con las áreas de veraneo de las mesetas Norte y Sur o los valles de los grandes ríos (Ebro, Duero, Tajo, Guadiana, Guadalquivir), aunque en este caso la mayor producción vegetal que parecen buscar los sisones está ligada a los cultivos de regadío, como la alfalfa. También aparecen reflejadas al menos 2 cuadrículas relacionadas exclusivamente con el paso prenupcial (marzo) de sisones, probablemente franceses: en La Rioja y en el norte de Girona.

En cuanto a las principales áreas de distribución de la especie, se observa como en la mitad norte peninsular, tanto en la Meseta Norte como en el Valle del Ebro o el Sistema Ibérico, el sisón aparece fundamentalmente durante la época de cría y en verano. Las áreas donde su presencia es más regular, ya sea como residente o como invernante, se restringen a zonas concretas de Castilla y León (Villafáfila y La Moraña, algo más cálidas, véase capítulo 6) y del valle medio del Ebro (Huesca, Lleida), donde también hay algo de invernada. Respecto a las zonas de veraneo e invernada, estas se suelen encontrar o bien en las áreas de regadío en los fondos de cuenca, o bien en zonas altas del Sistema Ibérico o la periferia del valle del Ebro. En estas áreas de veraneo se han constatado movimientos de aves tanto locales como de otras regiones (Sampietro *et al.*, 2010; Sampietro *et al.*, 2013; García de la Morena *et al.*, 2015).

En la Meseta Sur y Extremadura es donde el sisón presenta una distribución más amplia y continua, pero también se observan variaciones importantes. En este sentido, se

constata presencia durante la cría e invernada en gran parte del área de distribución, sobre todo en las provincias de Madrid, Toledo, Ciudad Real, Albacete, Cáceres y Badajoz. Sin embargo, aun teniendo en cuenta que la información relativa a la distribución estival de la especie es más limitada que la de la época de cría o invernada, las zonas donde se ha constatado la presencia regular de la especie, como residente, aparecen ciertamente localizadas, lo que puede reflejar la existencia de movimientos estivales dentro de estas áreas (véase capítulo 6). La existencia de áreas homogéneas de presencia solo durante la cría, como en la provincia de Cuenca o el sur de Badajoz también sugieren la existencia movimientos estacionales, ya sea durante el invierno, en el primer caso, o durante el verano, en el segundo (capítulo 6).

Por su parte, en Andalucía y Murcia, donde la especie presenta una distribución muy dispersa salvo en el valle medio del Guadalquivir, también se observa cómo en la mayor parte de las cuadrículas solo se ha podido constatar de la presencia del sisón como reproductor. Las zonas de cría e invernada o exclusivamente de invernada aparecen de forma más dispersa por diversos puntos de la región, como el norte de Córdoba, la campiña entre Sevilla y Málaga, el sur de Cádiz, y zonas concretas de Granada (Guadix, Baza), Almería (campo de Níjar) o Murcia (Totana, Alhama de Murcia).

Finalmente, en el la costa mediterránea de la Comunidad Valenciana y de Cataluña únicamente hay registros puntuales y ocasionales de invernantes (más alguna cita estival) asociados a saladares, marjales y otros humedales litorales. En los archipiélagos españoles la especie es accidental, con citas relativamente antiguas de ejemplares divagantes tanto en Canarias (Bernis, 1996b), como en Baleares (Bernis, 1966b; Cordero-Tapia, 1983; Folch, 1996; GOB, 2005). No se han encontrado referencias sobre la presencia de la especie en los territorios de Ceuta y Melilla.

Conclusiones

Al considerar la información de la distribución del sisón a lo largo de todo el ciclo anual se constata que ésta es muy amplia en España, mayor que la que se pensaba hasta la fecha a partir de los censos y atlas de aves reproductoras e invernantes. Desde el punto de vista metodológico, es interesante constatar cómo ninguno de los diferentes métodos utilizados para determinar la presencia de la especie (revisión bibliográfica, peticiones de información y consultas a expertos, censos específicos, marcaje y seguimiento) ha ofrecido una visión completa del amplio rango de distribución, más aún si consideramos diferentes

periodos dentro del ciclo anual. Realizar estudios a escala nacional requiere de una importante inversión de tiempo y recursos, dependiendo en gran medida de voluntarios para poder realizar censos sobre áreas tan extensas. Sin embargo, la combinación de métodos y la recopilación y acumulación de información ha sido de gran utilidad para ir precisando la distribución de la especie. Esta información de partida permite optimizar los esfuerzos de muestreo de censos y seguimiento de aves, además de ofrecer una perspectiva histórica de la tendencia y evolución de las poblaciones con la que comparar los resultados actuales.

Aunque en algunos casos de forma localizada e infrecuente, se ha registrado al sisón en todas las provincias españolas. En este sentido, cabe destacar la existencia de zonas de veraneo y de paso migratorio cuantitativamente poco relevantes, pero que cualitativamente pueden tener gran interés. Así ocurre con las zonas de paso de la cornisa cantábrica, donde las aves procedentes de las amenazadas poblaciones migradoras francesas (Morales *et al.*, 2005b; Jolivet *et al.*, 2007; Villers *et al.*, 2010; Bretagnolle *et al.*, 2011) sufren el riesgo de ser abatidas por los cazadores furtivos. Además, las zonas de veraneo, a las que hasta ahora no se les ha prestado mucha atención (véase, no obstante, Silva *et al.*, 2007, y Silva, 2010) parecen jugar un papel importante para superar un periodo probablemente tan crítico o más que el invierno para la especie, por la falta de alimento verde en sus zonas de reproducción en áreas mediterráneas con sequías muy acusadas. Ya se ha confirmado la importancia de los movimientos estivales en la mayor parte de las poblaciones ibéricas de sisón (véase capítulo 6), al igual que en otras especies de carácter estepario como la avutarda común *Otis tarda* (Morales *et al.*, 2000; Alonso *et al.*, 2001; Palacín, 2007; Palacín *et al.*, 2009; Alonso *et al.*, 2009), el cernícalo primilla *Falco naumanni* (Olea *et al.*, 2004; Cattry *et al.*, 2011), el aguilucho cenizo *Circus pygargus* (Limiñana *et al.*, 2008) o la codorniz común *Coturnix coturnix* (Sardà-Palomera *et al.*, 2012), pudiendo llegar a ocupar incluso las mismas zonas en esta época del año. Esta variabilidad fenológica se observa incluso en regiones donde la especie se ha considerado tradicionalmente sedentaria, como la Meseta Sur o Extremadura, donde parece abandonar en invierno las áreas con invierno más fríos (por ejemplo zonas con cierta continentalidad y altura, como la provincia de Cuenca) o en verano las zona más secas, concentrándose en áreas con clima más favorable y disponibilidad de recursos tróficos (véase capítulo 4). Lógicamente, estos cambios de distribución conllevan movimientos estacionales de diversa índole y amplitud, como se ha podido confirmar gracias al marcaje y seguimiento de sisonos (véase capítulo 6).

Por otro lado, es evidente que el área de distribución del sisón se reduce significativamente fuera del periodo reproductor. Además, la especie presenta un comportamiento muy gregario (Cramp y Simmons, 1980; Schulz, 1985b) y se concentra en ciertas áreas a las que también parece mostrar una cierta fidelidad interanual (García de la Morena *et al.*, 2006 y 2015). Más aún, en las principales áreas de invernada se pueden reunir aves procedentes de diferentes regiones. Estas cuestiones tienen importantes repercusiones desde el punto de vista de la conservación de la especie. Por un lado, aun sin conocer con detalle los procesos de dispersión (por ejemplo juvenil) o metapoblacionales (Araujo y Guisan, 2006) del sisón, es evidente que este tipo de distribución agregada aumenta el grado de vulnerabilidad de la especie y requiere estrategias de conservación a escala nacional, como mínimo. Por otro lado, dichas estrategias de conservación deben contemplar las áreas importantes a lo largo de todo el ciclo anual. En este sentido, sí que se han solido considerar las zonas de invernada a la hora de establecer espacios protegidos pero, por el contrario, hasta la fecha a penas se ha prestado atención a las zonas de veraneo o de paso migratorio. Además, muchas de las zonas de veraneo e invernada, incluyendo aquellas con las mayores concentraciones de aves, se encuentran ligadas a cultivos de regadío, que habitualmente se han considerado como una amenaza para las aves esteparias, cuando se han implantado a costa de la transformación de cultivos extensivos de secano (Suárez *et al.*, 1997a). A tenor de estos resultados está claro que ciertas zonas de regadío pueden jugar un papel importante para la conservación de la especie y, por lo tanto, también se las debiera prestar una especial atención. Como se verá más adelante (capítulo 5), la selección de hábitat invernal que hace el sisón a escala local no es tan dependiente del tipo de cultivo como de la propia estructura de la vegetación (microhábitat), lo que abre la posibilidad de realizar una gestión de cultivos favorable para la especie tanto en áreas de regadío como de secano más tradicional.

Anexo I. Detalles sobre la distribución del sisón común en las regiones españolas

A continuación se procede a comentar con más detalle los resultados obtenidos por regiones geográficas.

Galicia y Cornisa Cantábrica

La distribución del sisón es muy escasa y fragmentada, restringida como reproductor a zonas muy concretas de Galicia y Cantabria, siendo muy rara o accidental en el resto.

Galicia

El sisón es fundamentalmente estival, ya sea como reproductor o en paso. Existe una pequeña y fragmentada población reproductora, (Villarino *et al.*, 2002; García de la Morena *et al.*, 2004a). Según el Atlas de las Aves Reproductoras de España (García de la Morena *et al.*, 2003) el sisón se encontraba presente en 11 cuadrículas UTM de 10 km (Figura 14), si bien actualmente únicamente se consideran tres núcleos: la comarca de Terra Chá (Lugo), con tres cuadrículas y una población de unos 19 machos reproductores (Rivas *et al.*, 2004); la comarca de A Limia (Orense), con otras tres cuadrículas y una población de unos 18 machos reproductores (Arcos *et al.*, 2004); y una cuadrícula en el norte de Pontevedra, con 1-3 parejas (García de la Morena *et al.*, 2004a). La última estima poblacional es de tan solo unos 30 ejemplares reproductores (García de la Morena *et al.*, 2006).

Las poblaciones gallegas son genuinamente estivales (Bárcena *et al.*, 1987 y 1995; Barros y Galán, 2000). De hecho, el pico de actividad reproductora parece producirse a mediados o finales de junio, mucho más tarde que en el resto de la Península Ibérica, seguramente en relación con el desfase fenológico existente en los máximos de actividad vegetal (obs. pers. véase Alcaraz *et al.*, 2006).

Las primeras fechas de llegada son el 10 de abril para A Limia y entre el 24 de abril y el 8 de mayo para Terra Chá, mientras que las citas más tardías son respectivamente el 21 y el 24 de octubre. Solamente existe una cita correspondiente al periodo invernal en el Estuario del Miño (Pontevedra), en la que dos individuos fueron observados entre el 20 de noviembre y el 22 de diciembre de 1995. Se observan pequeñas concentraciones postnupciales a partir de julio, aunque los mayores bandos se han observado entre agosto y octubre, especialmente en

la provincia de Lugo, donde últimamente se han observado con cierta regularidad bandos de unos 30 individuos (O. Rivas, com. pers.). El bando más numeroso observado en los últimos 10 años, con 76 individuos, se ha localizado en la misma zona (Terra Chá), a finales de septiembre de 1995 (G. Martínez en Salvadores y Vidal, 1996).

La mayoría de estas concentraciones postnupciales se localizan en las inmediaciones de las áreas de cría (Figura 14), siendo raras fuera de ellas. En el resto de provincias, el número de citas e individuos observados es mucho menor: Orense, con una sola cita posreproductiva, de 24 individuos el 21 de octubre de 1995, en la zona de cría de A Limia (F. Arcos, L. Solís y R. Salvadores en Salvadores y Vidal, 1996); Pontevedra, con varias citas posreproductivas en el Estuario del Miño, que coinciden con las fechas de abandono de las otras poblaciones gallegas, más un par de citas en el entorno del núcleo reproductor de A Estrada; y, por último, una única cita de la especie en A Coruña, con 6 individuos observados a mediados de agosto de 1995 en Mazaricos (S. Blas en Salvadores y Vidal, 1996).

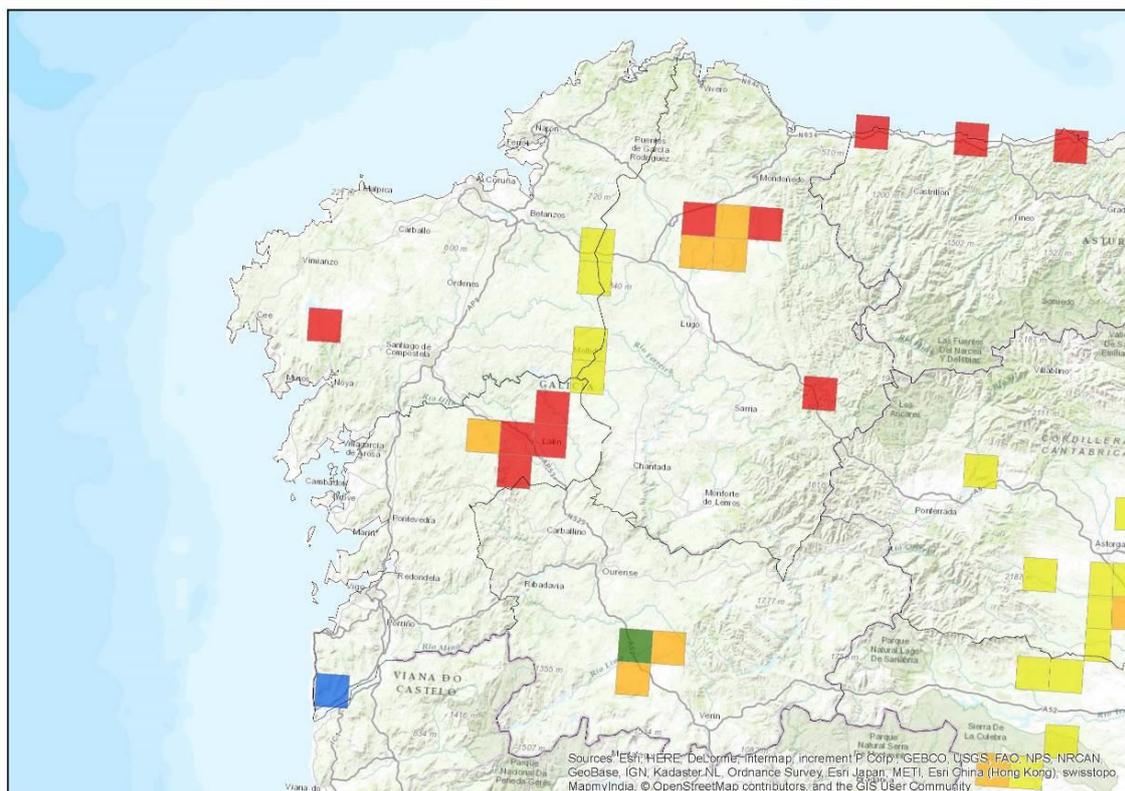


Figura 14. Distribución del sisón común en Galicia. Los códigos de colores de las cuadrículas UTM de 10 x 10 km son similares a los de la Figura 13.

En actualidad, el número de efectivos reproductores parece estar en franca regresión (Villarino *et al.*, 2002; García de la Morena *et al.*, 2004a y 2006) y el número observaciones

de concentraciones postnupciales o invernales es bastante reducido en los últimos años, no alcanzando cifras elevadas (Munilla y Guitián 1994; Salaverri y Munilla 1995; Salvadores y Vidal 1996; Barros y Galán 2000). Hasta mediados de los años ochenta (1975-1985) se observaron concentraciones postnupciales de algunos cientos de individuos en ciertas zonas de la región, principalmente en las provincias de Orense y Lugo y, en cifras más reducidas, en la de A Coruña y Pontevedra, estimando un total de hasta 1.120-1.275 aves (Bárcena *et al.*, 1987; Penas *et al.*, 1995), si bien es posible que parte de estos ejemplares procediesen de otras poblaciones (de Juana y Martínez, 1996), por ejemplo, del norte de Casilla y León e incluso foráneas, como las francesas (obs. pers.).

Durante el primer censo nacional no se constató la presencia invernal de la especie. Aunque las únicas zonas prospectadas correspondieron a las áreas de concentraciones posreproductoras de Terra Chá, la presencia invernal de la especie en el resto de la comunidad es prácticamente anecdótica, con una cita en el estuario del Miño (Pontevedra) a mediados de los noventa, y algunas observaciones más en la comarca de A Limia, casi todas de los años 80 (Figura 14).

Así pues, las poblaciones gallegas se comportan como migradoras invernales, si bien se desconoce la extensión de sus movimientos y sus cuarteles de invernada. Se ha constatado su invernada en Extremadura y el Sur de Portugal (capítulo 6), existiendo observaciones de individuos en paso por Oporto (Reis Junior, 1930, en Bárcena *et al.*, 1987), y probablemente, en dirección sureste, hacia la Meseta Norte o el centro de peninsular (Bárcena *et al.*, 1987). Las observaciones a finales de octubre en el estuario del Miño también apuntarían hacia una posible ruta migratoria por la costa atlántica. También es posible, como se ha comentado anteriormente, que existan ejemplares en paso o que lleguen a Galicia durante el periodo estival.

Asturias

En el Principado de Asturias la especie únicamente está presente de forma ocasional, en los pasos (Coordinadora Ornitológica d'Asturies, 1996; García Sánchez, 1996) aunque parece que antaño alguna pareja incluso llegó a criar de forma regular “en zonas altas y esteparias” (Álvarez-Balbuena, 2000). Noval (2001) comenta la presencia de bandos en otoño y que cada vez son más escasos en primavera, siendo raro en invierno. Todas las citas se han producido en la costa o en sus inmediaciones (Figura 15).

La Talá, en el concejo de Llanes, es uno de los pocos enclaves de sedimentación otoñal de la región (Carrera, 2002). Las citas más recientes son un individuo el 11 de agosto de 2004 en los Llanos de Villadún (Castropol, V. Garza, com. pers.), muy cerca del límite provincial con Lugo.

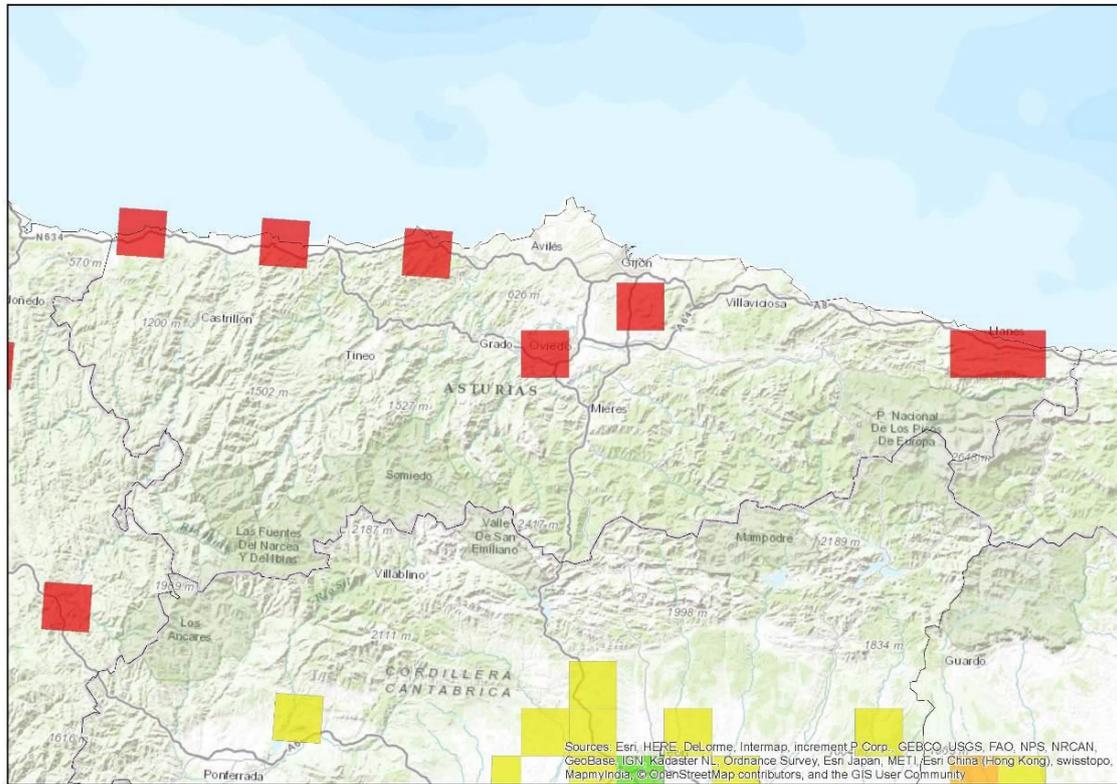


Figura 15. Distribución del sisón común en Asturias. Los códigos de colores de las cuadrículas UTM de 10 x 10 km son similares a los de la Figura 13.

Cantabria

En Cantabria se ha detectado a la especie en el interior de la provincia, en los alrededores del embalse del Ebro (Figura 16), en páramos cercanos a Montecillo, Villaescusa de Ebro y Montealbillo (Saíz, 1999), aunque en número muy reducido, no existiendo datos sobre su reproducción (García de la Morena *et al.*, 2003, 2004a y 2006). En esta zona del embalse del Ebro, entre Santander y Burgos, hay estimas de 38-63 individuos no reproductores (BirdLife Internacional, 2003) los cuales deben corresponder a aves procedentes de otras regiones, probablemente en paso.

También existen tres citas de mediados de los años 80 y principios de los 90 correspondientes a aves aisladas en zonas costeras de la región: marismas de Santoña; inmediaciones del aeropuerto de Santander (J. J. Aja en *Avesforum*) y Mies de Ajo, junto a la ría de Santander (A. Ruiz Elizalde en *Avesforum*). La cita más reciente en la región es de 4 aves vistas volando sobre el mar en abril de 2005 (G. Ocio, com. pers.); casi con toda seguridad aves francesas en migración prenupcial (obs. pers.).

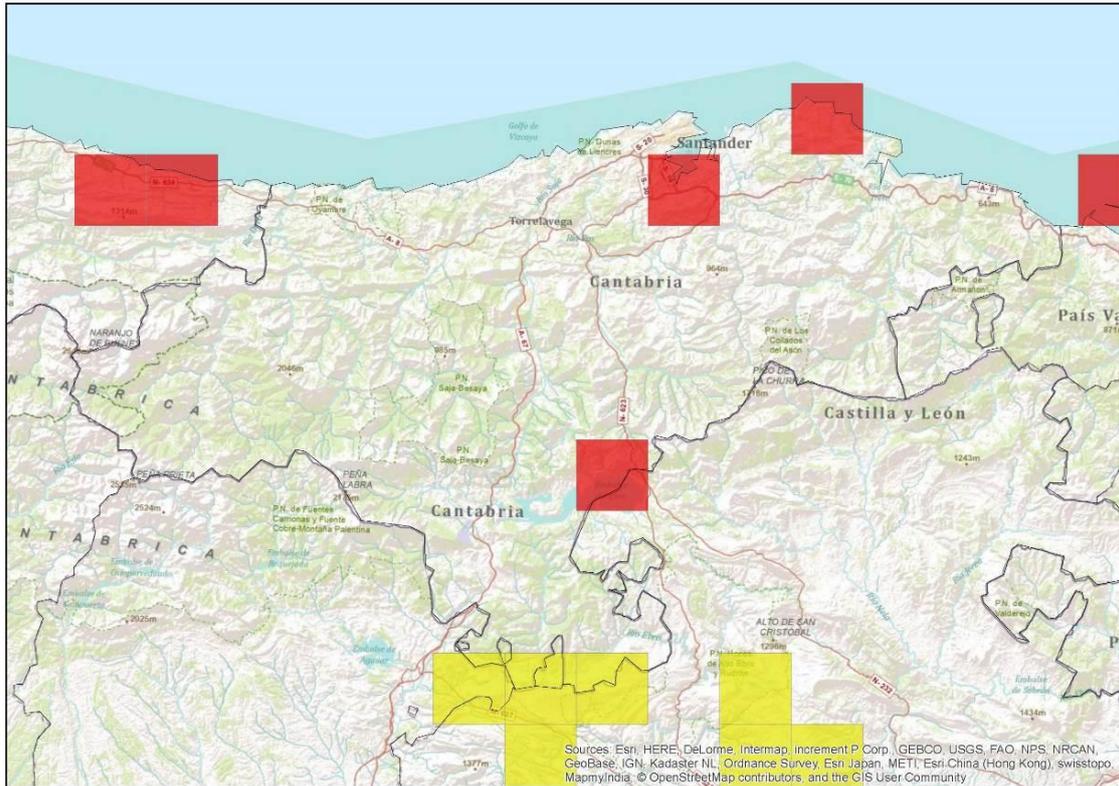


Figura 16. Distribución del sisón en Cantabria. Los códigos de colores de las cuadrículas UTM de 10 x 10 km son similares a los de la Figura 13.

País Vasco

Solo está presente durante los pasos migratorios (Noval 1975; Gorospe 1996; 1998; 1999), seguramente de aves procedentes del oeste de Francia, pues allí están las únicas poblaciones que aún persisten en regiones más septentrionales. Existen referencias para el entorno de El Abra, Vizcaya, (Zubergoitia *et al.*, 1995), Urdaibai (Garlarza, 1989), Zumaia (Gorospe, 1996), así como en la desembocadura de Bidasoa, donde a mediados de los 2000 también constatado el abatimiento de un sisón francés (C. Attie, com. pers.). Además de estas

citas en las zonas costeras (Figura 17), Álvarez *et al.* (1985) también señalan la presencia de aves en paso por el interior del País Vasco, aunque no parece haber citas recientes.

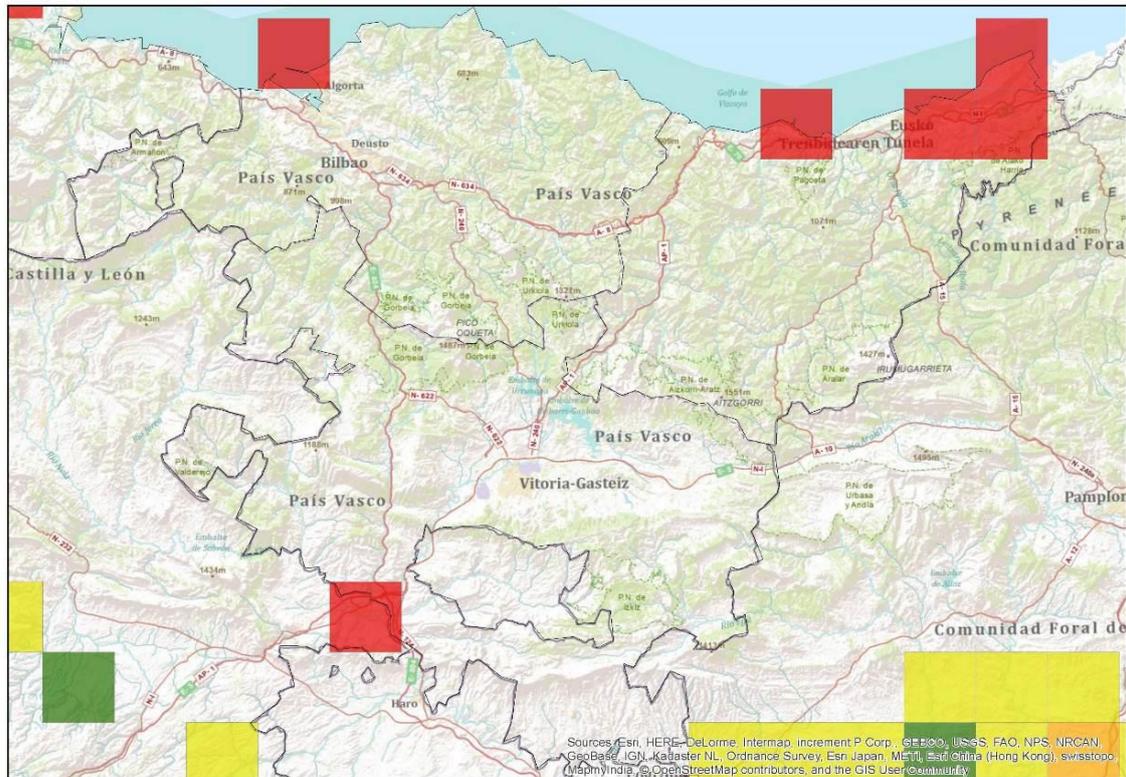


Figura 17. Distribución del sisón común en el País Vasco. Los códigos de colores de las cuadrículas UTM de 10 x 10 km son similares a los de la Figura 13.

Valle del Ebro

Las poblaciones del Valle del Ebro presentan un comportamiento variable según zonas, aunque en general se comportan como migradoras parciales.

Navarra

En Navarra la especie se ha considerado como migratoria parcial (Elosegui, 1985), aunque es fundamentalmente estival, con invernantes en cifras reducidas y posiblemente no todos los años, observándose, además, algunos bandos durante la época de paso (Arratibel *et al.*, 1995; Astrain y Etxebarria 1997). Se ha constatado el paso de ejemplares franceses (Villers *et al.*, 2010). Dos ejemplares marcados con emisores satélites en la comarca de Olite

se desplazaron en verano a La Rioja y Huesca (véase capítulo 6), a zonas periféricas del valle del Ebro, algo más elevadas que las zonas de cría. Una de estas aves, además, invernó en el valle medio del Tajo, en los pastizales de Oropesa (Toledo).

Su distribución se restringe a la mitad sur, al área del valle del Ebro (Figura 18), y durante la época de cría presenta algún núcleo poblacional importante, como en la Ribera del Alto Aragón, aunque sin importantes densidades (García de la Morena *et al.*, 2003 y 2006). Además, parece encontrarse en regresión (García de la Morena *et al.*, 2004a). La distribución de la especie se restringe notablemente durante el periodo estival o el invernal (Figura 18).

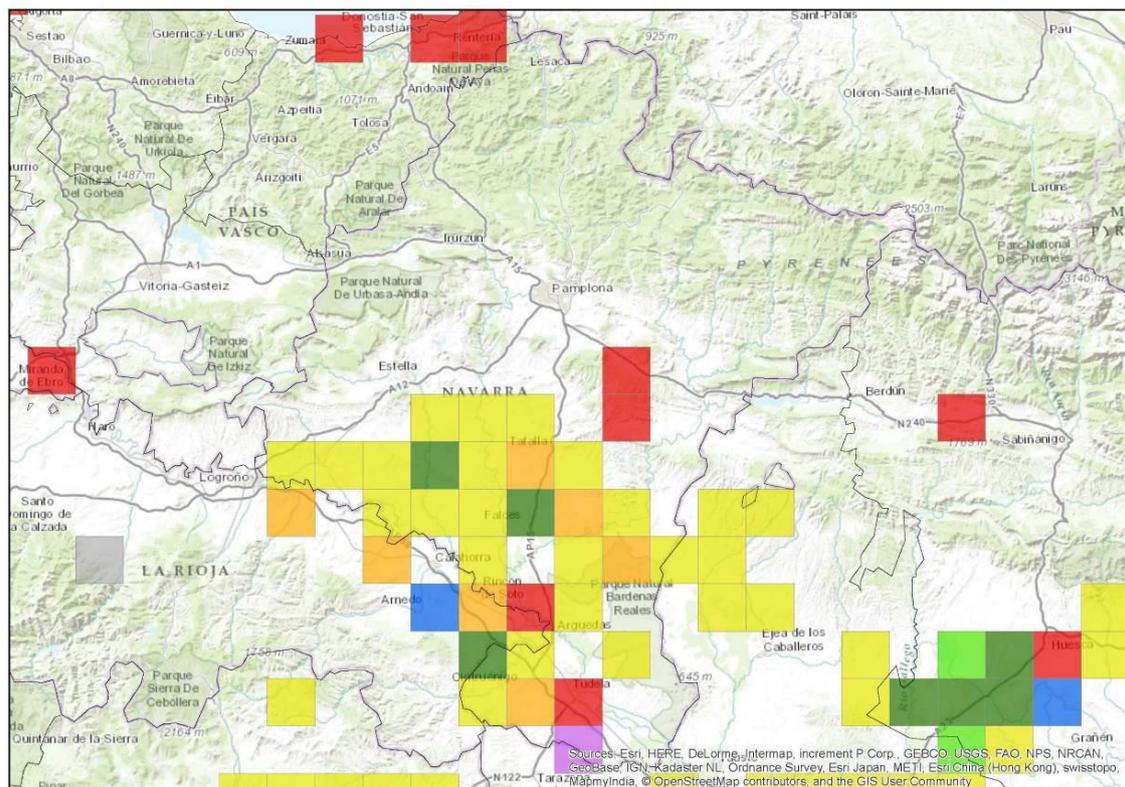


Figura 18. Distribución del sisón común en Navarra. Los códigos de colores de las cuadrículas UTM de 10 x 10 km son similares a los de la Figura 13.

La Rioja

Al igual que en Navarra, en La Rioja se comporta como estival, en número muy reducido (4-5 machos), realizando movimientos dispersivos, pudiendo quedar algún bando en invierno (Gámez *et al.*, 1999), siendo también frecuentes las observaciones de bandos en paso y el aumento de ejemplares durante el verano (I. Gámez, com. pers.). Dado el tamaño de la población reproductora en dicha Comunidad, estas observaciones postnupciales deben corresponder a aves procedentes de otras poblaciones, próximas, como las de Navarra, o más

lejanas, como las francesas (Morales y García de la Morena, 2001; Villers *et al*, 2010). De hecho, se ha constatado la presencia estival de al menos un ave marcada por satélite en Navarra (véase capítulo 6) cerca de Arnedo-Pradejón, donde también cría la especie. Su distribución se restringe a la zona del valle del Ebro (Figura 19) formando parte, en realidad, del núcleo poblacional navarro. También se ha registrado la presencia durante el paso prenupcial en al menos una cuadrícula del interior de la Comunidad.

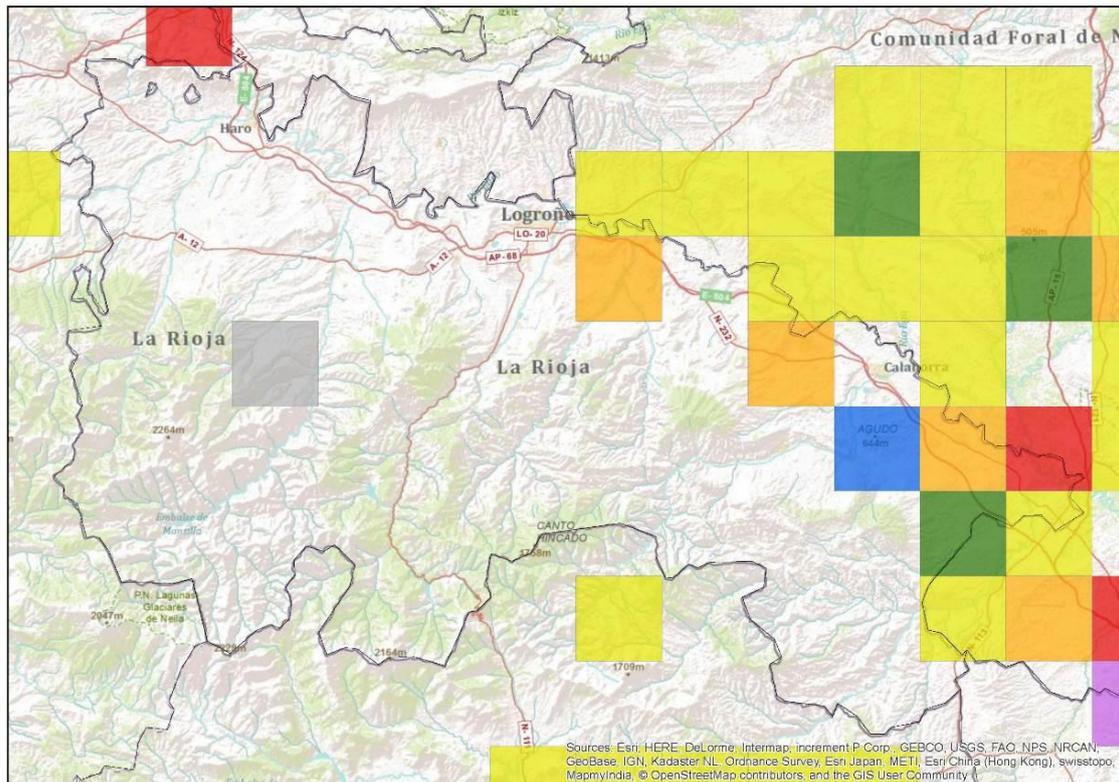


Figura 19. Distribución del sisón común en La Rioja. Los códigos de colores de las cuadrículas UTM de 10 x 10 km son similares a los de la Figura 13.

Aragón

En Aragón la especie se distribuye principalmente por el Valle del Ebro y el Sistema Ibérico (Figura 20). Durante la época de cría presenta una amplia distribución, aunque ciertamente fragmentada; los núcleos poblacionales más importantes que aparecieron en el primer censo nacional fueron los sectores de Hoya de Huesca y Zaragoza, así como el Bajo Cinca. Estas poblaciones se consideraban habitualmente como residentes, realizando desplazamientos de pequeña magnitud por la zona (50-80 km), diferenciándose en la mayoría de los casos zonas de cría y zonas de invernada (Guadalfajara e Isausti, 1990; Guadalfajara,

1991; Sampietro *et al.*, 1998; Woutersen y Platteeuw, 1998), aunque el marcaje de individuos ha constatado una amplia diversidad de movimientos, incluyendo movimientos estivales e invernales de larga distancia a la mitad sur peninsular (Sampietro *et al.*, 2008; 2010; 2013; García de la Morena *et al.*, 2015). De hecho, su distribución fuera del periodo reproductor se restringe de forma significativa (Figura 20).

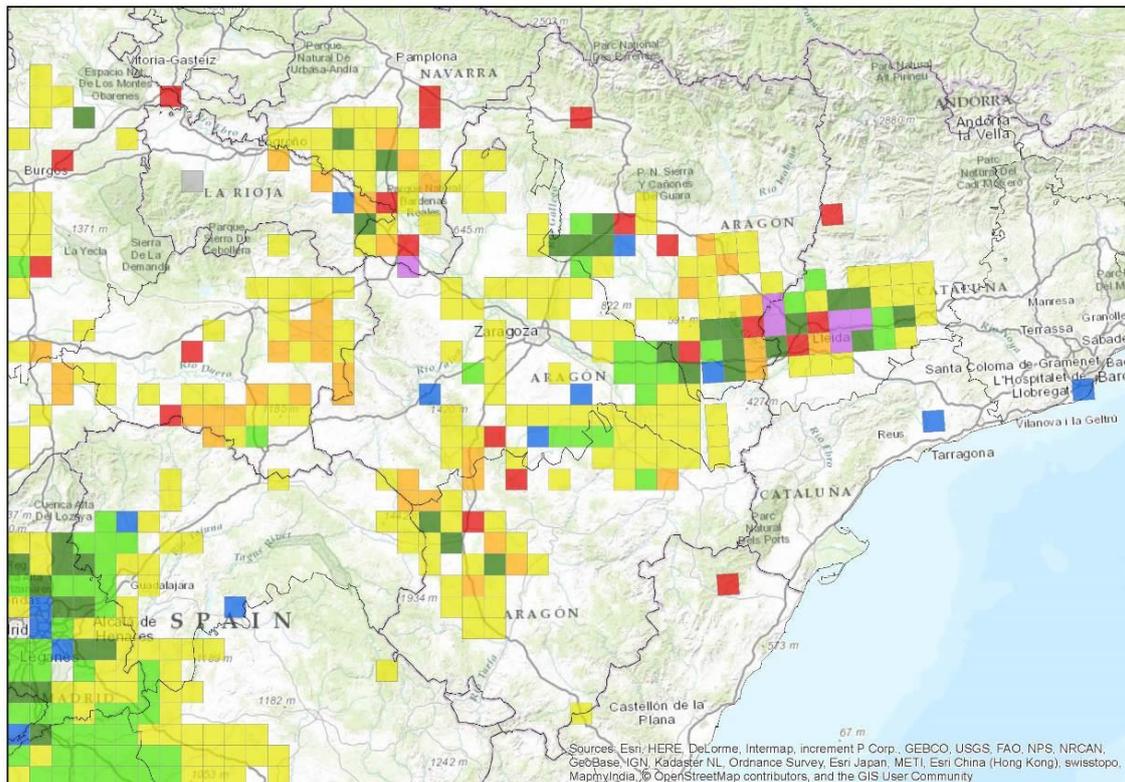


Figura 20. Distribución del sisón común en Aragón. Los códigos de colores de las cuadrículas UTM de 10 x 10 km son similares a los de la Figura 13.

Las concentraciones invernales no solían ser mayores de 50 individuos. No obstante, sus poblaciones invernantes parecen haber aumentado ligeramente en los últimos años, como puso de manifiesto el primer censo nacional. El Bajo Cinca supone la principal zona de invernada aragonesa, con concentraciones de casi un centenar de ejemplares en algunas cuadrículas. Este núcleo parece extenderse hacia el oeste en el entorno de Bujaraloz, ya en Zaragoza, donde se han censado hasta 30-40 ejemplares por cuadrícula (García de la Morena *et al.*, 2006). En el resto de Aragón la especie aparece de forma aislada y en muy bajo número por el centro y sur de Zaragoza y norte de Teruel, y en la comarca de la Hoya de Huesca. Esta última zona era la única de invernada señalada por Woutersen y Platteeuw (1998). Respecto a la zona del Bajo Cinca, citas recientes ya apuntaban la presencia de la especie y su posible importancia, por registrar las mayores concentraciones de Aragón (SEO-Huesca, 2004).

En cuanto al tamaño de las poblaciones invernantes aragonesas, según el primer censo nacional se estiman en unos 370 ejemplares, fundamentalmente en la provincia de Huesca, (77 %) y Zaragoza (21 %). El grueso de la población se localiza en la zona de los Monegros, entre Huesca y Zaragoza, como núcleo principal de invernada. Los datos previos de la población invernante en Aragón proceden de los trabajos de Guadalfajara e Insausti (1990) y Guadalfajara (1991), con unos 200 ejemplares a principios de los años 90. Aun asumiendo que los trabajos de entonces y las estima actual no son directamente comparables por cuestiones metodológicas, sí que parece haberse producido un cierto incremento las poblaciones invernantes en Aragón. La estima actual prácticamente duplica la de los años 90 y, además, los tamaños de bando observados en la zona recientemente, tanto en el Censo Nacional como en otros trabajos (SEO-Huesca, 2004), parecen haber aumentado. Al igual que parece haber ocurrido en Cataluña, el incremento de las zonas de regadío podría haber favorecido a las poblaciones invernantes por el incremento de disponibilidad de alfalfas.

Cataluña

El sisón ocupa las zonas esteparias del occidente de la comunidad, básicamente en las comarcas leridanas del Urgell y Segrià y la periferia de les Garrigues, la Noguera y la Segarra, dando continuidad a las poblaciones aragonesas de Huesca (Figura 21). Además existen citas aisladas en la costa de Girona (Aiguamolls del Empordà y alrededores), Barcelona (el Prat del Llobregat) y Tarragona, correspondientes a aves invernantes o en paso de estas poblaciones o, incluso, de individuos procedentes de Francia (Muntaner *et al.*, 1983). Aparte de estas citas periféricas y puntuales, la distribución de la especie se reduce fuera del periodo reproductor (Figura 21).

Parte de la población se comporta como migradora parcial, desapareciendo durante el invierno (Muntaner *et al.*, 1983; Canut *et al.*, 1987; Herrando *et al.*, 2001). Estos movimientos se han confirmado gracias al marcaje y seguimiento de aves (Ponjoan *et al.*, 2004; Ponjoan, 2010; capítulo 6). La distribución invernal se conoce con cierta precisión, ocupando tanto zonas de secano como de regadío (Canut *et al.*, 1987; Bota y Ponjoan, 2005). La población invernante en las pseudoestepas leridanas se estimó en los años ochenta en unos 250 individuos, obteniéndose densidades de hasta 12 individuos/km² (Canut *et al.*, 1987).

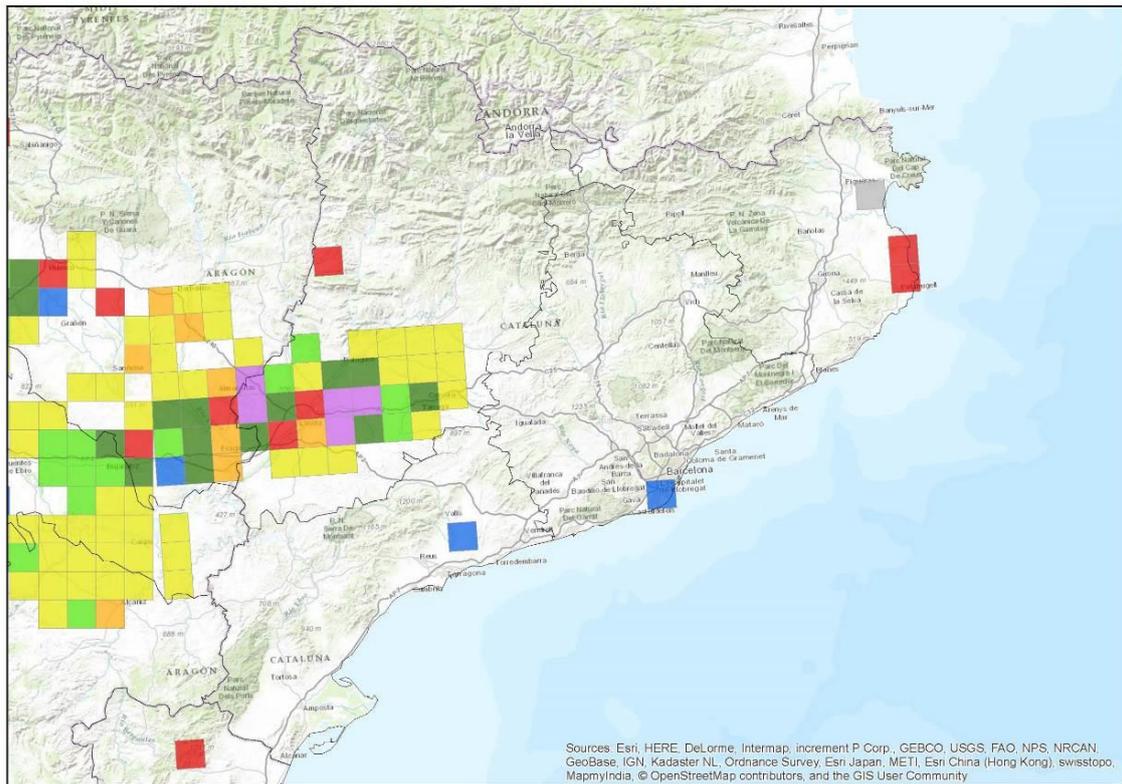


Figura 21. Distribución del sisón común en Cataluña. Los códigos de colores de las cuadrículas UTM de 10 x 10 km son similares a los de la Figura 13.

No obstante, en los años 2004 a 2006 se notó un aumento muy significativo, localizándose las mayores densidades del primer Censo Nacional en el Pla d’Urgell (Lleida), con más de 1.000 individuos en un solo bando. Esta es una zona de invernada relativamente localizada en las 4 cuadrículas UTM de 10 km y en la que la especie aparece fundamentalmente ligada a los cultivos de alfalfa en regadío. Los datos más recientes sobre la evolución de la población invernante en Cataluña apuntan una tendencia negativa, con una disminución del 82 % de los efectivos entre 2003 y 2010 (promedio anual de -29%) (ICO, 2011, en Morales y Delgado, 2012).

Meseta Norte

En la Meseta Norte el sisón común presenta una distribución bastante continua durante la época de cría, tendiendo a fragmentarse hacia las zonas montañosas de la periferia (Figura 22). En el primer Censo Nacional, durante la época de cría estuvo presente de forma continua en el sector occidental del área muestreada, acogiendo los principales núcleos las comarcas de Tierra de Campos, Tierra del Pan, La Valdería, El Páramo Leonés, riberas del Órbigo, Cea y Esla, Los Oteros (noreste de Zamora y sur de León) y la comarca agraria de Salamanca

(García de la Morena *et al.*, 2006). Las mayores densidades se registraron en la provincia de Zamora.

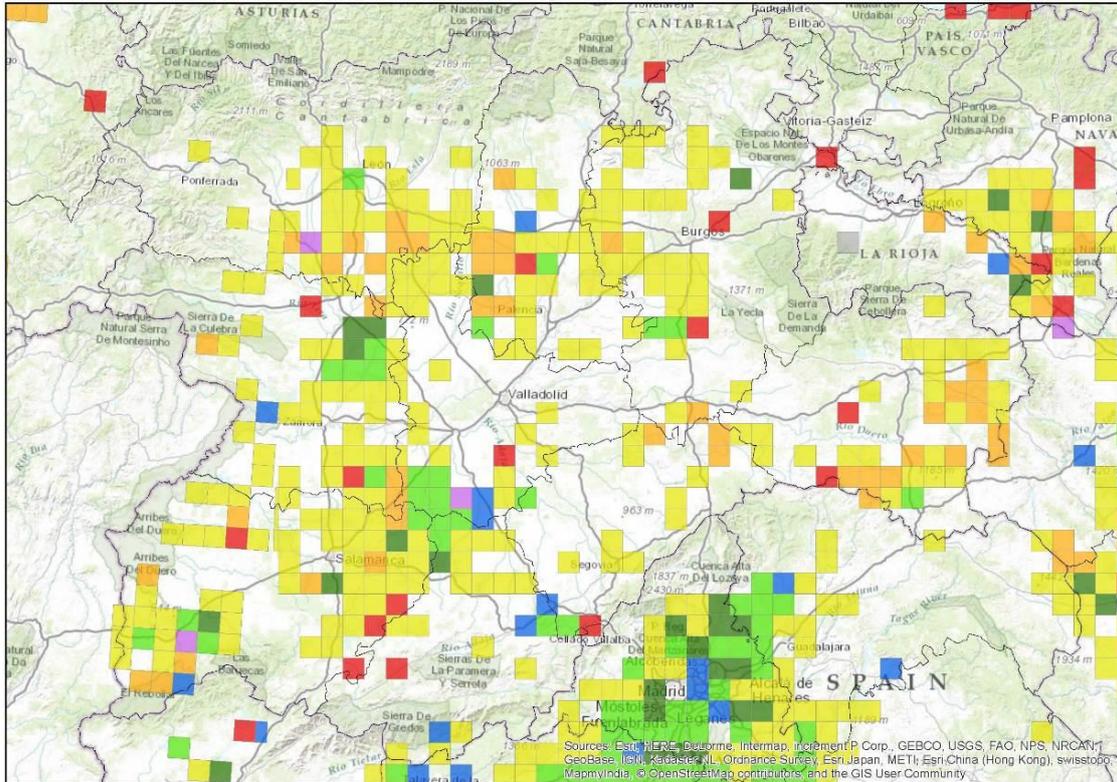


Figura 22. Distribución del sisón común en Castilla y León. Los códigos de colores de las cuadrículas UTM de 10 x 10 km son similares a los de la Figura 13.

Las poblaciones más septentrionales, como las de Burgos, Palencia, Soria o León, e incluso algunas más meridionales como las de Ávila, parecen ser solo estivales, siendo muy raras las citas en invierno (Tellería *et al.*, 1988; San Segundo 1990; Purroy 1997; Román *et al.*, 1996; García y Asensio, 1997; Jubete, 1997; Hernández Gutiérrez, 1999). Estas poblaciones periféricas se localizan por lo general a altitudes relativamente elevadas, entre 900 y 1.200 metros (Román *et al.*, 1996; San Segundo, 1990). En ciertas zonas de la Meseta, como Villafáfila o partes de las provincias de Salamanca (Carnero y Peris 1988) y Ávila, las poblaciones se consideraban sedentarias, aunque con movimientos dispersivos. Es cierto que en estas áreas hay registros de sisón común a lo largo de todo el ciclo anual, aunque la especie se rarifica mucho fuera del periodo reproductor.

Durante el primer Censo Nacional solo se localizaron dos pequeños núcleos de invernada, uno en el entorno de la Reserva Natural de las Lagunas de Villafáfila, en Zamora, y otro en los pastizales de Campo Azálvaro, a caballo entre las provincias de Ávila y Segovia.

Son zonas occidentales o meridionales, en principio más favorables climáticamente que el resto de la región. En cualquier caso, cabe destacar que los números encontrados fueron bajos, no superando los 25 individuos. Se ha constatado la presencia de ejemplares invernantes franceses en la zona de Villafáfila (García de la Morena y Morales, 2006; Villers *et al.*, 2010). En cuanto a la zona de Campo Azálvaro, se tenía constancia de concentraciones posreproductoras de hasta 250 ejemplares (Sanz-Zuasti *et al.*, 2004) pero no de su presencia invernal. El censo nacional también confirmó el abandono durante el periodo invernal de las provincias más septentrionales, como Palencia, o las situadas a mayor altitud, como Soria. Aunque no se hayan realizado censos en las otras provincias más septentrionales, Burgos y León, la probabilidad de la presencia de algunos individuos en las mismas es muy reducida pues únicamente se tiene constancia de observaciones muy esporádicas de unos pocos individuos o de individuos franceses en paso a comienzos del invierno (Morales y García de la Morena, 2001; Villers *et al.*, 2010). Lo mismo se puede decir de la provincia de Valladolid, a pesar de que existe un dato de invernada de alrededor de 1.000 individuos en la ZEPA Tierra de Campiñas (Sanz-Zuasti *et al.*, 2004). En cuanto a la provincia de Salamanca, no se descarta que a pesar del resultado negativo del Censo Nacional no pudiese quedar algún individuo en la comarca de Ciudad Rodrigo, al suroeste, donde la prospección no fue muy completa; en esta zona se han registrado concentraciones de hasta 50 individuos a principios de los 90 (Sanz-Zuasti y García Fernández, 2002), aunque recientemente únicamente se tiene constancia de la presencia de sisonos gallegos en paso a primeros de noviembre (capítulo 6). Los datos de marcaje y seguimiento de sisonos también han puesto de manifiesto que el patrón de movimiento más generalizado en la región parece ser el de migradores invernales, en el que la mayor parte de las aves permanecen en las zonas de cría o áreas próximas hasta el otoño, cuando realizan movimientos de larga distancia hasta la Meseta Sur o Extremadura (capítulo 6).

La población invernante en la Meseta Norte según el primer Censo Nacional estaría en torno al centenar de ejemplares, con más de la mitad concentrados en la mitad sur de la región, entre las provincias de Ávila (56 %) y Segovia (16 %). El resto aparece en la provincia de Zamora, fundamentalmente en Villafáfila. Aunque no existen estimas invernales previas, los resultados parecen coherentes con el estatus de la especie en la región, estival en la mayoría de las provincias. Cabe destacar que parte de las observaciones correspondientes a la provincia de Zamora corresponden a bandos donde se localizaron sisonos franceses (García de la Morena y Morales, 2006).

Meseta Sur y Extremadura

En la meseta sur y Extremadura es donde se encuentran las principales poblaciones de sisón de España y Europa (de Juana y Martínez, 1996; García de la Morena *et al.*, 2006; Martínez, 2011). La especie es allí residente en su mayor parte, y llegan además invernantes procedentes de otras regiones. No obstante, el patrón de distribución durante invierno parece ser algo más restringido que en la época de cría.

Comunidad de Madrid

El sisón se consideraba sedentario en la región (Martí *et al.*, 1994; de la Puente *et al.*, 1997), aunque rarificándose en gran parte del área de reproducción a partir de junio-julio (datos propios). Además, la distribución se restringe durante el periodo invernal (García de la Morena, 2002; García de la Morena *et al.*, 2006, 2007; Suárez-Seoane, 2008) (Figura 23). Parece que parte de la población se comporta como migradora parcial, existiendo tanto movimientos de veraneo como de invernada, dentro y fuera de la Comunidad (véase Capítulo 6). Durante el invierno, la mayor parte de las citas corresponden a bandos de pequeño tamaño o individuos aislados y únicamente se observan bandos de cierta entidad (más de 50 ejemplares) en localidades concretas (García de la Morena *et al.*, 2001b), como ciertas zonas de las estepas cerealistas de los ríos Jarama y Henares, los secanos del sur de Madrid o los regadíos del valle del Tajo. Las concentraciones más importantes se ha localizado en la base aérea de Getafe, donde se observado regularmente desde 1994 hasta 2001 entre 100 y 400 ejemplares (Cano 2000). Además, se ha constatado la llegada de sisonos franceses a la región (García de la Morena *et al.*, 2001a; Morales y García de la Morena, 2006; Villers *et al.*, 2010).

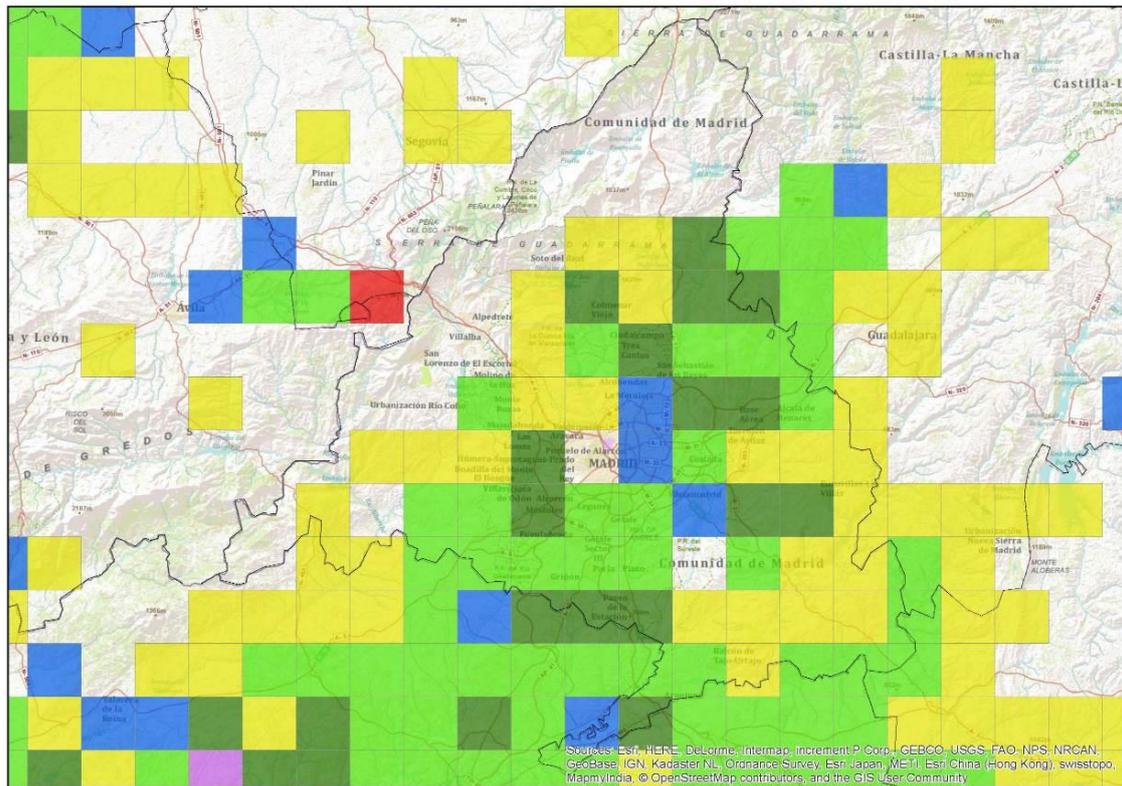


Figura 23. Distribución del sisón común en Madrid. Los códigos de colores de las cuadrículas UTM de 10 x 10 km son similares a los de la Figura 13.

Las principales zonas de invernada se localizan en el noreste, en la ZEPA de las Estepas Cerealistas de los ríos Jarama y Henares; en los secanos del sur de la región y en las zonas de la vega del Tajo limítrofe con Toledo. Los resultados del primer Censo Nacional, con unos 975 ejemplares, concuerdan con la distribución y la abundancia de la especie registrada durante los inviernos de 2003 y 2004 por García de la Morena *et al.* (2007), donde la media fue de 1.051 ejemplares. No obstante, los últimos seguimientos realizados sobre la especie en la región apuntan que tanto sus poblaciones reproductoras como las invernantes están sufriendo una acusado declive durante los últimos años (Morales *et al.*, 2015).

Castilla-La Mancha

En Castilla-La Mancha hay una importante población reproductora y durante el invierno llegan efectivos de otras regiones (capítulo 6), incluso de Francia (García de la Morena *et al.*, 2001a; García de la Morena y Morales, 2006; Villers *et al.*, 2010). Aquí se localizan varios de los cuarteles de invernada más importantes de la península Ibérica. En La Mancha se han observado bandos de hasta 5.500 individuos (Otero, 1985a), no siendo raros los de más de 500 e, incluso, 1.000-2.000 aves en zonas como Alcázar de San Juan, Campo de

Montiel, Campo de Calatrava, las Tablas de Daimiel (Jiménez, 1992; 1995) o el valle del Tajo, entre Toledo y Talavera de la Reina (datos propios; Jiménez 1992). En esta región, al igual que en otras, ocupa durante este periodo, tanto zonas de cultivos extensivos, como regadíos (alfalfas, principalmente).

Durante la época de cría la especie tiene una distribución bastante homogénea, siendo Castilla-La Mancha la región con mayor presencia continua (Figura 24). La parte central incluye las principales poblaciones, situadas de norte a sur en la periferia de la Comunidad de Madrid, en la comarca de La Mancha (Toledo-Ciudad Real) y finalmente, en los Campos de Calatrava y Campo de Montiel (Ciudad Real). La abundancia disminuye en la provincia de Albacete y las zonas occidentales de Ciudad Real y Guadalajara. Durante el periodo invernal parece desaparecer de las zonas más elevadas, como la mayor parte de las provincias de Guadalajara y Cuenca, el oeste de Ciudad Real o el norte de Albacete (Figura 24).

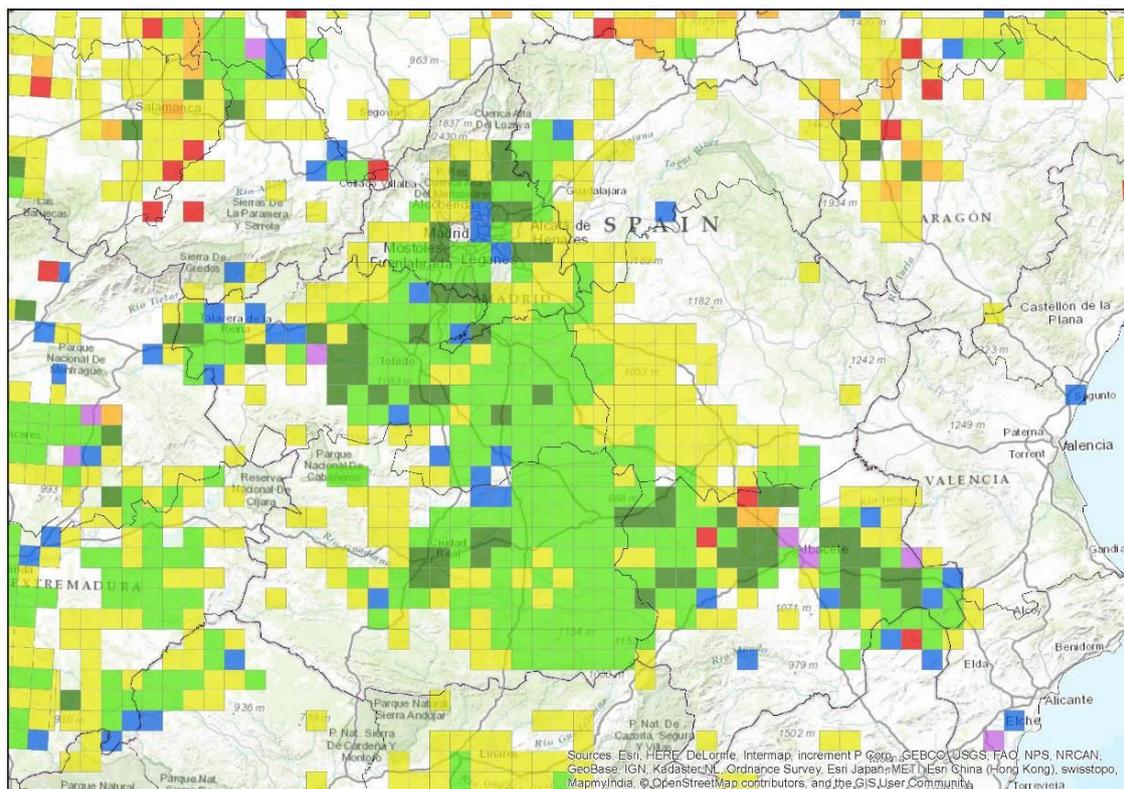


Figura 24. Distribución del sisón común en Castilla-La Mancha. Los códigos de colores de las cuadrículas UTM de 10 x 10 km son similares a los de la Figura 13.

El patrón de distribución en Castilla – La Mancha resultante del Censo Nacional concuerda con la información previa (Martínez, 2005 y base de datos de distribución), destacándose como principales zonas de invernada el valle medio del Tajo a su paso por

Toledo y Madrid, con concentraciones habituales superiores a 250, e incluso, los 500 individuos por cuadrícula; el Campo de Calatrava, tanto al sur de Ciudad Real capital como en las proximidades de la vega del Guadiana; y el sur de La Mancha y el oeste del Campo de Montiel, donde también fueron habituales agrupaciones de ese orden de magnitud, alcanzando hasta 800 ejemplares en una sola cuadrícula al sur de Ciudad Real. En La Mancha, tanto en su parte toledana como especialmente en la provincia de Ciudad Real, fueron frecuentes las agrupaciones de entre 100 y 250 ejemplares. En Albacete la especie parece ser menos abundante y presentarse de forma más dispersa que en el resto de la región.

Castilla-La Mancha concentra el grueso de la población invernante en España, con cerca de 14.000 ejemplares. Fundamentalmente (96 %) en las provincias de Ciudad Real y Toledo, con unos 7.000 y 6.500 sisonos respectivamente. No existen estimas previas del tamaño de las poblaciones invernantes en estas provincias aunque dada la buena cobertura del censo y las elevadas densidades detectadas en diversos puntos de las mismas, coincidentes de manera generalizada con las principales zonas de invernada conocidas (Martínez, 2005; base de datos de distribución), como el valle medio del Tajo, en Toledo, o Campo de Calatrava y Campo de Montiel en Ciudad Real, se pueden considerar como un mínimo muy razonable de la población real. Es cierto que los tamaños de bando máximos detectados durante el censo no han alcanzado valores tan extremos como los encontrados en años anteriores, por encima del millar de ejemplares en algunas localidades concretas, y parece que la frecuencia de este tipo de bandos se ha rarificado en los últimos años (obs. pers.; Morales *et al.*, 2015).

En Albacete la estima original del censo nacional resulta en unos 200 ejemplares, casi un tercio inferior a los 603 estimados en 2003 por Campos *et al.* (2004). Es sabido que la especie abandona gran parte de la provincia la mayoría de los inviernos (Martínez, 2005) y que precisamente el de 2006 fue relativamente frío, lo que podría explicar en parte esta posible disminución. No obstante, aunque la prospección fue relativamente buena, con excepción de algunas cuadrículas probables en el noroeste de la provincia, la información de base para el diseño del muestreo no era del todo completa, pues no se pudieron incluir a tiempo algunos de los datos de distribución aportados por Campos *et al.* (2004), por lo la población real podría estar más cercana al límite superior del intervalo de confianza propuesto. Se ha considerado al sisón como fundamentalmente estival en la provincia, siendo más raras las observaciones a partir de septiembre (Picazo, 1989; Campos y Ortuño, 1990; Martínez, 1999). En el caso de las provincias de Cuenca y Guadalajara, tampoco existen

estimaciones previas sobre poblaciones invernantes aunque generalmente se han considerado las menos relevantes de Castilla-La Mancha (Martínez, 2005).

A la vista de estos resultados, a pesar de la amplia y continua distribución de la especie, parecen existir variaciones estacionales en su abundancia y distribución relacionadas con movimientos de corta o media distancia (capítulo 6).

Extremadura

Extremadura ha sido tradicionalmente considerada una de las regiones más importantes para el sisón en España, tanto por sus poblaciones reproductora como por las invernantes (Martínez y de Juana, 1996; García de la Morena *et al.*, 2004a; Martínez, 2011). Al importante contingente reproductor de la región se unen invernantes de otras regiones, habiéndose confirmado la llegada de siones franceses (García de la Morena *et al.*, 2001a; García de la Morena y Morales, 2006; Villers *et al.*, 2010), portugueses y de otras regiones peninsulares (capítulo 6). Las principales zonas de invernada se localizan en los pastizales y cultivos de secano extensivo de Llanos de Cáceres y La Serena, donde se han llegado a observar bandos que con cierta frecuencia podían superar el millar de ejemplares y llegar a los 3.000 individuos (Prieta *et al.*, 2000). Se han llegado a estimar densidades de hasta 170 individuos/km² (Garza *et al.*, 1989). También aparece en los regadíos del Guadiana medio, donde además utiliza praderas artificiales y rastrojeras de maíz (Aguilar, 1980). Sin embargo, Extremadura es una de las regiones donde más se está notando el declive de la especie durante las últimas décadas, como ya apuntaban los registros de observaciones invernales y los tamaños de bandos comentados anteriormente, y han constatado otros trabajos específicos como el de de Juana (2009) y el primer censo nacional de la especie.

Durante la época de cría el sisón presenta una distribución continua, con cuatro núcleos importantes en las comarcas de Llerena, Badajoz-Mérida, Castuera-Don Benito y Trujillo (Figura 25). En Extremadura las densidades medias en invierno fueron elevadas, con valores de 1,7 y 1,4 machos/km² en Badajoz y Cáceres respectivamente. Estos valores son similares a los estimados en estudios previos como el de Hellmich y Nuñez Arjona (1996), que calcularon una densidad media para Llanos de Cáceres de 1,53 machos/km², y sitúan a Extremadura como la segunda región con mejores densidades medias después de la Meseta Sur.

Durante el periodo estival el sisón parece concentrarse en el entorno de las vegas, donde encuentra cultivos de regadío, así como en localidades concretas del norte de la provincia de Cáceres (Figura 25).

Durante el periodo invernal se puede apreciar que la especie se presenta distribuida por toda la comunidad, aunque de forma más restringida que durante el periodo reproductor (Figura 25). No obstante, parece desaparecer del norte de Cáceres, donde pese a la aparición de algún individuo en el censo la presencia no es habitual (J. Prieta, com. pers.).

Los principales núcleos de invernada de Cáceres se han localizado en la comarca de Trujillo, con hasta 275 ejemplares en un solo bando, y en Llanos de Cáceres, donde la distribución fue más extensa pero en grupos pequeños o muy pequeños. Destaca el bajo número de efectivos detectado en esta área, donde la cobertura fue media-baja, y donde es posible que los valores obtenidos sean sólo una pequeña fracción de la población invernante real (J. Prieta, com. pers.). En esta zona se han llegado a registrar bandos de más de un millar de individuos (Corrales Vázquez, 2004; obs. pers.) y se la considera en general uno de los principales núcleos de invernada de la Península.

En Badajoz las principales zonas en el Censo Nacional fueron las Vegas Altas del Guadiana, al noreste (incluye parte de la provincia de Cáceres), con densidades elevadas de más de 250 ejemplares por cuadrícula; La Serena, donde presenta una amplia distribución y concentraciones importantes, y en el entorno del embalse de Montijo, al noroeste de la provincia. En La Serena y Montijo rara vez se han encontrado concentraciones mayores de 50 ejemplares por cuadrícula, aunque en algunos casos han superado los 200. En la parte sur de Badajoz también se han encontrado densidades importantes en la comarca de Olivenza, limítrofe con Portugal, y en el suroeste de la comarca de Azuaga.

La población estimada para el total de Extremadura resulta en unos 4.800 ejemplares, con un 64 % en Cáceres y un 46 % en Badajoz. Los resultados son más bajos de lo que cabría esperar, pese a lo cual la región aparece como la tercera más relevante en el contexto nacional. No existen estimas globales previas del tamaño de la población invernante en la región, si bien siempre se ha considerado como uno de los principales cuarteles de invernada ibéricos de la especie. Extremadura ha registrado tradicionalmente, junto con Castilla-La Mancha, las mayores concentraciones invernales de la especie, no siendo raros hasta hace algunos años bandos por encima del millar de ejemplares en zonas como los Llanos de Cáceres, las Vegas Altas del Guadiana o La Serena.

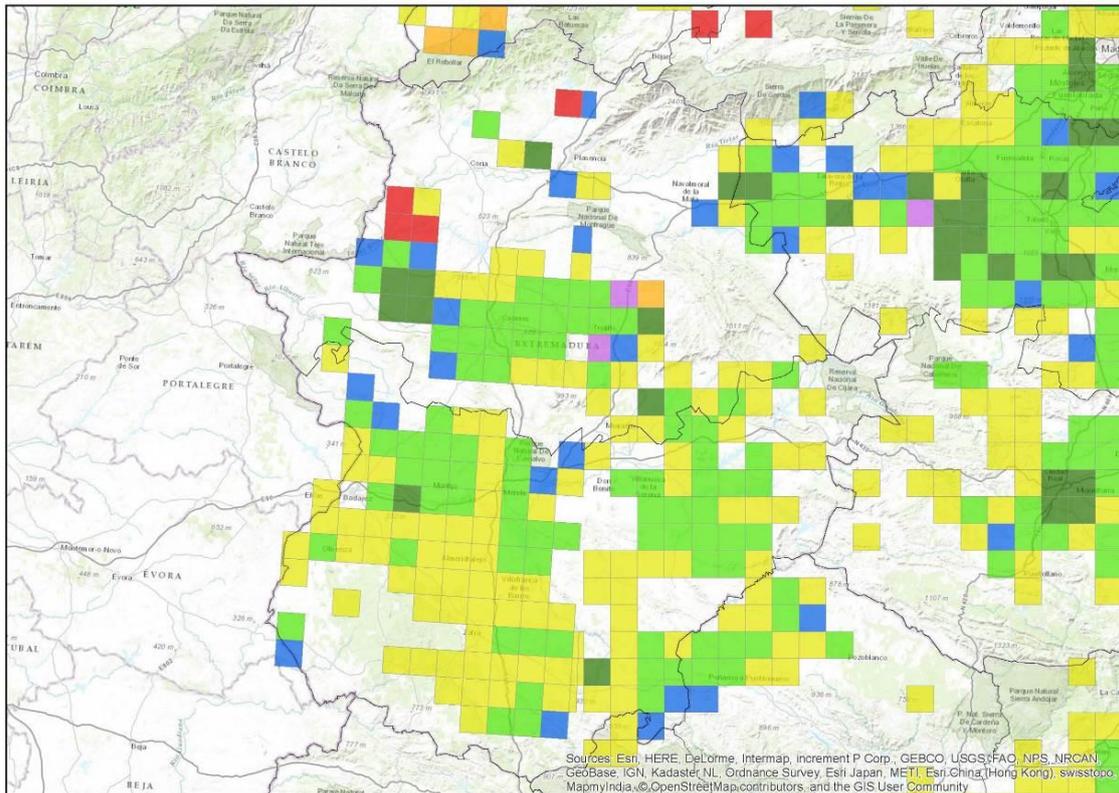


Figura 25. Distribución del sisón común en Extremadura. Los códigos de colores de las cuadrículas UTM de 10 x 10 km son similares a los de la Figura 13.

A principios de los 90 se estimó un mínimo de 3.523 aves solo para el área de Llanos de Cáceres y áreas adyacentes (Corrales Vázquez, 2004), incluyendo un bando de 2.597 aves en la zona de Ayuela. Esta cifra ofrece un valor muy parecido al total estimado para la provincia de Cáceres en el presente trabajo, aunque no consideraba otras zonas importantes para la especie como los Llanos de Trujillo. No obstante, desde hace años se viene observando un declive muy importante en los efectivos invernantes en la región. En Llanos de Cáceres se pasó de una densidad media invernal de 25,5 aves/km² en 1985–86 a 3,4 aves/km² en 1993–94 (López Ávila e Hidalgo de Trucios, 1998). Parece que esta tendencia podría haberse mantenido en los últimos años y ser generalizada en otras zonas de la región, como los llanos de Brozas (J. Prieta, com. pers.). Por otro lado, tal como se ha comentado anteriormente, durante el periodo de censos se observó el movimiento de un sisón gallego, marcado con un emisor satélite, desde su zona de invernada en el norte de Cáceres hasta el sur de Portugal, donde pasó el resto del invierno (véase capítulo 6), lo que podría indicar que al menos una fracción de los efectivos invernantes habituales en la región pudiera haberse desplazado fuera de ella, probablemente debido al invierno relativamente frío de 2005 (véase apartado de climatología en García de la Morena *et al.*, 2006).

En cualquier caso, los datos más recientes publicados en el *Atlas de las Aves en Invierno en España (2007-2010)* también muestran una disminución de la probabilidad de encontrar a la especie en la región, especialmente notable si se compara con la vecina Castilla-La Mancha (Morales y Delgado, 2012).

Sur y Sureste Peninsular

Las poblaciones son bastante reducidas y mucho más fragmentadas que las de la Meseta Sur.

Andalucía

Andalucía ha sido considerada tradicionalmente una de las principales áreas de invernada de la especie en la península Ibérica (Bernis, 1966b). Sin embargo, los datos más recientes parecen indicar que su importancia se ha visto reducida en las últimas décadas en comparación con otras regiones. Las concentraciones más importantes se han observado históricamente en el valle del Guadalquivir, donde en localidades como Carmona se llegaron a citar bandos de hasta 1.000 ejemplares, aunque la mayoría de las observaciones correspondan a bandos pequeños (Contreras, 1994). El sisón también inverna de forma regular, aunque en menor número y de forma dispersa, en Doñana (García *et al.*, 2001), Campo de Gibraltar (Arroyo y Tellería, 1984; Ceballos y Grimerá, 1992), ciertas localidades de Granada (Hódar, 1996), Málaga (Paterson 1996 y 1999) y la costa de Almería (Manrique, 1993 y 1996; Paracuellos, 1996). En Córdoba la especie sólo se encuentra como invernante escasa (Carpintero *et al.*, 1991), pareciendo recibir individuos de otras poblaciones. Se han observado densidades invernales de 1,8 aves/km² en el Campo de Gibraltar (Arroyo y Tellería, 1984); 1,0–1,3 aves/km² en El Ejido, Almería (Paracuellos, 1996); y hasta 2,3–7,0 aves/km² en la Hoya del Guadix, Granada (Hódar 1996). Por otro lado, la zona del Estrecho de Gibraltar debiera ser una zona de paso para los individuos que cruzan al norte de África, si es que aún llegan invernantes al Magreb (Thévenot *et al.*, 2003; Alonso y Palacin, 2009), aunque en cualquier caso dicho cruce del Estrecho no se ha podido constatar (Tellería, 1981). Los sustratos utilizados en el sur de la Península, al igual que en otras zonas de España, son barbechos, rastros, pastizales, etc.; si bien en zonas litorales no es raro ver algún bando en saladares (Paracuellos, 1996).

Según el Censo Nacional el sisón en época de cría se concentra en las provincias de Sevilla y Córdoba, donde la distribución es heterogénea (Figura 26) y la densidad media

relativamente baja en comparación a otras regiones. La información de que se dispone es limitada y parcial, debido principalmente a la ausencia de muestreo en algunas provincias. En aquellas donde se consiguió una cobertura adecuada de censo (Sevilla y Córdoba) los valores medios de densidad se situarían entre 0,5 y 1 macho/km². Estos valores se aproximan a resultados previos para las mismas provincias (Pinilla y Garzón, 2005). En Sevilla el principal núcleo poblacional se sitúa en la comarca de la Campiña, y cabe destacar el pequeño núcleo de El Aljarafe, que presenta la máxima densidad por cuadrícula (3,3 machos/km²), así como otro en la Sierra Norte de esta provincia. En Córdoba el núcleo más extenso corresponde a las estepas cerealistas de la Campiña Baja, aunque la especie también se presenta localmente en la Campiña Alta.

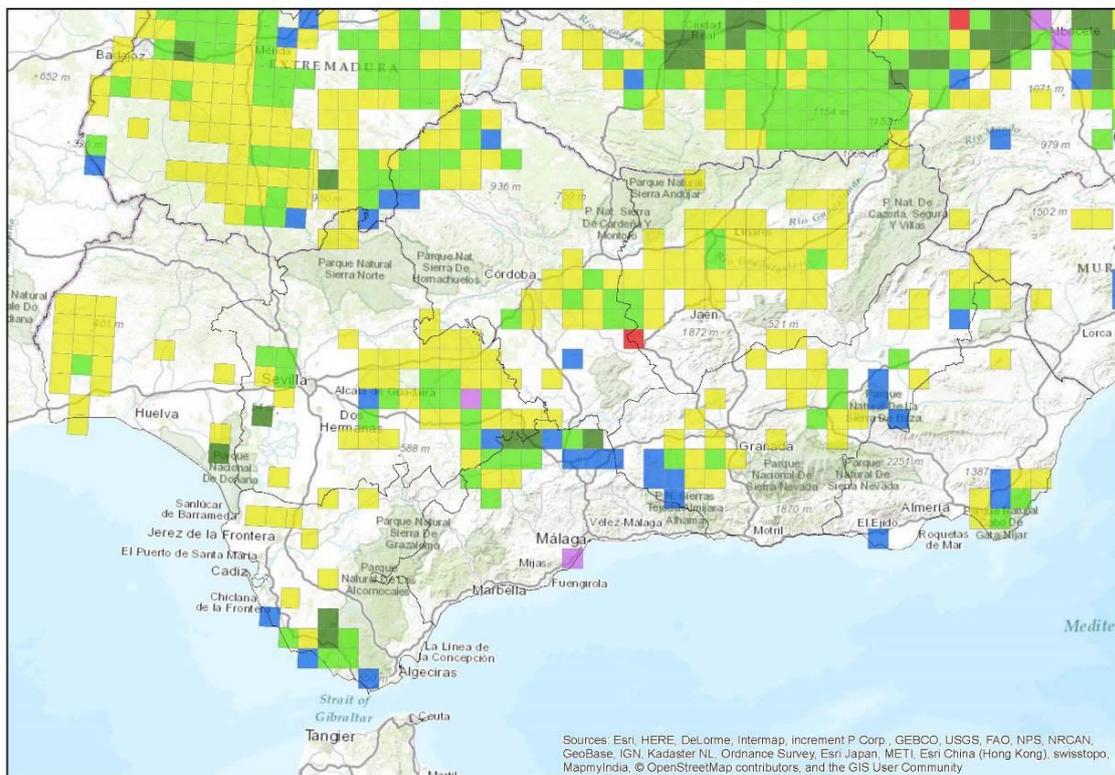


Figura 26. Distribución del sisón común en Andalucía. Los códigos de colores de las cuadrículas UTM de 10 x 10 km son similares a los de la Figura 13.

Por otro lado, los principales núcleos de invernada aparecen fundamentalmente en las partes centrales del valle del Guadalquivir: en las campiñas de las provincias de Córdoba y Sevilla por un lado, y en la comarca de Antequera, Málaga, (por otro. Las densidades más importantes se observaron precisamente en esta última, con concentraciones de 180 ejemplares en la zona de Campillos-Sierra de Yeguas-Fuente de Piedra. La distribución resultante en la provincia de Málaga concuerda notablemente con los obtenidos en el año

2002 en el censo invernal organizado por el grupo SEO-Málaga (García-Páez, 2003) aunque las cifras parecen haberse reducido a más de la mitad en 2006, pese a haberse realizado un esfuerzo de muestreo mayor (I. García-Páez, com. pers.). En la provincia de Sevilla las mayores densidades se han localizado en las estepas cerealistas de Écija-Osuna (comarca de La Campiña), aunque con cifras que apenas alcanzaron los 45 ejemplares en el mejor de los casos y superaron por poco el centenar de individuos en conjunto. En la comarca del Aljarafe también aparece un pequeño núcleo, en el que se censaron unas 50 aves.

En las provincias de Córdoba y Jaén las cifras fueron relativamente bajas. En Jaén la presencia invernal de la especie es muy rara (M. Yanes, com. pers.), y solo aparecieron algunos ejemplares en la Campiña de Porcuna, lindando con Córdoba, y en las proximidades de Bailén (Campiña Norte). Córdoba es una de las provincias donde recientemente, durante la Campaña para la conservación de las aves esteparias de Andalucía, se han encontrado las mayores concentraciones invernales (Garzón y Pinilla, 2005), lo cual contrasta notablemente con los resultados obtenidos, tanto en lo que respecta a la distribución como al número de efectivos. Las únicas cuadrículas donde se han obtenido resultados positivos, que apenas han superado la decena de individuos, se encuentran en la Campiña Alta, precisamente la zona donde Garzón y Pinilla (2005) encontraron las mayores abundancias. En la zona de Los Pedroches, otra de las zonas importantes según estos mismos autores, no se ha localizado ningún sisón aunque la cobertura de esta comarca en concreto, como se ha comentado anteriormente, no ha sido muy buena.

En las provincias andaluzas donde no se han realizado censos el sisón es un invernante escaso o muy escaso, desconociéndose en gran medida el estatus actual de la especie. En Huelva aparece de forma dispersa en dos núcleos principales, las campiñas del Andévalo Occidental y las Marismas de Doñana. En el primero, Garzón y Pinilla (2005) estimaron 3 individuos para el núcleo principal incluido en la ZIAE y su entorno. Con respecto a Doñana, no hay datos recientes del número de invernantes. Garrido (2004) comenta que puede aparecer en pequeños grupos, sumando la totalidad por encima del centenar, mientras que Ceballos (2005) indica que no superan la veintena. En Cádiz, durante el invierno solo aparece de forma regular y en bajo número en el sur de la provincia (Barros y Ríos, 2002) y principalmente en el entorno de La Janda donde recientemente se han estimado un mínimo de 3 individuos (Garzón y Pinilla, 2005). Por último, en Almería también parece ser actualmente muy escaso, habiendo desaparecido prácticamente de las zonas litorales de El Ejido y Níjar

debido a las fuertes transformaciones del hábitat para el cultivo bajo plástico (Manrique y de Juana, 1991; Manrique, 1993). Podría aparecer en el norte de la provincia, en la ZIAE de Llanos de la Puebla-Los Vélez, aunque censos recientes únicamente lo han localizado en la parte granadina de la misma (Pinilla, com. pers.).

Los resultados del censo invernal en Andalucía arrojaron una cifra de 550 ejemplares. Aunque no existen estimas globales de la población invernante en Andalucía, los trabajos realizados por Garzón y Pinilla (2005), en el marco de la Campaña para la conservación de las aves esteparias en Andalucía, y en el que se han censado las principales áreas esteparias de la comunidad, parecen ofrecer valor mínimo de 933 ejemplares, que se debe aproximar bastante a la población real. Además, la metodología aplicada por estos autores, basada en García de la Morena *et al.* (2007), es muy similar a la aplicada en el presente estudio por lo parece que los resultados de éste podrían subestimar la población real y que este valor se puede considerar como un mínimo. No obstante, en algunas provincias como Málaga, donde el censo se realizó de forma simultánea y con una muy buena cobertura espacial, se ha podido confirmar fehacientemente un importante declive de la especie, con cifras que bajaron a menos de la mitad respecto a lo observado dos años antes en la misma superficie (García-Páez, 2003), resultado en más de la mitad de efectivos. Los mayores problemas parecen haberse producido en aquellas provincias donde la cobertura del censo fue deficiente. La importancia poblacional de las provincias no censadas no parece relevante en el cómputo global. Por el contrario, parecen infravaloradas las poblaciones de Córdoba y Granada, donde la cobertura no fue muy homogénea y parece que quedaron sin cubrir algunos de los principales núcleos de invernada. Completando los resultados con la información procedente de los censos realizados por Garzón y Pinilla (2005) para las áreas no prospectadas, la estima global corregida para Andalucía resultaría en 878 ejemplares. En Córdoba se ha incluido una estima mínima de 281 ejemplares para las ZIAE de la comarca de los Pedroches, con lo que el total provincial asciende a 312 ejemplares. En Granada se han considerado 36 individuos más, correspondientes a la estima mínima para la ZIAE Llanos de la Puebla-Los Vélez. Finalmente, tanto en Huelva como en Cádiz las estimas mínimas consideradas según los mismos datos de Garzón y Pinilla (2005) son de 3 individuos para cada una.

A la vista de las estimas corregidas, el 70 % de la población andaluza quedaría repartido prácticamente a partes iguales entre las campiñas de Córdoba y Sevilla. Les seguiría

la provincia de Málaga, con aproximadamente un 20 % del total, quedando el resto de los efectivos más repartidos de forma dispersa por las provincias de Granada, Huelva y Cádiz.

Región de Murcia

En Murcia las pequeñas poblaciones de la especie son sedentarias o dispersivas y el número de invernantes parece incrementarse con la llegada de individuos, procedentes quizás de la vecina provincia de Albacete (Hernández *et al.*, 1987; Campos y Ortuño, 1990; Martínez *et al.*, 1996; Núñez y Ballesteros, 1998).

La población invernante está relativamente bien estudiada en el norte de la provincia (Martínez *et al.*, 1996), pareciendo existir una cierta variación interanual en el número de ejemplares censados (entre 1988 y 1992), oscilando entre 22 y 89 individuos, aunque fuera de estos censos se ha observado un máximo de 144 aves. Durante el periodo invernal la especie utiliza principalmente zonas de cultivo extensivos (Martínez *et al.*, 1996), aunque en algunas zonas puede aparecer en saladares (Núñez y Ballesteros, 1998). Los datos del primer Censo Nacional ponen de manifiesto que durante la época de cría el sisón se localiza en pequeños núcleos distribuidos de forma discontinua, básicamente en los sectores más nororientales de la provincia y en el valle del Guadalentín (Figura 27).

Las densidades obtenidas a nivel global han sido elevadas (1,9 machos/km²) para lo que cabría esperar. Problemas derivados de la presencia de una cuadrícula con densidad muy elevada (superior a 8 machos/km²), la reducida distribución de la especie en la provincia y un posible muestreo sesgado dentro de las cuadrículas de 10x10 km hacía las zonas con mayor presencia de la especie, podrían haber influido en estos resultados.

Durante el periodo invernal la especie únicamente apareció, en muy bajo número, en el noreste de la región, una zona que es la continuación natural de las poblaciones de Albacete. En el otro núcleo de invernada habitual conocido en Murcia, el que se localiza de forma aislada en el entorno de Los Saladares del Guadalentín, el resultado del Censo Nacional fue negativo.

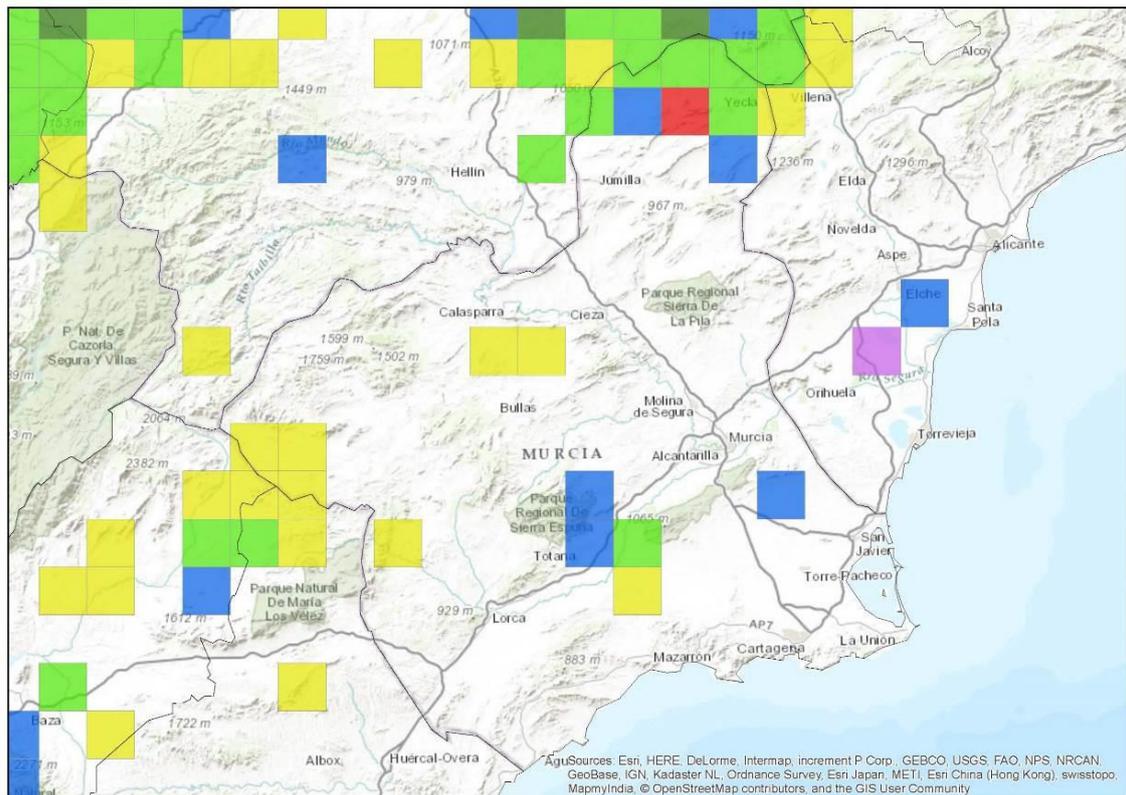


Figura 27. Distribución del sisón común en la Región de Murcia. Los códigos de colores de las cuadrículas UTM de 10 x 10 km son similares a los de la Figura 13.

Comunidad Valenciana

En la Comunidad Valenciana el sisón, muy escaso y localizado, aparece únicamente como reproductor en enclaves de las comarcas de la Vall d’Ayora, la Costera de Xàtiva y el Alt Vinalopó, en lo que supone el límite oriental de las poblaciones albaceteñas (Dies, 2004). Su población actual en la Comunidad Valenciana estaría formada apenas por 20–37 parejas nidificantes (Alberdi, 2011 y 2012).

Es rara su presencia fuera del periodo reproductor, aunque aparece con cierta frecuencia en localidades costeras como el Clot de Galvany y El Hondo en Alicante (SEO-Alicante, 2001, 2002 y 2006) o el Marjal del Moro en Valencia (Dies y Dies, 1994). También hay alguna cita puntual en el interior de la provincia de Castellón (Bort, 2004).

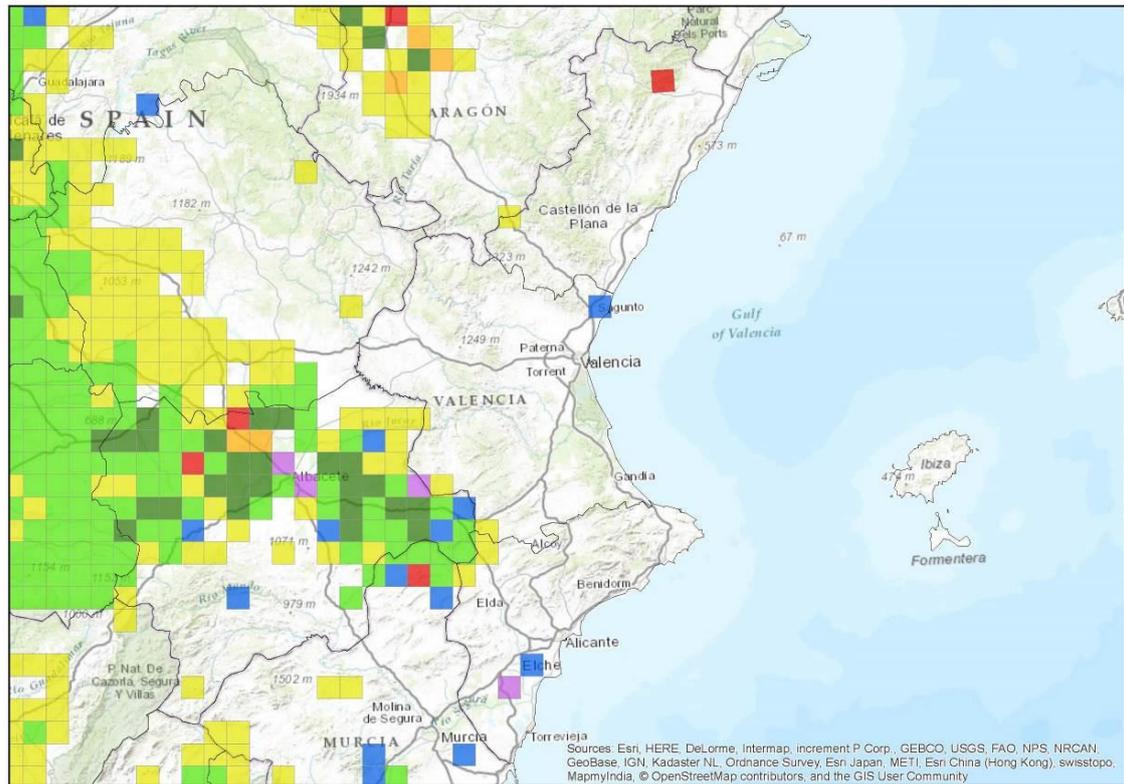


Figura 28. Distribución del sisón común en la Comunidad Valenciana. Los códigos de colores de las cuadrículas UTM de 10 x 10 km son similares a los de la Figura 13.

Anexo II. Descripción de la base de datos de distribución

Descripción de los campos de la base de datos de distribución de sisón común.

Nombre de campo	Descripción
ID	Identificador único de cada registro
NCCAA	Nombre de Comunidad Autónoma
NPROV	Nombre de Provincia
NOMBRE	Nombre de Municipio
LOCALIDAD	Nombre de la localidad o el paraje
UTM_ORIG	Código cuadrícula UTM 10 x 10 km original
UTM10	Código cuadrícula UTM 10 x 10 km SIG
UTM1x1	Código cuadrícula UTM 1 x 1 km
X_UTM	Coordenada UTM X en Sistema de referencia European Datum 1950
Y_UTM	Coordenada UTM Y en Sistema de referencia European Datum 1950
LAT	Latitud en grados decimales
LON	Longitud en grados decimales
FECHA_ORIG	Fecha en formato original
FECHA	Fecha en formato AAAA/MM/DD
FECH	Fecha en formato AAAAMMDD
AÑO	Año
MES	Mes
DIA	Día
ESTACIÓN	Primavera, Verano, Otoño, Invierno
PERIODO	Reproductor, Invernal, Estival, Preinvernal, Prerreproductor
PERIODO2	Reproductor, Invernal, Prerreproductor, Preinvernal
TBando	Tamaño de bando
SUSTRATO	Sustrato original
SUST	Sustrato codificado
OBSERVACIO	Observaciones y comentarios
COLABORADO	Colaborador o informante
COL_DIR	Dirección del colaborador
COL_Email	E-mail del colaborador
COL_TEL	Teléfono de contacto del colaborador
REFERENCIA	Referencia bibliográfica
ORIGEN	Origen de los datos (revisión, datos propios, censos, etc.)

Capítulo 4 Modelización de los cambios estacionales en la distribución del sisón común a escala regional

Este capítulo reproduce íntegramente el siguiente artículo:

Suárez-Seoane, S.; García de la Morena, E. L.; Morales Prieto, M. B.; Osborne, P. E. y de Juana, E. 2008. Maximum entropy niche-based modelling of seasonal changes in little bustard (*Tetrax tetrax*) distribution. *Ecological Modelling*, 219 (1–2): 17-29.

DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2008.07.035

Recibido: 27 de agosto 2007

Recibido y revisado desde 16 de julio 2008

Aceptado: 17 de julio 2008

Publicado on line: 26 de septiembre 2008

Resumen

Los efectos de la fragmentación de hábitat pueden cambiar estacionalmente debido a las variaciones en la disponibilidad de los recursos y las interacciones bióticas. En periodos críticos, como el invierno, cuando la importancia de la competencia intraespecífica disminuye, las especies pueden relajar sus requerimientos ecológicos ampliando su nicho ecológico para explotar de una manera más eficiente que en primavera los recursos escasos tróficos. Esas variaciones en el nicho pueden implicar expansiones/retracciones estacionales de la distribución de la especie. En este sentido, un conocimiento integrado de la disposición espacial de las teselas de cría e invernada es fundamental para poder inferir los movimientos estacionales de la especie (conectividad migratoria). Este artículo muestra que las preferencias de hábitat de los sisonos son más predecibles y complejas (controladas por un mayor número de factores ambientales) en primavera que en invierno, cuando su distribución potencial y su amplitud de nicho ecológico es ligeramente más amplia. En primavera las variables de hábitat (es decir, porcentaje de cultivos de secano y pastizales, y la latitud) controlan la distribución

de la especie, mientras que el patrón invernal está determinado por criterios mixtos, basado en el hábitat y el clima (es decir, porcentaje de cultivos de secano y eriales, y la precipitación). Las teselas adecuadas están más conectadas a diferentes escalas espaciales en invierno que en primavera, es decir, que el paisaje se percibe menos fragmentado. El solapamiento entre las áreas de cría e invernada es alto. De hecho, la mayoría de las áreas de invernada predichas coinciden o presentan una alta conectividad con las áreas predichas en primavera. Por el contrario, hay áreas importantes de cría con una baja idoneidad, mostrando una baja conectividad con las áreas de invernadas potenciales. El hábitat de primavera resultó ser un mejor predictor de las áreas de invernada de sisón que al contrario, lo cual presenta claras implicaciones de conservación (conservando áreas de cría cercanas a las zonas de invernada asegura la conservación de una mayor proporción del área de distribución total). Este es un ejemplo de la modelización a gran escala puede contribuir a optimizar el manejo de hábitat para la conservación de la especie.

Palabras clave: Conectividad, preferencias de hábitat y clima, , MaxEnt, METEOSAT, amplitud de nicho.

Abstract

The effects of habitat fragmentation on species may change seasonally mainly due to variations in resource availability and biotic interactions. In critical periods, such as winter, when the importance of intraspecific competition diminish, species may relax their environmental requirements widening their ecological niche to exploit the scarcer trophic resources more efficiently in comparison with spring. Those variations in niche width may implicate seasonal expansions/retractions in species distribution. In this sense, an integrated knowledge on the spatial arrangement of breeding and wintering suitable patches is essential to infer seasonal movements (migratory connectivity). This paper shows that little bustard environmental preferences were more predictable and complex (controlled by a larger number of environmental factors) in spring than in winter, when potential distribution and ecological niche width were slightly larger. In spring, habitat variables (i. e. percentage of dry crops and pasturelands and altitude) ruled species' distribution; while, winter pattern was driven by mixed criteria, based on both habitat and climate (i. e. percentage of dry crops and wastelands and winter rainfall). Suitable patches were more connected across spatial scales in winter than

in spring, i. e. landscape was perceived as less fragmented. The overlap between potential breeding and wintering distribution areas was high. In fact, most of the predicted wintering areas coincided or showed high connectedness with predicted breeding patches. Conversely, there were significant breeding patches that were predicted with low suitability, showing little connectedness with potential winter areas. Spring habitat was a better predictor of little bustard's wintering range than vice versa, which has clear management implications (preserving breeding sites closer to wintering areas ensures the conservation of a larger proportion of the total distribution range). This is an example of how predictive large-scale modeling procedures can contribute to the optimization of land management aimed at species conservation.

Keywords: Connectedness, Habitat and climate preferences, MaxEnt, METEOSAT, Niche width.

Introduction

The fragmentation of a habitat into discontinuous patches negatively affects population recruitment (Robinson *et al.*, 1995; Smith and Hellmann, 2002), survival (Harris, 1984) and movement (Shirley, 2006) of terrestrial animal species. In poorly connected landscapes, where individuals have to move across the matrix to reach adequate pieces of habitat for different purposes (i. e. foraging, reproduction, dispersion and predator avoidance), the fitness cost of movement (Brooker *et al.*, 1999) becomes higher than in continuous landscapes. This fact consequently influences the dynamics, spatial structure and persistence of populations (Turchin, 1991). Nevertheless, the importance of fragmentation for species may change through time, mainly seasonally, individual movements reflecting variations in resource availability (Blake and Loiselle, 1991) and biotic interactions. In this context, linking breeding and non-breeding populations (i. e. migratory connectivity) to infer movement patterns between seasons is one of the ultimate goals of animal movement studies in ecology (Rubenstein and Hobson, 2004).

As a result of the European Common Agricultural Policy, traditional agri-systems in southern Europe are particularly vulnerable to fragmentation due to management intensification in productive areas and land abandonment in marginal ones (Pain and Pienkowski, 1997). These systems are known to host a considerable diversity of birds and other taxa, most of which are currently experiencing marked population declines (Robinson

and Sutherland, 2002; Sanderson *et al.*, 2005). Among the valuable avian species (Suárez *et al.*, 1997a) held by these systems, the little bustard *Tetrax tetrax* is one of most seriously threatened by land use changes (Wolff, 2001; Wolff *et al.*, 2002; García *et al.*, 2007), disappearing from many European countries during recent decades (Schulz, 1985c; Goriup, 1994; Del Hoyo *et al.*, 1996). This Palaearctic, medium-sized steppe bird, from the Otididae family, is currently classified as ‘Near Threatened’ (Collar *et al.*, 1994) in the world and ‘Vulnerable’ in Europe (BirdLife International, 2004), including Spain (García de la Morena *et al.*, 2004a). Although Iberian little bustard populations have been regarded as sedentary or dispersive (Cramp and Simmons, 1980), many of them can actually be considered as migratory or partially migratory since they completely, or partly, disappear from their breeding grounds, performing regular medium or long distance movements and congregating in certain wintering sites (García de la Morena *et al.*, 2004b, 2006). In Madrid region (the study area), it is considered a resident species (Díaz *et al.*, 1994; García de la Morena, 2002), although it exhibits a partial migratory behaviour, as suggested by recent radiotracking data (with some birds leaving the region during the non-breeding season; own unpubl. data). During the spring (breeding season), birds do not move much, spending most of time in their territories (Schulz, 1985b; Jiguet, 2001) but, from late summer through the autumn and winter, they gather in flocks and disperse from spring areas to exploit food resources in different zones, a common behaviour in most Iberian steppe birds (Suárez *et al.*, 1997a). As found in some of these species (Morales *et al.*, 2000; Alonso *et al.*, 2001), little bustards display interannual fidelity to certain wintering sites, where they stay for a variable period of time before returning to their breeding territories (García de la Morena *et al.*, 2004b; own unpubl. data).

Habitat preferences and distribution of little bustards in spring have been extensively explored at both local (Martínez, 1994, 1998; Salamolard and Moreau, 1999; Wolff *et al.*, 2001; Morales *et al.*, 2005a, 2008a; Traba *et al.*, 2008) and regional scale (Suárez-Seoane *et al.*, 2002, 2004; Osborne and Suárez-Seoane, 2002; García *et al.*, 2007). However, few authors have focused on winter season (Leitão and Costa, 2001; Silva *et al.*, 2004; García de la Morena *et al.*, 2006, 2007), even if this knowledge is essential for understanding the species’ biological cycle, as well as in the design of adequate conservation strategies (Rappole and McDonald, 1994; Sherry and Holmes, 1996). In the Mediterranean region, as in other temperate and seasonally regulated areas, winter is a critical period for birds (Tellería *et al.*, 1988), both at individual and population levels (Wiens, 1989; Newton, 1998), since

availability in food and other resources decrease and may vary considerably in space and time. As a result, the distribution and abundance of wintering little bustards is closely dependent on the local variation of those resources (mainly provided by extensive cereal farmlands), which they must track actively (Wolff, 2001). During this limiting period, birds may therefore respond by relaxing the requirements associated to certain dimensions of their ecological niche to exploit more efficiently a larger amount of trophic resources, thus allowing the species' survival (Hutchinson, 1957) in a wider potential distribution range. As a consequence of this niche expansion, wintering populations are expected to become more heterogeneous in their environmental preferences, according to the niche variation hypothesis (Van Valen, 1965; Bolnick *et al.*, 2007), which predicts that each individual might continue to use a narrow range of resources but diverge from its conspecific competitors to minimize resource use overlap and competition. At the same time, intraspecific interactions would become less intense than interspecific relationships (Morin and Chuine, 2006), such as competition or predation (birds have to aggregate in flocks as a defense strategy against predators), in comparison with spring, when the relevance of territorialism and sexual behavior is higher. As a consequence of this shift in the importance of inter/intraspecific interactions, the relevance of certain niche dimensions (e. g. climate conditions) would be relatively higher in winter than in spring.

To approach seasonal variations in species' niche dimensions and their influence in spatial distribution, we took advantage of using the Maximum Entropy Modelling (MaxEnt; Phillips, 2005; Phillips *et al.*, 2006). This novel technique provides a general-purpose machine learning method whose performance has been evaluated as one of the best when compared to other modelling distribution methods, particularly at small sample sizes (Elith *et al.*, 2006; Hernández *et al.*, 2006; Pearce and Boyce, 2006; Pearson *et al.*, 2007). The following are among the main reasons to use it in this study: (1) it is an envelope-method specifically applied on presence-only data (the link between absences and habitat suitability may be confusing); (2) it has a good ability to fit complex functions between response and predictor variables; and (3) model selection and fitted models are not too complex, being similar in expressiveness to a GLM or GAM. As other niche-based models, MaxEnt describes suitability in ecological space, which is projected into geographical space. Therefore, areas that satisfy the conditions of the species' fundamental niche represent its potential distribution, whereas the geographical areas that it actually inhabits constitute its realized distribution (Phillips *et al.*, 2006). Nevertheless, Araújo and Guisan (2006) highlight several

difficulties of using Hutchinson's (1957) concepts of fundamental and realized niches in species distribution modelling at large scale. In this sense, it is key to clarify the difference between "niche" and "area of distribution" (Soberon, 2007), distinguishing between niches as: (1) habitat or function; (2) characterized at local (when behavior and physiology are important) or at larger spatial extents (when distributional limits matter); and (3) defined by interactive variables such as resources (i. e. "Eltonian niches"), which can mainly be measured at local scales, or defined by non-interactive variables such as abiotic conditions (i. e. "Grinnellian niches"), relevant to understand coarse-scale ecological and geographical properties of species. Both classes of niches are relevant to understand species' distribution, but the Grinnellian ones are more appropriate at lower spatial resolutions and wider extensions, at which distributions are typically defined, as it is the case of the present study. Concerning the relevant niche dimensions to be explored at those large scales, climatic preferences can be used to predict areas where species could occur, since climate is the major driving factor of species' distribution (Thuiller *et al.*, 2005), although Broennimann *et al.* (2007) showed that some climatic factors may only be indirectly related to niche shifts. Therefore, other non-climatic factors such as vegetation, soil or disturbances may become highly relevant to be included in the models (e. g. Acevedo *et al.*, 2007), as they determine species presence at finer scales.

According to this background, the main objective of this paper is to analyse how little bustard's perceive landscape fragmentation in two critical periods (spring and winter), focusing on seasonal spatial variations in environmental (habitat and climate) preferences, niche width and connectedness of the predicted distribution patterns. In particular, we are concerned with the assessment of the importance of the spatial arrangement of suitable breeding patches for the selection of wintering sites and vice versa, which may influence seasonal movements across the landscape (and therefore migratory connectivity). More specifically, we explore the following hypotheses: (1) In winter, territorial behaviour becomes less important and resource availability decreases, therefore environmental preferences will relax and ecological niche will expand. This will allow birds to exploit the scarce resources across a broader range of conditions, reducing intraspecific competition. (2) Analogously, landscape suitability and its connectedness will be lower in spring, when birds will show more restricted environmental preferences as they will look for more particular resources/conditions to establish their breeding territories under higher conspecific competition. (3) Finally, the roles played by both habitat and climate factors on the species'

distribution will change across seasons; in particular, we predict a greater importance of climate variables in determining wintering patterns. The results of this paper have important potential implications for improving the design of conservation measures addressed to protect this species by identifying key areas which ensure its connectivity across the year at a regional scale, the most pertinent for environmental and agricultural policies (Rounsevell *et al.*, 2003).

Materials and methods

Study area

Madrid region is located in Central Spain (41°10'N, 39°53'N, 4°35'W, 3°03'W) and occupies about 8000 km². It can be broadly divided into two geographical units: (1) the mountains of the Spanish Central Range, which run along the north-east to south-west limit of the region, over 900–1,000 m. a. s. l. and (2) the plains which extend over the rest of the region as part of the Spanish Southern Plateau, between 430 and 900 m. a. s. l. (Fig. 1). This unit is, in fact, formed by a mosaic of different habitats, including extensive pastures, shrubs, forests and urban areas, although extensive cereal cultivation (with interspersed olive groves and vineyards) is dominant. It also holds the highest human population densities within the region (about 5.8 million people are concentrated in Madrid city and its surroundings). In spring, little bustards are widely distributed over this second unit (Díaz *et al.*, 1994; García de la Morena *et al.*, 2001b), their presence and abundance being positively correlated with landscape heterogeneity and proportion of arable surface (Morales *et al.*, 2005a). In winter, the species principally occupies extensive cereal farms at the northeast and south of the region, but also uses other habitats, such as irrigated alfalfa (*Medicago sativa*) fields, open broom formations dominated by *Retama sphaerocarpa* and other shrublands (García de la Morena, 2002; García de la Morena *et al.*, 2007).

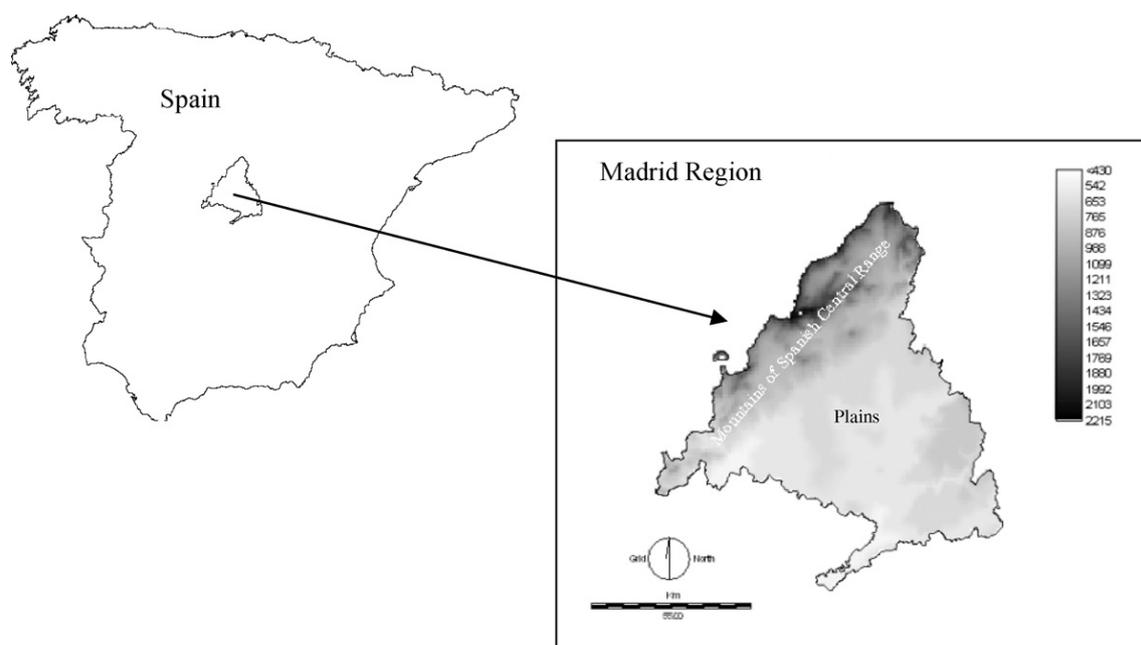


Fig. 1 – Location of the study area.

Bird data

Wintering data were obtained in early February (13th–16th) 2003 and late January (23th–26th) 2004 during surveys carried out by car over the species’ regional winter range. We used the look-see counting and mapping method (Bibby *et al.*, 2000) adapted for a large area to record the flocks (see García de la Morena *et al.*, 2007 for survey details). Spring records corresponded only to breeding adult males and were gathered from an unpublished report on species distribution and population estimates in Madrid region (García de la Morena *et al.*, 2001b). Counts were carried out from the 18th April to the 1st June of 2000, coinciding with the peak of male sexual display (Schulz, 1985b; Martínez, 1994). This survey followed the standardised census methodology recommended for breeding males by most species’ experts (García de la Morena *et al.*, 2006). For later analyses, all locations were overlapped in a grid at 1 km² to match the resolution of the predictors used for model development.

Environmental predictors

Habitat variables (topography, human disturbances and land covers) were considered as “static” or “non-variant” across the seasons during the study period (Table 1). For topographic features, a digital terrain model with a resolution of 200 m was built and then transformed into derived variables (mean altitude and topographic variability) calculated within a moving window of 1 km² (see Suárez-Seoane *et al.*, 2002 for more details). Human

disturbance variables (density of towns and roads) were obtained from vector maps at 1:200,000 (Spanish National Geographic Institute) and rasterised into grids of 200 m resolution, subsequently converted into quantitative variables at 1 km². Land cover classification was based on the official 1:50,000 habitat cartography of the Madrid Region (CAM, 1998), updated in the field in 2004. Relevant variables (percentage of irrigated lands, dry crops, pasturelands, olive trees and wastelands) were measured using the 1 km² moving window and then log-transformed to reduce collinearity caused by the unit sum constraint (Aebischer *et al.*, 1993). Operations were performed using IDRISI Kilimanjaro 14.01 (Eastman, 2003).

Table 1 – List of habitat (topography, human disturbances and land covers) and climate predictors used for modelling seasonal species distribution in Madrid region.

Code	Variable
<i>Habitat variables</i>	
<i>Topography</i>	
MDT	Mean altitude within a 5 × 5 array of 200 m pixels
TOPO10	Variation in altitude in a 5 × 5 pixel array of 200 m pixels, where altitude is measured to 10 m vertical resolution. Calculated as $TV_x = (n - 1)/(p - 1)$ where n = no. of different altitude classes in the array, p = no. of pixels in the array (i. e. 25), and x = vertical resolution
<i>Human disturbances</i>	
TOWNDENS	Proportion of 200 m pixels in a 5 × 5 array containing towns, buildings or large structures such as airfields
ROADDENS	Proportion of 200 m pixels in a 5 × 5 array containing roads
<i>Land covers</i>	
IRRIGPERC	Proportion of 200 m pixels in a 5 × 5 array containing irrigated lands
DRYPERC	Proportion of 200 m pixels in a 5 × 5 array containing dry croplands
PASTPERC	Proportion of 200 m pixels in a 5 × 5 array containing pasturelands
OLIPERC	Proportion of 200 m pixels in a 5 × 5 array containing mosaic of cereal and olive trees
WASTEPERC	Proportion of 200 m pixels in a 5 × 5 array containing wastelands (old fallows, abandoned crops and suburban areas)
<i>Climate variables</i>	
EVPs/EVPw	Mean potential evapotranspiration value (calculated from the values per each 10-day periods) for the whole of the season (spring/winter)
RADs/RADw	Mean net radiation value (radiation balance calculated from observed albedo, temperatures and cloudiness according the time of the year and the position for each 10-day period) for the whole of the season (spring/winter)
RAINWs/RAINWw	Mean rainfall value during the last winter for spring bird data, and mean value of this parameter during the current season for winter bird data

Climatic variables were considered as “non-static” or “variant” between spring and winter (Table 1). For each season, we created three time-dependent predictors related to rainfall, net radiation and potential evapotranspiration (as an indicator of soil moisture) from the European Energy and Water Balance Monitoring System EWBMS products (Rosema, 1993; Rosema *et al.*, 2001), which are derived from the METEOSAT satellite, with a frequency of 10-days and a resolution of 5 km. This dataset has been evaluated before for

modelling the distribution of little bustards in Spain by Suárez-Seoane *et al.* (2004), showing very good results. In particular, we extracted: (1) mean values of potential evapotranspiration for each season of bird data collection (spring: mid-April to beginning of June 2000; winter: beginning of October to mid-February 2002–2003 and 2003–2004); (2) idem for net radiation; (3) mean rainfall during the winter season for winter bird data; and, mean rainfall during the latest winter for spring bird data, according to Morales *et al.* (2002b), who have shown a positive link between great bustard *Otis tarda* breeding productivity and winter precipitation.

Statistical analyses

Firstly, we explored the dataset by means of a univariate analysis (Mann–Whitney U-test), which provides a general picture of the importance of each environmental variable for characterizing both the distribution and the ecological niche of little bustard in Madrid region across seasons.

Then, we ran a collection of models using the MaxEnt 2.2 method by Phillips (2005) and Phillips *et al.* (2006). The approach of MaxEnt is to find the probability distribution of maximum entropy (closest to the uniform) subject to the constraints imposed by the information available regarding the observed distribution of the species and the environmental conditions across the study area. The method assigns a probability of occurrence to each cell grid in this area. Because the sum of the probabilities must equal 1, each probability is typically extremely small, making model output difficult to interpret. We therefore present the MaxEnt output (model predictions) as cumulative probabilities, where the value of a given pixel is the sum of that pixel and all others with equal or lower probability, multiplied by 100 to give a percentage. A high value (close to 100 %) at a particular pixel indicates that it is predicted to have suitable conditions for the species. Note that using presence-only data, it is generally not possible to calculate probabilities of presence; instead, outputs are relative likelihood of presence (Pearce and Boyce, 2006). Regularization values, which reduce overfitting, were selected automatically by the program. The recommended default values were used for both the convergence threshold (10^{-5}) and maximum number of iterations (500). The selection of environmental variables was also carried out automatically, following default rules dependent on the number of presence records. The default is to include all variables, i. e. no selection.

Spatial models were built separately for each season (spring or winter) and group of predictors (Table 1): (1) habitat variables, (2) climate, and (3) all together. In each case, occurrence locations (the dependent variable) were randomly partitioned into two sub-samples: 80 % used as training data set and the remaining 20 % reserved for testing the resulting models (partitioned models). In addition, for visual interpretation, the algorithm was run on the 100 % of occurrence points (full models), taking advantage of all available data to provide the best estimates of the species' potential distribution. The performance of both full and partitioned models was evaluated by means of an adaptation to presence-only data sets of the area under the receiver operating characteristic (ROC) curve (AUC; Beck and Shultz, 1986; Zweig and Campbell, 1993; Fielding and Bell, 1997). This measure can be interpreted as the probability that a presence site will be ranked above a random background site (by default MaxEnt generate a sample of 10,000 background "pseudo-absences" uniformly at random to represent the environmental conditions in the region) (Phillips *et al.*, 2006; Phillips, 2008). A random ranking has a value of around 0.5, while a perfect ranking achieves the maximum possible AUC of 1.0. Models with an AUC value above 0.75 are considered as potentially useful (Elith *et al.*, 2006).

As we are dealing with two occurrence datasets (winter and spring) of different size, we did a preliminary analysis (i. e. randomly making the spring sample size to be equal to the winter one) to test whether this fact affected MaxEnt final models.

Continuous model outputs (cumulative probability values ranging from 0 to 100 %) can be transformed into Boolean maps of suitable–unsuitable areas through the application of different thresholds or "cut-offs" (i. e. all pixels showing values above a selected threshold are reclassified as "1" and the remaining pixels as "0"). However, as highlighted by Phillips *et al.* (2006), determining the optimal threshold still remains a little explored topic when MaxEnt is applied. In fact, no general purpose rule has yet been developed but, in general terms, it must be considered that as larger thresholds are selected, commission errors will decrease, but omission errors will increase (Fielding and Bell, 1997; Hernández *et al.*, 2006). In order to accomplish further comparative analyses, we decided to use three alternative thresholds with different degree of restriction. In particular, we selected the corresponding cumulative value for an omission error of 10 % (which maintain a high proportion of presences correctly predicted when compared with "the lowest presence threshold"; see Pearson *et al.*, 2007), 5 % and 15 % (note that omission error values range from 0 to 100 %). Results were assessed

through changes in connectedness, which was measured on the suitable patches identified on the Boolean maps by applying the different thresholds. We used three indices: (i) a patch cohesion index (COHESION), which is computed from the information contained in patch area and perimeter and increases as the patch becomes more aggregated; and, two types of contagion indices which show the frequency of adjacencies between the same patch type on the map (they will take the minimum value when the class is maximally disaggregated and the maximum when the class is maximally clumped): (ii) CLUMPY, which it is corrected from random, and (iii) PLADJ, which does not account for random effects. Analyses were executed in Fragstat 3.3 (McGarigal and Marks, 1995).

Finally, to look at the relationships between winter and spring patterns, we joint models in two different ways: (1) We explored the advantages of including the final integrated spring model (continuous values) as a predictor to explain wintering distribution and vice versa. (2) Once the use of a particular threshold was decided, we combined Boolean integrated models for both seasons into a new layer showing wintering, breeding and resident areas.

Results

In winter, a total of 78 flock locations were gathered but, when these records were overlapped on the 1-km² -resolution grid, only 53 pixels could be used as presence records for modelling. In spring, 417 records of males were collected and transformed into 211 occupied 1-km² pixels. The preliminary evaluation of the effect of the different sampling size in modelling seasonal distribution showed no significant differences (in both AUC and spatial pattern) when we randomly equalled the pool of presences for spring and winter.

Seasonal changes in environmental preferences

Exploratory univariate analyses of the input data showed seasonal differences between spring and winter (Table 2). Winter locations were significantly characterised by lower seasonal values (mean and variation) of both net radiation and evapotranspiration, indicating that, in general terms, birds tolerated a narrower range of climatic conditions than in spring. However, in this season, birds selected areas where winter rainfall remained more constant around medium values, at least for the study period. The analysis also showed that wintering, as well as spring habitats, corresponds to extensive landscapes (i. e. little bustards preferred dry croplands, as compared to, for example, irrigated lands in both seasons). However, in

winter, the birds used a higher proportion of wastelands and were found at a lower altitude than in spring, when they selected pasturelands located at a higher altitude, in the northern part of the province.

Table 2 – Comparison (means and standard deviations) between variables quantifying both spring and winter habitat for the little bustard in the study area. The table shows the significance of the Mann–Whitney U-test between two independent samples (only significant values are in bold). Note that the climate data layers differed between seasons while those for the other variables did not.

Variables	Spring (n = 211)		Winter (n = 53)		Significance U-test
	\bar{X}	S. D.	\bar{X}	S. D.	
MDT	691.78	56.83	639.4	61.83	0.000
TOPO10	0.07	0.08	0.04	0.06	0.074
TOWNDENS	0.01	0.05	0.08	0.04	0.719
ROADDENS	0.07	0.11	0.07	0.11	0.786
IRRIGPERC	0.01	0.06	0.01	0.07	0.402
YPERC	0.54	0.24	0.80	0.27	0.632
PASTPERC	0.05	0.18	0.00	0.00	0.024
OLIPERC	0.02	0.11	0.01	0.04	0.693
WASTEPC	0.01	0.05	0.07	0.19	0.002
EVPs/EVPw	28.49	1.18	5.84	0.27	0.000
RADs/RADw	51.02	1.86	10.18	0.41	0.000
RAINWs/RAINWw	8.90	0.80	17.44	1.14	0.000

In general, both spring and winter models showed a good performance and predictive capability, although some differences can be noticed (Table 3). Dealing with habitat and climate independently, the spring models had a higher performance (see AUC values of training and full models) and predictive capability (see AUC values of test sets) when explaining habitat, but showed poorer explanatory power for climate than winter models. When climate and habitat were considered together in the integrated models, the spring model still was the most explanatory and predictable for the training/test sets, but seasonal differences became less important when full models were analysed (from 0.945 to 0.940).

Table 3 – AUC-values for habitat, climate and integrated seasonal models (random AUC is 0.5). All AUC values are significant at $p < 0.001$.

	Spring	Winter
Habitat		
Training (test) sets	0.933 (0.914)	0.923 (0.871)
Full model	0.932	0.921
Climate		
Training (test) sets	0.837 (0.805)	0.848 (0.837)
Full model	0.838	0.863
Integrated models		
Training (test) sets	0.944 (0.920)	0.923 (0.871)
Full model	0.945	0.940

Table 4 shows that spring models were, in general, more complex because they explained the birds' distribution using a larger number of relevant variables (which greatly affected the models when they were dropped). In spring, the most significant variable for modelling the species' habitat preferences was the percentage of dry crops, followed by the altitude and the percentage pasturelands. For the climate model, the three climate variables included were all highly relevant for model construction, particularly net radiation. When both sets of predictors were analysed together in the integrated models, the habitat variables above mentioned remained as the most relevant (even if their contribution to the model diminished in all cases), excluding any climate factors. In winter, after the percentage of dry crops (again the main variable in the model), the amount of wasteland was the most important predictor in the habitat model, while seasonal mean rainfall and net radiation were the most relevant variables in the climate model. The integrated winter models accounted for mixed-selection criteria, based on both habitat and climate variables; while spring models were based mainly in habitat variables.

Table 4 – Contribution of each environmental variable to the gain of the models. Values represent the percentage of information dropped when each variable is omitted in each model (the highest values are in bold).

Variables	Spring			Winter		
	Habitat	Climate	All	Habitat	Climate	All
MDT	18.261		10.000	3.846		0.858
TOPO10	2.174		1.739	2.137		0.429
TOWNDENS	0.870		0.435	0.427		0.429
ROADDENS	2.609		1.739	1.709		1.288
IRRIGPERC	2.174		1.304	0.855		0.858
DRYPERC	33.043		15.217	31.624		18.455
PASTPERC	10.870		7.826	0.427		0.429
OLIPERC	5.652		3.913	0.000		0.000
WASTEPERC	2.174		1.739	7.692		5.579
EVP		19.535	0.870		0.730	0.000
RAD		32.558	1.304		31.387	2.146
RAINW		20.930	1.304		46.715	7.725

Spatial niche models and their seasonal variation

Fig. 2 presents a geographical representation of the spatial niche and its seasonal variation as predicted by MaxEnt. In winter, little bustards disappeared from higher altitude areas, such as foot-hill pastures near the mountains or the high plateau of the eastern and

southeastern rim of the region, instead occupying patches along the main river valleys (Jarama and Tagus). Moreover, the winter species distribution in the extensive cereal farmlands of the northeast (most of them included in the Special Protection Area of the Jarama and Henares valleys) was reduced, compared with spring, while it increased in the southern farmlands. According to the habitat models, predicted distribution (associated to niche dimensions) was slightly broader in winter than in spring. However, regarding climate models, conditions were better for the species all across the study area in spring and, therefore, the species was predicted to be more widespread. Boolean integrated seasonal models allowed to compute a slightly larger suitable area (associated to a wider niche) in winter (1058 km²) than in spring (926 km²) (Table 5). This table also presents the range of environmental predictors within suitable patches (removing the effect of the different sampling size on the input data) as a measure of the seasonal change in the niche width. These values again corroborated the general trend in the niche to be larger in winter than in spring. Note that birds supported similar town densities in both seasons, but could be found in areas with a higher proportion of roads in winter, when they tolerate more human disturbance. However, some land cover percentage values were small due to their reduced availability.

Table 5 – Percentiles of the environmental variables (i. e. niche dimensions) characterizing the predicted area suitable for the species obtained by applying a threshold of 10 % to the full, integrated models (the highest values are in bold).

	Spring ^a				Winter ^b			
	P25	P50	P75	Inter-quartile range (P75 – P25)	P25	P50	P75	Inter-quartile range (P75 – P25)
MDT	626	700	700	74	600	630	700	100
TOPO10	0.00	0.04	0.12	0.12	0.00	0.00	0.08	0.08
TOWNDENS	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
ROADDENS	0.00	0.00	0.16	0.16	0.00	0.00	0.20	0.20
IRRIGPERC	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
DRYPERC	0.76	0.92	1.00	0.24	0.68	0.88	1.00	0.32
PASTPERC	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
OLIPERC	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
WASTEPC	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
EVP	27.8	28.7	29.3	1.5	5.65	5.88	6.12	0.47
RAD	50.2	51.0	52.0	1.8	9.96	10.30	10.60	0.64
RAINW	8.33	8.89	9.44	1.11	16.40	17.00	18.20	1.8

^a Available surface: 926 km².

^b Available surface: 1058 km².

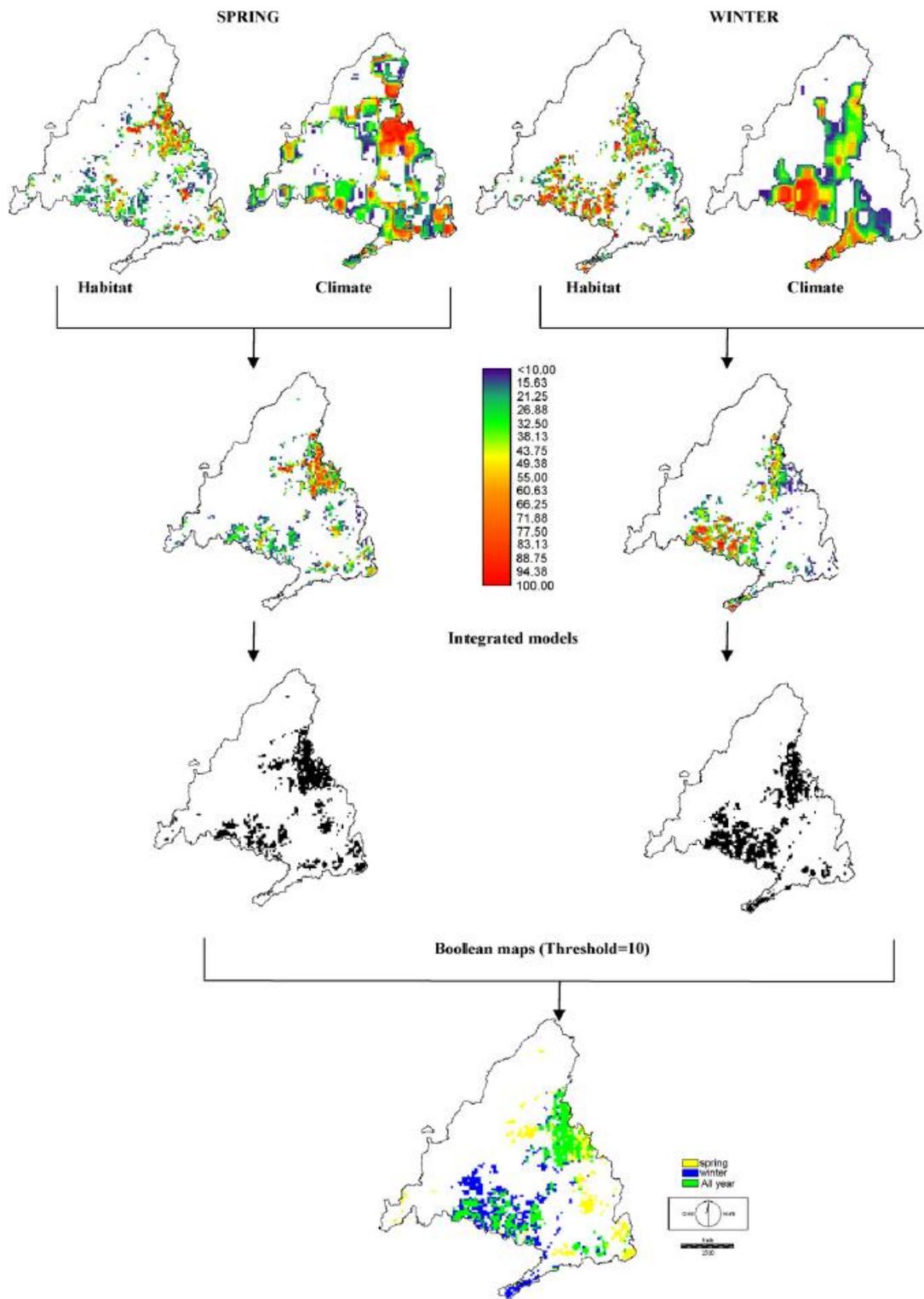


Fig. 2. The figure shows habitat, climate and integrated models for spring and winter (values are cumulated probabilities represented by means of a palette from blue to red). Next, it includes Boolean maps of suitable areas obtained by applying a particular threshold (value of cumulate probability corresponding to an omission error of 10 %) on the integrated models (palette black and white). Finally, those Boolean maps are combined to show the overlapping between winter and spring areas

Changes in landscape connectedness among suitable patches

In the integrated models (based on both habitat and climate) the analysis of connectedness at different thresholds (Fig. 3) showed that: (1) in all cases, suitable patches for the species were more connected across spatial scales in winter; (2) when the threshold was increased (becoming more restrictive), connectedness decreased, more so for spring than for winter; (3) the three indices studied varied in parallel and linear manner for both seasons across scales, with the most similar responses for CLUMPY and PLADJ (both types of contagion indices). These comparable tendencies across thresholds indicate that the results for different indices varied in a proportional way. Therefore, the choice of a particular cut-off had similar effects on different indices.

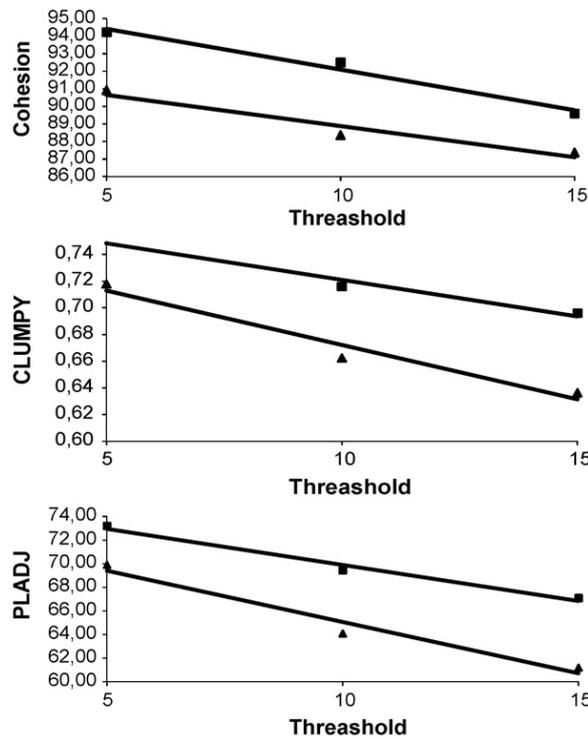


Fig. 3 – Variations in the three connectedness indices according to the three different thresholds used to create the Boolean maps. Triangles correspond to spring values and squares to winter data.

Prediction of suitable wintering areas from breeding patches

The inclusion of the spring (breeding) model as a predictor in the integrated full winter model only slightly improved its performance (AUC value increased from 0.940 to 0.948 when this variable was considered), but made spatial patterns more realistic. More relevant was the fact that the spring distribution became the second most important variable (similar to the percentage of wastelands) in this model, behind winter rainfall and surpassing the

importance of the amount of dry crops. On the other hand, the inclusion of wintering areas in the spring model also enhanced a bit its performance, although the increase was even smaller (from 0.945 to 0.950). In this case, winter distribution became a less important predictor, being ranked fourth, after dry crops, altitude and pasturelands. These results were consistent with the outcomes achieved when we repeated the models including

Discussion

Can we use MaxEnt to predict seasonal changes in little bustard distribution, environmental preferences and spatial niche width?

Although MaxEnt models do not predict the actual limits of a species' range, they can identify regions with similar environmental conditions to occurrence localities (Pearson *et al.*, 2007). Models presented here provided a good approximation to little bustard distribution in the region of study, on the basis of climatic and habitat variables associated with the species' presence during either spring or winter. This result supports MaxEnt as an efficient tool to model species' occurrence when only small data sets are available, as already highlighted by previous authors (Elith *et al.*, 2006; Hernández *et al.*, 2006). On the other hand, ecological niche theory (Hutchinson, 1957; Chase and Leibold, 2003) predicts that a species' distribution should be largely determined by its specific environmental requirements and their spatial variation (Rosenzweig, 1987). In this sense, our models based on climatic conditions can be interpreted as the little bustard's potential distribution range within the region of study, based on simultaneous variations along different axes of the species' fundamental niche (Suárez-Seoane *et al.*, 2004). Parallely, the introduction of variables measuring human disturbances (i. e. town and road densities) in the habitat models, as a means of incorporating the species behavioural response (avoidance, attraction or neutrality) to strong landscape transformations, bring such models close to be interpreted as realized spatial niche models (Hutchinson, 1957). However, biotic interactions (i. e. competition) should be fully measured to obtain more realistic results. Thus the seasonal shift in the observed niche could result either from changes in the species' fundamental niche or from changes in the realized niche, as caused by the effect of those interactions (Broennimann *et al.*, 2007). This framework may be used to assess seasonal variations in the species' habitat preferences and width niche through changes in its distribution ranges. Leaving apart the effect of biotic interactions, birds may respond to environmental stress by relaxing their requirements for habitat selection and thus widening

their spatial niche, which allows them to expand their distribution range within the geographic limits imposed by the climatic niche. This fact was particularly observed in resident areas, where little bustard's potential habitat suitability slightly increased from winter to spring, even if this difference was lower than expected, probably because the seasonal loss of environmental suitability associated to certain niche factors can be compensated by positive changes in others.

Wintering niche models were, in general terms, less explanatory, predictable and complex than the spring ones, suggesting several facts. First of all, winter distribution was controlled by a smaller number of mixed environmental factors (related to both habitat and climate) than in spring, when birds are breeding and therefore show stricter environmental preferences (mainly related to habitat). This shift can be associated to the lower suitability of winter climate conditions in high altitude areas in combination with some differences in land management, such as the presence in river valleys of more permanent cultures (e. g. irrigated legume crops) or the more frequent set-aside land (e. g. fallows, wastelands) in extensive agricultural areas (see García de la Morena, 2002; Silva *et al.*, 2004 for the species' winter habitat preferences). In this context, the high winter potential of southern farmlands and a considerable proportion of northeastern farmlands may reflect the joint effects of climate and land management. In those sectors, little bustards tend to select winter stubbles (unpubl. data), a habitat where environmental stress is reduced due to an increased biomass content (weeds and germinated unharvested cereal seeds; Suárez *et al.*, 2004). Complementarily, our results revealed that winter habitat was less predictable than spring, finding the opposite situation for climate conditions. This fact may be related, according to Brotons *et al.* (2004a), to a widening of the ecological requirements of the species, which become more generalist in winter, and therefore more difficult to predict.

On the other hand, spring models, as before mentioned, defined a narrower niche than in winter, a fact obviously related to strong biotic interactions, reproductive behavior and diet specialization. In this sense, Jiguet *et al.* (2000) explain that food availability is not critical for little bustard mating selection, as expected for species breeding in exploded leks, although Traba *et al.* (2008) conclude it is related to display site selection. Those authors also found that large carabids and, in general, large beetles played a relevant role as food resources and predictors, and the effect of species' ecological characteristics on the performance of the models (McPherson and Jetz, 2007; Tsoar *et al.*, 2007). In this context, besides the

development of new algorithms, niche modeling is still hampered by inadequate consideration of critical ecological traits of species, such as dispersal and metapopulation dynamics (Araújo and Guisan, 2006), reproductive parameters (Titeux *et al.*, 2007), biotic interactions and disturbance regime. Also a good knowledge on the ecology of the species is critical to adequately interpret models (Austin, 2002, 2007).

Can we predict suitable wintering habitat from breeding habitat patches?

The overlap between spring and winter potential distribution areas predicted by our models was high. In fact, most of the identified wintering areas coincided or showed high connectedness with spring patches. Conversely, however, there were significant breeding patches with low suitability which showed little or no connectedness with potential winter areas (foot-hill pastures, eastern rim highlands). On the other hand, we have shown that spring habitat was a much better predictor of the little bustard's wintering range than vice versa, which has clear management implications. In this sense, preserving breeding sites closer to wintering areas will ensure the conservation of a larger proportion of the total distribution range of the species. Similarly, preserving the largest possible proportion of the potential breeding range will also protect a higher proportion of the wintering range. This is a clear example of how predictive large scale modeling procedures can contribute to the optimization of land management aimed at species conservation. Moreover, we found that fragmentation was perceived differently across the seasons, i. e. suitable patches for the little bustard were more connected across the scales (different thresholds) in winter than in spring, which may have time-dependent implications for species' movement across the landscape. Therefore, we must preserve not only suitable patches, but also agricultural matrix quality (or restore it through, for example, farming extensification) to guarantee dispersion (Donald and Evans, 2006) and enhance its biological connectivity through the year. In particular, for species with seasonally variable food requirements, habitat complementarity may be required to permit movements between these patches (Henle *et al.*, 2004; Donald, 2005) and therefore migratory connectivity across time. This appears to be a useful tool for conservation and management purposes

Conclusions

The applied methodology has allowed us to model successfully little bustard seasonal distribution and environmental preferences starting from two input datasets with different

sample sizes. Analogously, we have shown how these models can be interpreted as a representation of the species spatial ecological niche at large scale, and may be used to explore niche shifts over a species' annual cycle and their probable causes. In this sense, it must be noticed that even if climate models were only partial (we may not include all the important variables), they have been highly valuable, particularly when they have been integrated with habitat data. MaxEnt models have proved its efficacy in predicting little bustard winter occurrence from known patches of breeding habitat, which has clear conservation impact in this species, since allows identification of potential winter range and its consideration in large scale management. Additionally, the different relative importance of the areas predicted for each season may help allocating conservation efforts according to the species environmental requirements over the annual cycle.

Acknowledgements

We sincerely wish to thank Andries Rosema, from the EARS (Delft, The Netherlands), for providing EWBMS Meteosat satellite data. Spring censuses were funded by Autonomous Government of Madrid through a contract with SEO-Birdlife. Winter censuses were financed by the project REN 2000-0765 from the Spanish Ministry of Education. We also are grateful to Althea Davies for her help in improving the language and Pilar García who helped in building the DTM in INDUROT (Universidad de Oviedo). María Romero provided her personal vehicle for fieldwork to Manuel B. Morales. Finally, Eladio L. García was funded by the Ministry of Education's FPU Program. The journal editor and an anonymous referee helped with their comments to improve the manuscript.

Capítulo 5 Selección de hábitat invernal a escalas locales

Este capítulo reproduce íntegramente el siguiente manuscrito:

Importancia de la estructura del hábitat y la composición específica en la formación y distribución de los bandos invernales de sisonos comunes (*Tetrax tetrax*) y gangas ibéricas (*Pterocles alchata*)

García de la Morena, E. L.; Traba, J.; Casas, F.; Viñuela, J.; Delgado, M. P.; de Juana, E. y Morales, M. B.

Introducción

La vegetación, junto a la altitud y la situación geográfica, es uno de los principales factores condicionantes de la distribución de las aves durante el periodo invernal (Fretwell, 1972; Root, 1988; Senar y Borrás, 2004; Carrascal y Palomino, 2012), particularmente en ambientes templados y estacionales como los de la región Mediterránea, donde la disponibilidad de alimento y otros recursos puede variar mucho espacial y temporalmente (Tellería *et al.*, 1988). En periodos limitantes las interacciones intra- e interespecíficas también varían con respecto a otras estaciones, como la reproductora, por ejemplo hacia una menor competencia entre coespecíficos (Morin y Chuine, 2006). Las especies pueden relajar en invierno sus requerimientos ambientales para explotar de forma más eficiente unos recursos más escasos. En el caso del sisón común (*Tetrax tetrax*) se ha demostrado que estas variaciones en los requerimientos ambientales explican cambios en su distribución estacional a una escala regional, debido a que el nicho ecológico invernal es más amplio que el primaveral (Suárez-Seoane *et al.*, 2008; véase capítulo 4).

Además, a escala local, la selección de hábitat que realizan las aves en invierno depende en gran medida de un compromiso entre la eficiencia en el aprovisionamiento y la vigilancia antipredatoria (Sih, 1980; Verdolin, 2006). La estructura de la vegetación y la selección que las especies hacen de ella, esto es, la selección de microhábitat, son indicadores adecuados para el estudio de estos compromisos al estar directamente relacionados con la disponibilidad de recursos críticos como el alimento o el refugio, o el acceso a la pareja

durante la estación reproductora (Rotenberry y Wiens, 1980; Donald y Vickery, 2000; Whittingham y Markland, 2002; Whittingham y Evans, 2004; Devereux *et al.*, 2006; Morales *et al.*, 2008a; Morales y Traba, 2009; Benítez-López *et al.*, 2014).

Las características del microhábitat que utilizan las especies dependen tanto de los recursos disponibles como de los requerimientos propios de cada una (Morales y Traba 2009; Benítez-López, 2014) e incluso de los sexos (Morales *et al.* 2008a), e influyen en ello tanto factores evolutivos como ecológicos (Urban *et al.*, 1989; Martin, 1998; Craig y Beal, 2001; McClure *et al.*, 2012). Entre los primeros están, por ejemplo, los requerimientos reproductivos o la talla corporal (Morales y Traba, 2009), mientras que entre los segundos se encuentran factores bióticos como la disponibilidad de recursos o la presencia de otros individuos de la misma u otras especies (p. e. depredación o competencia, pero también interacciones positivas con otras especies) (Delgado *et al.*, 2013). La formación de grupos mixtos, es decir, compuestos por dos o más especies, es un ejemplo de esto último. Los beneficios y las desventajas desde el punto de vista evolutivo de la formación de bandos mixtos han sido analizados con anterioridad (ver revisión en Sridhar *et al.*, 2009), aunque faltan trabajos de detalle, especialmente en aves de ambientes abiertos (ver sin embargo Martín *et al.*, 2010a; Sanza *et al.*, 2012; Delgado *et al.*, 2013). Una asunción común en ecología evolutiva es que la formación de grupos mixtos presenta las mismas ventajas adaptativas que confiere la formación de grupos monoespecíficos: i) mejora en la localización de alimento y en la eficiencia de alimentación; y ii) reducción del riesgo de depredación (Sridhar *et al.*, 2009). Además, la presencia de varias especies en grupos mixtos puede producir potenciales beneficios derivados de la coexistencia de diferentes estrategias de localización de alimento y de vigilancia antipredatoria, dependientes a su vez de las características morfológicas de las especies involucradas (Berner y Grubb, 1985; Quinn and Cresswell 2005; Jones *et al.*, 2007; Sridhar *et al.*, 2009). Por otro lado, es importante evaluar los efectos del macrohábitat, esto es, la estructura y composición del paisaje que ocupa una especie, antes de concluir sobre el papel del microhábitat en la abundancia de las poblaciones y, en última instancia, la diversidad de las comunidades (Stevens y Tello, 2009).

El presente trabajo analiza los patrones de selección de hábitat a escala de macrohábitat (entendido como selección de unos determinados usos o sustratos agrarios, presentes en el paisaje) y de microhábitat (entendido como selección de una determinada estructura de la vegetación, véase Morales *et al.*, 2008a; Morales y Traba, 2009) durante el

invierno de dos especies de aves esteparias que forman bandos tanto monoespecíficos como mixtos: el sisón común y la ganga ibérica (*Pterocles alchata*) (en lo sucesivo sisón y ganga respectivamente). Además, se evalúa el posible efecto de la intensificación agraria en los patrones de selección de hábitat, mediante el estudio de áreas de invernada ubicadas en agrosistemas tanto de secano como de regadío.

El sisón es una especie de tamaño medio (longitud: 38–45 mm; peso: 700–950 g), del orden Otidiformes, que habita estepas naturales y áreas cultivadas del Paleártico (Collar, 1996; Collar *et al.*, 2014) En la Península Ibérica se asocia a paisajes de agricultura extensiva donde los cereales alternan con barbechos y pastizales (Martínez, 1994; Salamolard y Moreau 1999; Wolff *et al.*, 2001; Morales *et al.*, 2005a y 2006a; Silva *et al.*, 2010), aunque durante el invierno puede seleccionar cultivos de regadío, principalmente de alfalfa (García de la Morena *et al.*, 2002 y 2006; Ponjoan *et al.* en Herrando *et al.*, 2011; Morales y Delgado, 2012). La ganga es también una ave de tamaño medio (longitud: 31–39 cm; peso: 207–408 g), en este caso del orden Pterocliiformes, que ocupa estepas y pseudoestepas del suroeste de Europa, el norte de África y Oriente Medio (de Juana, 1997). En la Península Ibérica se concentra fundamentalmente en pseudoestepas agrícolas con predominio de pastizales extensivos, barbechos o rastrojos de cereales de secano (de Juana, 1997); la selección de regadíos es marginal (Suárez *et al.*, 1999a; Benítez-López y García, 2012; Benítez-López *et al.*, 2014) y en principio su utilización se encuentra condicionada a la formación de bandos mixtos con sisonos (García de la Morena *et al.*, 2002).

Tanto la ganga como el sisón están sufriendo un acusado declive a lo largo de su área de distribución, debido principalmente a la intensificación de la agricultura (Martínez y Tapia, 2002; Jolivet y Bretagnolle, 2002; Morales *et al.*, 2008b y 2015; de Juana, 2009). Sin embargo, mientras que la ganga está clasificada actualmente como “De preocupación menor” en el mundo, el sisón se encuentra en la categoría de “Casi Amenazado” (BirdLife International, 2015c, d). La ganga presenta un “Estado de Conservación Desfavorable” en Europa (BirdLife International, 2015b), y se considera “Vulnerables” en España (Suárez y Herranz, 2004), al igual que el sisón a escala continental y nacional (García de la Morena *et al.*, 2004a; BirdLife, 2015a).

Las dos son especies muy gregarias, particularmente fuera de la época de cría (de Borbón *et al.*, 1999; Martín *et al.*, 2010). Durante el invierno es frecuente la formación de grupos mixtos de sisonos y gangas (Otero, 1985a; de Juana, 1997; de Borbón *et al.*, 1999;

García de la Morena *et al.*, 2002), lo que aparentemente provoca un cambio en los patrones de utilización del hábitat de la ganga (Martín *et al.*, 2010a). Se ha propuesto que los beneficios de la formación de bandos mixtos serían mayores para la ganga, que obtendría ventajas al asociarse con una especie de mayor talla y cuello más largo (Martín *et al.*, 2010a; Collar, 1996; de Juana, 1997) lo cual permitiría utilizar sustratos, como los rastrojos o las alfalfas, que de otra manera supondrían un elevado riesgo de depredación (García de la Morena *et al.*, 2002; Martín *et al.*, 2010a). No obstante, los beneficios para el sisón no están claros, más allá de que la existencia de diferencias en la dieta entre ambas especies reduciría o eliminaría los costes de competencia por explotación. De hecho, la ganga es una especie básicamente granívora (Suárez *et al.*, 1999b), mientras que el sisón es folívoro, especialmente en invierno (Jiguet, 2002). En cualquier caso, hasta ahora no se ha abordado esta cuestión analizando específicamente el microhábitat (altura de la vegetación y disponibilidad de alimento), y aunque existe algún estudio previos sobre la selección de microhábitat invernal del sisón (Silva *et al.*, 2004), es una cuestión nunca analizada en el caso la ganga.

El objetivo del presente trabajo es doble. Por un lado, evaluar la predicción de que la selección de hábitat (a cualquier escala) en bandos mixtos será diferente de la de los grupos mono-específicos, de tal forma que ambas especies obtendrán un beneficio de la coexistencia. Si el microhábitat seleccionado por ambas especies en solitario no difiere del seleccionado por los grupos mixtos, entonces esta coexistencia puede interpretarse como un proceso casual derivado de la compartición de macrohábitats (Morris, 1987). Por el contrario, si alguna de las especies difiere en su selección de hábitat al formar grupos mixtos, se podría interpretar que la asociación se produce de manera activa y que las especies modifican su patrón preferido con objeto de obtener algún beneficio. Por otro lado, al realizarse el análisis en dos hábitats claramente diferentes en cuanto al nivel de intensificación agraria (secanos y regadíos), se pretende evaluar el papel del microhábitat y de la formación de grupos mixtos en la selección de hábitat a escala de paisaje. Puesto que los procesos de selección de hábitat se producen de manera jerárquica a diferentes escalas espaciales (Johnson, 1980; Benítez-López, 2014), las perspectivas del micro y el macrohábitat pueden ayudar a entender tanto los patrones de distribución a escalas geográficas más amplias, como la composición específica de las comunidades de aves (McClure *et al.*, 2012).

Material y métodos

Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en dos localidades del centro de España: La Puebla de Montalbán (Toledo) (39°52'N, 4°1'W, 538 m s. n. m.) y Ciudad Real (38°59'N, 3°55'W, 628 s. n. m.). Ambas son áreas de cultivo que albergan importantes poblaciones de aves esteparias, como refleja su inclusión en sendos *hot spots* para las aves esteparias de España (Traba *et al.*, 2007). Son zonas fundamentalmente llanas dominadas por cultivos de cereal o de leguminosas, labrados y barbechos de corta duración (menores de un año) (Tabla 13). Sin embargo, mientras que en Ciudad Real predomina la agricultura extensiva de secano, en Toledo los cultivos intensivos de regadío son los más representativos, además de algunos olivos y almendros. Bosques de ribera y cuerpos de agua (río y graveras) son elementos igualmente presentes en el paisaje. En adelante, nos referiremos a la localidad de estudio en Toledo simplemente como “Regadío” y a la de Ciudad Real como “Secano”.

Tabla 13. Disponibilidad de sustratos agrarios por localidad y año. BAR: barbecho; BAV: barbecho viejo; CER: cereal; LAB: labrado; PAS: pastizal; VIÑ: viñedo; LEG: leguminosa (alfalfa en Regadío y veza en Secano); OTC: otros cultivos (almendros, olivos, girasol, rastrojos; remolacha -en Ciudad Real-, hortalizas y maíz -ambos solo en Toledo-); ERI: eriales; OTR: otros usos del suelo (edificaciones, graveras, infraestructuras de transporte, cuerpos de agua...).

Localidad	Año	BAR	BAV	CER	LAB	PAS	VIÑ	LEG	OTC	ERI	OTR
Regadío	2002	5,0 %	0,3 %	11,6 %	27,6 %	0,2 %	0,0 %	12,1 %	12,2 %	6,9 %	24,2 %
	2003	8,4 %	0,4 %	7,5 %	26,0 %	0,1 %	0,0 %	10,9 %	15,9 %	6,5 %	24,2 %
Secano	2002	18,9 %	1,7 %	45,6 %	17,2 %	7,7 %	4,8 %	0,2 %	3,6 %	0,0 %	0,2 %
	2003	18,0 %	1,9 %	42,7 %	17,8 %	7,6 %	4,9 %	0,2 %	4,0 %	0,0 %	2,9 %

Datos de campo

Los censos de aves, diferenciando bandos de sisón, de gangas y mixtos de ambas especies, se realizaron semanalmente durante los inviernos (diciembre a marzo) de 2002 y 2003 en ambas zonas de estudio. Para ello se recorrió en coche a baja velocidad la red de caminos y carreteras existente, que es bastante densa en las dos zonas, junto con paradas de observación, hasta cubrir la práctica total del ámbito de estudio. Las observaciones se llevaron a cabo con prismáticos (10x) y telescopios (20-60x) y se anotaron para cada observación el tamaño del bando, su composición específica y el tipo de sustrato agrario (a escala de

parcela). Las observaciones se registraron sobre mapas digitales geo-referenciados, con ortofotos y mapas de parcelas agrarias cuyos usos fueron actualizados semanalmente. Dichos mapas de parcelas sirvieron posteriormente para calcular la disponibilidad de hábitat a escala de macrohábitat, en función de las superficies relativas de cada tipo de sustrato.

Con el fin de caracterizar la estructura de microhábitat usada por los bandos, se realizó un muestro quincenal en todas las localizaciones de bandos registradas previamente (resultantes de dos censos de aves consecutivos). Adicionalmente, se muestreó el microhábitat de puntos de control aleatorio seleccionados en campos cercanos donde no había registros previos de aves, intentando obtener una muestra equilibrada para cada uno de los sustratos principales de cada zona. Si posteriormente se observó cualquier tipo de bando en uno de estos puntos de control, el mismo no fue incluido en los análisis. El número total de bandos y puntos control muestreados se presenta en la Tabla 14.

Tabla 14. Número de bandos por tipo y puntos de control muestreados.

Localidad	Año	Sisón	Mixto	Ganga	Controles
Regadío	2002	39	25	9	141
	2003	26	21	1	119
Secano	2002	10	15	4	101
	2003	19	4	4	69

En cada localización de bando y control se definieron cinco puntos de muestreo: un punto central en las coordenadas UTM de la localización del bando o aleatoria (control), y cuatro puntos adicionales situados a 10 m al N, S, E y O del punto central. En cada punto de muestreo se midieron doce variables describiendo la cobertura y estructura de la vegetación (Rotenberry y Wiens, 1980) y dos variables relacionadas con la visibilidad y el riesgo de depredación (distancia al horizonte más cercano, estimada en m visualmente a unos 30 cm del suelo; y microtopografía en tres clases: 1) llano, suelo liso; 2) ondulado, labrado ligeramente; y 3) surcos, tierra arada profundamente (

Tabla 19).

Análisis de datos

La selección de macrohábitat se analizó mediante pruebas Chi-cuadrado para probar un uso no aleatorio de los sustratos, comparando el número de localizaciones en cada clase de parcela (uso) con su disponibilidad relativa en el área de estudio (Neu *et al.*, 1974; McClean

et al., 1998; Thompson y McGarigal, 2002). Cuando se detectaron diferencias significativas, se usó la corrección de Bonferroni para calcular los intervalos de confianza que permitían indicar si un sustrato era usado más o menos de lo esperado por azar. Se estableció el nivel de significación en $\alpha = 0,05$.

Las diferencias en el tamaño de bando de cada clase fueron analizadas mediante ANOVA, empleando la prueba LSD de Fisher para realizar comparaciones *post-hoc* entre tipos de bandos (sisón, ganga y mixtos). Las diferencias entre el número de sisonos y gangas en los bandos mixtos fueron analizadas mediante pruebas-T pareadas. También se analizaron mediante ANOVA las diferencias de visibilidad (distancia al horizonte) entre tipos de observación (bandos monoespecíficos de sisón, de ganga, mixtos y puntos control aleatorios), mientras que las diferencias en la frecuencia de cada clase de microtopografía (llano, ondulado y surcos) entre grupos se evaluaron mediante una Chi-cuadrado.

Las preferencias de microhábitat fueron inicialmente evaluadas mediante un ANOVA para cada variable en el que se incluyeron el año, la localidad (Regadío y Secano) y el tipo de observación (control, bando de sisón, bando de ganga o bando mixto) como factores explicativos.

Además se realizó un análisis de componentes principales (PCA) usando las variables de estructura y cobertura de la vegetación para determinar variables independientes que reflejasen las características de microhábitat de cada clase de bando y tipo de sustrato (Anexo II). Nuevamente se utilizaron las variables transformadas. Se eligió esta aproximación fundamentalmente por dos razones: en primer lugar, las diez variables originales estaban altamente interrelacionadas, tal como mostraron los análisis de correlación de pares; en segundo lugar, los ejes resultantes del PCA pueden interpretarse más fácilmente como gradientes ecológicamente significativos en las características de microhábitat, como refugio o la disponibilidad de alimentos. Las posibles diferencias entre los tipos de bando y los tipos de sustrato en cada eje de PCA se analizaron en dos pasos. Primero se examinaron las diferencias en las características del microhábitat entre tipos de observación, controlando el efecto del año y la localidad por medio de modelos GLMM en los cuales el tipo de observación y el área de estudio (Regadío y Secano) fueron incluidos como factores fijos y el año (2002 y 2003) como factor aleatorio. A continuación se usaron pruebas *a posteriori* LSD de Fisher para encontrar diferencias significativas entre los niveles del factor tipo de observación.

Aunque los análisis se realizaron sobre las variables transformadas (transformación arc-sen para porcentajes y transformación $\log x+1$ para el número de contactos y alturas/profundidades), los resultados se presentan sobre las variables originales para facilitar la interpretación. Todos los análisis se realizaron con Statistica 8.0 (Statsoft, Inc.; 2007).

Resultados

En estos dos años, en las zonas de estudio se avistaron un total de 177 bandos, de los cuales 94 fueron monoespecíficos de sisón, 18 monoespecíficos de ganga y 65 mixtos (Tabla 14).

Tamaño y composición de los bandos

Existen diferencias significativas en el tamaño de bando entre los diferentes tipos de agrupaciones ($F = 22,48$; g. l. = 2; $p < 0,0001$), aunque éstas se pueden atribuir al mayor tamaño de los bandos mixtos (Tabla 15). En el caso de los grupos mixtos, la mayor parte de los individuos fueron sisonos ($228,37 \pm 25,54$ sisonos por $62,26 \pm 8,13$ gangas; Prueba T pareada; $t = 8,367$; g. l. = 64; $p < 0,0001$). El número de individuos de cada especie en los grupos mixtos fue superior al de los grupos monoespecíficos ($89,10 \pm 18,63$ sisonos en los bandos puros vs. $228,36 \pm 25,54$ sisonos en los bandos mixtos; ANOVA test: $F = 20,35$; g. l. = 1; $p < 0,0001$; $27,22 \pm 10,00$ gangas en los bandos puros vs. $62,26 \pm 8,13$ gangas en los bandos mixtos; ANOVA test: $F = 4,59$; g. l. = 1; $p < 0,05$).

Tabla 15. Valores medios (\pm SE) del tamaño de cada tipo de bando. Se muestran los valores F y p del ANOVA univariante realizada para comparar cada tipo de bando. * = Efectos significativos ($p < 0,05$). Los diferentes superíndices (a, b, ab...) indican las diferencias significativas observadas en las pruebas *a posteriori* LSD de Fisher, solo para aquellas variables que mostraron diferencias significativas en la prueba ANOVA. Número de muestras: Sisón, N = 94; ganga, N = 18; Bandos mixtos, N = 65.

Variable	Sisón	Mixto	Ganga	F	p
Número de aves	$89,10 \pm 18,63^a$	$292,17 \pm 32,45^b$	$27,22 \pm 10,00^a$	22,4816	$< 0,0001^*$

Selección de macrohábitat

Al analizar los patrones de uso de hábitat a escala de parcela no se observan variaciones interanuales en ninguno de los tipos de bando considerados para cada zona de estudio (Tabla 16). Sin embargo, mientras que el patrón de selección de sisonos comunes y bandos mixtos difiere significativamente entre las zonas de regadío, con un predominio de uso

de leguminosas (alfalfas), y de secano, con un mayor uso de los barbechos, en el caso de los bandos de gangas no se observa diferencia entre zonas (Tabla 17).

Tabla 16. Análisis de frecuencias de uso a escala de parcela entre años (2002 vs 2003), según tipos de bando y localidades.

Tipo de bando	Clase	X ²	$\frac{g \cdot l}{l}$	p
Sisón	Secano	6,03	3	0,110
	Regadío	4,87	3	0,181
Mixto	Secano	1,86	3	0,602
	Regadío	3,11	3	0,375
Ganga	Secano	0,00	2	1,000
	Regadío	0,74	1	0,389

Tabla 17. Análisis de frecuencias de uso a escala de parcela entre localidades (secano vs regadío), según tipos de bando y años. * = Efectos significativos (p < 0,05).

Tipo de bando	Clase	X ²	$\frac{g \cdot l}{l}$	p
Sisón	2002	24,37	4	0,000*
	2003	32,81	4	0,000*
Mixto	2002	30,33	4	0,000*
	2003	21,28	3	0,000*
Ganga	2002	6,29	3	0,098
	2003	0,83	2	0,659

Este patrón de uso se mantiene a grandes rasgos al analizar la selección de macrohábitat teniendo en cuenta la disponibilidad de usos de cada zona y año (Tabla 18; Figura 29). La selección de sustratos es más marcada y constante en la zona de regadío, donde las leguminosas (alfalfas) son seleccionadas positivamente por los bandos de sisones y mixtos (2002 y 2003); los labrados se usan menos de lo esperado por estos mismos grupos (sisones: 2002; mixtos: 2003 y 2003); y los barbechos se seleccionan positivamente por los bandos de gangas (2002). Por otro lado, en la zona de secanos, donde las leguminosas (vezas) están mucho menos representadas, los sisones y los bandos mixtos seleccionaron positivamente los barbechos (sisones en 2002; bandos mixtos en 2002 y 2003) y negativamente los cereales (sisones en 2002; mixtos en 2003). Las gangas muestran un patrón de uso similar a los bandos con sisones, y además aparecen en los pastizales, aunque la selección no es significativa.

A nivel interespecífico las diferencias observadas en la selección macrohábitat entre bandos de sisón y bandos mixtos son escasas y menores que las existentes entre éstos y los bandos de gangas. Los bandos de sisones usan hasta cuatro tipos de sustratos diferentes tanto en el seco (barbechos, barbechos viejos, cereales y viñedos) como en el regadío (barbechos, cereales, labrados y leguminosas); al igual que los bandos mixtos en seco (barbecho, barbecho viejo, cereal y labrado) y en regadío (barbecho, cereal, labrado y leguminosa). Los bandos de ganga, en cambio, solo aparecen en tres sustratos en la zona de seco (barbecho, cereal y pastizal) y en dos en los regadíos (barbecho y leguminosa). Solo hay uso exclusivo de algunos sustratos por parte de los diferentes tipos de bandos en la zona de seco, concretamente pastizales por las gangas, (2002 y 2003), viñedos por los sisones (2003) y labrados por los bandos mixtos (2003). Por lo tanto, cuando las gangas forman bandos mixtos con los sisones utilizan más tipos de sustratos más que cuando están solas, concretamente cereales y labrados en la zona de regadío y barbechos viejos y labrados en la zona de seco (Figura 1).

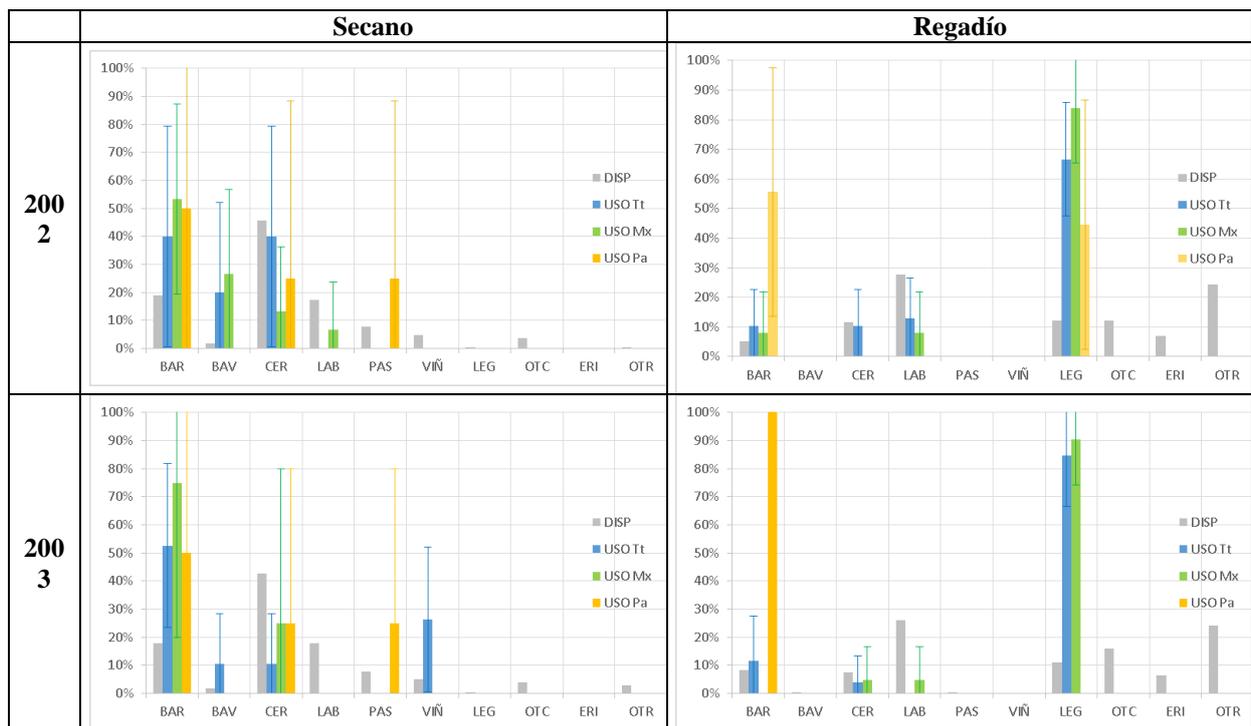


Figura 29. Disponibilidad y porcentaje de uso (con intervalo de confianza al 95 %) de cada tipo de bando (Tt: sisón; Mx: mixto; Pa: ganga). * = Diferencias significativas ($p < 0,05$) entre uso y disponibilidad.

Tabla 18. Análisis de selección de macrohábitat por localidad, año y tipo de bando. * = Efectos significativos ($p < 0,05$).

Localidad	Año	Tipo de bando	X ²	g. l.	p
Secano	2002	Sisón	25,039	8	0,002*
		Mixto	70,058	8	0,000*
		Ganga	5,074	8	0,750
	2003	Sisón	48,635	8	0,000*
		Mixto	9,117	8	0,333
		Ganga	5,427	8	0,711
Regadío	2002	Sisón	118,869	8	0,000*
		Mixto	125,131	8	0,000*
		Ganga	61,260	8	0,000*
	2003	Sisón	148,771	8	0,000*
		Mixto	136,926	8	0,000*
		Ganga	10,924	8	0,206

Selección de microhábitat

Las pruebas de ANOVA realizadas para detectar diferencias en las variables de microhábitat entre tipos de observación muestran un patrón consistente (Anexo I). Solo dos variables, coberturas de matorral y de piedras, presentan diferencias significativas entre años ($F = 12,788$; $p < 0,001$; $F = 14,478$; $p < 0,001$, respectivamente). Las localidades mostraron diferencias significativas en bastantes de las variables analizadas (8 de 14 variables), al igual que el tipo de observación (7 de 14). En relación con las interacciones entre factores, la más importante fue “localidad x tipo de observación”, siendo significativa para 6 de las 14 variables; el resto de interacciones solo tuvieron una variable significativa en cada caso (Anexo I).

En lo relativo a las diferencias entre tipos de observación (

Tabla 19), en general los grupos de sisonos muestran preferencia por zonas con mayor cobertura de cultivos, mayor cobertura de detritus (restos vegetales y materia seca acumulada en la superficie del suelo) y menor superficie de suelo desnudo, y arrojan más contactos a alturas bajas (0–5 cm y 5–10 cm) que lo disponible. Los grupos mixtos, por su parte, muestran un patrón de selección prácticamente idéntico al de los grupos monoespecíficos de sisonos. Los grupos de gangas, sin embargo, no muestran selección de microhábitat a excepción de la cobertura de piedras, para la que hay preferencia por puntos más pedregosos. En lo relativo a la distancia al horizonte, sisonos y grupos mixtos se ubicaron en puntos con mayor visibilidad.

En relación con la microtopografía del terreno, también se observan diferencias entre los diferentes tipos de bandos y los puntos control (

Tabla 20; Pearson Chi-cuadrado = 23,972; g. l. = 6; $p < 0,001$). Los bandos de sisones y los mixtos ocupan preferentemente terrenos llanos frente a los ondulados o con surcos (Pearson Chi-cuadrado: 9,165, g. l. = 2, $p < 0,05$; Pearson Chi-cuadrado = 14,999; g. l. = 2, $p < 0,001$; respectivamente), mientras que las gangas usan los tipos de microtopografía en función de su disponibilidad (Pearson Chi-cuadrado = 2,340; g. l. = 2; $p = 0,310$).

Los dos primeros ejes del análisis de componentes principales (PCA) recogen el 72,31 % de la % de la varianza de las variables de microhábitat (sin considerar la distancia al horizonte ni la microtopografía;

Tabla 21; Figura 30). En el eje 1 las variables que más peso tienen son, por un lado, la cobertura de suelo desnudo y, en el otro extremo, la altura máxima de la vegetación. Con el mismo signo que esta última aparecen la cobertura de cultivos y las distintas variables de contactos con la vegetación. Por lo tanto, este primer eje puede interpretarse como un factor representativo de la disponibilidad de refugio-visibilidad. Por su parte, las variables que mayor importancia presentan el eje 2 son, por un lado, la cobertura de cultivos y, en el otro sentido, la cobertura de arvenses, profundidad de detritus y cobertura de estos mismos. Este eje puede interpretarse como un gradiente de diversidad de recursos tróficos, teniendo en cuenta que las arvenses y la cantidad de detritus se relacionan fundamentalmente con barbechos y barbechos viejos, donde la diversidad florística y, consecuentemente, la disponibilidad de materia verde, semillas y otros recursos (como insectos), es mayor que en el caso de los cultivos. Por otro lado, el análisis de la variación de dichos ejes entre los diferentes tipos de sustrato, la localidad y el año también apoya esta interpretación ecológica de los ejes del PCA (Anexo II).

Tabla 19. Valores medios (\pm SE) de las variables de microhábitat calculadas en cada localización de tipo de observación. Se muestran los valores F y p del ANOVA factorial realizada para comparar cada tipo de observación. Los diferentes superíndices (a, b, ab...) indican las diferencias significativas observadas en las pruebas a posteriori LSD de Fisher, solo para aquellas variables que mostraron diferencias significativas en la prueba ANOVA. Número de muestras: Control, N = 430; sisón, N = 94; ganga, N = 18; Bandos mixtos, N = 65.

Variables	Control	Sisón	Mixtos	Ganga	F	p
Cobertura de matorral ¹	1,39+0,2	0,97+0,44	1,65+0,5	1,17+0,75	0,258	0,855
Cobertura de cultivo¹	17,82+1,34^a	26,41+2,66^b	32,82+3,38^b	19,1+7,42^{ab}	3,276	0,021
Cobertura de arvenses ¹	18,64+1,16	22,51+2,01	21,87+2,75	18,02+5,38	0,116	0,951
Cobertura de vegetación seca ¹	2,96+0,33	3,39+0,6	3,01+0,58	2,14+0,81	0,844	0,470
Cobertura de detritus¹	9,18+0,63^a	13,42+1,28^b	14,54+1,84^b	6,75+2,14^{ab}	8,817	0,000
Cobertura de suelo desnudo¹	42,44+1,53^a	26,68+2,59^b	19,67+2,57^b	35,25+6,15^{ab}	9,939	0,000
Cobertura de rocas¹	7,24+0,51^a	6,75+1,27^a	6,24+0,96^a	17,73+4,49^b	4,928	0,002
Nº contactos a 0-5cm²	1,06+0,05^a	1,46+0,12^b	1,61+0,12^b	1,06+0,17^{ab}	4,612	0,003
Nº contactos a 5-10cm²	0,49+0,04^a	0,75+0,1^b	1,05+0,13^c	0,49+0,2^{ab}	3,658	0,012
Nº contactos a 10-30cm ²	0,41+0,05 ^a	0,64+0,13 ^{ab}	1,03+0,22 ^b	0,58+0,34 ^{ab}	1,777	0,150
Nº contactos a >30cm ²	0,17+0,05	0,08+0,03	0,07+0,04	0,21+0,14	0,320	0,811
Altura máxima	16,82+0,79 ^a	17,34+1,27 ^b	19,21+1,29 ^b	21,99+3,53 ^{ab}	0,788	0,501
Profundidad de detritus ³	0,82+0,04	0,78+0,08	0,82+0,11	0,63+0,19	1,075	0,359
Distancia al horizonte⁴	131,04+5,66^a	187,69+13,57^b	209,62+18,41^b	149,17+29,38^{ab}	8,604	0,000

¹ Porcentaje de superficie dentro de un cuadrado de 1 x 1 m

² Número de contactos con la vegetación sobre una varilla de 0,5 cm de diámetro

³ En cm, medios con una regla.

⁴ En m, estimados visualmente

Tabla 20. Porcentajes de los diferentes tipos de microtopografía en las localizaciones de los puntos control y los diferentes tipos de bandos.

	Llano	Ondulado	Surcos	Total
Control	65,2 %	20,2 %	14,6 %	69,9 %
Sisión	81,1 %	13,3 %	5,6 %	15,8 %
Mixto	88,9 %	3,2 %	7,9 %	11,1 %
Ganga	77,8 %	5,6 %	16,7 %	3,2 %
Total	70,8 %	16,7 %	12,5 %	100,0 %

Tabla 21. Peso de cada variable de microhábitat en los dos primeros ejes del PCA. Se indica el porcentaje de varianza total explicado por cada eje así como sus *eigenvalues*.

Variable	Eje 1	Eje 2
Cobertura de matorral	-0,005	0,012
Cobertura de cultivo	-0,190	-0,253
Cobertura de vegetación verde	-0,107	0,168
Cobertura de vegetación seca	-0,012	0,027
Cobertura de detritus	-0,007	0,060
Cobertura de suelo desnudo	0,352	-0,088
Cobertura de rocas	0,013	0,026
Nº contactos a 0-5cm	-0,140	0,028
Nº contactos a 5-10cm	-0,124	-0,091
Nº contactos a 10-30cm	-0,128	-0,113
Nº contactos a >30cm	-0,037	-0,043
Altura máxima	-0,420	0,057
Profundidad de detritus	0,019	0,094
% varianza total	53,563	18,750
Eigenvalue	0,402	0,141

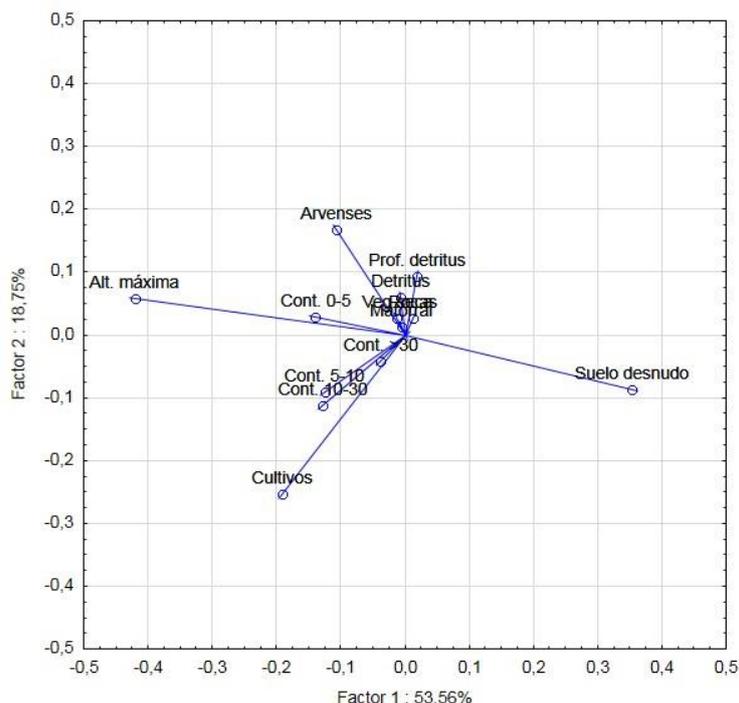


Figura 30. Proyección de las variables de microhábitat sobre los ejes definidos por factores del PCA. Se indica el porcentaje de varianza explicada por cada eje.

Los resultados del modelo GLM que analiza la variación de dichos ejes entre los diferentes tipos de observación, la localidad y el año solo muestran diferencias significativas para el tipo de observación en el eje 1 (Tabla 22). En este caso, las diferencias son atribuibles a que los bandos de sisón y mixtos presentan una posición en el factor 1 significativamente más negativa que los puntos control (prueba Fisher LSD $p < 0,001$ en ambos casos), es decir, que seleccionarían una estructura de microhábitat con mayor cobertura, densidad y altura de la vegetación, y por lo tanto, mayor protección y refugio. Por su parte, los bandos de gangas no muestran diferencias significativas con los controles ni con los bandos de sisones o mixtos.

Tabla 22. Resultados del modelo GLM realizado para comparar los factores resultantes del PCA entre cada tipo de bando y los puntos de control, localidad y año. Se muestran los valores F y p para cada tipo de variable e interacción. * = Efectos significativos ($p < 0,05$). Número de muestras: Control, N = 430; Sisón, N = 94; ganga, N = 18; Bandos mixtos, N = 65.

		Intercepto	Año	Localidad	Tipo de bando*	Año x localidad	Año x Tipo Bando	Localidad x Tipo Bando	Año x localidad x Tipo Bando
	g. l.	1	1	1	3	1	3	3	3
Factor 1	F	97,209	0,228	7,485	10,791	0,034	2,009	4,809	0,330
	p	0,064	0,729	0,223	0,041*	0,854	0,291	0,115	0,804
Factor 2	F	0,560	2,672	13,456	0,485	2,503	0,620	0,061	0,951
	p	0,591	0,375	0,169	0,716	0,130	0,648	0,977	0,415

Discusión

Los resultados muestran diferencias en la selección de hábitat de sisonos comunes y gangas, así como una similitud entre el patrón seleccionado por los grupos mixtos de ambas especies y los grupos monoespecíficos de sisonos. Esto es así tanto a escala de macrohábitat como a escala de microhábitat, a pesar de las notables diferencias de selección de macrohábitat que se observan para cada grupo según la tipología de los cultivos disponibles en cada zona (regadío vs secano). A escala de microhábitat no se aprecian diferencias entre localidades para ningún tipo de bando. En este sentido, los resultados indican que la selección de las parcelas (macrohábitat) que realizan los sisonos, ya sea de forma monoespecífica o en bandos mixtos, está determinada fundamentalmente a escala de microhábitat, en función de la estructura de la vegetación. En cambio, los bandos monoespecíficos de ganga no muestran un patrón definido de selección de microhábitat (aunque puedan realizar un uso diferencial de ciertos sustratos). Esto parece apoyar la predicción de que la agregación en bandos mixtos favorece principalmente a las gangas, que modifican de forma clara su patrón de selección de microhábitat, mientras que los sisonos no lo hacen. Y esta selección de microhábitat permite a las gangas explotar un mayor número de sustratos a escala de macrohábitat, incluyendo cultivos intensivos como los de las zonas de regadío.

Si bien es posible que las especies obtengan beneficios de la agregación en bandos multiespecíficos relacionados con aspectos no contemplados en este trabajo, como una mayor eficiencia en la vigilancia antipredatoria debida al incremento en el número de individuos, nuestros resultados no respaldan la existencia de beneficios tróficos directos mutuos, y apuntan a una relación interespecífica neutra para el sisón (comensalismo), dado que las diferencias de dieta entre las especies sugieren una escasa competencia por explotación. En este sentido, los sisonos son más exigentes con respecto a los sustratos que pueden ofrecer una mayor cantidad de alimento (materia verde), seleccionando activamente las alfalfas en regadío y los barbechos en secano. Las gangas, en cambio, parece que podrían encontrar alimento (semillas) en una mayor diversidad de sustratos.

Los bandos de sisonos (monoespecíficos o mixtos) mostraron un patrón invernal de selección de microhábitat muy claro, escogiendo aquellas localizaciones en las que predominaba la disponibilidad de refugio ante depredadores aéreos (mayor altura máxima y

contactos con la vegetación a diferentes alturas), además de una buena visibilidad (distancia al horizonte). En este sentido, Silva *et al.* (2004) también señalan una preferencia de los bandos invernales de sisón por posiciones topográficas elevadas, por su mayor visibilidad. Y este tipo de estructura la encontrarían en sustratos diferentes según los tipos de cultivos disponibles, fundamentalmente alfalfas en los regadíos de Toledo (inexistentes en Ciudad Real) y barbechos en los secanos de Ciudad Real (sustrato minoritario en Toledo). En ambos casos, estos sustratos también presentan una alta disponibilidad de alimento verde, de gran interés para los sisones (Silva *et al.*, 2007; Faria y Silva, 2010). Es decir, en el factor 1 también podría contemplarse un cierto efecto de la disponibilidad de alimento (fundamentalmente verde, proporcionado por los cultivos leguminosas en regadío y, más en general, por las arvenses que suelen aparecer en barbechos, barbechos viejos y pastizales). El carácter herbívoro de la especie es aún más marcado fuera de la temporada reproductiva (Jiguet, 2002), cuando además prefiere vegetación más densa y áreas con buena visibilidad, que le ofrezca, además, refugio (Wolff *et al.*, 2001; Silva *et al.*, 2004). En primavera también suele preferir ambientes con mayor cobertura de vegetación natural (barbechos y barbechos viejos, Salamolard y Moreau, 1999; Wolff *et al.*, 2001; Morales *et al.*, 2005a; Delgado *et al.*, 2010; Morales *et al.*, 2012). El sisón ha sido descrito como especie que prefiere el secano al regadío en época reproductora (Brotons *et al.*, 2004a), aunque durante el periodo invernal también puede tener una marcada predilección por cultivos de regadío como la alfalfa (García de la Morena *et al.*, 2002; García de la Morena *et al.*, 2006; Herrando *et al.*, 2011). Nuestros resultados demuestran que la alfalfa, además de ser un recurso trófico de gran interés para la especie, ofrece unas condiciones de microhábitat adecuadas en términos de refugio y protección, equivalentes a las de los barbechos y pastizales de las zonas de secano. También cabe señalar que el mayor peso de las variables de microhábitat respecto al macrohábitat en la selección de hábitat realizada por los sisones en invierno contrasta con los resultados obtenidos por Faria y Silva (2010) en otoño, que observaron que el factor más determinante para su presencia era la disponibilidad de rastrojos. Esta diferencia puede deberse a que en esa época del año, al comienzo del año agrológico, muchos de los barbechos y rastrojos son labrados para la siembra por lo que la disponibilidad de estos sustratos que suelen ser preferidos por los sisones (Leitão y Costa, 2001; Silva *et al.*, 2004) se reduce notablemente (Faria y Silva, 2010) y, por lo tanto, aumenta su selección. Sin embargo, en invierno muchos rastrojos y labrados han desarrollado una cierta cobertura de arvenses o rebrote de cultivos, además de las propias siembras que ya han emergido, por lo que la disponibilidad de alimento

aumenta y está disponible en una mayor diversidad de sustratos. La importancia del microhábitat en la selección de hábitat invernal de aves también se ha observado en otros estudios (McClure *et al.*, 2012).

En el caso de la ganga, el uso de regadíos es marginal (Benítez-López y García, 2012), salvo en los citados casos de bandos mixtos con sisonos. Nuestros resultados no arrojan diferencias entre localidades de secano o regadío, lo que apunta a que el proceso de selección de una determinada estructura de la vegetación es más importante que el que opera a escalas superiores, donde sí se han observado diferencias (García de la Morena *et al.*, 2002; Martín *et al.*, 2010b; ver también Morales *et al.*, 2008a). Los grupos monoespecíficos de gangas, por su parte, solo mostraron una cierta selección por los barbechos y un uso mayoritario de los pastizales a escala de macrohábitat, pero no una selección activa a escala de microhábitat. Estudios a escalas medias y grandes han mencionado la preferencia de las gangas por los rastrojos, especialmente durante el invierno (Martín *et al.*, 2010b), lo cual coincide en gran medida los resultados del presente trabajos pues nosotros consideramos a los rastrojos como un tipo de barbecho en el que es frecuente el desarrollo de vegetación verde (plantas arvenses o rebrote del cultivo) a medida que avanza el invierno (en ausencia de tratamiento con herbicidas). Se ha observado en trabajos previos que la distribución de las gangas se explica fundamentalmente por el efecto de los usos del suelo disponibles, pero con ciertas sinergias entre otras escalas especiales (Martín *et al.*, 2014), incluyendo el microhábitat, donde durante la primavera las gangas seleccionan labrados con mayor cobertura de vegetación verde y barbechos con baja altura y cobertura de vegetación seca, pero con elevada cobertura de piedras (Benítez-López, 2014). Esto concuerda con lo observado en el presente estudio, especialmente si tenemos en cuenta que la ausencia de bandos monoespecíficos de gangas en labrados, un tanto sorprendente, podría deberse a que nosotros hemos considerado labrados a las parcelas sin apenas vegetación arvense, y no a los labrados con mucho rebrote y cobertura de vegetación herbácea (como los que señala Benítez-López, 2014) que consideramos barbechos. Aunque nuestros resultados no muestran un patrón claro de selección a escala de microhábitat, este resultado puede ser debido, al menos parcialmente, al bajo número de grupos monoespecíficos de gangas encontrados, especialmente en Toledo. De hecho, que la gran mayoría de las gangas observadas en Toledo estuviera en grupos mixtos sugiere que la presencia de esta especie en los regadíos pueda estar determinada por la presencia de sisonos: la asociación en bandos mixtos las permitiría explotar sustratos como la alfalfa, cuya cobertura y altura media quedan fuera de su rango de selección de hábitat.

Estudios previos han descrito la partición que realizan especies de aves de ambientes agrícolas en función de la altura de la vegetación. En particular, los granívoros de pequeña talla prefieren localizaciones con vegetación de menor altura, donde se equilibra el compromiso entre la detectabilidad frente a los depredadores y la accesibilidad al alimento (Butler *et al.*, 2005a). La altura de la vegetación determina la percepción del riesgo de depredación para aves pequeñas (Whittingham *et al.*, 2004; Butler *et al.*, 2005a; Devereux *et al.*, 2006), a diferencia de la sensación de refugio que puede ofrecer a otras más grandes (Morales *et al.*, 2008a). De hecho, en especies como la alondra *Alauda arvensis*, la perdiz roja *Alectoris rufa* o la propia ganga, la estrategia antipredatoria reside en la ocultación y la coloración críptica, levantando el vuelo en el último momento, especialmente si se trata de depredadores aéreos (Donald, 2004; Butler *et al.*, 2005a). Por tanto, la menor talla corporal de la ganga la obligaría a utilizar microhábitats menos complejos estructuralmente para garantizar la detección de depredadores terrestres. Por su parte, el sison selecciona estructuras de la vegetación que le ofrecen protección frente a depredadores aéreos, a la vez que su mayor talla corporal les permitiría incrementar la detección y evitación de depredadores terrestres. La significación de la variable distancia al horizonte para los bandos con sisones también señala la importancia del factor antipredatorio en la selección del hábitat.

Nuestros resultados sugieren por tanto que la inclusión en un grupo mixto puede permitir a la ganga beneficiarse de la presencia de sisones, los cuales le facilitarían el acceso a sustratos que, debido a su estructura de la vegetación de otra manera no serían utilizados y que *a priori* presentan para ella un mayor riesgo de depredación (Martín *et al.*, 2010a). Por otro lado, estudios previos han señalado que la incorporación en un grupo mixto incrementa las tasas de ingesta de alimento generales respecto a los grupos monoespecíficos (Pulliam, 1973; Berner y Grubb, 1985), lo que beneficia especialmente a aquellas especies con requerimientos más estrictos. La presencia de las gangas en los grupos mixtos no resultó anecdótica, sino que siempre hubo más individuos en estos que en los bandos monoespecíficos, llegando a representar un porcentaje elevado (21,4 %) del total de individuos. Esto, unido al hecho de que el número de individuos totales en los grupos mixtos fuera mayor que en los grupos monoespecíficos por separado (ver también Martín *et al.*, 2010a), podría reflejar ventajas adaptativas como resultado de la existencia de un mayor tamaño de bando, que se derivan principalmente de la detección temprana de depredadores debido a un incremento de los movimientos de escaneo (Pulliam, 1973; Jones *et al.*, 2007), a las diferentes capacidades sensoriales de las especies que forman los bandos (Morse, 1977) y

a la emisión de llamadas de alarma (Siegfried y Underhill, 1975; Quinn y Cresswell 2005). Además, el tamaño de bando puede aumentar el efecto dilución (Terborgh, 1990), promover el efecto de la “manada egoísta” (*selfish-herd effect*; Hamilton, 1971) y la confusión del depredador (Quinn y Cresswell, 2005). Esto parece igualmente reforzar la idea de un beneficio obtenido por las gangas (ver también Martín *et al.*, 2010a). Sin embargo, estos aparentes beneficios para la ganga deben de ser tomados con precaución ya que, por un lado, para algunas especies de aves granívoras el alimento es más accesible y mejoran la eficiencia de alimentación y vigilancia en sustratos con alta cobertura de suelo desnudo (Whittingham y Marklan, 2002; Whittingham *et al.*, 2004), a menos que la abundancia de semillas en el suelo sea entre dos y cuatro veces superior en las zonas con mayor cobertura vegetal (Butler *et al.*, 2005b). Y, por otro lado, microhábitats con vegetación alta o densa dificultan la movilidad, especialmente en aves que pasan mucho tiempo en tierra (Whittingham y Evans, 2004). También cabe mencionar que si bien la existencia de una mayor eficiencia en la vigilancia antidepredadores de los grupos mixtos debería suponer un incremento en la ratio de ingesta frente a vigilancia (Pulliam, 1973), el aumento de la distancia de despegue que se deriva de un mayor tamaño de grupo (Martín *et al.*, 2010a) podría resultar contraproducente a la hora de garantizar esa tasa de ingesta en áreas con alta frecuencia de perturbaciones (Quinn y Cresswell 2005), como lo son las zonas agrícolas objeto del presente estudio.

Frente a la ventaja que puede suponer para las gangas la inclusión en un grupo mixto, el beneficio para los sisonos es menos evidente (ver también Martín *et al.*, 2010a). Que la selección de microhábitat de los sisonos no difiera de la de los grupos mixtos parece indicar que la agregación con gangas no genera beneficios añadidos, al menos desde el punto de vista de la explotación de recursos tróficos o espaciales. Estudios previos han descrito este tipo de relaciones no equilibradas en grupos mixtos, en las que sólo una de las especies se beneficia claramente de la agregación, mientras que el efecto sobre la otra puede ser neutro o incluso negativo (Pomara *et al.*, 2003; Sridhar *et al.*, 2009). En este sentido, los sisonos se comportarían como especie *leader* (sensu Sridhar *et al.*, 2009), a la que se vinculan aquellas otras especies (*followers*) que obtienen una ventaja evidente de la agregación (ver también Delgado *et al.*, 2013). Así, aunque el sisón podría estar obteniendo igualmente las ventajas adaptativas resultado de un mayor tamaño de bando relacionadas con la disminución del riesgo de depredación mencionadas anteriormente, las ventajas serían claramente superiores para la ganga, una especie *follower*.

En definitiva, nuestros resultados muestran que la selección de microhábitat de los grupos monoespecíficos de sisón difiere poco de la que hacen los grupos mixtos con gangas mientras que las gangas cambian la selección de microhábitat cuando están en grupos mixtos con sisones, lo que podría deberse a la obtención de beneficios de la agregación probablemente derivados de mejoras en la eficiencia de la vigilancia y, en consecuencia, en las tasas de aprovisionamiento. En este sentido, la asociación entre estas dos especies sería de tipo comensalismo, positivo para la ganga y neutro para el sisón, aunque son necesarios experimentos concretos que incluyan medición de beneficios energéticos y comportamentales en las dos especies para poder precisar el tipo de relación existente entre ambas. Desde el punto de vista evolutivo, el orden de las avutardas (Otidiformes) a la que pertenecen los sisones comunes se ha originado y diversificado en ambientes fundamentalmente herbáceos (Collar, 1996), mientras que el orden de las gangas (Pterocliiformes) es más característico de ambientes áridos, desérticos o subdesérticos, aunque haya llegado a ocupar diversos ambientes (incluyendo estepas herbáceas, de matorral y cultivos) (de Juana, 1997). En este sentido, los resultados del presente estudio concuerdan con el carácter de especialista del sisón en estas pseudo-estepas herbáceas (Suárez *et al.*, 1992), que hace que sea mucho más selectivo respecto a la estructura de la vegetación que la ganga, la cual tendría un perfil más generalista.

Por último, desde el punto de vista del manejo del hábitat para la conservación de estas especies, el presente estudio pone de manifiesto dos cuestiones de especial interés. Por un lado destaca la importancia que tiene la estructura de la vegetación (microhábitat) en la selección de hábitat a escala de paisaje, independientemente del tipo de sustrato e incluso del sistema de cultivo (secano vs regadío). La principal amenaza para las aves esteparias paleárticas es la intensificación agrícola (Donald *et al.*, 2001; Donald y Gregory, 2002; Santos y Suárez, 2004; Green *et al.*, 2005; Guerrero *et al.*, 2012), la cual se manifiesta a diferentes escalas espaciales (Morales *et al.*, 2013), pero sobre diversos factores, entre otros la reducción de las superficies de barbechos y leguminosas, o la transformación de tierras de secano a regadíos (Suárez *et al.*, 1997a). No obstante, cada vez se está prestando una mayor atención mejorar el papel de los regadíos en la conservación de la biodiversidad (De Frutos *et al.*, 2015). En este sentido, queda claro el importante papel que desempeñan las alfalfas en regadío, probablemente como sustrato alternativo a los cada vez más escasos barbechos, lo que hace que sisones y gangas busquen refugio en ellas tanto fuera del periodo reproductor (García de la Morena *et al.*, 2006 y 2015) como incluso durante la época de cría (Mañosa *et*

al., 2015), utilizándolas durante gran parte del ciclo anual. Por lo tanto, es recomendable que en las zonas de regadío ya existentes se mantengan una serie de sustratos que puedan ser atractivos para estas especies, con una estructura de la vegetación adecuada y que ofrezcan alimento. En este caso el cultivo de alfalfas es fundamental, preferiblemente en zonas sin muchas molestias humanas y sin aspersores fijos (Casas *et al.*, 2009; Tajuelo *et al.*, 2015; Mañosa *et al.*, 2015; Morales *et al.*, 2015). Por otro lado, el hecho de que la ganga se vea favorecida por la presencia de sisonos comunes cuando se encuentran en simpatria durante el periodo invernal otorga a estos últimos un cierto papel de especie “paraguas” desde el punto de vista de la conservación. Si además tenemos en cuenta el carácter más especializado y exigente en cuanto a estructura de microhábitat del sisón, parece recomendable priorizar los esfuerzos de conservación hacia la gestión de hábitat de esta especie.

Anexo I

Resultados del ANOVA factorial realizado para comparar cada variable de microhábitat entre tipos de observación, localidades y años. Se muestran los valores F y p para cada tipo de variable e interacción.

* = Efectos significativos ($p < 0,05$). Número de muestras: Control, N = 430; Sisón, N = 94; ganga, N = 18; Bandos mixtos, N = 65.

		Intercepto *	Año*	Localidad *	Tipo de bando*	Año localidad* x	Año x Tipo Bando	Localida d x Tipo Bando*	Año x localida d x Tipo Bando
Variable	<i>g. l.</i>	1	1	1	3	1	3	3	3
Cobertura de matorral¹	<i>F</i>	21,108	12,788	19,408	0,258	12,573	0,715	0,763	0,802
	<i>p</i>	0,000*	0,000*	0,000*	0,855	0,000*	0,543	0,515	0,493
Cobertura de cultivo¹	<i>F</i>	66,406	2,938	18,018	3,276	0,940	0,455	1,921	1,014
	<i>p</i>	0,000*	0,087	0,000*	0,021*	0,333	0,714	0,125	0,386
Cobertura de arvenses¹	<i>F</i>	89,444	3,850	0,773	0,116	0,244	1,631	6,903	1,872
	<i>p</i>	0,000*	0,050	0,380	0,951	0,621	0,181	0,000*	0,133
Cobertura de vegetación seca¹	<i>F</i>	33,743	0,185	10,515	0,844	0,123	0,790	2,308	0,093
	<i>p</i>	0,000*	0,667	0,001*	0,470	0,726	0,500	0,076	0,964
Cobertura de detritus¹	<i>F</i>	109,278	0,000	16,601	8,817	0,329	1,011	3,755	2,222
	<i>p</i>	0,000*	0,984	0,000*	0,000*	0,567	0,387	0,011*	0,085
Cobertura de suelo desnudo¹	<i>F</i>	123,516	0,586	0,253	9,939	0,028	0,597	2,657	0,486
	<i>p</i>	0,000*	0,444	0,615	0,000*	0,868	0,617	0,048*	0,692
Cobertura de rocas¹	<i>F</i>	142,709	14,478	1,964	4,928	0,000	3,591	6,318	2,910
	<i>p</i>	0,000*	0,000*	0,162	0,002*	0,986	0,014*	0,000*	0,034*
Nº contactos a 0-5cm²	<i>F</i>	167,823	1,031	0,073	4,612	2,198	0,257	4,814	1,812
	<i>p</i>	0,000*	0,310	0,788	0,003*	0,139	0,856	0,003*	0,144
Nº contactos a 5-10cm²	<i>F</i>	55,216	2,216	17,301	3,658	1,826	0,595	2,603	0,234
	<i>p</i>	0,000*	0,137	0,000*	0,012*	0,177	0,618	0,051	0,872
Nº contactos a 10-30cm²	<i>F</i>	21,242	2,454	17,673	1,777	2,031	0,392	1,564	0,415
	<i>p</i>	0,000*	0,118	0,000*	0,150	0,155	0,759	0,197	0,742
Nº contactos a >30cm²	<i>F</i>	1,412	0,709	1,249	0,320	0,595	0,218	0,182	0,122
	<i>p</i>	0,235	0,400	0,264	0,811	0,441	0,884	0,908	0,947
Altura máxima	<i>F</i>	165,809	0,069	0,110	0,788	0,021	0,157	0,135	0,138
	<i>p</i>	0,000*	0,793	0,740	0,501	0,885	0,925	0,939	0,938
Profundidad de detritus³	<i>F</i>	111,181	0,536	23,488	1,075	0,680	0,472	4,849	0,114
	<i>p</i>	0,000*	0,465	0,000*	0,359	0,410	0,702	0,002*	0,952
Distancia al horizonte⁴	<i>F</i>	210,695	6,894	0,008*	8,605	1,168	0,266	0,414	0,197
	<i>p</i>	0	0,009*	0,929	0,000*	0,280	0,850	0,743	0,898

Anexo II

Los resultados del modelo GLM realizado para analizar el efecto de los ejes del PCA sobre los diferentes tipos de sustrato, la localidad y el año muestran diferencias significativas en el Factor 1 para el tipo de sustrato y la interacción entre éste y la localidad (Tabla A1). En el extremo más negativo, no existen diferencias significativas entre leguminosas, barbechos viejos, y pastizales (Prueba a posteriori LSD de Fisher, $p > 0,49$ en todos los casos). Con valores en torno al cero se encontrarían cereales y barbechos, que no presentan diferencias significativas entre sí (Prueba a posteriori LSD de Fisher, $p = 0,172$), En el extremo positivo se encontrarían los labrados, con marcada diferencia con el resto de los sustratos (Prueba a posteriori LSD de Fisher, $p < 0,0001$ en todos los casos). En la interacción entre localidad y sustrato se mantiene este mismo patrón entre sustratos, pero además se observan diferencias entre los labrados y los cereales de la zona de regadío y de secano (Prueba a posteriori LSD de Fisher, $p = 0,0001$ y $p = 0,024$, respectivamente; Figura A1). Esta ordenación de los tipos de sustratos a lo largo del eje es coherente con la asunción de que el factor 1 puede interpretarse como un gradiente de complejidad estructural del microhábitat en términos de cobertura, altura y densidad de la vegetación y, por lo tanto, de refugio para las aves. En el caso del Factor 2 del PCA se observan diferencias significativas entre años, localidades tipos de sustrato y la interacción de éste último con la localidad (Tabla A1). Los tipos de sustrato se ordenan en un gradiente donde los cereales se separan del resto en el extremo más negativo (Prueba a posteriori LSD de Fisher, $p < 0,0001$ en todos los casos), leguminosas y barbechos (Prueba a posteriori LSD de Fisher, $p = 0,081$) se sitúan hacia el centro, y ya en la parte positiva del eje se encuentran barbechos viejos y pastizales (Prueba a posteriori LSD de Fisher, $p = 0,039$) y barbechos, que también difieren de todos los demás (Prueba a posteriori LSD de Fisher, $p < 0,001$ en todos los casos). Al analizar la interacción entre el Factor 2 y la localidad se observa que este patrón entre sustratos se mantiene de forma generalizada y que además se producen diferencias significativas entre los valores de algunos sustratos en la zona de secano frente a la de regadío (barbechos, cereales, labrados y, especialmente, pastizales; Figura A1). En todos estos casos los valores de la zona de cultivos son superiores a los de los regadíos. Asumiendo que este eje puede representar un indicador de la diversidad de recursos tróficos y teniendo en cuenta que la cobertura de arvenses tiene un efecto positivo sobre este factor, estas diferencias entre localidades podrían reflejar las diferencias en el grado de intensificación agrícola entre secanos y regadíos (siendo mayor en estos últimos).

Tabla A1. Resultados del modelo GLM realizado para comparar los factores resultantes del PCA entre cada tipo de sustrato y localidad. Se muestran los valores F y p para cada tipo de variable e interacción. * = Efectos significativos ($p < 0,05$). Número de muestras: leguminosa, N = 167; barbecho, N = 137; barbecho viejo, N = 35; cereal, N = 87; labrado, N = 95; y pastizal. No se incluye el viñedo por no estar presente en los regadíos de Toledo).

		Intercepto	Año	Localidad	Tipo de sustrato	Año x Localidad	Año x Tipo de sustrato	Localidad x Tipo de sustrato	Año x Localidad x Tipo de sustrato
Factor1	g. l.	1	1	1	5	1	5	5	3
	F	0,621	1,425	0,440	99,532*	0,239	1,918	4,405*	1,538
	p	0,431	0,542	0,507	0,000*	0,650	0,362	0,001*	0,204
Factor2	F	6,877*	0,392	39,040*	64,614*	1,159	16,569	5,287*	0,442
	p	0,009*	0,560*	0,000*	0,000*	0,316	0,265	0,000*	0,723

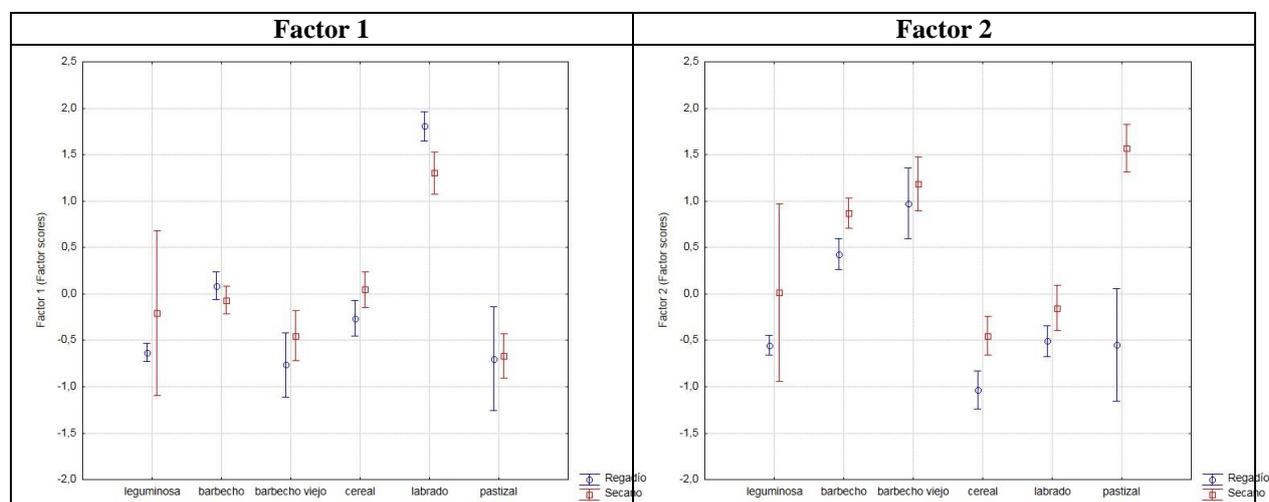


Figura A1. Valores medios (con intervalo de confianza al 95 %) de los factores 1 y 2 del PCA de microhábitat en función de los tipos de sustrato y la localidad.

Capítulo 6 Patrones migratorios de los sisonos comunes ibéricos

Este capítulo reproduce íntegramente el siguiente artículo:

García de la Morena, E. L.; Morales, M. B.; Bota, G.; Silva, J. P.; Ponjoan, A.; Suárez, F.; Mañosa, S. y Juana, E. D. 2015. Migration patterns of Iberian little bustards *Tetrax tetrax*. *Ardeola*, 62 (1): 95-112.

DOI:10.13157/arla.62.1.2015.95

Recibido: 25 de julio de 2014

Aceptado: 20 de noviembre de 2014

Resumen

El término ‘migratorio’ hace referencia a animales que realizan viajes de ida y vuelta entre sus áreas reproductivas y pos-reproductivas, mientras que el término ‘sedentario’ hace referencia a aquellos que permanecen el año completo en sus zonas de reproducción. No obstante, la migración es un fenómeno complejo y variable gobernado tanto por factores genéticos como ambientales, especialmente en especies con rangos de distribución amplios. En este trabajo describimos y clasificamos los patrones de movimiento estacional de 71 individuos de sisón común *Tetrax tetrax*, un ave esteparia Paleártica, monitoreados mediante radio seguimiento terrestre y vía satélite en la Península Ibérica. Se identificaron cuatro patrones principales de movimiento estacional. El 89 % de los sisonos marcados presentaron un comportamiento migrador, de los cuales el 75 % (*migradores estivales* y *migradores estivales-invernales*) realizaron los primeros movimientos post-reproductivos en verano (principalmente entre mayo y julio), mientras que el 14 % (*migradores invernales*) abandonaron las áreas de cría en otoño (principalmente entre septiembre y noviembre). El 11 % restante mostraron un comportamiento estrictamente *sedentario*. En promedio, la migración estival comenzó el 14 de junio y la migración invernal tuvo lugar el 3 de octubre, mientras que la migración pre-reproductiva lo hizo el 23 de marzo. La migración estival

estuvo presente prácticamente en todas las regiones ibéricas, aunque se encontró principalmente en áreas meso-mediterráneas semiáridas. La migración invernal se encontró exclusivamente en la mitad norte de la península, siendo el único patrón migratorio presente en las poblaciones subatlánticas y de paramera. Todos los migradores invernales invernaron en localidades termo-mediterráneas del sur peninsular. El patrón sedentario se encontró exclusivamente en poblaciones de los sectores *Mesomediterráneo Semiárido* y *Termomediterráneo* de la península. Estos resultados proporcionan un excelente ejemplo de variación inter-específica compleja en el comportamiento migratorio de una especie que ocupa un amplio rango de condiciones ambientales. La variabilidad de patrones de migración que muestran los sisones ibéricos es mucho mayor de lo que previamente se pensaba. Estos resultados deben ser tenidos en cuenta en los programas conservación de la especie.

Palabras clave: clima mediterráneo, España, estacionalidad climática, Portugal, seguimiento por satélite.

Abstract

The term ‘migratory’ refers to animals performing yearly round-trips between breeding grounds and post-breeding areas, whereas the term ‘sedentary’ refers to those remaining the whole year in their breeding grounds. However, migration is a complex and varying phenomenon governed by genetic and environmental factors, particularly in species with wide distribution ranges. Here we describe and classify the seasonal movement patterns of 71 little bustards *Tetrax tetrax*, an endangered Palearctic steppe bird, radio- and satellite-tracked in the Iberian Peninsula. Four major movement patterns were identified, with 89 % of little bustards behaving as migrants, among which 75 % (*summer migrants* and *summer-winter migrants*) performed their first movement after breeding during the summer (mainly between May and July), whereas 14 % (*winter migrants*) left their breeding sites in autumn (mainly between September and November). The remaining 11 % were strictly *sedentary*. On average, summer migration started on June 14th, and winter migration on October 3rd, while pre-breeding migration started on March 23rd. Summer migration occurred in most Iberian regions, although it was mainly found in Semiarid Mesomediterranean areas. Winter migration occurred only in the northern half of the Peninsula, being the only pattern found in Subatlantic and highland areas. All *winter migrants* wintered in Thermomediterranean localities of southern Iberia. The *sedentary* pattern was found only in the Semiarid

Mesomediterranean and Thermomediterranean sectors. This is a good example of complex intraspecific variation in the migratory behaviour of a species that occupies a diverse range of environments. The variability of movement patterns of Iberian little bustards is much greater than previously thought and should be taken into account in conservation programmes for the species.

Keywords: climate seasonality, Mediterranean climate, Portugal, satellite tracking, Spain.

Introduction

Animals performing an annual displacement between breeding and post-breeding areas are usually classified as migratory (Bernis, 1966a; Sinclair, 1983; Terrill and Able, 1988). These movements are generally associated with seasonal oscillations in the availability of food resources, so that animals moving between areas that provide complementary resources during the year would potentially obtain selective advantages (Harden Jones, 1968; Lack, 1968; Terrill, 1990; Levey and Stiles, 1992; Carrascal, 2004). However, migration is a complex and ever-evolving phenomenon showing enormous intra- and interspecific variation (see Newton, 2010 for a recent thorough review). This variation is mainly driven by genetic differences and populations can adapt very quickly to local environmental conditions, giving rise to considerable variation in migratory behaviour within populations, especially in those species with wide distribution ranges (Alerstam *et al.*, 2003; Pulido, 2007). Individuals from different populations, or even the same population, may perform migratory movements of different magnitude and timing. Considering such individual variability, Terrill and Able (1988) classified bird migration patterns as annual, partial or differential. They used the term ‘annual migrant’ (also termed ‘total migrants’) for species or populations where all individuals migrate from breeding sites, ‘partial migrant’ for populations where some individuals do and others do not migrate (Gauthreaux, 1982; Lundberg, 1988), and ‘differential migrant’ for populations where some classes of individuals (age, sex or social status) differ in the timing of migration, distance travelled, or both (Gauthreaux, 1982; Ketterson and Nolan, 1983). Several studies have revealed that different species formerly defined as strictly *sedentary* exhibit significant inter-individual variation in movement patterns, a situation that occurs particularly among medium to large-sized non-passerines such

as grouse and bustards, which often track resources seasonally due to their changing availability at regional or sub-regional scales (Cade and Hoffman, 1993; Schroeder and Braun, 1993; Alonso *et al.*, 2000; Morales *et al.*, 2000).

Little bustards (*Tetrax tetrax*) are medium-sized, mainly herbivorous, Palearctic steppe birds. Many little bustard populations are experiencing severe declines following increasing agriculture intensification (Jolivet and Bretagnolle, 2002; Morales *et al.*, 2008b; de Juana, 2009). As a consequence, the species is considered ‘Near threatened’ globally (BirdLife International, 2012), and ‘Vulnerable’ in Europe (BirdLife International, 2004).

During the breeding season (March-July), little bustards tend to spend most of their time in their breeding areas (Schulz, 1985b; Jiguet and Bretagnolle, 2001; Delgado *et al.*, 2010; Ponjoan *et al.*, 2012), but, from late summer through autumn and winter, they gather in flocks and may disperse to areas not used for breeding (Cramp and Simmons, 1980), a widespread behaviour among Iberian steppe birds (Suárez *et al.*, 1997a). Northern populations of little bustards (from west-central France to northern Kazakhstan) have been described as totally or partially migratory (Cramp and Simmons, 1980; del Hoyo *et al.*, 1996). Within western Europe, populations in northern and central France are clearly migratory (Villers *et al.*, 2010) and spend the winter in the Iberian Peninsula, which is the stronghold of the western Palearctic breeding population (54,000-108,000 males, García de la Morena *et al.*, 2006). However, the migratory status of the little bustard populations in Iberia is not so clear and this species has been variously described as sedentary, dispersive, transhumant or partially migrant (Bernis, 1966b; Cramp and Simmons, 1980; Díaz *et al.*, 1996; Villers *et al.*, 2010; Martínez, 2011). In some regions, birds have been reported to leave their breeding areas, concentrating at certain wintering sites, but in other regions they are said to stay in the same area all year round (García de la Morena *et al.*, 2006, 2007). Previous studies have shown that some Iberian little bustards may repeat regular round-trips between spatially separated breeding and summering or wintering areas, to which they show inter-annual fidelity and that may be just a few kilometres to several hundred kilometres apart (García de la Morena *et al.*, 2004b; Ponjoan *et al.*, 2004; Sampietro *et al.*, 2008). In spite of all of this information, no clear quantitative and qualitative description of the different seasonal movement patterns observed in the species within the Iberian Peninsula exists, nor has there been an analysis of why such variation occurs.

Our aim was thus to describe and classify the seasonal movement patterns of radio- and satellite-tagged little bustards captured at both breeding and wintering areas in the Iberian Peninsula. We describe variations in the timing and range of the movements conducted by the birds, and hypothesise that the observed variation may have a regional basis, associated with differences in resource availability, related to bioclimatic variations, at a peninsular scale. We finally discuss such results within the framework of the ecology of bird migration in Mediterranean ecosystems.

Material and methods

Study area

Little bustards were captured throughout most of their range in the Iberian Peninsula (fig. 1). The latitude of captures ranged from 37.682°N at Castro Verde (Baixo Alentejo, southern Portugal) to 43.235°N at Terra Chá (Galicia, northwestern Spain), whereas longitude varied from 8.151°W at Castro Verde to 1.194°E at Plana de Lleida (Catalonia, northeastern Spain). Altitude ranged from 124 m asl at Castro Verde to 1385 m asl at the highlands of Teruel (Aragón, eastern Spain).

The relatively large geographical extent of the Iberian Peninsula (583,254 km²), together with its complex orography (two central plateaus and a series of transverse mountain ranges generating a south-eastward decline of the oceanic influence on climate), and centuries of human-induced landscape modifications, have produced high environmental variability and a mosaic-like habitat configuration at regional and local scales, particularly in the Mediterranean climate area (Alcaraz *et al.*, 2006). To summarise such variation, we used the bioclimatic classification of the Iberian Peninsula elaborated by Benito (2002), which takes into account different climatic variables (Sánchez Palomares *et al.*, 1999) and has already been used to explain the distribution patterns of Iberian birds (Sainz, 2003) (table 1 and fig. 1).

Table 1. Climatic, ecological and geographical description of bioclimatic sectors defined by Benito (2002) for the Iberian Peninsula. ¹See their distribution in fig. 1; ²See their location in fig. 1.

Bioclimatic sector¹	Climatic and ecological characteristics	Geographical zone²
Humid temperate Atlantic	Rainy, mild winters. Peak productivity in summer	Northern and north-western fringe
Subatlantic- Oromediterranean	Rainy, short or absent summer drought, cold winters. Peak productivity in summer	Northern mountain areas, including Pyrenees, Cantabrian, Iberian and Central Range
Humid Submediterranean	Moderately rainy, relatively short summer drought, warm summers, cold winters. High spring productivity, very low winter productivity.	Central Portugal, areas of Central Range, areas of Mediterranean coast (Catalonia) and southern mountain ranges
Subhumid Supramediterranean	Moderately dry, variable summer drought, warm summers, cold winters. High spring productivity, very low winter productivity.	Northern Plateau, Pre-Pyrenean and Iberian highlands
Semi-arid Mesomediterranean	Dry, marked summer drought, hot summers, fresh winters. Productivity peaks in spring and autumn.	Most of Southern Plateau, Ebro valley, south-eastern highlands and parts of eastern Portugal.
Thermomediterranean	Dry, marked summer drought, hot summers, mild winters. Productivity peaks in spring and autumn, but moderate winter productivity.	Southern Portugal, Extremadura, Guadalquivir valley and most of Mediterranean coast.

Bird tagging and tracking

From 2001 to 2006, we captured birds either during the breeding season (May – June) on display sites or in wintering areas (November – March) using leg nooses or cannon nets (Ponjoan *et al.*, 2010). Sex and age were determined using plumage characteristics (Cramp and Simmons, 1980; Otero, 1985b; Jiguet and Wolff, 2000). We captured and tagged 71 adult little bustards (54 males, 15 females and two birds of unknown sex). Thirty birds were captured in the Ebro Valley (29 on Lleida Plains, one in the nearby highlands of Teruel), 27 were captured on the Southern Plateau, eight in Baixo Alentejo (Portugal) and Extremadura, four on the Northern Plateau, and two in Galicia (fig. 1).

Of the finally monitored birds, 18 carried satellite transmitters (Platform Transmitter Terminals, PTTs), either battery or solar-powered, and 53 carried VHF transmitters (Biotrack Ltd.; United Kingdom), both attached by means of a breakaway back-pack Teflon-ribbon harness (Kenward, 2001). Three types of PTTs were used: one 35g battery-powered (North Star Science and Technology, LLC.; Baltimore, MD), two 18g solar-powered Argos PTTs (Microwave Telemetry Inc.; Columbia, MD), and six 30g solar-powered Argos/GPS PTTs

(Microwave Telemetry Inc.; Columbia, MD). VHF transmitters lasted between one month and 4.4 years (mean = 1.7 years) and satellite transmitters lasted between one month to 3.3 years (mean = 1.0 year), all depending on the fate of each bird or battery life. In all cases, the tag weight was below the 4–5 % relative weight of the bird suggested to minimise the effects of an additional mass on bird movements (Caccamise and Hedin, 1985; Kenward, 2001). Argos PTTs were programmed on an 8 hour on/48 hour off duty-cycle (*ca.* 3 days). Argos/GPS PTTs were set to collect fixes at 2-hour intervals from the GPS satellite network. Both Argos and Argos/GPS PTTs used the Argos-Tiros satellite system to obtain estimates of PTT locations using the Argos Multi-satellite Service (Service Argos 2001). Data were received every 3–7 days via e-mail from the Argos Service Automated Distribution System. Estimated locations and GPS fixes were reported as latitude and longitude pairs based on the World Geodesic System 1984 (WGS84), with measurement times recorded as calendar days and Coordinated Universal Time (UTC) hours/minutes. For each Argos-estimated location, a quality index (location class, LC) was assigned, based on the location accuracy. Location classes assigned by Argos (3, 2, 1, 0, A, B, and Z) predict relative accuracy of the location estimates in decreasing order. GPS fix accuracy is about ± 15 m (Microwave Telemetry Inc.), better than all Argos locations (Service ARGOS 2001). For birds provided with PTT, we used preferentially LCs 3, 2 and 1. We only included locations of lower quality (LCs 0, A and B) when they were consistent with little bustard movements in terms of distance covered and time elapsed between locations (considering a maximum flight speed of 90 km/h), following the indications of Minimum Redundant Distance (MRD) and Distance, Angle, and Rate (DAR) provided by Douglas (2006). For birds with Argos/GPS, only GPS fixes were considered, except when battery charge did not allow GPS locations to be obtained. In such cases, we used ARGOS system fixes based on the criteria mentioned above.

Little bustards fitted with VHF transmitters were tracked from the ground every 7 to 30 days. When a bird could not be found from ground (basically, outside the breeding season), we searched from aircraft (CESSNA 172 and 182 aircraft or ultralight models) equipped with Yagui directional antennas and a multiband receptor (AOR-AR8200, ATS R4000). From 2001 to 2007 we performed 59 flights and *c.* 224 h of aerial surveys.

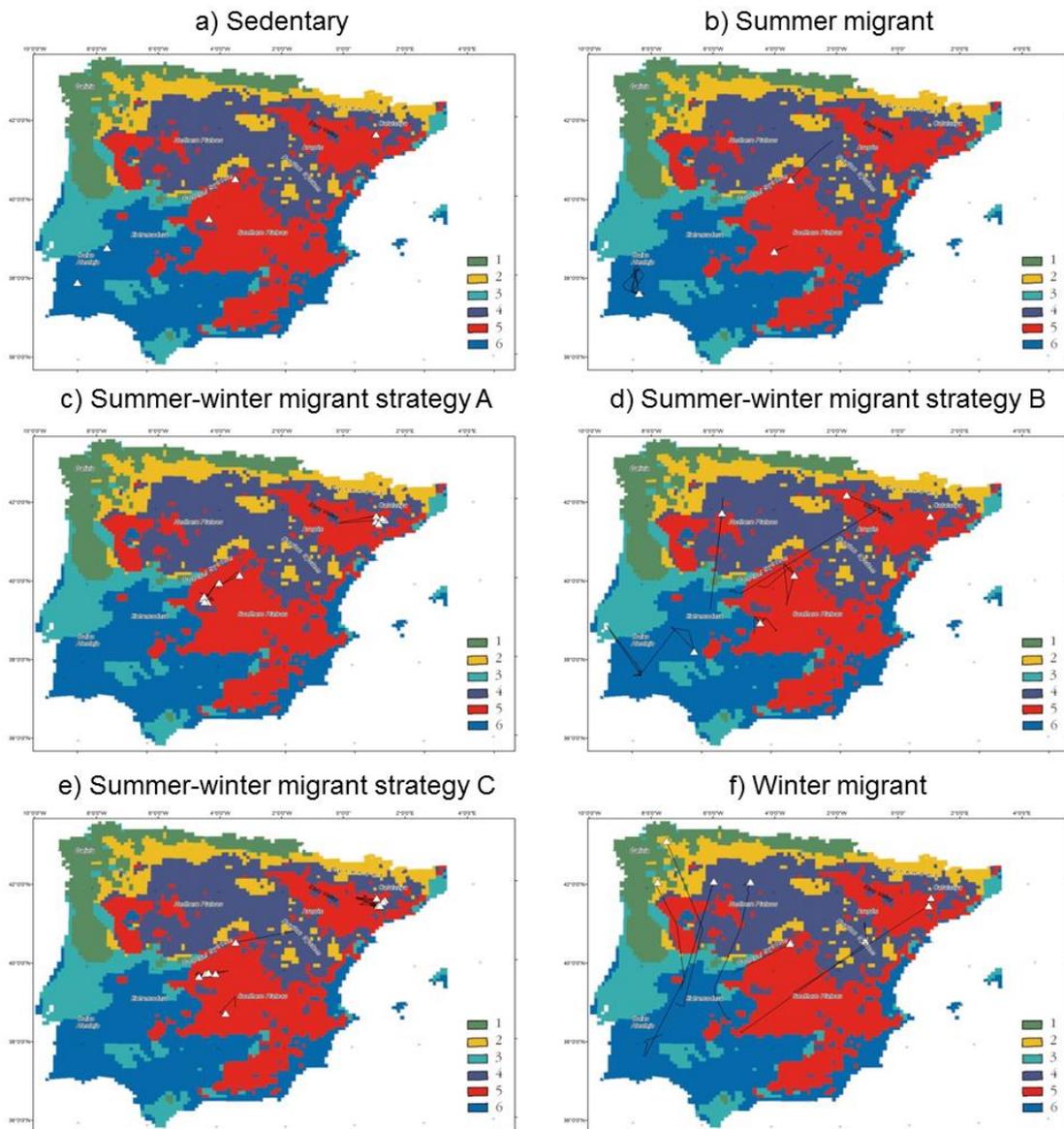


FIG. 1. —Geographical occurrence of little bustard migration patterns in the Iberian Peninsula: Sedentary, summer migrant, summer-winter migrant (including 3 different strategies: A, B, C; see text) and winter migrant. White triangles: origin breeding area of tagged little bustards; solid lines: main registered movements. Climatic sectors of the Iberian Peninsula by 10 x 10 km UTM squares corresponding to (1) Humid temperate Atlantic, (2) Subatlantic- Oromediterranean, (3) Humid Submediterranean, (4) Subhumid Supramediterranean Continental, (5) Semiarid Mesomediterranean and (6) Thermomediterranean (Benito 2002).

Data treatment and analysis

Movements of tagged little bustards were analysed based on variation in both the absolute distance to breeding sites during the annual cycle, and the relative distance between breeding sites and post-breeding summering and wintering areas, following a combination of

the approaches used by Morales *et al.* (2000) and Palacín (2007) to study the seasonal movements of the closely related great bustard *Otis tarda* (fig. 2). When considering whether and when individuals moved from their breeding grounds, birds were classified as sedentary if they remained in the breeding area all year round. Birds that left their breeding range for some continuous period in the year (longer than 30 days) were classified as summer migrants if they departed only in summer (see below for monthly definition of seasons); winter migrants, if they left it only during the autumn-winter period; or summer-winter migrants, if they left the breeding area both during the summer and autumn-winter periods. In this last category, some birds used a single area outside the breeding season or different areas in summer and winter. For all migrant birds, we defined as the summering area the area where they spent the summer period, and the wintering area as the area where they spent the autumn-winter period. If both were the same area, i. e. where the summer and wintering ranges overlapped, it was termed the non-breeding area.

We established each individual's breeding site as the 'origin point' of its movements. For birds captured during the breeding season (i. e. Breeding site), the capture location was set as the origin. For those captured during the post-breeding period, we used as 'origin' the arithmetic mean of locations obtained during their first monitored breeding season. To homogenise the information available from all the different individuals, locations were filtered to select a single location per bird and day. For cases where > 1 location per day was available, the mean arithmetic daily location was calculated.

In order to assess whether a little bustard had made a significant movement to a different area, both within the same period or between different seasons, we evaluated its daily movement state and identified displacements above a threshold travel speed of 8 km/day (from locations separated by at least 24 hours; García de la Morena *et al.*, in prep.; following Shimazaki *et al.*, 2004). For each individual, we calculated the monthly distance from the origin as the mean value of all linear distances to origin obtained in the corresponding month. The monthly variation of distance to origin was analysed by means of one-way ANOVA after logarithmic transformation of the data. To analyse the movement phenology of each individual we calculated the mean value of its last Julian date presence at the breeding site and either the first Julian date of absence from it or the first Julian date of presence in a post-breeding area, and vice-versa. Differences in mean post-breeding, autumn and pre-breeding

departure dates were analysed between regions and years by means of non-parametric Kruskal-Wallis tests.

For analysis and definition of migration patterns, we used a subsample of 47 individuals with data available for at least one complete annual cycle, i. e.; with locations during the breeding (April–June), summer (July–September), and winter (November–February) periods. March and October are travelling months during which most pre-breeding and post-breeding movements, respectively, occur. (See Cramp and Simmons [1980] for species annual phenology). The remaining 24 cases were subsequently assigned to one of the migratory patterns defined from the previous subsample after replacing the information missing for some of these periods (mainly due to movement out of an individual’s known home range) with a minimum distance to the breeding site, estimated from the cover of re-location flights. These individuals were included in the calculations of the overall proportion of birds following each migratory pattern in each population, but excluded from the statistical analyses describing movement patterns (see below).

Results

Migration patterns

We were able to assign a particular migratory pattern to 63 of the 71 birds that were tracked. Of these, 8 (13 %) were considered as *Sedentary*, 5 (8 %) as *Summer migrants*, 10 (16 %) as *winter migrants* and 40 (63 %) as *summer-winter migrants* (table 2). The remaining 8 birds left breeding areas in summer but their tracking was not detailed enough to assign them to one of the migratory categories considered (*summer* or *summer-winter migrants*). Therefore, within the entire sample (N = 71), 11 % of birds didn’t migrate, 75 % performed their first movement after breeding during the summer (including the 8 birds with unassigned migratory pattern) and 14 % left their breeding sites in autumn-winter.

Sedentary birds (N = 8) stayed all year round in the neighbourhood of their breeding sites (fig. 2a). *Summer migrants* (N = 5) performed movements of up to 162 km (mean \pm SD 77 ± 56 km, fig. 2b) and there were significant differences in distances moved from breeding-wintering sites during summer months ($F = 7.1$, d. f. = 7, $P < 0.001$).

Among *summer-winter migrants* different strategies were observed regarding the extent of movements and use of postbreeding areas. Some birds (N = 18; 45 %) used the same

postbreeding areas from summer to winter, performing movements up to 53 km (mean \pm SD = 20 \pm 14 km), during the winter (*Strategy A*, fig. 2c). Postbreeding areas were significantly distant from breeding sites ($F = 12.4$, d. f. = 11, $P < 0.001$, $N = 18$). The remaining *Summer-winter migrants* used different post-breeding areas during summer and winter. Among these birds, 7 (17.5 %) moved to summering areas located closer than wintering areas (*Strategy B*). In these cases, summer movements were up to 92 km long (mean \pm SD = 26 \pm 26 km), whereas they reached up to 410 km (mean \pm SD = 108 \pm 134 km) during autumn (mainly during October; see Migration phenology section below and fig. 2d; $F = 3.1$, d. f. = 11, $P < 0.01$, $N = 7$). On the other hand, 15 birds (37.5 %) moved up to 57 km (mean \pm SD = 16 \pm 1 km) to wintering areas closer to their breeding sites than summering ones ($F = 8.64$, d. f. = 11, $P < 0.001$, $N = 15$), that could be as far as 161 km (mean \pm SD = 36 \pm 39 km) (*Strategy C*; fig. 2e).

Finally, *winter migrants* ($N = 10$) stayed at their breeding sites through the summer, performing long distance movements of up to 464 km (mean \pm SD = 319 \pm 148 km) in autumn (fig. 2f; $F = 5.2$, d. f. = 11, $P < 0.001$).

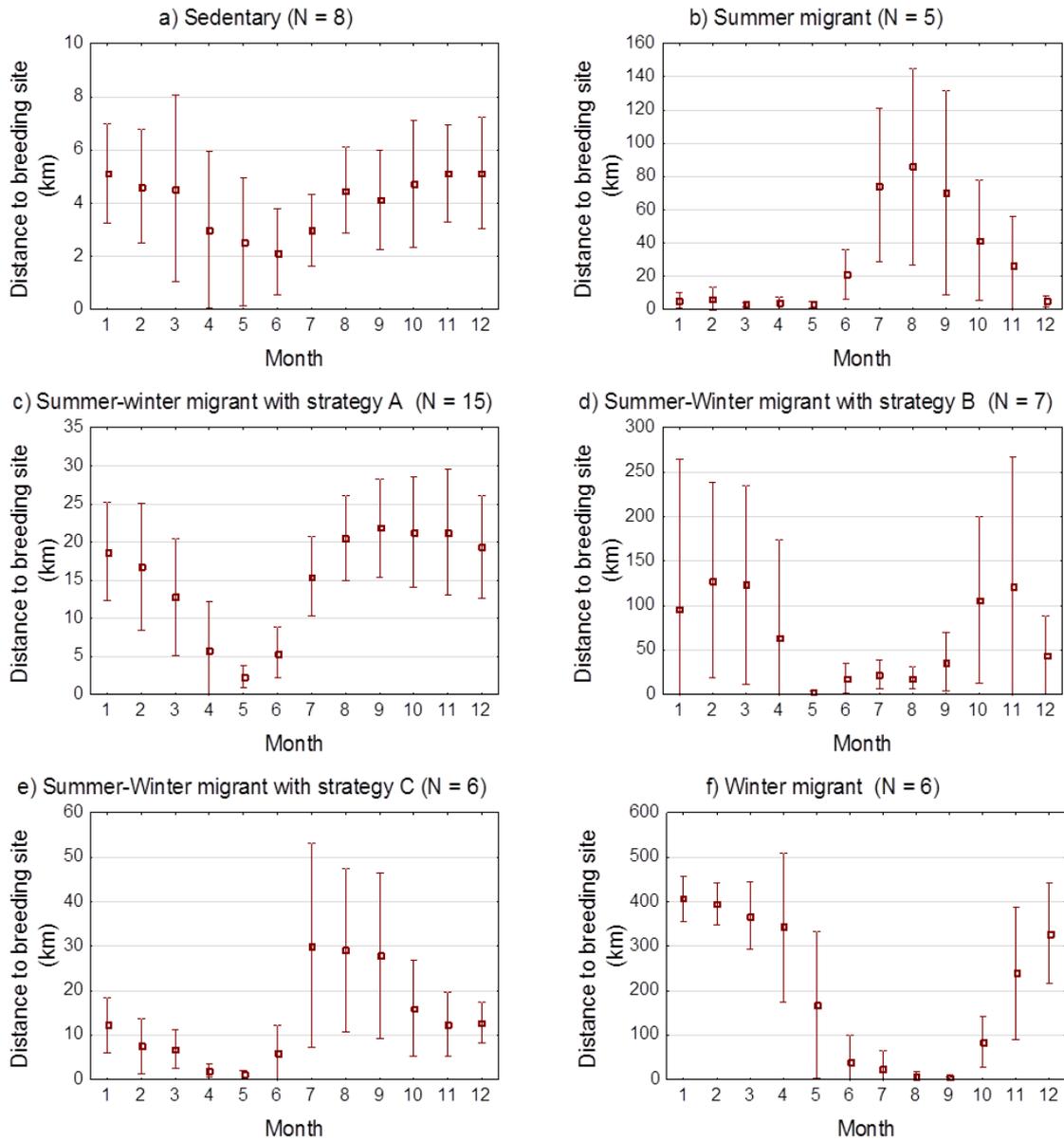


Fig. 2. —Mean distance (\pm 95 % confidence limits) to origin (breeding site) of little bustards with contacts over a complete annual cycle, classified in 6 migration patterns: Sedentary, summer migrant, summer-winter migrant (including 3 different strategies: A, B, C; see text) and winter migrant. All patterns were statistically significant in monthly distance to breeding site.

Table 2. Number of tagged little bustards assigned to different movement patterns and migration strategies in relation to the bioclimatic sector of their corresponding breeding area (SAOM: Subatlantic and Oromediterranean, SHSM: Sub-humid Supramediterranean, SMM: Semiarid Mesomediterranean, TM: Thermomediterranean, NA: non-assigned). * Birds leaving their breeding areas in summer but with insufficient information to assign them to the summer or summer-wintering pattern.

Pattern		Total	SAOM	SHSM	SMM	TM
Sedentary		8			6	2
Summer migrant		5			2	3
Summer-winter migrant	Strategy A	18		1	17	1
	Strategy B	7			5	1
	Strategy C	15		1	15	
	Total	40		1	37	2
Non-assigned*		8		1	4	3
Winter migrant		10	3	2	5	
General total		71	3	4	54	10

Migration phenology

Summer migrants and *summer-winter migrants* left their breeding areas, on average, on June 14th, although the earliest and latest dates observed for this type of movement were April 16th and August 23rd, respectively. Most, movements occurred in May (34 %), June (28 %) and July (26 %). The average start of summer migration also varied between years 2000 and 2006 (Kruskal-Wallis test: $H = 18.297$, d. f. = 6, $N = 54$, $P < 0.01$).

Winter migrants moved to their wintering grounds on average on October 3rd. Most movements were recorded in that month (61 %), followed by September (21 %) and November (9 %), although the total migration period extended from May to December. No interannual differences were detected (Kruskal-Wallis tests: $H = 5.43$, d. f. = 3, $N = 35$, $P = 0.14$ and $H = 5.13$, d. f. = 6, $N = 35$, $P = 0.53$, respectively). The return of the little bustards from wintering sites to their breeding areas (pre-breeding migration) occurred on average on March 23rd. March saw the majority of these movements (37 %), followed by April (27 %) and February (22 %). There were some earlier records of movements, in December and January. No significant differences in the date of return to the breeding area were observed between years (Kruskal-Wallis test: $H = 8.928$, d. f. = 7, $N = 49$, $P = 0.26$).

Geographic and climatic variation of migratory patterns

The prevalence of these migratory patterns apparently varied between bioclimatic sectors where breeding areas are located. The most geographically extended movement was summer migration (74.6 % of birds, including *summer*, *summer-winter migrants* and unassigned migratory birds that also moved during summer), which occurred in all bioclimatic sectors except among the Subatlantic and Oromediterranean breeding populations, although it was mainly found in Semiarid Mesomediterranean populations of the Southern Plateau and the Ebro Valley.

Summer migrants usually moved to sites with more productive agriculture (Silva *et al.*, 2007), including some irrigated areas relatively far from the breeding grounds, as found on the Southern Plateau and Alentejo, or to cool upland areas (with a lower mean temperature in summer but unsuitable in winter also due to low mean temperature), as exemplified by little bustards travelling from their breeding grounds on the Southern Plateau to the slopes of the Central System or the highlands of the Iberian System, moving to the Subhumid Supramediterranean bioclimatic sector (fig. 1).

Summer-winter migrants that used only a single post-breeding area (i. e. having overlapping summering and wintering ranges) also tended to move to irrigated areas, closer and at lower altitude than breeding areas, but suitable for the non-breeding period within the same bioclimatic sector because of temperate temperatures.

Summer-winter migrants with summer areas closer than wintering areas breed mostly in those Semiarid Mesomediterranean areas where both summer and winter are harsh due to continentality. These little bustards usually spend the summer in close-by but higher altitude areas (Subhumid Supramediterranean) but need to move to distant and lower altitude wintering grounds located in Thermomediterranean areas (in the Southern Plateau and Extremadura). Finally, the *Summer-winter migrant* pattern, with distant summering areas but closer wintering grounds, was found in birds that bred exclusively in Semiarid Mesomediterranean zones of the Southern Plateau and the Ebro Valley, where summer drought reduces the suitability of breeding grounds by affecting the availability of the green vegetation that the birds consume.

The winter migration pattern was represented only by 14.1 % of birds, all of them breeding in the northern half of the Iberian Peninsula, and was in fact the only

movement pattern found in the Subatlantic populations of Galicia and the highlands of the Iberian System. Within the northern half of the Peninsula, this pattern was detected also in populations breeding in Subhumid Supramediterranean areas of the Northern Plateau, as well as in 50 % of birds breeding in Semiarid Mesomediterranean areas of the Ebro Valley and Southern Plateau. All *winter migrants* wintered in Thermomediterranean localities of the southern half of the Iberian Peninsula. In contrast, the strictly *sedentary* pattern was found only in 11.3 % of our birds, which bred in the semiarid Mesomediterranean (Southern Plateau and Ebro Valley) and Thermomediterranean sectors (Extremadura and Alentejo).

Discussion

Our results provide a good example of complex intraspecific variation within the migratory behaviour of a particular species, especially when it occupies a large diversity of physiographical, climatic and human land-use conditions, as is the case with the Iberian little bustards. In fact, the variability of migration patterns found in Iberian little bustard populations is much greater than previously thought, both between and within different regions and bioclimatic sectors.

This variability encompasses strictly *sedentary* individuals and birds that perform regular movements (in terms of timing and spatial range), alternating breeding areas with distinct summering and/or wintering grounds. These latter can therefore be considered as truly migratory (Bernis, 1966a; Sinclair, 1983) when they change bioclimatic sectors and move at least some tens of kilometres between seasons. It is worth noticing that the strictly *sedentary* pattern, traditionally considered as characteristic of Iberian little bustard populations (Bernis, 1966b; Cramp and Simmons, 1980; Díaz *et al.*, 1996; Villers *et al.*, 2010) only applied to a minority of birds in our sample and it is probably the less frequent one in the Iberian Peninsula. In fact none of the studied populations can be considered as completely sedentary, since in all of them there were birds leaving the breeding grounds at some point of the annual cycle. Consequently, these populations should be classified as partially migratory (Terrill and Able, 1988). Moreover, partial migration seemed to be the most frequent pattern, mainly involving summer movements, particularly in Thermo and Mesomediterranean areas. Our radio and satellite tracking results highlight the important role of summer migration in the annual cycle of many Iberian little bustard populations. However, the majority of our tagged birds were males, and further tracking effort is needed to determine

whether females generally follow similar patterns and strategies, or whether they differ from males in extent and phenology of their movements (i. e. differential migration, see Terrill and Able, 1988), as described for other polygynous birds, including other bustard species such as the great bustard (Schroeder, 1985; Cade and Hoffmann, 1993; Morales and Martín, 2002c).

Moreover, there are little bustard populations located further north or at higher altitudes, in the Subatlantic Oromediterranean and Subhumid Supramediterranean bioclimatic sectors of Iberia, that are completely migratory and whose individuals leave their breeding sites every year to winter at medium to long distances, up to several hundred kilometres away according to our own tracking data. These movements are consistent with the virtual disappearance of little bustards from the Spanish northern breeding areas in winter (García de la Morena *et al.*, 2006). Fidelity both to breeding and summering and/or wintering sites has been observed (own unpublished data) and involves a change of bioclimatic sector, and such movements could thus be considered true migrations, at least when birds regularly move several tens of kilometres.

The wide range of environmental conditions (orographic, climatic and land-use related) encompassed by the little bustard distribution area in Iberia may help to understand why there is such variability in its migratory behaviour. Moreover, observed interannual variations in phenology could reflect interannual variations in meteorological conditions, in the present case probably due to the particularly hot and dry conditions of 2005. The little bustard is basically herbivorous, although arthropods are an important food resource during the breeding season (Jiguet *et al.*, 2002; Traba *et al.*, 2008), and the structure and composition of vegetation has proved to be a determinant factor in its habitat selection and spatial distribution (Morales *et al.*, 2008a; Faria *et al.*, 2012). All but the Galician populations of Iberian little bustards occur in Mediterranean climatic regions, in which a more or less severe summer drought imposes strong restrictions on ecosystem productivity (Silva *et al.*, 2007; Lapedra *et al.*, 2011), both at the primary and the secondary levels (Blondel and Aronson, 1999). Other bird species inhabiting Iberian Mediterranean ecosystems also perform summer movements to more northern or higher altitude localities, tracking peak productivity: examples include the great bustard (Morales *et al.*, 2000; Alonso *et al.*, 2001; Palacín, 2007; Palacín *et al.*, 2009; Alonso *et al.*, 2009), the lesser kestrel *Falco naumanni* (Olea *et al.*, 2004; Catry *et al.*, 2011), Montagu's harrier (Limiñana *et al.*, 2008) and the common quail *Coturnix coturnix* (Sardà-Palomera *et al.*, 2012).

Little bustard summer movements are more common in bioclimatic sectors where the summer drought is more severe. In populations of more northern, oceanic or upland areas, where peak productivity occurs in summer (Costa *et al.*, 1998; Alcaraz *et al.*, 2006) birds do not need to leave breeding areas, although productivity decreases significantly in winter, forcing these little bustards to perform at least a winter migration. Moreover, in summer these areas receive little bustards from other populations (own tracking data; Villarino *et al.*, 2002 for Galicia region) probably because primary productivity in their breeding areas, located mainly in the Thermo and Mesomediterranean sectors, decreases during this season, a movement pattern described for the common quail by Sardà-Palomera *et al.* (2012). Also, large areas of the Iberian Northern Plateau or the highlands of the Iberian System are subject to relatively harsh winters due to their high altitude and continentality, showing highly seasonal productivity patterns with minima both in winter and summer (Tellería *et al.*, 1988), and here little bustards usually perform both summer and winter movements. Therefore, little bustard movements seem to be adapted to exploiting seasonal peaks of resource abundance and avoiding resource depression (Alerstam *et al.*, 2003).

In addition to natural variation in productivity, human land-use may probably be playing a role in modulating the current migratory behaviour of Iberian little bustards. The ecological niche of the little bustard changes between the breeding and non-breeding seasons (Suárez-Seoane *et al.*, 2008) and migration is in a large degree an adaptation to exploiting different habitats for survival or reproduction, in a complementary way across the annual cycle. The presence of highly summer-productive cultivation in or close to the breeding grounds, including irrigated crops such as alfalfa (e. g. García de la Morena *et al.*, 2006; Silva *et al.*, 2007; Ponjoan, 2012), may be attenuating the expected summer and winter migratory behaviour associated with productivity fall in a particular area.

The described variability in the migration behaviour of Iberian little bustards is consistent with what is known about movements in other Palearctic and closely related bustard species, namely the great bustard and the houbara bustard *Chlamydotis undulata*, for which partial migration has been described (Morales *et al.*, 2000; Alonso *et al.*, 2001; Palacín, 2007; Combreau *et al.*, 2011). In the case of the great bustard, movement patterns are very similar to those described here for the little bustard (Morales *et al.*, 2000; Alonso *et al.*, 2001; Palacín, 2007), which is unsurprising since these two species are sympatric over large extents

of their distribution ranges (del Hoyo *et al.*, 1996) and are therefore subjected to similar environmental constraints (e. g. Delgado *et al.*, 2011).

From an evolutionary perspective, there is evidence that migratory behaviour can have a genetic basis in the little bustard. For example, little bustards hatched from eggs collected in the Spanish Southern Plateau (from sedentary or short-distance migrant populations, as shown in this study) and used to reinforce the migratory populations of central-western France did not migrate and overwintered on their French breeding grounds (Villers *et al.*, 2010). A recent study has revealed very low genetic diversity and differentiation among eight little bustard populations in Spain and France (García *et al.*, 2011). However, the observed migratory patterns of both Spanish and French little bustard populations, some of which share migration routes and wintering grounds in central and southern Spain (Delgado *et al.*, 2010; Villers *et al.*, 2010), where a great proportion of the overall western Palearctic population concentrates (García de la Morena *et al.*, 2006), may explain the existence of some gene flow between populations (García *et al.*, 2011). Indeed, the existence of individually different migration phenotypes within a population, as also pointed by Villers *et al.*, (2010), seems to reflect significant genetic differentiation starting at the individual level, although other non-genetic factors, such as variation in environmental conditions, or the experience and body condition of individuals could play an important role (Pulido, 2007), as described also in the great bustard (Palacín *et al.*, 2011).

Finally, our results have significant conservation implications and highlight the importance of protecting both the summer and winter post-breeding areas that harbour little bustard populations for most of the annual cycle. The variation in the migratory behaviour of the Iberian populations described in this paper should be also taken into account in conservation programmes for the species, at least within the western Palearctic context. In this respect, our results and those of García *et al.* (2011) on genetic structure suggest that little bustard conservation measures should be framed in metapopulation theory and follow a coherent strategy to preserve genetic diversity and migration routes (Esler, 2000; Driscoll and Lindenmayer, 2011; Riou *et al.*, 2012).

Acknowledgements

This is a contribution to the Spanish Ministry of Science CICYT Projects REN 2000-0765, CGL2004-06147-C02-01 and CGL2004-06147-C02-02. E. L. García de la Morena was

funded by FPU Programme of the Spanish Ministry of Education. This paper also contributes to the REMEDINAL 2 network of the Comunidad de Madrid (Spain). J. P. Silva was funded by grant SFRH/BPD/72311/2010 from Fundação para a Ciência e Tecnologia (Portugal). The PTTs fitted in Portugal were funded by the Interreg III-A “FAUNATRANS” project. Radio-tracking of Catalanian little bustards was funded by REGSEGA (Infrasestructures. cat) and the Departament d'Agricultura, Ramaderia, Pesca, Alimentació i Medi Natural. We are thankful to the Spanish Ministry of Environment, and especially to Victor García, for technical assistance in bustard tagging and aerial location of birds provided with conventional radio-tags. Many people from different areas helped with little bustard captures and radio-tracking: thanks are due to all of them.

Capítulo 7 **Discusión general y conclusiones**

Discusión general

Los resultados de esta tesis ponen de manifiesto que tanto el periodo posreproductor (verano-otoño) como el invernal son dos fases críticas dentro del ciclo anual de las poblaciones de sisón común que habitan en el suroeste de Europa. Las poblaciones ibéricas de la especie realizan movimientos estacionales de forma regular y con diversos patrones (desde sedentarios hasta genuinamente migradores) definidos según las características particulares de cada región (capítulo 6). Y estos patrones de movimiento dependen tanto de factores tanto ambientales (clima, hábitat...) como comportamentales (alimentación, sistema reproductivo, gregarismo...) (capítulos 4 y 5), observándose importantes cambios en su patrón de distribución general a lo largo del año (capítulos 2 y 3).

Esta tesis supone un avance significativo en el conocimiento de la distribución de la especie fuera del periodo reproductor, particularmente durante el invierno, que es la estación a la que, en general, se le ha prestado una mayor atención a lo largo del trabajo. Salvo algunos estudios puntuales de revisión de la invernada a escala peninsular como los de Tellería (1988) o Senar y Borrás (2004), y los habituales censos de aves acuáticas invernantes (Martí y Del Moral, 2003b), la mayor parte de los trabajos generales sobre distribución de aves en España se han limitado a estudios a escala regional (Pinto, 1999; Del Moral *et al.*, 2002; Gaizarain, 2006; Herrando *et al.*, 2011), y solo más recientemente se han abordado trabajos a gran escala como el *Atlas de las aves en Invierno en España 2007-2010* (SEO/BirdLife, 2012) o el *Programa de Seguimiento de Aves Comunes en Invierno* (SACIN; SEO/BirdLife, 2015). Y para el caso del sisón, la situación era similar, con tan solo algunos trabajos adicionales a sobre su invernada a escala local (véase capítulo 3). La realización del primer Censo Nacional invernal (capítulo 3) siguiendo una metodología estandarizada (capítulo 2) ha servido no solo para confirmar y concretar su distribución en esta época del año, sino también para obtener por primera vez una cuantificación de la población invernante en la península Ibérica (García de la Morena *et al.*, 2006). Esta información ha sido determinante de cara a obtener una visión más ajustada del tamaño de la población total de sisón en España (71.112-147.763 individuos; véase discusión en García de la Morena *et al.*, 2006) lo que, unido al acusado declive de la especie observado durante las últimas décadas, ha supuesto su catalogación como especie

“Vulnerable” tanto a escala nacional como europea (García de la Morena *et al.*, 2004a; BirdLife International, 2015b).

Los estudios más recientes sobre la distribución invernal de la especie realizados a escala nacional (Morales y Delgado, 2012) o regional (Herrando *et al.*, 2011), han confirmado los resultados presentados en esta tesis, destacando la importancia de la meseta sur (Castilla-La Mancha y Madrid albergan el 55-60% y el 5% de la población invernante, respectivamente); Extremadura (con un 20-27% de la población); y el valle del Ebro, sobre todo Cataluña (con un 6-7% del total de los efectivos). Cabe señalar que estos datos recientes también han confirmado el acusado declive de las poblaciones invernantes en Extremadura, considerada desde antaño uno de los principales cuarteles de invernada de la especie (Bernis, 1966b; de Juana, 1988; Martínez y de Juana, 1995), ya puesto de manifiesto, tanto por el Censo Nacional como por la revisión de citas y observaciones históricas de grandes concentraciones invernales. Morales y Delgado (2012) también señalan el descenso reciente de otras poblaciones invernantes, como las de Madrid y Cataluña (véase además Mañosa *et al.*, 2015; Morales *et al.*, 2015), lo que parece un indicador más del acusado declive general que están experimentando las poblaciones españolas durante las últimas décadas (BirdLife International, 2015b; SEO/BirdLife, 2015).

Respecto a la distribución durante el periodo posreproductor la información es mucho más limitada que la relativa al invierno, pues nunca se han realizado censos específicos a escala regional o nacional en estas fechas. La mayor parte de la información relativa a la distribución estival u otoñal proviene de citas bibliográficas y, más recientemente, del marcaje y seguimiento de aves (capítulos 3 y 6). Y es que el fenómeno del veraneo y la importancia del periodo posreproductor para el sisón es una cuestión a la que tan solo se le ha comenzado a prestar atención en tiempos recientes, al igual que ha ocurrido con otras especies de zonas áridas o mediterráneas (Combreau y Smith, 1997; Morales *et al.*, 2000; Olea *et al.*, 2004; Morales *et al.*, 2006b; Palacín, 2007; Limiñana *et al.*, 2008; Alonso *et al.*, 2009). De hecho, el planteamiento original de la tesis únicamente contemplaba el estudio de la invernada (sin trabajo de campo específico entre abril y septiembre, aparte del radioseguimiento), respondiendo así a la demande del Plan de Acción de la especie en Europa (véase Introducción General). Pero tras los primeros meses de seguimiento de aves marcadas se observó que éstas se desplazaban desde las zonas de cría a las de “invernada” ya en pleno verano o bien se movían a áreas completamente desconocidas hasta la fecha. Esto hizo que se

ampliase el alcance de los objetivos de la tesis también incluyendo el periodo posreproductor. Aparte de los estudios contemplados en esta tesis solo se tiene constancia de algunos trabajos específicos del periodo posreproductor en relación con censos locales (Campos *et al.*, 2004; Campos *et al.*, 2008b; 2008a); estimas productividad (García de la Morena, 2008; 2009; Morales *et al.* 2008, Ponjoan, 2012); la selección de hábitat (Leitão y Costa, 2001; Silva *et al.*, 2007; Faria y Silva, 2010) o los movimientos estacionales (Sampietro *et al.*, 2010; Sampietro *et al.*, 2013). Como se ha discutido en capítulo 3, este tipo de información solo proporciona información parcial sobre la distribución por lo que sería deseable aumentar los esfuerzos para conocer la distribución de la especie durante el periodo posreproductor (que supone un tercio del ciclo anual, de julio a octubre), preferiblemente con censos específicos (similares a los planteados para el periodo invernal).

Respecto a los métodos de estudio, hay que destacar la importancia de que los censos específicos se ajusten a las particularidades del comportamiento (territorial versus gregario), la detectabilidad (machos versus hembras y jóvenes versus bandos) y la distribución de la especie según la época del año (capítulo 3), pues los métodos a emplear en cada caso son completamente diferentes (de Juana y Martínez, 1996; Bota *et al.*, 2001; García de la Morena *et al.*, 2007). Más aún, los censos posreproductores e invernales presentan la ventaja de obtener información sobre todas las fracciones de edades y sexos de la población (es decir, sobre el conjunto de la población), ya que durante la primavera los censos se refieren básicamente a los machos reproductores (García de la Morena *et al.*, 2006). No obstante, a la hora de realizar estimas poblacionales para un territorio determinado también habrá que tener en cuenta los patrones de movimiento de la especie y, por lo tanto, la existencia de inmigrantes que puedan llegar la zona de estudio o emigrantes que se desplacen a otras regiones (capítulo 6). En este sentido, destaca la importancia de realizar censos invernales coordinados a escala de la península Ibérica, dada la existencia de movimientos de aves entre España y Portugal (Silva, 2006; Silva, 2010; capítulo 6 y datos inéditos) así como la presencia de invernantes franceses (García de la Morena *et al.*, 2001a; Morales y García de la Morena, 2001; Morales *et al.*, 2002b; Villers *et al.*, 2010). Esta coordinación permitiría obtener información sobre el grueso de la población europea (Collar *et al.*, 2014; BirdLife International, 2015c). Por otro lado, la información sobre las proporciones de sexos y edades de los bandos posreproductores e invernales es de gran interés para evaluar el estado de las poblaciones desde el punto de vista de su dinámica poblacional. (Jiguet y Wolff, 2000; Morales *et al.*, 2005b; Morales *et al.*, 2015).

Respecto a la utilidad de este tipo de censos invernales basados en el mapeo de los bandos para conocer la distribución de la especie, se consideran útiles para escalas locales y regionales (García de la Morena *et al.*, 2001b; García de la Morena *et al.*, 2007; datos propios inéditos). Sin embargo, a escalas nacionales, dada la amplia distribución de la especie y su distribución agregada, esta metodología se debe complementar con otras fuentes de información complementarias (revisión de datos bibliográficos, marcaje de individuos, trabajos específicos), como se ha puesto de manifiesto en capítulo 3. Estas fuentes de datos adicionales permiten, por un lado, optimizar los muestreos (por ejemplo, mediante una estratificación previa de las áreas a muestrear en función de la distribución conocida de la especie, como se hizo en el Censo Nacional), lo que es de gran ayuda cuando los recursos económicos para este tipo de estudios a gran escala son limitados ; y, por otro, aprovechar información puntual que puede ser muy relevante de cara a las estimas poblacionales en ciertas áreas (como la localización de grandes concentraciones de aves en zonas concretas que pudiesen pasar desapercibidos en muestreos más generales; García de la Morena *et al.*, 2006). Esta complementariedad de técnicas para el estudio ya se ha demostrado útil en la realización, tanto de trabajos de distribución generales (SEO/BirdLife, 2012), como de estudios centrados en especies concretas (Tellería *et al.*, 2014).

Las técnicas de marcaje y seguimiento utilizadas merecen una mención especial pues han permitido conocer en detalle los complejos patrones de movimiento realizados por la especie, así como la localización de nuevas áreas de invernada y, sobre todo de concentración posreproductiva, desconocidas hasta la fecha. En este sentido, los sistemas de marcaje con GPS vía satélite han facilitado considerablemente el seguimiento de los sisonos respecto a los sistemas de radioseguimiento VHF convencionales, ya que la gran amplitud de muchos de los movimientos del sisón y la gran extensión de las áreas potenciales de distribución dificultaba en gran medida la localización de los individuos marcados (incluso con el radioseguimiento desde avioneta, capítulo 6).

Respecto a los cambios estacionales en la distribución del sisón, si observamos cómo ésta varía en España a lo largo de todo el ciclo anual (Capítulo 3), se puede observar que no se limita a las zonas de cría, como se sabía hasta la fecha (de Juana y Martínez, 1996; García de la Morena *et al.*, 2003), sino que experimenta importantes cambios estacionales. En respuesta a la primera pregunta que se planteaba al inicio de la tesis, fuera de la época de cría los sisonos ibéricos presentan una distribución mucho más restringida y agregada que durante la

época de cría, y en muchas zonas no coincidente. De hecho, hay citas de la presencia de la especie en algún momento del año en todas las provincias de la España peninsular e incluso se ha observado como divagante en Canarias y Baleares.

Estos importantes cambios estacionales también se han observado de manera general para el conjunto de las aves presentes en invierno en España, lo que pone de manifiesto que gran parte del territorio de la Península no es adecuado para la invernada de muchas especies de la avifauna ibérica (Carrascal y Palomino, 2012), aunque sea una importante área de invernada para diversas especies de distribución más septentrional (Tellería, 1988; 2004). El sisón común no es una excepción, pues aunque también recibe invernantes foráneos (Villers *et al.*, 2010), se han observado migraciones invernales dentro de las poblaciones ibéricas (capítulo 6). En el caso del sisón, y dejando al margen el importante papel de la disponibilidad de hábitat, que se discutirá más adelante, la posición geográfica y la orografía parecen jugar un papel muy importante a la hora de determinar su distribución invernal a gran escala. La altitud tiene una gran influencia sobre la innivación y la mayor impredecibilidad-severidad climática, que indirectamente afectan a la disponibilidad de alimento (Carrascal y Palomino, 2012). La innivación aumenta con la altitud y la nieve perdura más en zonas altas y más frías, de manera que se reduce la accesibilidad de los recursos tróficos del suelo. Streich *et al.* (2006) confirmaron que, precisamente, la restricción temporal al alimento causada por las nevadas era el factor desencadenante de migraciones invernales facultativas en poblaciones de avutarda de Europa central. Por otro lado, la mayor frecuencia y severidad de los temporales de viento y frío de las zonas más elevadas también comprometen las expectativas de obtener un balance energético diario positivo (Carrascal y Palomino, 2012). Este efecto de la altitud sobre la distribución y la biodiversidad de aves también se ha observado en otros estudios, incluyendo alguno sobre comunidades de aves agrícolas de la Meseta Norte (Tellería *et al.*, 2008), donde el sisón desaparece en gran medida en esta época del año. Por su parte, la posición geográfica también puede influir directamente, aparte su influencia sobre otros factores ambientales (hábitat, clima) analizados en la tesis. Tellería *et al.* (2009) proponen que uno de los factores geográficos que pueden ser relevantes a la hora de determinar el nivel de ocupación de zonas de invernada es la distancia de las mismas a las principales rutas migratorias. En este sentido, las áreas de invernada localizadas en la Meseta Norte y Navarra (donde es muy infrecuente), coinciden con las principales rutas de migración de los sisones franceses (Villers *et al.*, 2010). Por otro lado, la precipitación y la temperatura también influyen sobre la distribución invernal de la especie (capítulo 4) aunque, en el caso de la

segunda, relacionada con la radiación solar. Ésta afecta al estado térmico del ambiente aumentando la temperatura percibida por las aves más allá de la temperatura del aire, minimizando su gasto metabólico y, por lo tanto, permitiendo obtener un balance energético más favorable durante el invierno (Carrascal *et al.*, 2001; Carrascal y Díaz, 2006; Carrascal y Palomino, 2012; Villén-Pérez *et al.*, 2013).

En cuanto al periodo posreproductor, tampoco parece que gran parte de la península Ibérica presente unas condiciones adecuadas para la avifauna durante el verano y el otoño, a tenor de los cambios observados en la distribución (capítulo 3) y los movimientos del sisón (capítulo 6) y otras especies como la avutarda (Morales *et al.*, 2000; Alonso *et al.*, 2009), el cernícalo primilla (Olea *et al.*, 2004) o el aguilucho cenizo (Limiñana *et al.*, 2008). Aunque la información sobre la distribución posreproductora no presenta el mismo nivel de detalle que la invernal (sobre todo en aquellas regiones donde la especie exhibe un comportamiento más sedentario pero en las cuales no se dispone de datos para este periodo, como sucede en gran parte de la mitad sur peninsular), sí que se observan unos patrones claros de distribución que, además, son concordantes con los movimientos observados y consistentes con la variación ambiental y geográfica de la Península Ibérica (capítulo 6). Además de las zonas de paso migratorio otoñal de la cornisa cantábrica, las áreas de presencia posreproductiva predominan en la Meseta Norte, fundamentalmente en zonas del piedemonte de los principales sistemas montañosos (Central e Ibérico) y situadas a mayor altitud que las poblaciones reproductoras de su entorno (lo cual se observa incluso en la periferia de las principales cuencas hidrográficas, como ocurre en el valle del Ebro); o bien en áreas con cultivos de regadío (capítulo 3).

El hecho de que gran parte de la Península presente un clima Mediterráneo y presente una marcada estacionalidad con un periodo de sequía estival, especialmente acusado en las áreas Termo y Mesomediterráneas (donde además el sisón es más abundante; Santos y Suárez, 2005; García de la Morena *et al.*, 2006), hace que en verano se reduzcan notablemente los recursos tróficos disponibles para la especie en gran parte de su área de distribución (pues se trata de una especie fundamentalmente folívora; Jiguet, 2002), la cual se ve forzada a buscar áreas con una mayor productividad vegetal en el periodo posreproductor (Silva *et al.*, 2007; Faria y Silva, 2010). La Península Ibérica es muy variable en términos de estacionalidad y productividad, como se observa al analizar índices normalizados de vegetación, como el NDVI (Alcaraz *et al.*, 2006), que está íntimamente relacionado con la

producción primaria (Tucker y Sellers, 1986; Sellers *et al.*, 1992). Según Alcaraz *et al.* (2006) en la región mediterránea los valores máximos de NDVI se dan en las montañas altas, en los humedales y en las áreas regadas (riberas y cultivos de regadío). En el resto de la Península, se observan dos patrones fenológicos: las montañas mediterráneas tienen su pico en otoño-invierno, mientras que las zonas semiáridas, las cuencas de los ríos las mesetas continentales tienen su máximo en primavera. Estas diferencias geográficas y fenológicas en la producción primaria parecen explicar en gran medida tanto las variaciones estacionales en la fenología reproductora del sisón a escala Peninsular, que también varía geográficamente (García de la Morena *et al.*, 2006; Martínez, 2011), como la existencia de movimientos posreproductores a zonas elevadas y a regadíos (capítulo 6), todo lo cual condiciona la distribución posreproductora de la especie señalada anteriormente. Además, variables derivadas del NDVI, como el valor medio de “verdor” (Suarez-Seoane *et al.*, 2002) o la biomasa media anual y el pico estival (Osborne y Suárez-Seoane, 2007) han demostrado ser unos buenos predictores de la distribución del sisón común durante la época reproductora, aunque también influyen otros factores geográficos e incluso meteorológicos. Sobre estos últimos factores, Suárez-Seoane *et al.* (2004) señalan cómo la distribución de la especie parece explicarse mejor por la meteorología y la climatología a corto plazo que por el efecto del clima sobre los grandes tipos de vegetación (es decir, la climatología a largo plazo), ya que la especie es sensible a la evapotranspiración, seleccionando lugares de nidificación donde los suelos están más húmedos en verano. Delgado *et al.* (2011) también encuentra una relación unimodal a escala europea entre la ocurrencia de sisón y el índice de humedad del suelo; mientras que a escala local, coincide con lo observado por Silva *et al.* (2007) para explicar la presencia del sisón a escala local durante el verano. Esto sugiere que durante el periodo posreproductor, tanto los factores climáticos como el hábitat, determinan la distribución de la especie, como se ha demostrado en invierno para el sisón (capítulo 4) y, de manera general, para otras especies ibéricas (Senar y Borrás, 2004; Carrascal y Palomino, 2012). También se han observado variaciones en la fenología de migración de los sisones relacionados con el clima (capítulo 6), así como la influencia de las condiciones meteorológicas sobre la distribución y la dinámica poblacional durante el periodo reproductor, tanto en el sisón (Delgado *et al.* 2009, Delgado y Moreira, 2010; de Juana y García, 2015) y como en otras especies de aves (Tellería y Santos, 1994; Van-Heezik y Seddon, 1999; Combreau *et al.*, 2000; Githaiga-Mwicigi *et al.*, 2002; Morales *et al.*, 2002b).

También es notable la existencia de grandes áreas de solapamiento entre las áreas de cría e invernada de sisón, tanto a escala nacional (capítulo 3) como regional (capítulo 4). Estas zonas se encuentran sobre todo en la Meseta Sur (donde, además, hay un mayor porcentaje de cuadrículas donde se ha constatado la residencia del sisón a lo largo de todo el año), el centro de Extremadura o áreas concretas de la Meseta Norte, y los valles del Ebro y del Guadalquivir. Estas áreas coinciden en gran medida con las regiones donde apenas hay variación entre la riqueza de aves en invierno y primavera señaladas por Carrascal y Palomino (2012), como resultado de una menor estacionalidad de sus condiciones ambientales. Y para el caso particular del sisón, también son similares a las “áreas principales” (*core areas*) de distribución de la especie en la época de cría determinadas a partir de series temporales de adecuación del hábitat por Osborne y Suárez-Seoane (2007). Según estos autores, aunque la extensión de hábitat adecuado en estas zonas puede variar entre años, presumiblemente por factores como el clima, las áreas con mayor adecuación temporal para el sisón se caracterizan por un predominio de cultivos de secano (63%) enriquecido por mosaicos agrícolas (14%); los regadíos solo suponen un 1% de su hábitat. Por el contrario, las áreas con menor adecuación temporal del hábitat presentaban mayores porcentajes de pastizales y matorrales.

En este sentido, diversos trabajos también han destacado la importancia la complementariedad espacial y temporal de hábitat a escala de paisaje, tanto durante la época de cría (Martínez, 1994; Campos y López, 1996; Salamolard y Moreau, 1999; Martínez, 2005; Delgado, 2009; Delgado *et al.*, 2010) como durante el periodo posreproductor (Silva *et al.*, 2007; Faria y Silva, 2010) y el periodo invernal (Wolff *et al.*, 2002; Wolff, 2005). Por otro lado, la mayor variabilidad estacional interanual de las áreas con predominio de pastos y matorral señalada por Osborne y Suárez-Seoane (2007) también parece producirse a lo largo del ciclo anual, pues las aves que crían en ellos los abandonan tanto durante el periodo invernal (capítulo 4; Wolff, 2001) como durante el periodo posreproductor (Silva *et al.*, 2007; Faria y Silva, 2010), por su menor disponibilidad de alimento, desplazándose a zonas con una mayor diversidad de sustratos.

Esto pone de manifiesto que la heterogeneidad de recursos es clave para el sisón a diferentes las escalas espaciales y temporales. Aunque el nicho fundamental de la especie pueda estar determinado a gran escala por factores climáticos (Delgado *et al.*, 2011) y su distribución geográfica esté limitada estacionalmente, en primera instancia, por ellos (capítulos 3, 4 y 6), su interacción con los componentes del hábitat fuera del periodo

reproductor es fundamental, como también señalan Carrascal y Palomino (2012) para las aves invernantes en su conjunto. Durante la época de cría, el marcado dimorfismo sexual de la especie y su sistema reproductivo (Cramp y Simmons, 1980; Jiguet y Bretagnolle, 2001) producen una segregación ecológica que se traduce en una selección diferencial de microhábitat que permite a machos y hembras satisfacer sus diferentes requerimientos (Morales *et al.*, 2008b), lo que tiene consecuencias en los patrones de ocupación del espacio a escalas superiores (Delgado, 2009). Sin embargo, como sea visto en el capítulo 4, el hecho de que los requerimientos ecológicos de la especie se relajen fuera de la época de cría, cuando la especie pasa a tener un comportamiento gregario (y por lo tanto los requerimientos ecológicos se igualan para las diferentes clases de edades o sexos), les permite explotar una mayor diversidad de hábitats, siempre y cuando ofrezcan los recursos necesarios. En invierno los recursos esenciales son el alimento y el refugio (Wolff, 2001; Wolff *et al.*, 2001). Los resultados del capítulo 5 confirman este extremo, mostrando que en las zonas de invernada las aves pueden seleccionar diferentes tipos de hábitat siempre que dispongan de suficiente alimento (barbechos en los secanos o alfalfas en los regadíos) siempre y cuando ofrezcan una estructura de vegetación adecuada, que les proporcione suficiente refugio (adecuada cobertura de vegetación) y buena visibilidad (mayor distancia al horizonte). La importancia del refugio y la visibilidad durante el periodo invernal también ha sido señalada por Silva *et al.* (2004) y por Wolff (2005). En las grandes parcelas de alfalfa del centro peninsular, las aves pueden permanecer en la misma parcela durante semanas o incluso meses (Otero, 1985a; García de la Morena *et al.*, 2002). En relación con el periodo posreproductor, el recuso más crítico parece ser la disponibilidad de alimento, pues las aves seleccionan sustratos que dispongan suficiente cobertura de vegetación verde, aunque no necesariamente ofrezcan suficiente refugio (Silva *et al.*, 2007; Faria y Silva, 2010). La mayor mortalidad de la especie observada fuera del periodo reproductor (datos inéditos) podría estar relacionada en gran medida con este patrón de selección de hábitat que les obligaría a utilizar áreas con un mayor riesgo de depredación, como también señala Wolff (2005) para el periodo invernal.

La complejidad de los patrones migratorios de los sisonos ibéricos descrita en esta tesis constituye una aportación novedosa al conocimiento básico de la biología de la especie. Por un lado, resuelve definitivamente el cierto misterio que rodeaba a la desaparición de los machos después de la época de cría en muchas poblaciones (Collar, 1996) y explica las concentraciones posreproductoras que se observaban en ciertas áreas de la Península o las importantes variaciones estacionales en la abundancia y distribución de la especie. De hecho,

existe una gran coherencia entre el patrón de distribución anual señalado en el capítulo 3 y los patrones de movimiento identificados en capítulo 6. Además, los patrones de migración de los sisones ibéricos y los observados en las aves francesas también son consistente con los patrones de diversidad genética observados en estas poblaciones por García *et al.* (2011), incluyendo la baja diversidad genética que presentan en conjunto.

Por lo tanto, ahora conocemos en gran medida los factores que parecen regular estos patrones de movimiento. El hecho de que el patrón estrictamente sedentario resulte ser minoritario en las poblaciones ibéricas, al contrario de lo que se pensaba hasta la fecha (Bernis, 1966b; Collar, 1996; Díaz *et al.*, 1996) responde tanto a los particulares requerimientos ecológicos de la especie como a la gran la diversidad ambiental existente en la Península Ibérica, como ya se ha discutido anteriormente.

Pero además, las relaciones filogenéticas del sisón también podrían ayudar a explicar el extendido comportamiento migrador o migrador parcial de las poblaciones ibéricas y el hecho de que el sedentarismo sea realmente un comportamiento que se haya desarrollado en tiempos recientes (bajo ciertas condiciones climáticas y de transformación del hábitat, como se discutirá más adelante). La familia de las avutardas es un grupo de aves que ha evolucionado adaptándose a ambientes abiertos, fundamentalmente herbáceos de zonas templadas y tropicales, donde al menos existe una estación seca anual (Collar, 1996). Esta evolución en ambientes estacionales ha supuesto que ninguna de las especies del grupo se pueda considerar completamente migradora, aunque la mayoría realicen movimientos de mayor o menor extensión, siendo al menos dispersivas o claramente nómadas. Las dos regiones donde el comportamiento migratorio de las avutardas es más significativo son, en primer lugar, Eurasia por Asia Central, hasta el sureste de Rusia y China; y en segundo lugar el Sahel y las zonas de savana del límite sur del Sahara. Precisamente el sisón es una especie que ha evolucionado en las estepas herbáceas de la primera zona, donde los inviernos fríos y largos obligan a las aves desplazarse centenares o miles de kilómetros al sur, a zonas más templadas de la región. Por lo tanto, es una especie que ha evolucionado en un ambiente marcadamente estacional, lo cual ha supuesto una serie de adaptaciones comportamentales y morfológicas especialmente desarrolladas para realizar movimientos de larga distancia. En relación con estas últimas, tanto el sisón como la avutarda común (que presenta el mismo origen y en gran medida su misma distribución) presentan un tamaño relativo del músculo cardíaco excepcionalmente grande, muy por encima de la relación alométrica general que

muestran el resto de las familias de aves, indicando un alto grado de especialización adaptativa para realizar y mantener el vuelo batido y, por lo tanto, para la migración de larga distancia (Bishop, 1997). Esta gran capacidad de movimiento se ha puesto de manifiesto durante el desarrollo de esta tesis, al registrarse movimientos de larga distancia (por ejemplo, entre las provincias de Orense y Cáceres) a velocidades promedio de 85 km/h y un registro de velocidad máxima de hasta 98 km/h (un ave volando entre las provincias de Córdoba y Teruel, con viento de cola) (datos inéditos).

Más aún, la similitud existente entre los patrones de movimiento de los sisones y las avutardas ibéricas (Palacín, 2007), como se ha discutido en capítulo 6, refuerza esta idea del marcado componente filogenético del comportamiento migratorio de la especie. Por otro lado, como se ha comentado anteriormente, las áreas con predominio de pastizales y matorral de ambientes mediterráneos, que se corresponderían más con las estepas naturales en las que ha evolucionado la especie (Suárez *et al.*, 1992; Santos y Suárez, 2005), presentan una acusada estacionalidad y una reducción de recursos tróficos tanto en invierno como en verano, además de una mayor variabilidad interanual. En este sentido, la especie estaría perfectamente adaptada a realizar movimientos estacionales de diversa amplitud rastreando la distribución espacial y temporal de los recursos. En condiciones naturales, de no haber existido importantes transformaciones del paisaje por la mano del hombre, estas áreas de vegetación natural se encontrarían mucho más restringidas (Bennett y Provan, 2008) y, por lo tanto, menos conectadas. Sin embargo, el sisón común, al igual que otras especies de aves esteparias Europeas, se ha visto favorecido por las importantes transformaciones del paisaje asociadas al desarrollo de la agricultura desde el Neolítico (Sainz Ollero, 2003; Santos y Suárez, 2005). En este proceso, además de ampliarse el rango de distribución general de la especie, que ha sabido adaptarse a estos nuevos hábitats pseudoesteparios (Suárez *et al.*, 1997a), ha aumentado la diversidad de sustratos disponibles para la especie y, en última instancia la conectividad de las áreas de invernada o concentración posreproductora, que además podrían estar más cerca de las áreas de cría, como se ha señalado anteriormente (véase capítulo 4; Wolff, 2005). Este factor unido a la privilegiada situación de la Península Ibérica en el suroeste del Paleártico Occidental desde el punto de vista climático (es decir, con una menor variabilidad estacional en comparación con el resto del área de distribución de la especie; véase Delgado *et al.*, 2011) habrían favorecido el desarrollo del comportamiento sedentario, que es mucho más frecuente en las regiones de mayor influencia Mediterránea (al igual que en el sur de Francia) y ha producido diferenciación genética entre poblaciones (García *et al.*,

2011). Por lo tanto, el sisón constituye buen ejemplo de cómo el comportamiento migratorio o sedentario puede evolucionar de forma relativamente rápida (Berthold *et al.*, 1992; Berthold, 1993).

Finalmente, los resultados de esta tesis también tienen importantes implicaciones desde el punto de vista de la conservación de la especie. En primer lugar, la amplia distribución de la especie y la existencia de movimientos interregionales confirman la necesidad de abordar estrategias de conservación de escala suprarregional e internacional, pues en España también podemos encontrar poblaciones foráneas (de Francia y Portugal). El desfavorable estado de conservación de las poblaciones migradoras francesas aumenta si cabe la necesidad de este tipo de estrategias, como bien se recoge en el Plan de Acción del Sisón en Europa (Iñigo y Barov, 2010). Es fundamental garantizar la protección de las áreas de interés para la especie a lo largo de todo el ciclo anual, es decir, tanto las zonas de reproducción como las zonas de concentración invernal o posreproductora, más aún cuando hay evidencias de elevadas tasas de mortalidad posreproductora (Verisimo *et al.* en prep.)

La cobertura que ofrecen actualmente las redes de espacios protegidos (ZEPAs) y las IBAs es claramente insuficiente, tanto la de las áreas de reproducción como la de las de invernada (Capítulo 2; García de la Morena *et al.*, 2009; Palomino y Carrascal, 2012). Además, la tendencia poblacional de la especie es claramente negativa tanto dentro como fuera de las IBAs y el declive también se está observando en las poblaciones invernantes (Morales *et al.* 2015; SEO/BirdLife, 2015), lo cual pone de manifiesto que la declaración de espacios protegidos, por si misma, no es suficiente para garantizar la conservación de la especie. Además, hay que tener en cuenta que las IBAs no son siquiera espacios protegidos (son básicamente un inventario de referencia) y en las ZEPAs apenas se implementan medidas de protección o planes de gestión (Iñigo *et al.*, 2010; Infante *et al.*, 2011)

El conocimiento sobre los requerimientos ecológicos de la especie que se presenta en esta tesis resulta de gran interés para aplicar medidas de gestión del hábitat y de conservación específicos para garantizar la supervivencia de la especie fuera del periodo reproductor. Estas medidas se deben aplicar tanto en las áreas de concentración fuera de la época de cría como en las zonas de reproducción, aunque es preferible concentrar los esfuerzos en éstas últimas, al menos en aquellas regiones donde la especie presente un comportamiento más sedentario. De manera general, es fundamental garantizar una suficiente heterogeneidad paisajística de manera que los sisones encuentren sustratos que les ofrezcan tanto disponibilidad de alimento

como refugio fuera del periodo reproductor, prestando una especial atención a la estructura de la vegetación. En este sentido, la presencia de sustratos herbáceos permanentes o semipermanentes es importante: en los pastizales naturales o seminaturales se debería controlar la carga ganadera con el fin de mantener un mínimo de altura y cobertura vegetal; en las áreas de cultivo de secano, mantener los barbechos (sin considerar labrados, es decir, rastrojos o barbechos de un año con desarrollo de arvenses o rebrote del cultivo no cosechado), barbechos de larga duración y eriales; en regadíos, favorecer el cultivo de leguminosas (principalmente alfalfa, regadas por riego a manta o con pívot pero nunca con aspersores fijos). Cabe destacar la importancia que pueden llegar a tener los regadíos fuera de la época de reproducción por lo que una buena gestión de los mismos puede ser favorable para la especie. En cualquier caso, jamás se deberán favorecer este tipo de cultivos intensivos a costa de la transformación de áreas de secano. También se debe evitar de forma generalizada la transformación de cultivos herbáceos a leñosos en las áreas de interés para la especie. Aunque los últimos cambios realizados en la Política Agraria Comunitaria no han sido muy favorables para la especie, con medidas como la retirada del barbecho obligatorio, entre otras, la aplicación de medidas agroambientales sigue siendo una herramienta de gran interés para la conservación del hábitat de la especie (Herkert, 2009; Bretagnolle *et al.*, 2011; Concepción y Díaz, 2011; Perkins *et al.*, 2011; MacDonald *et al.*, 2012; Princé *et al.*, 2012; Ponce *et al.*, 2014}).

También se debe prestar una especial atención a reducir las causas de mortalidad no natural (colisiones, atropellos, caza), tanto en las áreas de concentración posreproductora y de invernada, como en las zonas de paso migratorio, así como las molestias por actividades antrópicas. No obstante, las causas de mortalidad de la especie registradas a lo largo de los trabajos de esta tesis deberán ser analizadas en detalle con el fin de poder particularizar las posibles variaciones estacionales o regionales en la supervivencia de la especie (Verisimo *et al.* en prep.).

Además conviene hacer algunas consideraciones de conservación relacionadas con los complejos patrones de movimiento y distribución de las poblaciones ibéricas. Por una lado, aunque en esta tesis no se ha analizado específicamente el grado de conectividad migratoria, es decir, el grado en el que individuos procedentes de diferentes regiones se juntan o comparten áreas fuera de la estación reproductora (Webster *et al.*), parece existir una cierta correlación entre la longitud geográfica de las áreas de cría e invernada, así como en las

distancias recorridas, al menos en el caso de los migradores de larga distancia (capítulo 6; Villers *et al.*, 2010). Esta moderada conectividad podría aumentar la resiliencia de las poblaciones reproductoras a pérdidas locales de hábitat en las zonas de invernada, como también se ha observado en la carraca europea (Rodríguez-Ruiz *et al.*, 2014; Finch *et al.*, 2015). No obstante, también existe un alto grado de solapamiento de las entre las áreas de invernada de las poblaciones migradoras y las poblaciones de las residentes, además otras complejas interacciones entre zonas de veraneo e invernada que también apuntan a una mayor conectividad migratoria para el conjunto de la población ibérica, incluyendo las poblaciones migradoras francesas. Además, tanto las poblaciones migradoras ibéricas como las francesas comparten zonas de paso, como ocurre en los sistemas Central e Ibérico. Es decir, que esta mayor conectividad migratoria supondría una mayor sensibilidad a las afecciones en las áreas donde los sisonos pasan el periodo no reproductor. Por lo tanto, esta es una cuestión a la que habrá que prestar una especial atención en futuros trabajos. Finalmente, también habrá que tener en cuenta la estrecha relación entre los patrones migratorios y la diversidad genética, especialmente a la hora de abordar proyectos de conservación que contemplen la realización de translocaciones de individuos entre poblaciones con diferente comportamiento migratorio.

Conclusiones

Las principales conclusiones que se pueden extraer de los resultados de esta tesis son las siguientes:

Sobre la distribución del sison común fuera del periodo reproductor

El desarrollo de una metodología estandarizada y repetible para el censo y la estima de las poblaciones invernantes de sison común es una herramienta fundamental para la conservación de la especie, ayudando a gestores e investigadores a desarrollar programas de monitoreo a largo plazo durante a diferentes escalas espaciales (locales, regionales o nacionales).

Este seguimiento, además, contribuye a aumentar los conocimientos actuales sobre la ecología invernal de la especie, contribuyendo así a mejores estrategias de conservación, como requiere el Plan de Acción del sison en Europa.

La metodología presentada en el capítulo 2 para censar las poblaciones invernantes a escala regional resultó consistente entre años y coherente con las estimas preliminares para la comunidad de Madrid, suponiendo la primera estimación estadísticamente fiable de una población invernante en España (a esa escala). Esta misma metodología fue utilizada posteriormente con éxito en el primer Censo Nacional de la especie (capítulo 3).

No obstante, para especies con una amplia distribución e importantes variaciones estacionales tanto en su extensión como en su abundancia, es recomendable complementar la información de censos con otro tipo de datos, obtenidos de diversas fuentes (revisión bibliográfica y documental, peticiones de información a especialistas o naturalistas, marcaje y seguimiento de aves).

La comparación de los resultados del Censo Nacional invernal con el conocimiento previo obtenido mediante el análisis de este otro tipo de información complementaria pone de manifiesto la utilidad de ambos tipos de aproximaciones metodológicas. Estos datos de revisión permiten optimizar los censos mediante un diseño estratificado que priorice las áreas a muestrear en función del grado de conocimiento sobre la presencia de la especie, además de completar la información de áreas que no se hayan podido censar adecuadamente.

Como fruto de todos estos análisis de censo y revisión se ha obtenido por primera vez un mapa con la distribución de la especie en España a lo largo de todo el ciclo anual, clasificando las diferentes áreas (mediante cuadrículas UTM de 10 x 10 km) en función de la fenología de la especie.

La distribución conocida del sisón común en España considerando todo el ciclo anual se extiende hasta las 1.551 cuadrículas UTM de 10 x 10 km, de las cuales en un 88% se aparece durante la época de cría y en el 11,2% restante no se reproduce. El sisón está presente en todas las provincias de la España peninsular en al menos una de sus fases fenológicas, además de estar citado como accidental en los archipiélagos canario y balear.

Durante el periodo invernal su distribución se restringe a un 39,8% de la distribución total, mientras que solo se tiene constancia de su presencia durante el periodo posreproductor (verano y otoño) un 17,3% de las cuadrículas, aunque en este caso la información parece incompleta. También se identifican unas pocas cuadrículas en la que la especie aparece exclusivamente durante los pasos migratorios.

Sobre los factores ecológicos que determinan los cambios estacionales de distribución de la especie

A escala regional las preferencias ambientales del sisón común son más predecibles y complejas (controladas por un mayor número de factores) en primavera que en invierno, cuando su distribución potencial y su nicho ecológico se amplían ligeramente.

Las variables de hábitat (porcentaje de cultivos de secano y pastizales, y altitud) determinan su distribución primaveral a escala regional, mientras que en invierno también entran en juego variables climáticas (porcentaje de cultivos de secano y eriales, y precipitación).

El hábitat potencial invernal está más conectado a diferentes escalas espaciales que el hábitat potencial de cría, aunque existe un alto grado de solapamiento entre ambos.

El hábitat de reproducción es un mejor predictor del hábitat potencial invernal. Por tanto, la protección de áreas de cría cercanas a zonas de invernada aseguraría la conservación de una mayor proporción del área de distribución de la especie.

Los bandos de sisón se distribuyen en las zonas de invernada en función de la estructura de la vegetación (microhábitat), independientemente de la composición del paisaje en términos de sustrato agrario (macrohábitat), incluso en sistemas con diferente grado de intensificación (cultivos de secano versus regadío).

Aunque los sustratos seleccionados en ambos casos por los sisones potencialmente ofrecen suficientes recursos tróficos (fundamentalmente barbechos en los secanos y alfalfas en los regadíos), la estructura de la vegetación demuestra una preferencia con áreas que también ofrezcan refugio, así como una mayor visibilidad.

Existe una similitud entre el patrón mostrado por los grupos mixtos de sisón y ganga ibérica y los grupos monoespecíficos de sisones, aunque la selección de hábitat de sisones y gangas difiere.

Estas diferencias entre tipos de bandos se mantienen tanto a escala de macrohábitat como a escala de microhábitat. Sin embargo, a pesar de las notables diferencias de selección de macrohábitat según la tipología de los cultivos disponibles en cada zona (regadío vs secano), no existen diferencias en cuanto a la selección de microhábitat. Este patrón no difiere entre localidades.

En este tipo de asociación interespecífica, las gangas encontrarían unos beneficios más evidentes (en términos de acceso a sustratos que no se ajustan a sus características morfológicas) que en el caso de los sisones. Éstos resultaron ser la especie más selectiva y por lo tanto la que lidera el comportamiento de los bandos mixtos; las gangas ibéricas parecen seguir el comportamiento de los sisones.

Sobre los patrones de movimiento de los sisones ibéricos

Las poblaciones de sisón ibéricas muestran unos patrones migratorios más complejos de lo que se pensaba hasta la fecha, incluyendo comportamientos migradores totales y parciales así como sedentarios, con desplazamientos de diversa amplitud (hasta más de 400 km).

No obstante, el patrón estrictamente “sedentario” resultó ser el más minoritario (11% de las aves estudiadas). La mayor parte de los sisones (75%), “migradores estivales” y “migradores estivales-invernales”, efectuaron movimientos después del periodo reproductor (entre mayo y julio), mientras que los “migradores invernales”, que abandonaron las áreas de cría en otoño (entre septiembre y noviembre), supusieron el 14%. La migración prenupcial se produjo de manera generaliza en el mes de marzo.

Se observó una buena correspondencia entre los diferentes patrones de movimiento y los sectores bioclimáticos de la Península Ibérica, es decir, la diversidad y complejidad del comportamiento migratorio de los sisones ibéricos están íntimamente relacionada con la gran diversidad ambiental de la Península (ligada a factores geográficos, climáticos y de hábitat). Más aún, destaca la importancia del periodo posreproductor como una fase crítica dentro del ciclo anual de las poblaciones de sisón común mediterráneas, lo que conlleva un comportamiento migratorio diferente del observado en el resto de su área de distribución.

Estos patrones de movimiento y el grado de conectividad migratoria de las poblaciones ibéricas (incluyendo la fracción migradora francesa) deben ser tenidos en cuenta en las estrategias de conservación de la especie que, además, requieren un enfoque internacional.

Capítulo 8 Referencias

- Acevedo, P.; Alzaga, V.; Cassinello, J. y Gortázar, C. 2007. Habitat suitability modelling reveals a strong niche overlap between two poorly known species, the broom hare and the Pyrenean grey partridge in the north of Spain. *Acta Oecologica*, 31: 174–184.
- Aebischer, N. J.; Robertson, P. A. y Kenward, R. E.; 1993. Compositional analysis of habitat use from animal radio-tracking data. *Ecology*, 74: 1313–1325.
- Aguilar, A. 1980. *Valoración anual de las poblaciones de aves del Guadiana Medio extremeño*, Universidad Complutense de Madrid, Madrid.
- Alberdi, M. 2011. *Seguimiento de las poblaciones de aves esteparias amenazadas en la Comunidad valenciana, 2011*. Conselleria d' Infraestructures, T. i. M. A. -V.
- Alberdi, M. 2012. *Seguimiento de las poblaciones de aves esteparias amenazadas en la Comunidad valenciana, 2012*. Conselleria d' Infraestructures, T. i. M. A. -V.
- Alcaraz, D.; Paruelo, J. y Cabello, J. 2006. Identification of current ecosystem functional types in the Iberian Peninsula. *Global Ecology and Biogeography*, 15 (2): 200-212.
- Alerstam, T.; Hedenström, A. y Åkesson, S. 2003. Long-distance migration: evolution and determinants. *Oikos*, 103: 247-260.
- Alerstam, T.; Rosén, M.; Bäckman, J.; Ericson, P. G. P. y Hellgren, O. 2007. Flight Speeds among Bird Species: Allometric and Phylogenetic Effects. *PLoS Biol*, 5 (8): e197.
- Alonso, J. A.; Martín, E.; Alonso, J. C.; Morales, M. B. y Lane. 2001. Seasonal movements of male Great Bustards in Spain. *Journal of Field Ornithology*, 72 (4): 501-508.
- Alonso, J. C.; Morales, M. B. y Alonso, J. A. 2000. Partial migration, and lek and nesting area fidelity in female great bustards. *The Condor*, 102: 127-136.
- Alonso, J. C. y Palacin, C. 2009. Probable population decline of the Little Bustard *Tetrax tetrax* in north-west Africa. *Ostrich*, 80 (3): 165-170.
- Alonso, J.; Palacín, C.; Alonso, J. y Martín, C. 2009. Post-breeding migration in male great bustards: low tolerance of the heaviest Palaearctic bird to summer heat. *behavioral Ecology and Sociobiology*, 63 (12): 1705-1715.

- Álvarez, J. J.; Bea, A.; Faus, J. M.; Castien, E. y Mendiola, I. 1985. *Atlas de los vertebrados continentales de Alava, Vizcaya y Guipuzcoa*. Gobierno Vasco. Bilbao.
- Álvarez-Balbuena, F. 2000. *Aves raras y escasas en Asturias*. Coordinadora Ornitológica d'Asturies. Avilés.
- Amano, T. y Yamaura, Y. 2007. Ecological and life-history traits related to range contractions among breeding birds in Japan. *Biological Conservation*, 137 (2): 271-282.
- Araujo, M. B. y Guisan, A. 2006. Five (or so) challenges for species distribution modelling. *Journal of Biogeography*, 33 (10): 1677-1688.
- Arcos, F. y Salvadores, R. 2004. *Habitat selection by territorial males of Little Bustard (Tetrax tetrax) in a NW iberian Population*. En: International Symposium on Ecology and Conservation of Steppe-land Birds. Abstracts, 3rd-7th December 2004
- Arratibel, P.; Deán, J.; Llamas, A. y Martínez, O. 1995. *Anuario Ornitológico de Navarra. 1993-1994*. Gorosti.
- Arroyo, B. y Tellería, J. L. 1984. La invernada de aves en el Estrecho de Gibraltar. *Ardeola*, 30: 23-31.
- Asensio, B. 1998. *La migración de las aves*. Acento Editorial. Madrid.
- Astrain, C. y Etxeberria, A. 1997a. *Estado de conservación y requerimientos de hábitat del Sisón (Tetrax tetrax) en Navarra*. Departamento de Medio Ambiente, Ordenación Territorial y Vivienda del Gobierno de Navarra.
- Astrain, C. y Etxeberria, A. 1997b. *Plan de conservación del Sisón (Tetrax tetrax) en Navarra*. Departamento de Medio Ambiente, Ordenación Territorial y Vivienda del Gobierno de Navarra.
- Austin, M. P. 2002. Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modeling. *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.
- Bannerman, D. A. 1962. *The Birds of the British Isles*. Vol. XI. XI. Glareolidae, Otidae, Burhinidae, Gruidae and Laridae. Oliver and Boyd. Edimburg.

- Bárcena, F. 1995. *Tetrax tetrax (Otis tetrax)* (Linn.) Sisón. En: Penas-Patiño, X. M.; Guitián, X.; López, Z. y Álvarez, E. (Eds.). *Atlas de Vertebrados de Galicia. Aproximación á distribución dos Vertebrados terrestres de Galicia durante o quinquenio 1980-1985*. Págs: 406-407. Consello da Cultura Galega. Santiago de Compostela.
- Bárcena, F.; Domínguez, J. y Villarino, A. 1987. El Sisón (*Tetrax tetrax*) en Galicia (NW de España). En: Ena, V. (Ed.). *I Congreso Internacional de Aves Esteparias*. Págs: 163-173. Junta de Castilla y León. León.
- Barros, A. y Galán, P. 2000. *V Anuario das Aves de Galicia. 1997*. A. Barros y P. Galán (Eds.). A Coruña.
- Barros, D. y Ríos, D. 2002. *Guía de las Aves del Estrecho de Gibraltar*. Ornitur, S. L.
- Beck, J. R. y Shultz, E. K. 1986. The use of relative operating characteristic (ROC) curves in test performance evaluation. *Archives of Pathology and Laboratory Medicine*, 110 (1): 13-20.
- Benítez-López, A. 2014. *Ecología y conservación de pteróclidos ibéricos: una aproximación multiescalar*. Tesis Doctoral. CSIC-UCLM-JCCM.
- Benítez-López, A. y García, J. T. 2012. *Ganga ibérica Pterocles alchata*. En: SEO/BirdLife. *Atlas de las aves en invierno en España 2007-2010*. Págs.: 314-315. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente – SEO/BirdLife. Madrid.
- Benítez-López, A.; Viñuela, J.; Hervás, I.; Suárez, F. y García, J. T. 2014. Modelling sandgrouse (*Pterocles alchata*) distributions and large-scale habitat requirements in Spain: implications for conservation. *Environmental Conservation*, 41 (02): 132-143.
- Benito, M. 2002. *Potencialidad del elemento relicto paleotropical lauroide en la Península Ibérica. Aproximación mediante redes neuronales en un entorno SIG*. Tesis doctoral. Universidad Autónoma de Madrid, Madrid, Spain.
- Bennett, K. D. y Provan, J. 2008. What do we mean by ‘refugia’?. *Quaternary Science Reviews*, 27 (27–28): 2449-2455.
- Bernaldez, F. G.; Benayas, J. M. R.; Levassor, C. y Peco, B. 1989. Landscape ecology of uncultivated lowlands in Central Spain. *Landscape Ecology*, 3 (1): 3-18.
- Berner, T. O. y Grubb, T. C. J. 1985. An experimental analysis of mixed-species flocking in birds of deciduous woodland. *Ecology*, 66, 1229–1236.

- Bernis, F. 1966a. *La migración en aves. Tratado teórico y práctico*. Sociedad Española de Ornitología. Madrid.
- Bernis, F. 1966b. *Aves Migradoras Ibéricas*. Sociedad Española de Ornitología. Madrid.
- Berthold, P. 1993. *Bird Migration: A General Survey*. Oxford University Press.
- Berthold, P.; Helbig, A. J.; Mohr, G. y Querner, U. 1992. Rapid microevolution of migratory behaviour in a wild bird species. *Nature*, 360 (6405): 668-670.
- Bibby, C. J. 2003. *Conservation of Migratory Birds*. En: Berthold, P., gwinner, E. y Sonnenschein, E. (Eds.). *Avian Migration*. Págs: 407-422. Springer. Berlin.
- Bibby, C. J.; Burgess, N. D.; Hill, D. A. y Mustoe, S. 2000. *Bird census techniques*. Academic Press. London.
- BirdLife International. 2003. *BirdLife's online World Bird Database: the site for bird conservation. Version 2.0*. Disponible en: <http://www.birdlife.org.uk/datazone/sites/?action=SitHTMDetails.asp&sid=1661&dm=0>. Último acceso: 02/03/05.
- BirdLife International, 2004. *Birds in Europe II: Population Estimates, Trends and Conservation Status*. BirdLife International. Cambridge, UK.
- Birdlife International. 2012. *Tetrax tetrax*. En: IUCN 2013. *IUCN Red List of Threatened Species*. Version 2013. 1. www.iucnredlist.org. Último acceso en septiembre de 2013.
- BirdLife International. 2013. *More than 12,000 Important Bird and Biodiversity Areas have been identified on land and at sea (BirdLife State of the world's birds website)*. Disponible en: <http://www.birdlife.org/datazone/sowb/casestudy/80>. Último acceso: 23/10/2015.
- BirdLife International. 2015a. *Migratory birds and Flyways (BirdLife State of the world's birds website)*. Disponible en: <http://www.birdlife.org/worldwide/programme-additional-info/migratory-birds-and-flyways>. Último acceso: 23/10/2015.
- BirdLife International. 2015b. *European Red List of Birds*. Office for Official Publications of the European Communities. Luxembourg.
- BirdLife International. 2015c. *Species factsheet: Tetrax tetrax*. Disponible en: <http://www.birdlife.org/datazone/speciesfactsheet.php?id=2759>. Último acceso: octubre de 2015.

- BirdLife International. 2015d. *Species factsheet: Pterocles alchata*. Disponible en: <http://www.birdlife.org/datazone/species/factsheet/22692983>. Último acceso: octubre de 2015.
- BirdLife International y NatureServe. 2014. *Bird Species Distribution Maps of the World. 2012. Tetrax tetrax*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2015. 2. Disponible en: <http://maps.iucnredlist.org/map.html?id=22691896>. Último acceso: octubre de 2015.
- Bishop, C. M. 1997. Heart mass and the maximum cardiac output of birds and mammals: implications for estimating the maximum aerobic power input of flying animals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 352 (1352): 447-456.
- Blake, J. G. y Loiselle, B. A.; 1991. Variation in resource abundance affects capture rates of birds in three lowland habitats in Costa Rica. *The Auk*, 108: 114–130.
- Blondel, J. y Aronson, J. 1999. *Biology and Wildlife of the Mediterranean Region*. Oxford University Press. Oxford.
- Bolnick, D. I.; Svanbäck, R.; Araújo, M. S. y Persson, L. 2007. Comparative support for the niche variation hypothesis that more generalized populations also are more heterogeneous. *PNAS*, 104: 10075–10079.
- Bort, J. L. 2004. *Anuario Ornitológico de Castellón. 2003*. Vol. 1. Internatura. Castellón: <http://www.internatura.org/aocs/>.
- Bota, G. y Ponjoan, A. 2005. *Proyecto Tetrax. Memória 2005*. Informe inédito. CTFC-REGSDEGA-DMAiH.
- Bota, G. y Ponjoan, A. 2006. *Proyecto Tetrax. Memória 2006*. Informe inédito. CTFC-REGSDEGA-DMAiH.
- Bota, G.; García de la Morena, E. L.; Giralt, D.; de Juana, E.; Mañosa, S.; Morales, M. B.; Moreira, F. y Viñuelas, J. 2001. *Manual de Seguimiento de Avifauna. Sisón común (Tetrax tetrax)*. Sociedad Española de Ornitología (SEO/BirdLife) - Ministerio de Medio Ambiente. Informe inédito. Madrid.

- Bretagnolle, V.; Villers, A.; Denonfoux, L.; Cornulier, T.; Inchausti, P. y Badenhausser, I. 2011. Rapid recovery of a depleted population of Little Bustards *Tetrax tetrax* following provision of alfalfa through an agri-environment scheme. *Ibis*, 153 (1): 4-13.
- Bridge, E. S.; Thorup, K.; Bowlin, M. S.; Chilson, P. B.; Diehl, R. H.; Fléron, R. W.; Hartl, P.; Kays, R.; Kelly, J. F.; Robinson, W. D. y Wikelski, M. 2011. Technology on the Move: Recent and Forthcoming Innovations for Tracking Migratory Birds. *Bioscience*, 61 (9): 689-698.
- Broennimann, O.; Treier, U. A.; Müller-Schärer, H.; Thuiller, W.; Peterson, A. T. y Guisan, A. 2007. Evidence of climatic niche shift during biological invasion. *Ecology Letters*, 10: 701-709.
- Brooker, L.; Brooker, M. y Cale, P. 1999. Animal dispersal in fragmented habitat: measuring habitat connectivity, corridor use and dispersal mortality. *Conservation Ecology*, 3: 4.
- Brotons, Ll.; Thuiller, W.; Araújo, M. B. y Hirzel, A. H. 2004a. Presence-absence versus presence-only modelling methods for predicting bird habitat suitability. *Ecography* 27, 437-448.
- Brotons, L; Mañosa, S. y Estrada, J. 2004b. Modelling the effects of irrigation schemes on the distribution of steppe birds in Mediterranean farmland. *Biodiversity and Conservation*, 13: 1039-1058.
- Buskirk, J.; Mulvihill, R. S. y Leberman, R. C. 2012. Phenotypic plasticity alone cannot explain climate-induced change in avian migration timing. *Ecology and Evolution*, 2 (10): 2430-2437.
- Butler, S. J.; Bradbury, R. B. y Whittingham, M. J. 2005a. Stubble height affects the use of stubble fields by farmland birds. *Journal of Applied Ecology*, 42: 469-476.
- Butler, S. J.; Whittingham, M. J.; Quinn, J. L. y Cresswell, W. 2005b. Quantifying the interaction between food density and habitat structure in determining patch selection. *Animal Behaviour*, 69, 337-343.
- Büttner, G.; Feranec, J.; Jaffrain, G.; Mari, L.; Maucha, G. y Soukup, T. 2004. The CORINE Land Cover 2000 Project. *EARSeL eProceedings*, 3 (3): 331-346.
- Caccamise, D. F. y Hedin, R. S. 1985. An aerodynamic basis for selecting transmitter loads in birds. *Wilson Bulletin*, 97: 306-318.

- Cade, S. B. y Hoffman, R. W. 1993. Differential migration of blue grouse in Colorado. *Auk*, 110: 71-77.
- CAM. 1998. *Plan regional de estrategia territorial de la Comunidad de Madrid*. Departamento de Política Ambiental. Dirección General de Urbanismo y Planificación Territorial. Servicio de Planificación Sectorial de la Comunidad de Madrid.
- Campos, B. y López, M. 1996. Densidad y selección de hábitat del Sisón (*Tetrax tetrax*) en el Campo de Montiel (Castilla-La Mancha), España. En: Fernández Gutierrez, J. y Sanz Zuasti, J. (Eds.). *Conservation of Stepparic Birds and their Habitats*. Págs: 201-209. Junta de Castilla y León. Valladolid.
- Campos, B. y Ortuño, A. 1990. Las aves esteparias en la llanuras cerealistas del SE Manchego. En: Anónimo(Ed.). *Jornadas sobre el Medio Natural Albacetense*. Págs: 241-247. Instituto de Estudios Albacetenses. Albacete.
- Campos, B.; Miñano, R. y Picazo, J. 2004. *Inventario de Avutarda Común (Otis tarda) en la provincia de Albacete. Año 2003*. Consejería de Medio Ambiente. Junta de Comunidades de Castilla - La Mancha. Albacete.
- Campos, B.; Cañizares, D. y Fernández, A. 2008a. *Asistencia Técnica para la Realización de un Censo de Productividad e Invernada de Especies Esteparias en la ZEPA "Área Esteparia del Este de Albacete"*. Informe inédito. Energías Alternativas de Castilla La Mancha, S.L. - EIN Castilla La Mancha, S.L.U. Agosto de 2009. .
- Campos, B.; Cañizares, D. y Fernández, A. 2008b. *Censo de sisón común (Tetrax tetrax) en el Campo de Montiel (Albacete)*. Informe inédito. Energías Alternativas de Castilla La Mancha, S.L. - EIN Castilla La Mancha, S.L.U. Junio de 2008. .
- Cano, J. 2000. *Primeros datos sobre la mortalidad de aves por impacto con aviones en la Base Aérea de Getafe (Madrid)*. En: Bermejo, A.; De la Puente, J. y Seoane, J. (Eds.). *Anuario Ornitológico de Madrid 1999*. Págs: 91-107. SEO-Monticola. Madrid.
- Canut, J.; García-Ferre, D.; Marco, J.; Curcó, A. y Estrada, J. 1987. La avifauna invernante en los sistemas pseudoesteparios en la Cataluña occidental. En: Ena, V. (Ed.). *I Congreso Internacional de Aves Esteparias*. Págs: 395-419. Junta de Castilla y León. León.
- Carey, C. 2009. The impacts of climate change on the annual cycles of birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364 (1534): 3321-3330.

- Carnero, J. I. y Peris, S. 1988. *Atlas Ornitológico de la Provincia de Salamanca*. Diputación de Salamanca. Salamanca.
- Carnero, J. I.; Corrales, L. y Peris, S. 1987. Aves esteparias de la provincia de Salamanca (Fam. Otidae, Burhinidae y Pteroclididae). En: Ena, V. (Ed.). *I Congreso Internacional de Aves Esteparias*. Págs: 437-447. Junta de Castilla y León. León.
- Carpintero, S.; Obregón, F. y Sánchez, F. J. 1991. *Aves de Córdoba*. Publicaciones del Exmo. Ayuntamiento de Córdoba. Córdoba.
- Carrascal, L. M. y Díaz, L. 2006. Winter bird distribution in abiotic and habitat structural gradients: A case study with mediterranean montane oakwoods. *Ecoscience*, 13 (1): 100-110.
- Carrascal, L. M. y Palomino, D. 2012. *Variación geográfica de la riqueza de especies invernantes en la Península Ibérica*. En: SEO/BirdLife. *Atlas de las aves en invierno en España 2007-2010*. Págs.: 36-47. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente – SEO/BirdLife. Madrid.
- Carrascal, L. M.; Díaz, J. A.; Huertas, D. L. y Mozetich, I. 2001. Behavioral thermoregulation by treecreepers: trade-off between saving energy and reducing crypsis. *Ecology*, 82: 1642-1654.
- Carrera, L. 2002. *Lista de Aves de Asturias*. Disponible en: [http://www. valdellera. biz/listaesp. htm](http://www.valdellera.biz/listaesp.htm). Último acceso: Febrero de 2004.
- Casas, F.; Mougeot, F.; Viñuela, J. y Bretagnolle, V. 2009. Effects of hunting on the behaviour and spatial distribution of farmland birds: importance of hunting-free refuges in agricultural areas. *Animal Conservation*, 12 (4): 346-354.
- Catry, I.; Dias, M. P.; Catry, T.; Afanasyev, V.; Fox, J.; Franco, A. M. A. y Sutherland, W. J. 2011. Individual variation in migratory movements and winter behaviour of Iberian Lesser Kestrels *Falco naumanni* revealed by geolocators. *Ibis*, 153 (1): 154-164.
- Ceballos, J. J. y Grimerá, V. 1992. *Guía de las Aves de Jerez y de la provincia de Cádiz*. *Atlas Ornitológico de las Especies Nidificantes*. Biblioteca de Urbanismo y Cultura. Jerez de la Frontera.
- Chase, J. M. y Leibold, M. A. 2003. *Ecological Niches: Linking Classical and Contemporary Approaches*. University of Chicago Press, Chicago.

- Cheyland, G. 1985. Le statut de la canepetiere *Tetrax tetrax* en Provence. *Alauda*, 53 (2): 90-99.
- Collar, N. 1996. *Family Otididae (Bustards)*. En: del Hoyo, J.; Elliott, A. y Sargatal, J. (Eds.). *Handbook of the Birds of the World. Vol. 3. Hoatzin to Auks*. Págs: 240-273. Lynx Editions. Barcelona.
- Collar, N. J.; Crosby, M. J. y Stattersfield, A. J. 1994. *Birds to watch 2: the world list of threatened birds*. BirdLife International. Cambridge, U. K.
- Collar, N.; Garcia, E. F. J. y de Juana, E. 2014. Little Bustard (*Tetrax tetrax*). En: del Hoyo, J.; Elliott, A.; Sargatal, J.; Christie, D. A. y de Juana, E. (Eds.). *Handbook of the Birds of the World Alive*. Lynx Edicions. Barcelona. Disponible en: <http://www.hbw.com/node/53736>. Último acceso en octubre de 2015.
- Combreau, O. y Smith, T. R. 1997. Summer habitat selection by houbara bustards introduced in central Saudi Arabia. *journal of Arid Environments*, 36 (1): 149-160.
- Combreau, O.; Gelinaud, G. y Smith, T. R. 2000. Home range and movements of houbara bustards introduced in the Najd Pediplain in Saudi Arabia. *journal of Arid Environments*, 44: 229-240.
- Combreau, O.; Riou, S.; Judas, J.; Lawrence, M. y Launay, F. 2011. Migratory pathways and connectivity in Asian houbara bustards: Evidence from 15 years of satellite tracking. *PLoS ONE*, 6 (6): e20570.
- Concepción, E. D. y Díaz, M. 2011. Field, landscape and regional effects of farmland management on specialist open-land birds: Does body size matter? *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 142 (3-4): 303-310.
- Contreras, A. 1994. *Avifauna de: Lora del Río (Sevilla)*. Ed. A. Contreras.
- Coordinadora Ornitológica d'Asturies. 1996. Anuario ornitológico asturiano, 1993. *El Draque*, 1: 53-102.
- Cordero-Tapia, P. J. 1983. *Las aves del Maresme. Catalogo, status y fenología*. Universitat de Barcelona. Barcelona.
- Cordero-Tapia, P. J. 1983. *Las aves del Maresme. Catalogo, status y fenología*. Universitat de Barcelona. Barcelona.

- Corrales Vázquez, J. M. *Proyecto de Investigación de la zona de Las Torres (Cáceres). Flora y Fauna*. Disponible en: <http://nuestramusica.unex.es/lastorres/fauna/fauna1.htm>. Último acceso: 14/09/05.
- Costa, M.; Morla, C. y Sainz, H. (Eds.). 1998. *Los Bosques Ibéricos*. Editorial Planeta. Barcelona.
- Craig, R. J. y Beal, K. G. 2001. Microhabitat Partitioning among Small Passerines in a Pacific Island Bird Community. *The Wilson Bulletin*, 113 (3): 317-326.
- Cramp, S. y Simmons, K. E. L. 1980. *Handbook of the Birds of Europe the Middle East and North Africa: The Birds of the Western Palearctic*. Cramp, S. y Simmons, K. E. L. 9 vols. Vol. II. Hawks to Bustards, *The Birds of the Western Palearctic*. Oxford University Press. London.
- Curc6, A. y Estrada, J. 1987. Estudio comparado de la ornitofauna en las principales formaciones vegetales. En: Ena, V. (Ed.). *I Congreso Internacional de Aves Esteparias*. Págs: 416-419. Junta de Castilla y León. León.
- De Borb6n, M. N.; Barros, C. y De Juana, E. 1999. *El gregarismo en las gangas ibérica y ortega*. En: Herranz, J. y Suáirez, F. (Eds.). *La Ganga Ibérica (Pterocles alchata) y la Ganga Ortega (Pterocles orientalis) en España: Distribuci6n, abundancia, biología y conservaci6n*. Págs.: 195-214. Ministerio de Medio Ambiente. Organismo Aut6nomo de Parques Nacionales.
- De Ceballos, B. 2005. *Guía de Campo de las Aves de Doñana*. Fundaci6n Doñana 21.
- De Frutos, A.; Olea, P. P. y Mateo-Tomás, P. 2015. Responses of medium- and large-sized bird diversity to irrigation in dry cereal agroecosystems across spatial scales. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 207: 141-152.
- De Juana, E. 1988. La Serena, una comarca esteparia extremeña de singular importancia. *La Garcilla*, 71/72: 26-27.
- De Juana, E. 1997. *Family Pteroclididae (Sandgrouse)*. En: *Handbook of the birds of the world:* 30–57. Del Hoyo, J.; Elliot, A. y Sargatal, J. (Eds.). Lynx Editons. Barcelona.
- De Juana, E. 2009. The dramatic decline of the little bustard *Tetrax tetrax* in Extremadura (Spain). *Ardeola*, 56 (1): 119-125.

- De Juana, E. y García, A. 2005. Fluctuaciones relacionadas con la precipitación en la riqueza y abundancia de aves de medios esteparios mediterráneos. *Ardeola*, 52 (1): 53-66.
- De Juana, E. y García, E. F. J. 2015. *The birds of the Iberian Peninsula*. Christopher Helm. London.
- De Juana, E. y Martínez, C. 1996. Distribution and conservation status of the Little Bustard *Tetrax tetrax* in the Iberian Peninsula. *Ardeola*, 43: 157-167.
- De Juana, E. y Martínez, C. 1999. *European Union Species Action Plan for the Little Bustard (Tetrax tetrax)*. BirdLife International-European Commission.
- De Juana, E. y Martínez, C. 2001. *European Union Species Action Plan for the Little Bustard (Tetrax tetrax)*. BirdLife International – European Commission.
- De la Puente, J.; Bermejo, A. y Seoane, J. 1997. *Anuario Ornitológico de Madrid. 1996*. G. O. SEO-Monticola.
- Del Hoyo, J.; Elliot, A. and Sargatal, J. 1996. *Handbook of the Birds of the World, vol. 3, Hoatzin to Auks*. Lynx Edicions. Barcelona.
- Del Moral, J. C.; Molina, B.; De la Puente, J. y Pérez-Tris, J. 2002. *Atlas de las aves invernantes de la Comunidad de Madrid*. SEO-Monticola.
- Delgado, A. N. A. y Moreira, F. 2010. Between-year variations in Little Bustard *Tetrax tetrax* population densities are influenced by agricultural intensification and rainfall. *Ibis*, 152 (3): 633-642.
- Delgado, M. P. 2009. *Análisis de la selección de hábitat del sisón común a diferentes escalas espaciales: del nicho fundamental al nicho realizado*. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias. Departamento de Ecología., Universidad Autónoma de Madrid. Madrid.
- Delgado, M. P.; Morales, M. B.; Traba, J. y Garcia de la Morena, E. L. 2009. Determining the effects of habitat management and climate on the population trends of a declining steppe bird. *Ibis*, 151 (3): 440-451.
- Delgado M. P.; Traba J.; García de la Morena E. L. y Morales M. B. 2010. Habitat selection and density-dependent relationships in spatial occupancy by male Little Bustards *Tetrax tetrax*. *Ardea*, 98: 185-194.

- Delgado, M. P.; Traba, J. and Morales, M. B. 2011. Climate niche constraints in two coexisting steppe birds: the little and the great bustard. *Ardeola*, 58: 223-238.
- Delgado, M. P.; Sanza, M. A.; Morales, M. B.; Traba, J. y Rivera, D. 2013. Habitat selection and coexistence in wintering passerine steppe birds. *Journal of Ornithology*, 154: 469-479.
- Devereux, C. L.; Whittingham, M. J.; Krebs, J. R.; Fernandez-Juricic, E. y Vickery, J. A. 2006. What attracts birds to newly mown pasture? Decoupling the action of mowing from the provision of short swards. *Ibis*, 148: 302-306.
- Devictor, V.; Clavel, J.; Julliard, R.; Lavergne, S.; Mouillot, D.; Thuiller, W.; Venail, P.; Villéger, S. y Mouquet, N. 2010. Defining and measuring ecological specialization. *Journal of Applied Ecology*, 47 (1): 15-25.
- Díaz, M.; Asensio, B. y Tellería, J. L. 1996. *Aves Ibéricas I. No Paseriformes*. J. M. Reyero Ed. Madrid.
- Díaz, M.; Martí, R.; Gómez-Manzaneque, A. y Sánchez, A. E. 1994. *Atlas de las aves nidificantes en Madrid*. Madrid: Sociedad Española de Ornitología – Agencia de Medio Ambiente, Comunidad de Madrid.
- Dies, I. 2004. *Sisón común (Tetrax tetrax)*. Disponible en: <http://bdb.cma.gva.es/ficha.asp?id=11903> . Último acceso en octubre de 2015.
- Dies, J. I. y Dies, B. 1994. *Anuario Ornitológico Comunidad Valenciana. 1992*. Vol. 6. Estación Ornitológica Albufera-SEO. Valencia.
- Doadrio, I. (Ed.). 2001. *Atlas y libro rojo de los peces continentales de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-CSIC. Madrid.
- Donald, P. F. 2004. *The Skylark*. T. y A. D. Poyser. London, UK.
- Donald, P. F. 2005. *Climate change and habitat connectivity. Assessing the need for landscape-scale adaptation for birds in the UK*. RSPB Research Report 10. RSPB, Sandy, UK.
- Donald, P. F. y Evans, A. D. 2006. Habitat connectivity and matrix restoration. *Journal of Applied Ecology*, 43: 209–218.

- Donald, P. F. y Gregory, R. G. 2002. Silent fields: the decline of farmland birds in Europe. *Biologist (London)*, 49 (3): 101-6.
- Donald, P. F. y Vickery, J. A. 2000. *The importance of cereal fields for breeding and wintering Skylarks *Alauda arvensis* in the UK*. En: Aebischer, N. J.; Evans, A. D.; Grice, P. V. y Vickery, J. A. (Eds.). *Ecology and Conservation of Lowland Farmland Birds*. BOU. Tring.
- Donald, P. F.; Green, R. E. y Heath, M. F. 2001. Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations. *Proceedings. Biological sciences/The Royal Society*, 268 (1462): 25-29.
- Douglas, D. C. 2006. *The Douglas Argos-Filter Algorithm*. Disponible en: <http://alaska.usgs.gov/science/biology/spatial/douglas.html>. Último acceso: 14/08/2012.
- Driscoll, D. A. y Lindenmayer, D. B. 2011. Framework to improve the application of theory in ecology and conservation. *Ecological Monographs*, 82: 129-147.
- Eastman, J. R. 2003. *Idrisi Kilimajaro. User's Guide*. Clark Laboratories, Worcester.
- Efron, B. y Tibshirani, R. 1986. Bootstrap methods for standard errors, confidence intervals, and other measures of statistical accuracy. *Statistical Science*, 1: 54-75.
- Elith, J.; H. Graham, C.; P. Anderson, R.; Dudík, M.; Ferrier, S.; Guisan, A.; J. Hijmans, R.; Huettmann, F.; R. Leathwick, J.; Lehmann, A.; Li, J.; G. Lohmann, L.; A. Loiselle, B.; Manion, G.; Moritz, C.; Nakamura, M.; Nakazawa, Y.; McC. M. Overton, J.; Townsend Peterson, A.; J. Phillips, S.; Richardson, K.; Scachetti-Pereira, R.; E. Schapire, R.; Soberón, J.; Williams, S.; S. Wisz, M. y E. Zimmermann, N. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29 (2): 129-151.
- Elósegui, J. 1985. *Navarra. Atlas de aves nidificantes*. Caja de Ahorros de Navarra. Pamplona.
- Ens, B. J.; Goss-Custard, J. D. y Weber, T. P. 1996. *Effects of Climate Change on Bird Migration Strategies Along the East Atlantic Flyway*. IBN Res Rep 96/1.
- Esler, D. 2000. Applying metapopulation theory to conservation of migratory birds. *Conservation Biology*, 14: 366-372.

- Esler, D. 2000. Applying Metapopulation Theory to Conservation of Migratory Birds
- Faria, N. y Silva, J. P. 2010. Habitat selection of the little bustard during the beginning of an agricultural year. *Ardeola*, 57 (2): 363-373.
- Faria, N.; Rabaça, J. and Morales, M. B. 2012. Linking plant composition and arthropod abundance to establish little bustard breeding requirements in pastureland dominated landscapes. *Biodiversity and Conservation*, 21: 2109-2125.
- Fielding, A. H. y Bell, J. F. 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation*, 24: 38–49.
- Finch, T.; Saunders, P.; Avilés, J. M.; Bermejo, A.; Catry, I.; de la Puente, J.; Emmenegger, T.; Mardega, I.; Mayet, P.; Parejo, D.; Račinskis, E.; Rodríguez-Ruiz, J.; Sackl, P.; Schwartz, T.; Tiefenbach, M.; Valera, F.; Hewson, C.; Franco, A. y Butler, S. J. 2015. A pan-European, multipopulation assessment of migratory connectivity in a near-threatened migrant bird. *Diversity and Distributions*, 21 (9): 1051-1062.
- Folch, R. 1996. *Historia Natural dels Països Catalans*. Vol. XII Ocells. Enciclopèdia Catalana. Barcelona.
- Fretwell, S. D. 1972. *Populations in a Seasonal Environment*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Gainzarain, J. A. 1999. *Vertebrados Continentales del País Vasco. Tetrax tetrax LINNAEUS, 1758*. Disponible en: <http://www.nekanet.net/naturaleza/especies/fauna/ficha.asp?codigo=143>. Último acceso: 07/03/2005.
- Gaizarain, J. A. 2006. *Atlas de las aves invernantes en Álava (2002-2005)*. Diputación Foral de Álava. Vitoria.
- Gámez, I. 1993. Sisón *Tetrax tetrax*. *Ardeola*, 40: 95.
- Gámez, I.; Aguilar, C. M.; Gutiérrez, C.; Lopo, L. y Serradilla, J. 1999. *Anuario Ornitológico de La Rioja. 1993-1997*. Ecologistas en Acción de La Rioja. Logroño.
- García de la Morena, E. L. 2002. *Sisón Común (Tetrax tetrax)*. En: J. C. Del Moral, B. Molina, J. De la Puente y J. Pérez-Tris (Eds.). *Atlas de las aves invernantes de la Comunidad de Madrid*. Págs.: 142–143 SEO-Monticola and Comunidad de Madrid. Madrid.

- García de la Morena, E. L. 2008. *Estudio de la productividad de las principales especies de aves esteparias de la ZEPA “Área esteparia del Campo de Calatrava” en el año 2008*. Informe inédito de SECIM para el Departamento de Ecología UAM – Aeropuerto Central de Ciudad Real. .
- García de la Morena, E. L. 2009. *Estudio de la productividad de las principales especies de aves esteparias de la ZEPA “Área esteparia del Campo de Calatrava” en el año 2009*. Informe inédito de SECIM para el Departamento de Ecología UAM – Aeropuerto Central de Ciudad Real. .
- García de la Morena, E. L. 2013. *Asistencia técnica para la elaboración de las fichas normalizadas de aves esteparias recogidas en el Anexo I de la Directiva 2009/147/CEE en Espacios de Red Natura 2000 en Castilla - La Mancha* (Expediente N°: 102-TT-0-008-12/SE4). SECIM. Informe inédito para GEACAM-JCCM.
- García de la Morena, E. L.; Morales, M. B. y Bretagnolle, V. 2001a. *Primera aproximación a la migración e invernada del Sisón Común en España*. En: *Programa experimental para la conservación del Sisón y de su fauna asociada en Francia. 4º Seminario Internacional*, 2001, Castuera, Cáceres.
- García de la Morena, E. L.; Morales, M. B. y García, J. T. 2001b. *Análisis de la importancia de la ZEPA no. 139 “Estepas cerealistas de los ríos Jarama y Henares para el Sisón Común, en el conjunto de su población en la Comunidad de Madrid”*. Informe inédito. SEO/BirdLife.
- García de la Morena, E. L.; Morales, M. B.; Suárez, F. y de Juana, E. 2002. *Primeros datos sobre el uso y la selección de hábitat del sisón común (Tetrax tetrax) fuera del periodo reproductor en los regadíos del valle medio del río Tajo (España central)*. En: *Proceedings of XVI Jornadas Ornitológicas Españolas*. Salamanca.
- García de la Morena, E. L.; De Juana, E.; Martínez, C.; Morales, M. B. y Suárez, F. 2003. *Sisón Común, Tetrax tetrax*. En R. Martí y J. C. del Moral (Eds.). *Atlas de las aves reproductoras de España*. Págs.: 232–233 Dirección General de Conservación de la Naturaleza – Sociedad Española de Ornitología. Madrid.
- García de la Morena, E. L.; de Juana, E.; Martínez, C.; Morales, M. B. y Suárez, F. 2004a. *Sisón Común, Tetrax tetrax*. En: Madroño, A.; González, C. y Atienza, J. C. (Eds.).

- Libro Rojo de las Aves de España*. Págs: 202-207. Dirección General para la Biodiversidad-SEO/Birdlife. Madrid.
- García de la Morena, E. L.; Morales, M. B.; Suárez, F. y de Juana, E. 2004b. *Do Spanish Little Bustards migrate? New data on long distance movements of the species* Págs.: 79. International Symposium on Ecology and Conservation of Steppe-Land Birds. Lleida 2004. Lleida CTFC-ULL-UBUAM.
- García de la Morena, E. L.; Bota, G.; Ponjoan, A. y Morales, M. B. 2006. *El sisón común en España. I censo Nacional (2005)*. SEO/BirdLife. Madrid.
- García de la Morena, E. L.; Morales, M. B.; De Juana, E. y Suárez, F. 2007. Surveys of wintering little bustards *Tetrax tetrax* in central Spain: distribution and population estimates at regional scale. *Bird Conservation International*, 17: 23–34.
- García de la Morena, E. L.; Traba, J.; Morales, M. B. y Delgado, M. P. 2009. *Análisis de la cobertura de la distribución del sisón común por la red de ZEPAs*. Informe inédito de la Universidad Autónoma de Madrid para SEO/BirdLife.
- García de la Morena, E. L. 2013. *Asistencia técnica para la elaboración de las fichas normalizadas de aves esteparias recogidas en el Anexo I de la Directiva 2009/147/CEE en Espacios de Red Natura 2000 en Castilla-La Mancha (Expediente N°: 102-TT-0-008-12/SE4)*. SECIM. Informe inédito para GEACAM-JCCM.
- García de la Morena, E. L.; Morales, M. B.; Bota, G.; Silva, J. P.; Ponjoan, A.; Suárez, F.; Mañosa, S. y Juana, E. D. 2015. Migration Patterns of Iberian Little Bustards *Tetrax tetrax*. *Ardeola*, 62 (1): 95-112.
- García, J. T.; Mañosa, S.; Morales, M. B.; Ponjoan, A.; García de la Morena, E. L.; Bota, G.; Bretagnolle, V. y Dávila, J. A. 2011. Genetic consequences of interglacial isolation in a steppe bird. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 61: 671-676.
- García, J.; Suárez-Seoane, S.; Miguélez, D.; Osborne, P. E. y Zumalacárregui, C. 2007. Spatial analysis of the habitat quality in a fragmented population of little bustard. Implications for conservation. *Biological Conservation*, 137: 45–56.
- García Sánchez, E. C. 1996. Anuariu ornitolóxicu d'Asturies, 1994 y 1995. El Draque: 61-256.

- García y Asensio, J. M. 1997. Historia de la Fauna de Soria. Atlas de Distribución Histórica de Vertebrados de la Provincia de Soria. Vol. II. ASDEN. Soria.
- García, E. y Paterson, A. 2001. Where to watch birds in Southern & Western Spain. Andalucía, Extremadura and Gibraltar. 2 Ed. (Ed.). Christopher Helm Ltd.
- García-Páez, I. 2003. La población de sisón en el entorno de la laguna de Fuente Piedra (Málaga). Oxyura. Revista sobre las zonas húmedas, 11 (153-166).
- Garrido, H. 2004. Anuario Ornitológico de Doñana. Vol. 1 (septiembre 1999 - Agosto 2001). Estación Biológica de Doñana y Ayto. de Almonte. Almonte.
- Garza, V. 1989. Estudio sobre los criterios para la evaluación y corrección de impactos ambientales por actuaciones localizadas en zonas esteparias de la Península Ibérica. MOPT. Dirección General del Medio Ambiente. Madrid.
- Garzón, J. y Pinilla, J. 2005. Campaña para la conservación de las aves esteparias en Andalucía. Informe inédito de SEO/BirdLife para la Junta de Andalucía. Sevilla.
- Gauger, K. 2007. Occurrence, ecology and conservation of wintering Little Bustards *Tetrax tetrax* in Azerbaijan. *Archiv für Naturschutz und Landschaftsforschun*, 46 (2): 5-22.
- Gauthreaux, S. A. J. 1982. The ecology and evolution of avian migration systems. *Avian Biology*, 6: 93-168.
- Gauthreaux, S. A. J. 1982. The ecology and evolution of avian migration systems. *Avian Biology*, 6: 93-168.
- Githaiga-Mwicigi, J. M. W.; Fairbanks, D. H. K. y Midgley, G. 2002. Hierarchical processes define spatial pattern of avian assemblages restricted and endemic to the arid Karoo, South Africa. *Journal of Biogeography*, 29 (8): 1067-1087.
- GOB. 2005. Annex II: Estatus de l'avifauna balear. En: GOB (Ed.). *Anuari ornitològia de les Balears 2003*. Págs: 251-261. GOB.
- González-Bernáldez, F.; Rey Benayas, J. M.; Levassor, C. y Peco, B. 1989. Landscape ecology of uncultivated lowlands in Central Spain. *Landscape Ecology*, 3 (1): 3-18.
- Goriup, P. D. 1994. *Little Bustard Tetrax tetrax*. En: G. M. Tucker y M. F. Heath (Eds.). *Birds in Europe: their conservation status*. Págs.: 236-237 BirdLife International. Cambridge, U. K.

- Gorospe, G. 1996. *Anuario Ornitológico de Gipuzkoa. 1994*. Itsa Enema. Donostia.
- Gorospe, G. 1998. *Antxeta-Gipuzkoako Urtekari Ornitologikoa 1997*. Vol. 8. Itsa Enema. Donostia.
- Gorospe, G. 1999. *Antxeta-Gipuzkoako Urtekari Ornitologikoa 1998*. Vol. 9. Itsa Enema. Donostia.
- Goss-Custard, J. D.; Caldow, R. W. G.; Clarke, R. T.; Durell, S. E. A. I. V. d. y Sutherland, W. J. 1995a. Deriving Population Parameters from Individual Variations in Foraging Behaviour. I. Empirical Game Theory Distribution Model of Oystercatchers *Haematopus ostralegus* Feeding on Mussels *Mytilus edulis*. *Journal of Animal Ecology*, 64 (2): 265-276.
- Goss-Custard, J. D.; Clarke, R. T.; Durell, S. E. A. L. V. D.; Caldow, R. W. G. y Ens, B. J. 1995b. Population Consequences of Winter Habitat Loss in a Migratory Shorebird. II. Model Predictions. *Journal of Applied Ecology*, 32 (2): 337-351.
- Green, R. E.; Cornell, S. J.; Scharlemann, J. P. y Balmford, A. 2005. Farming and the fate of wild nature. *Science*, 307 (5709): 550-5.
- Guadalfajara, R. 1991. *Estudio de las áreas de cría e invernada, bebederos y principales enclaves para las aves esteparias: Sisón, Ganga y Ortega, en el Valle del Ebro. Fase II*. Diputación General de Aragón y Garona Estudios Territoriales Dep. Agr.; Gan. y Montes, Sección del Medio Natural, Diputación General de Aragón y Garona Estudios Territoriales.
- Guadalfajara, R. y Insausti, J. A. 1990. *Estudio de las áreas de cría e invernada, bebederos y principales enclaves para las aves esteparias: Sisón, Ganga y Ortega, en el Valle del Ebro. Fase I*. Dep. Agr.; Gan. y Montes, Sección del Medio Natural, Diputación General de Aragón y Garona Estudios Territoriales.
- Guerrero, I.; Morales, M. B.; Oñate, J. J.; Geiger, F.; Berendse, F.; Snoo, G. d.; Eggers, S.; Pärt, T.; Bengtsson, J.; Clement, L. W.; Weisser, W. W.; Olszewski, A.; Ceryngier, P.; Hawro, V.; Liira, J.; Aavik, T.; Fischer, C.; Flohre, A.; Thies, C. y Tschamtker, T. 2012. Response of ground-nesting farmland birds to agricultural intensification across Europe: Landscape and field level management factors. *Biological Conservation*, 152: 74-80.

- Guzmán, J. 2004. Distribución y abundancia del Sisón Común *Tetrax tetrax*, la Ganga Ortega *Pterocles orientalis* y la Ganga Ibérica *Pterocles alchata* en distintas comarcas cerealistas de la provincia de Ciudad Real. En: Torralvo, C.(Ed.) *Anuario Ornitológico de Ciudad Real 2002-2003*. Págs: 121-132. SEO-Ciudad Real. Ciudad Real.
- Hamilton, W. D. 1971. Geometry for the selfish herd. *Journal of Theoretical Biology* 31, 295–311.
- Hansen, A. y Urban, D. 1992. Avian response to landscape pattern: The role of species' life histories. *Landscape Ecology*, 7 (3): 163-180.
- Harris, L. D. 1984. *The fragmented forest: island biogeography theory and the preservation of biotic diversity*. University of Chicago Press. Chicago.
- Heiss, M. 2013. The Importance of Besh Barmag Bottleneck (Azerbaijan) for Eurasian Migrant Birds. *Acta Ornithologica*, 48 (2): 151-164.
- Hellmich, J. y Núñez Arjona, J. C. 1996. *Nota sobre las densidades de población del Sisón (Tetrax tetrax) en Cáceres, Extremadura*. En: Fernández Gutierrez, J. y Sanz Zuasti, J.(Eds.) *Conservation of Stepparic Birds and their Habitats*. Págs: 303-304. Junta de Castilla y León. Valladolid.
- Henle, K.; Davis, K. F.; Kleyer, M.; Margules, C. y Settele, J. 2004. Predictors of species sensitivity to fragmentation. *Biodiversity and Conservation*, 13: 207–251.
- Herkert, J. R. 2009. Response of Bird Populations to Farmland Set-Aside Programs. *Conservation Biology*, 23 (4): 1036-1040.
- Hernández, P. A.; Graham, C. H.; Master, L. L.; Albert, D. L. y 2006. The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. *Ecography*, 29: 773–785.
- Hernández Gutiérrez, J. L. 2000. *Seguimiento y revisión de los censos y estudios efectuados en la futura ZEPA "Altos de Barahona" (Soria) durante 1999*. Junta de Castilla y León. Consejería de Medio Ambiente. Sección de Espacios Naturales. Soria.
- Hernández, V.; Ortuño, A.; Sánchez, M. A.; Villalba, J.; Sánchez, P. A.; López, J. M. y Esteve, M. A. 1987. Estado actual de algunas zonas esteparias de la Región de Murcia: áreas de interés. En: Ena, V. (Ed.). *I Congreso Internacional de Aves Esteparias*. Págs: 459-468. Junta de Castilla y León. León.

- Herrando, S.; Brotons, L.; Estrada, J.; Guallar, S. y Anton, M. (Eds.). 2011. *Atles dels ocells de Catalunya a l'hivern 2006-2009*. Institut Català d'Ornitologia (ICO)/Lynx Edicions. Barcelona.
- Hódar, J. A. 1996. *Temporal variations in two cereal-crop assemblages in southeastern Spain*. En: Fernández Gutierrez, J. y Sanz Zuasti, J. (Eds.). *Conservation of Stepparic Birds and their Habitats*. Págs: 173-181. Junta de Castilla y León. Valladolid.
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding Remarks. Population Studies: Animal Ecology and Demography. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22: 415-427.
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks. Population studies: animal ecology and demography. *Cold Spring Harb. Symposium of Quantitative Biology*, 22: 415-427.
- Infante, O.; Fuente, U. y Atienza, J. C. 2011. *Las Áreas Importantes para la Conservación de las Aves en España*. SEO/BirdLife. Madrid.
- Íñigo, A. y Barov, B. 2010. *European Union Species Action Plan for the Little Bustard (Tetrax tetrax)*. SEO|BirdLife and BirdLife International for the European Commission.
- Íñigo, A.; Infante, O.; López, V.; Valls, J. y Atienza, J. C. 2010. Directrices para la redacción del Planes de Gestión de la Red Natura 2000 y medidas especiales para llevar a cabo en las ZEPA. SEO/BirdLife. Madrid.
- Jiguet, F.; 2001. *Défense des ressources, choix du partenaire et mécanismes de formation des leks chez L'outarde canepetière (Tetrax tetrax), une espèce menacée des plaines cerealieres*. Tesis doctoral. Université de Paris.
- Jiguet, F. 2002. Arthropods in diet of Little Bustards *Tetrax tetrax* during the breeding season in western France. *Bird Study*, 49: 105-109.
- Jiguet, F. y Bretagnolle, V. 2001. Courtship behaviour in a lekking species: individual variations and settlement tactics in male little bustard. *Behavioural Processes*, 55: 107-118.
- Jiguet, F. y Wolff, A. 2000. Déterminer l'âge et le sexe de outardes canepetières *Tetrax tetrax* à l'automne. *Ornithos*, 7: 30-35.
- Jiguet, F.; Arroyo, B. y Bretagnolle, V. 2000. Lek mating systems: a case study in the Little Bustard *Tetrax tetrax*. *Behavioural Processes*, 51 (1-3): 63-82.

- Jiguet, F.; Jaulin, S. y Arroyo, B. 2002. Resource defence and exploded leks in the little bustard: do males control female access to resources? *Animal Behaviour*, 63: 899-905.
- Jiménez, J.; Del Moral, A.; Morillo, C. y Sánchez Soler, M. J. 1992. *Guía de las aves del Parque Nacional de las Tablas de Daimiel y otros humedales manchegos*. Lynx Edicions. Barcelona.
- Jiménez, J. 1995. *Aves de Cabañeros y su entorno*. Ecohábitat.
- Johnson, D. H. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology*, 61: 65-71.
- Jolivet, C. y Bretagnolle, V. 2002. L'outarde canepetière en France: evolution récente des populations, bilan des mesures de sauvegarde et perspectives d'avenir. *Alauda*, 70: 93-96.
- Jolivet, C.; Bretagnolle, V.; Bizet, D. y Wolff, A. 2007. Statut de l'Outarde canepetière *Tetrax tetrax* en France en 2004 et mesures de conservation. *Ornithos*, 14 (2).
- Jones, K. A.; Krebs, J. R. y Whittingham, M. J. 2007. Vigilance in the third dimension: head movement not scan duration differs in response to different predator models. *Animal Behaviour*, 74: 1181–1187.
- Jonzén, N.; Ergon, T.; Lindén, A. y Stenseth, N. C. 2007. *Bird migration and climate*. CR Special 17.35 (1 y 2).
- Jubete, F. 1997. *Atlas de las Aves Nidificantes de la provincia de Palencia*. Asociación de Naturalistas Palentinos. Palencia.
- Kenward, R. 2001. *A Manual for Wildlife Radio Tagging*. Academic Press. London.
- Ketterson, E. D. y Nolan, V. 1983. The evolution of differential bird migration. *Current Ornithology*, 1: 357-402.
- Lapiedra, O.; Ponjoan, A.; Gamero, A.; Bota, G. y Mañosa, S. 2011. Brood ranging behaviour and breeding success of the threatened little bustard in an intensified cereal farmland area. *Biological Conservation*, 144: 2882-2890.
- Leitão, D. y Costa, L. T. 2001. First approach to the study of the non-breeding abundance and habitat use by the Little Bustard *Tetrax tetrax* in the lower Tejo grassland (South Portugal). *Airo*, 11: 37-43.

- Leitão, D. y Costa, L. T. 2001. First approach to the study of the non-breeding abundance and habitat use by the little bustard *Tetrax tetrax* in the lower Tejo grassland (South Portugal). *Airo*, 11: 37–43.
- Limñana, R.; Soutullo, A.; López-López, P. y Urios, V. 2008. Pre-migratory movements of adult Montagu's harriers *Circus pygargus*. *Ardea*, 96: 81–90.
- López Ávila, P. y Hidalgo de Trucios, J. 1998. *Revisión del estatus del Sisón: Evolución en Extremadura*. En: *Conservación de la naturaleza y los espacios protegidos de Extremadura*, 1998.
- Lundberg, P. 1988. The evolution of partial migration in birds. *Trends in Ecology and Evolution*, 3: 172-175.
- Lundberg, P. 1988. The evolution of partial migration in Birds. *Trends in Ecology andamp; Evolution*, 3 (7): 172-175.
- MacDonald, M. A.; Maniakowski, M.; Cobbold, G.; Grice, P. V. y Anderson, G. Q. A. 2012. Effects of agri-environment management for stone curlews on other biodiversity. *Biological Conservation*, 148 (1): 134-145.
- Manrique, J. 1993. *Las aves de Almería*. Temas de Almería. Instituto de Estudios Almerienses. Almería.
- Manrique, J. 1996. *Corología y ecogeografía de las aves nidificantes en la provincia de Almería (SE Ibérico)*. Universidad de Granada, Almería.
- Manrique, J. y de Juana, E. 1991. *Land-use changes and the conservation of dry grassland birds in Spain: a case study of Almería Province*. En: Goriup, P. D., Batten, L. A. y Norton, J. A. (Eds.) *The conservation of lowland dry grassland birds in Europe*. Págs: 49-58. Joint Nature Conservation Committee. Reino Unido.
- Mañosa, S.; Bota, G.; Estrada, J. y Cuscó, F. 2015. Una oportunidad para el sisón en Cataluña. *Quercus*, 356: 24-35.
- Marfil-Daza, C.; Pizarro, M. y Moreno-Rueda, G. 2013. Do hot spots of breeding birds serve as surrogate hot spots of wintering birds? An example from central Spain. *Animal conservation*, 16 (1): 60-68.

- Martí, R. y Del Moral, J. C. (Eds.). 2003a. *Atlas de las Aves Reproductoras de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-Sociedad Española de Ornitología. Madrid
- Martí, R. y Del Moral, J. C. (Eds.). 2003b. *La invernada de aves acuáticas en España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza SEO/BirdLife. Ed. Organismo Autónomo de Parques Nacionales, Ministerio de Medio Ambiente. Madrid.
- Martín, B.; Martín, C. A.; Palacín, C.; Sastre, P.; Ponce, C. y Bravo, C. 2014. Habitat preferences of sympatric sandgrouse during de breeding season in Spain: A multi-scale approach. *European Journal of Wildlife Research*, 60: 625-636.
- Martín, C. A.; Casas, F.; Mougeot, F.; García, J. T. y Viñuela, J. 2010a. Positive interactions between vulnerable species in agrarian pseudo- steppes: habitat use by pin-tailed sandgrouse depends on its association with the little bustard. *Animal Conservation*, 13: 383-389.
- Martín, C. A.; Casas, F.; Mougeot, F.; García, J. T. y Viñuela, J. 2010b. Seasonal variations in habitat preferences of the pin-tailed sandgrouse in agrarian pseudo-steppes. *Ardeola*, 57: 191-198.
- Martin, T. E. 1998. Are microhabitat preferences of coexisting species under selection and adaptive? *Ecology*, 79 (2): 656-670.
- Martínez, C. 1994. Habitat selection by the Little Bustard *Tetrax tetrax* in cultivated areas of central Spain. *Biological Conservation*, 67: 125-128
- Martínez, C. 1994. Habitat selection by the Little Bustard *Tetrax tetrax* in cultivated areas of Central Spain. *Biological Conservation*, 67: 125-128.
- Martínez, C. 1998. Selección de microhábitat del Sisón Común *Tetrax tetrax* durante la estación reproductiva. *Ardeola*, 45: 73-76.
- Martínez, C. 1999. *Distribución y abundancia de aves esteparias de interés especial en la comunidad de Castilla-La Mancha: Directrices generales para una estrategia de conservación*. CSIC-Consejería de Agricultura y Medio Ambiente, JCCM.
- Martínez, C. 2005. *Distribución, abundancia, requerimientos de hábitat y conservación de aves esteparias de interés especial en Castilla-La Mancha. Monografías*. Museo

- Nacional de Ciencias Naturales. Consejo Superior de Investigaciones Científicas. Madrid.
- Martínez, C. 2011. Sisón común – *Tetrax tetrax*. En: *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles*, Salvador, A. y Morales, M. B. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales. Madrid. URL: www.vertebradosibericos.org/aves/pdf/tettet.pdf. Último acceso en octubre de 2015.
- Martínez, C. y de Juana, E. 1993. *Estado de conservación y requerimientos de hábitat del Sisón (Tetrax tetrax) en España*. Sociedad Española de Ornitología.
- Martínez, C. y de Juana, E. 1995. El Sisón. *La Garcilla*, 92.
- Martínez, C. y Tapia, G. G. 2002. Density of the Little Bustard *Tetrax tetrax* in relation to agricultural intensification in central Spain. *Ardeola*, 49 (2): 301-304.
- Martínez, R.; Ortuño, A.; Villalba, J.; López, J. M. C., F. y Carpena, F. J. 1996. *Atlas de las aves del Norte de Murcia (Jumilla-Yecla). 1989-1993*. Caja de Ahorros del Mediterráneo. Murcia.
- McClellan, S. A.; Rumble, M. A.; King, R. M. y Baker, W. L. 1998. Evaluation of Resource Selection Methods with Different Definitions of Availability. *The Journal of Wildlife Management*, 62 (2): 793-801.
- McClure, C. J. W.; Rolek, B. W. y Hill, G. E. 2012. Predicting Occupancy of Wintering Migratory Birds: is Microhabitat Information Necessary? *The Condor*, 114 (3): 482-490.
- McGarigal, K. y Marks, B. J. 1995. *FRAGSTATS: Spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure*. USDA For. Serv. Gen. Tech. Rep. PNW-351.
- McPherson, J. M. y Jetz, W. 2007. Effects of species' ecology on the accuracy of distribution models. *Ecography*, 30: 135–151.
- Morales, M. B. y Delgado, M. P. 2012. Sisón Común, *Tetrax tetrax*. En: SEO/BirdLife (Ed.) *Atlas de las Aves en Invierno en España 2007-2010*. Págs: 214-215. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente - SEO/Birdlife. Madrid.
- Morales, M. B. y García de la Morena, E. L. 2001. *Wintering of french Little Bustards Tetrax tetrax in Spain. Winter 2000-2001*. Dpto. Interuniversitario de Ecología UAM - CNRS.

- Morales, M. B. y Traba, J. 2009. *Compromisos adaptativos en la selección de hábitat de aves esteparias*. En: Dopazo, H. y Navarro, A (Eds.). *Evolución y Adaptación. 150 años después del origen de las especies*. Págs.: 307-316. Obrapropia S. L.
- Morales, M. B.; Alonso, J. C.; Alonso, J. A. y Martín, E. 2000. Migration patterns in male great bustards (*Otis tarda*). *The Auk*, 117: 493–498.
- Morales, M. B.; Suárez, F.; García de la Morena, E. L. y de Juana, E. 2002a. Movimientos estacionales y conservación de aves esteparias: el ejemplo del Sisón. *Quercus*, 193: 34-39.
- Morales, M. B.; Alonso, J. C. y Alonso, J. 2002b. Annual productivity and individual female reproductive success in a Great Bustard *Otis tarda* population. *Ibis*, 144 (2): 293-300.
- Morales, M. B. y Martín, C. A. 2002c. *Otis tarda* Great Bustard. *BWP Update, The Birds of the Western Palearctic*, 4 (3): 217-232.
- Morales, M. B.; García, J. T. y Arroyo, B. E. 2005a. Can landscape composition changes predict spatial and annual variation of little bustard male abundance? *Animal Conservation*, 8: 167–174.
- Morales, M. B.; Bretagnolle, V. y Arroyo, B. E. 2005b. Viability of the endangered little bustard *Tetrax tetrax* population of western France. *Biodiversity and Conservation*, 14: 3135–3150.
- Morales, M. B.; Suárez, F. y García de la Morena, E. L. 2006a. Réponses des oiseaux de steppe aux différents niveaux de mise en culture et d'intensification du paysage agricole: une analyse comparative de leurs effets sur la densité de population et la sélection de l'habitat chez l'outarde canepetière *Tetrax tetrax* et l'outarde barbue *Otis tarda*. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, 61: 261-270.
- Morales, M. B.; Jesus Garcia, T.; Garcia De La Morena, E. L.; Arroyo, B. y Suarez, F. 2006b. 'summer Trips', or How Some Birds Cope With Mediterranean Seasonality. *Journal of Ornithology*, 147 (5): 213.
- Morales, M. B.; García de la Morena, E. L.; Delgado, M. P. and Traba, J. 2008a. Tendencia reciente y viabilidad futura de las poblaciones de sisón común *Tetrax tetrax* en la Comunidad de Madrid. *Anuario Ornitológico de Madrid*, 11: 42-55.

- Morales, M. B.; Traba, J.; Carriles, E.; Delgado, M. P. and de la Morena, E. L. G. 2008b. Sexual differences in microhabitat selection of breeding little bustards *Tetrax tetrax*: Ecological segregation based on vegetation structure. *Acta Oecologica*, 34: 345-353.
- Morales, M. B.; Traba, J.; Delgado, M. P. y García de la Morena, E. L. 2012. The use of fallows by nesting Little Bustard *Tetrax tetrax* females: implications for conservation in mosaic cereal farmland. *Ardeola*, 60: 3-15.
- Morales, M. B.; Guerrero, I. y Oñate, J. J. 2013. Efectos de la gestión agraria en las aves de los cultivos cerealistas: un proceso multiescalar. *Ecosistemas*, 22: 25-29.
- Morales, M. B.; Traba, J. y Arroyo, B. 2015. El declive del sisón común en el centro de España. *Quercus*, 356: 36-43.
- Morin, X. y Chuine, I. 2006. Niche breadth, competitive strength and range size of tree species: a trade-off based framework to understand species distribution. *Ecology Letters*, 9 (2): 185-195.
- Morris, D. W. 1987. Ecological Scale and Habitat Use. *Ecology*, 68 (2): 362-369.
- Morris, W. M.; Clark, R. G. y Boyce, M. S. 2008. Habitat and habitat selection: theory, tests, and implications. *Israel Journal of Ecology and Evolution*, 54: 287-294.
- Morse, D. H. 1977. Feeding behavior and predator avoidance in heterospecific groups. *Bioscience*, 27: 332-339.
- Munilla, I. y Guitián, J. 1994. *Primeiro Anuario Das Aves de Galicia. Anos 1992-1993*. A Coruña.
- Muntaner, J.; Ferrer, X. y Martínez-Vilalta, A. 1983. *Atlas dels ocells nidificants de Catalunya i Andorra*. Kestres Editora. Barcelona.
- Nathan, R.; Spiegel, O.; Fortmann-Roe, S.; Harel, R.; Wikelski, M. y Getz, W. M. 2012. Using tri-axial acceleration data to identify behavioral modes of free-ranging animals: general concepts and tools illustrated for griffon vultures. *Journal of Experimental Biology*, 215 (6): 986-996.
- Neu, C. W.; Byers, C. R.; Peek, J. M. y Boy, V. 1974. A technique for analysis of utilization-availability data. *Journal of Wildlife Management*, 38: 541-545
- Newton, I. 1998. *Population limitations in birds*. Academic Press. London.

- Newton, I. 2010. *Bird Migration*. Collins New Naturalist Library. London.
- Noval, A. 1975. El Libro de la Fauna Ibérica. Vol. IV. Ediciones Naranco. Oviedo.
- Noval, A. 2001. *Guía de las aves de Asturias*. 3ª Edición (Ed.). Ed. A. Noval. Gijón. Original edition, 1986.
- Núñez, M. A. y Ballesteros, G. 1998. Dinámica poblacional y selección de hábitat del sisón (*Tetrax tetrax* L.) en los saladares del Guadalentín. *El Naturalista Indómito*, 7: 1-5.
- Olea, P. P.; Vera, R.; de Frutos, A. and Robles, H. 2004. Communal roosts of the endangered lesser kestrel *Falco naumanni* in boreal summer. *Journal of Raptor Research*, 38: 278-282.
- Oliosio, G. y Cheylan, G. 1991. Outarde Canepetière *Tetrax tetrax*. En: Yeatman-Berthelot, D. -. (Ed.). *Atlas des oiseaux de France en hiver*. Págs: 210-211. Société Ornithologique de France. Paris.
- Opdam, P.; Foppen, R. y Reijnen, R. S.; A. 1994. The landscape ecological approach in bird conservation: integrating the metapopulation concept into spatial planning. *Ibis*, 137 (SuPágs.): S139-S146.
- Osborne, P. E. y Suarez-Seoane, S. 2002. Should data be partitioned spatially before building large-scale distribution models? *Ecological Modelling*, 157 (2-3): 249-259.
- Osborne, P. y Suárez-Seoane, S. 2007. Identifying Core Areas in a Species' Range Using Temporal Suitability Analysis: an Example Using Little Bustards *Tetrax Tetrax* L. in Spain. *Biodiversity and Conservation*, 16 (12): 3505-3518.
- Otero, C. 1985a. Techniques for the capture of Little Bustards during the Autumn/Winter season. *Bustard Studies*, 2: 171-172.
- Otero, C. 1985b. A guide to sexing an ageing little bustards. *Bustard Studies*, 2: 173-178.
- García Páez, I. 2003. La población de sisón en el entorno de la laguna de Fuente Piedra (Málaga). *Oxyura. Revista sobre las zonas húmedas*, 11: 153-166.
- Pain, D. J. y Pienkowski, M. W. 1997. *Farming and Birds in Europe*. Academic Press, London.
- Palacín, C. 2007. *Comportamiento Migratorio de la Avutarda Común en la Península Ibérica*. Tesis doctoral, Universidad Complutense.

- Palacín, C.; Alonso, J. C.; Alonso, J. A.; Martín, C. A.; Magaña, M. and Martín, B. 2009. Differential migration by sex in the great bustard: Possible consequences of an extreme sexual size dimorphism. *Ethology*, 115: 1-10.
- Palacín, C.; Alonso, J. C.; Alonso, J. A.; Magaña, M. and Martín, C. A. 2011. Cultural transmission and flexibility of partial migration patterns in a long-lived bird, the great bustard *Otis tarda*. *Journal of Avian Biology*, 42: 301-308.
- Palomino, D. y Carrascal, L. M. 2012. *Espacios protegidos y aves invernantes en España. ¿Existe un grado adecuado de solapamiento?* En: SEO/BirdLife (Ed.) *Atlas de las Aves en Invierno en España 2007-2010*. Págs: 48-58. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente - SEO/Birdlife. Madrid.
- Palomo, J. 2007. *Atlas y libro rojo de los mamíferos terrestres de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-SECEM. Madrid.
- Paracuellos, M. 1996. *Dinámica anual del grupo de aves No Paseriformes en un saladar del litoral del sudeste ibérico*. En: Fernández Gutierrez, J. y Sanz Zuasti, J. (Eds.) *Conservation of Stepparic Birds and their Habitats*. Págs: 261-264. Junta de Castilla y León. Valladolid.
- Paterson, A. M. 1996. *Anuario Ornitológico de Málaga. 1994*. SEO - Málaga.
- Paterson, A. M. 1999. *Anuario Ornitológico de Málaga. 1995-1997*. SEO - Málaga.
- Pearce, J. L. y Boyce, M. S. 2006. Modelling distribution and abundance with presence-only data. *Journal of Applied Ecology*, 43 (3): 405-412.
- Pearson, R. G.; Raxworthy, C. J.; Nakamura, M. y Peterson, A. T. 2007. Predicting species distribution from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography*, 34: 102–117.
- Pérez-Tris, J. y Tellería, J. L. 2002. Regional variation in seasonality affects migratory behaviour and life-history traits of two Mediterranean passerines. *Acta Oecologica*, 23 (1): 13-21.
- Pérez-Tris, J. y Santos, T. 2004. El estudio de la migración de aves en España: trayectoria histórica y perspectivas de futuro. *Ardeola*, 51 (1): 71-89.

- Perkins, A. J.; Maggs, H. E.; Watson, A. y Wilson, J. D. 2011. Adaptive management and targeting of agri-environment schemes does benefit biodiversity: a case study of the corn bunting *Emberiza calandra*. *Journal of Applied Ecology*, 48 (3): 514-522.
- Peterson, A. T. 2007. Why and whywhere: the need for more complex models of simpler environmental spaces. *Ecological Modelling*, 203: 527-530.
- Phillipps-Wolley, C. 1881. *Sport in the Crimea and Caucasus*. R. Bentley and son. London.
- Phillips, S. J. 2005. *Maxent software for species distribution modeling*. <http://www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent/>.
- Phillips, S. J. 2008. Transferability, sample selection bias and background data in presence-only modelling: a response to Peterson *et al.* (2007). *Ecography*, 31: 272-278.
- Phillips, S. J.; Anderson, R. P. y Schapire, R. E. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190: 231-259.
- Picazo Talavera, J. 1989. *Aves de La Roda y Fuensanta (Albacete). Fenología, Nidificación y Comunidades*. I- Ensayos Históricos y Científicos. Instituto de Estudios Albacetenses. Diputación de Albacete - C.S.I.C. Albacete.
- Pinto, M. 1999. *Sisão Tetrax tetrax*. En G. L. Elias, L. M. Reino, T. Silva, R. Tomé y P. Geraldes (Coords.). *Atlas das aves invernantes do Baixo Alentejo*. SPEA. Lisboa
- Pinto, M. 1999. *Sisão Tetrax tetrax*. En: Elias, G. L., Reino, L. M., Silva, T., Tomé, R. y Geraldes, P. (Eds.). *Atlas das Aves Invernantes do Baixo Alentejo*. Págs: 160-161. SPEA. Lisboa.
- Pleguezuelos, J. M. 1992. *Avifauna nidificante de las Sierras Béticas orientales y depresiones de Guadix, Baza y Granada. Su cartografiado*. Tierras del Sur. Universidad de Granada. Granada.
- Pleguezuelos, J. M. y Manrique, J. 1987. *Distribución y status de las aves esteparias nidificantes en el SE de la Península Ibérica*. En: Ena, V. (Ed.) *I Congreso Internacional de Aves Esteparias*. Págs: 349-358. Junta de Castilla y León. León.
- Pleguezuelos, R.; Márquez, R. y Lizana, M. 2002. *Atlas y libro rojo de los anfibios y reptiles de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-Lynx Edicions. Madrid.

- Pomara, L. Y.; Cooper, R. J. y Petit, L. J. 2003. Mixed-species flocking and foraging behavior of four Neotropical warblers in Panamanian shade coffee fields and forests. *Auk*, 120: 1000–1012.
- Ponce, C.; Bravo, C. y Alonso, J. C. 2014. Effects of agri-environmental schemes on farmland birds: do food availability measurements improve patterns obtained from simple habitat models? *Ecology and Evolution*, 4 (14): 2834-2847.
- Ponjoan, A. 2012. *Ús de l'espai de l'hàbitat en el Sisó (Tetrax tetrax) durant el període reproductor: aspectes aplicats a la conservació en hàbitats agraris*. Tesis doctoral. Universitat de Barcelona. Barcelona.
- Ponjoan, A.; Bota, G. y Mañosa, S. 2004. *Movimientos del sisón común (Tetrax tetrax) fuera del periodo reproductor en Cataluña*. Abstracts of the International Symposium on Ecology and Conservation of Steppe-land Birds (3rd-7th December 2004). Lleida, Spain.
- Ponjoan, A.; Bota, G. y Mañosa, S. 2007. *La agricultura de secano y regadío en la conservación del sisón común (Tetrax tetrax) en Cataluña*. En: Proceedings of Congreso Europeo sobre Agricultura y Medio Ambiente. Págs.: 256-258. Sevilla.
- Ponjoan, A.; Bota, G.; García de la Morena, E. L.; Morales, M. B.; Wolff, A.; Marco, I. y Mañosa, S. 2008. Adverse effects of capture and handling: associated factors in little bustard. *Journal of Wildlife Management*, 72: 315-319.
- Ponjoan, A.; Bota, G. y Mañosa, S. 2010. Trapping techniques for little bustards *Tetrax tetrax* according to age, sex and season. *Bird Study*, 57: 252-255.
- Ponjoan, A.; Bota, G. y Mañosa, S. 2012. Ranging behaviour of little bustard males, *Tetrax tetrax*, in the lekking grounds. *Behavioural Processes*, 91: 35-40.
- Prieta, J. A.; Valiente, J. y Benítez, J. M. 2000. *Aves de Extremadura. Anuario ADENEX 1998*. ADENEX.
- Prieta, J. A. 2002. *Aves de Extremadura. Anuario ADENEX 1999-2000*. ADENEX.
- Princé, K.; Moussus, J.-P. y Jiguet, F. 2012. Mixed effectiveness of French agri-environment schemes for nationwide farmland bird conservation. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 149: 74-79.
- Pulido, F. 2007. The genetics and evolution of avian migration. *Bioscience*, 57: 165-174.

- Pulido, F. y Berthold, P. 2010. Current selection for lower migratory activity will drive the evolution of residency in a migratory bird population. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 107 (16): 7341-6.
- Pulliam, H. R. 1973. On the advantages of flocking. *Journal of Theoretical Biology* 38, 419–422.
- Purroy, F. J. 1997. *Atlas de las aves de España (1975-1995)*. Lynx Editions. Barcelona.
- Quinn, G. P. y Keough, M. J. 2002. *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge University Press.
- Quinn, J. L. y Cresswell, W. 2005. Escape response delays in wintering redshank, *Tringa totanus*, flocks: perceptual limits and economic decisions. *Animal Behaviour*, 69: 1285–1292.
- Rappole, J. H. y McDonald, M. V. 1994. Cause and effect in population declines of migratory birds. *Auk*, 111: 652–600.
- Reis Junior, J. A. 1930. *Catálogo Sistemático e Analítico das Aves de Portugal*. Porto.
- Riou, S.; Combreau, O.; Judas, J.; Lawrence, M.; Al Baidani, M. S. and Pitra, C. 2012. Genetic differentiation among migrant and resident populations of the threatened Asian houbara bustard. *Journal of Heredity*, 103: 64-70.
- Rivas, O.; De Castro, A.; Llana, L. y Otero, J. 2004. *Bioecological characteristics of an isolated population of Little Bustard (Tetrax tetrax) in the northwest Iberian Peninsula*. En: International Symposium on Ecology and Conservation of Steppe-land Birds. Abstracts, 3rd-7th December 2004
- Robinson, R. A. y Sutherland, W. J.; 2002. Changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *Journal of Applied Ecology*, 39: 157–176.
- Robinson, S. K.; Thomson, F. R.; Donovan, T. M.; Whitehead, D. R. y Faaborg, J. 1995. Regional forest fragmentation and the nesting success of migratory birds. *Science*, 267: 1987–1990.
- Robinson, W. D.; Bowlin, M. S.; Bisson, I.; Shamoun-Baranes, J.; Thorup, K.; Diehl, R. H.; Kunz, T. H.; Mabey, S. y Winkler, D. W. 2009. Integrating concepts and technologies to advance the study of bird migration. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 8 (7): 354-361.

- Rodríguez-Ruiz, J.; de la Puente, J.; Parejo, D.; Valera, F.; Calero-Torralbo, M. A.; Reyes-González, J. M.; Zajková, Z.; Bermejo, A. y Avilés, J. M. 2014. Disentangling Migratory Routes and Wintering Grounds of Iberian Near-Threatened European Rollers *Coracias garrulus*. *PLoS ONE*, 9 (12): e115615.
- Román, J.; Román, F.; Ansola, L. M.; Palma, C. y Ventosa, R. 1996. *Atlas de las aves nidificantes de la provincia de Burgos*. Caja de Ahorros del Círculo Católico. Burgos.
- Root, T. 1988. Environmental factors associated with avian distributional boundaries. *Journal of Biogeography*, 15, 489–505.
- Rosema, A. 1993. Using Meteosat for operational evapotranspiration and biomass monitoring in the Sahel region. *Remote Sensing Environment*, 45: 1–25.
- Rosema, A.; Verhees, L.; Putten, E. van; Gielen, H.; Lack, T.; Woord, J.; Lane, A.; Fannon, J.; Estrela, T.; Dimas, M.; DeBruin, H. A. R.; Moene, A. F. y Meijninger, W. M. L. 2001. *European energy and water balance monitoring system*. EU 4th Framework Program, Contract ENV4-CT97-0478, Final report.
- Rosenzweig, M. L. 1987. *Community organization from the point of view of habitat selectors*. En: Gee, J. H. R.; Giller, P. S. (Eds.). *Organization of Communities: Past and Present*. Págs.: 469–490. Blackwell, England.
- Rotenberry, J. T. y Wiens, J. A. 1980. Habitat structure, patchiness, and avian communities in North American steppe vegetation: a multivariate analysis. *Ecology*, 61: 1228-1250.
- Rounsevell, M. D. A.; Annetts, J. E.; Audsley, E.; Mayr, T. y Reginster, I. 2003. Modelling the spatial distribution of agricultural land use at the regional scale. *Agriculture, Ecosystem and Environment*, 95: 465–479.
- Rubenstein, D. R. y Hobson, K. A. 2004. From birds to butterflies: animal movement patterns and stable isotopes. *TREE*, 19: 256–263.
- Sæther, B. -E.; Ringsby, T. H. y Røskaft, E. 1996. Life History Variation, Population Processes and Priorities in Species Conservation: Towards a Reunion of Research Paradigms. *Oikos*, 77 (2): 217-226.
- Sainz Ollero, H. 2003. Introducción al paisaje vegetal español. En: Martí, R. y Del Moral, J. C. (Eds.). *Atlas de las aves reproductoras de España*. Págs: 49-53. Dirección General de Conservación de la Naturaleza - Sociedad Española de Ornitología. Madrid.

- Saiz, J. 1999. *Aves de Cantabria. Guía Ilustrada*. Creática. Santander.
- Salamolard, M. y Moreau, C. 1999. Habitat selection by little bustard *Tetrax tetrax* in a cultivated area of France. *Bird Study*, 46: 25-33.
- Salaverri, L. J. y Munilla, I. 1995. *Segundo Anuario das Aves de Galicia. 1994*. A Coruña.
- Salvadores, R. y Vidal, C. 1996. *III Anuario das Aves de Galicia. 1995*. ERVA. A Coruña.
- Sampietro, F. J.; Pelayo, E.; Hernández, F.; Cabrera, M. y Guiral, J. 1998. *Aves de Aragón. Atlas de especies nidificantes*. Diputación General de Aragón-Ibercaja.
- Sampietro, F. J.; Rivas, J. L.; Albero, J. C.; Sanz, J.; Pelayo, E.; Alcántara, M.; García de la Morena, E. L. y Morales, M. B. 2008. Datos preliminares sobre los movimientos migratorios invernales de machos de sisón común (*Tetrax tetrax*) reproductores en Aragón. *Abstracts of the XX Congreso Español de Ornitología (December 2008)*. Tremp, Spain.
- Sampietro, F. J.; Rivas, J. L.; Sanz, J.; Albero, J. C.; Pelayo, E. y Alcántara, M. 2010. *Avance sobre el estudio radio-telemétrico de la dispersión postnupcial de machos de sisón común (Tetrax tetrax) reproductores en Aragón*. En: XX Congreso Español de Ornitología, Tremp, Lleida.
- Sampietro, F. J.; Rivas, J. L.; Sanz, J.; Albero, J. C.; Pelayo, E.; Gajón, A. y García de la Morena, E. L. 2013. Desplazamientos de larga distancia de machos de sisón común (*Tetrax tetrax*) reproductores en Aragón. En: Bueno, A.; Rivas, J. L. y Sampietro, F. J. (Eds.). *Rocín vol: VII: Anuario Ornitológico de Aragón 2008-11*. Págs: 35-54. Asociación Anuario Ornitológico de Aragón - Rocín y Consejo de Protección de la Naturaleza de Aragón. Zaragoza.
- San Segundo, C. 1990. *Atlas de las aves nidificantes de la provincia de Ávila y sierra de Gredos*. Universidad Complutense de Madrid, Madrid.
- Sánchez Palomares, O.; Sánchez Serrano, F. and Carretero, P. 1999. *Modelos y Cartografía de Estimaciones Climáticas y Termopluviométricas para la España Peninsular*. Instituto Nacional de Investigaciones Agrarias. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Madrid.
- Sanderson, F. J.; Donald, P. F.; Burfield, I. J.; 2005. Farmland birds in Europe. From policy change to population decline and back again. En: Bota, G.; Morales, M. B.; Mañosa,

- S.; Camprodon, J. (Eds.), *Ecology and Conservation of Steppe-land Birds*. Lynx Edicions, Barcelona, Págs.: 211–236.
- Santos, T. y Suárez, F. 2004. *Biogeography and population trends of Iberian steppe birds*. En: Bota, G.; Morales Prieto, M. B.; Mañosa, S. y Camprodón, J. (Eds.). *Ecology and Conservation of steppe-land birds*. Págs.: 69-102. Lynx Edicions y Centre Tecnològic Forestal de Catalunya. Barcelona.
- Sanz-Zuasti, J. y García, J. 2002. *Estudio de las Poblaciones Esteparias No Avutarda en Castilla y León*. Estudios y Proyectos Línea, S. L - Junta de Castilla y León.
- Sanz-Zuasti, J.; Arranz, J. A. y Molina, I. 2004. *La Red de Zonas de Especial Protección para las Aves (ZEPA) en Castilla y León*. Consejería de Medio Ambiente. Junta de Castilla y León.
- Sanza, M. A.; Traba, J.; Morales, M. B.; Rivera, D. y Delgado, M. P. 2012. Effects of landscape, conspecifics and heterospecifics on habitat selection by breeding farmland birds: the case of Calandra Lark (*Melanocorypha calandra*) and Corn Bunting (*Emberiza calandra*). *Journal of Ornithology*. 153: 525-533.
- Sardà-Palomera, F.; Puigcerver, M.; Brotons, L. and Rodríguez-Teijeiro, J. D. 2012. Modelling seasonal changes in the distribution of common quail *Coturnix coturnix* in farmland landscapes using remote sensing. *Ibis*, 154: 703-713.
- Schroeder, M. A. 1985. Behavioural differences of female spruce grouse undertaking short and long migrations. *Condor*, 87: 281-286.
- Schroeder, M. A. y Braun, C. E. 1993. Partial migration in a population of greater prairie-chickens in northeastern Colorado. *Auk*, 110: 21-28.
- Schulz, H. 1985a. *Grundlagenforschung zur Biologie der Zwergtrappe Tetrax tetrax*, Tesis doctoral. Staatlichen Naturhistorischen Museum, Braunschweig.
- Schulz, H. 1985b. On the social behaviour of the Little Bustard: a preliminary report. *Bustard Studies*, 2: 179-181.
- Schulz, H. 1985c. A review of the world status and breeding distribution of the Little Bustard. *Bustard Studies*, 2: 131–151.
- Sehhatisabet, M. E.; Abdi, F.; Ashoori, A.; Khaleghizadeh, A.; Khani, A.; Rabiei, K. y Shakiba, M. 2012. Preliminary assessment of distribution and population size of

- wintering Little Bustards *Tetrax tetrax* in Iran. *Bird Conservation International*, 22 (03): 279-287.
- Sellers, P. J.; Berry, J. A.; Collatz, G. J.; Field, C. B. y Hall, F. G. 1992. Canopy reflectance, photosynthesis, and transpiration. III. A reanalysis using improved leaf models and a new canopy integration scheme. *Remote Sensing of Environment*, 42 (3): 187-216.
- Senar, J. C. y Borrás, A. 2004. Sobrevivir al invierno: estrategias de las aves invernantes en la Península Ibérica. *Ardeola*, 51 (1): 133-168.
- SEO-Alicante. 2001. *Las Aves de Alicante. Anuario Ornitológico 1999*. SEO-Alicante.
- SEO-Alicante. 2002. *Las Aves de Alicante. Anuario Ornitológico 2000*. SEO-Alicante.
- SEO/BirdLife. 2012. *Atlas de las Aves en Invierno en España 2007-2010*. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente - SEO/Birdlife. Madrid.
- SEO/BirdLife. 2013. *Resultados del programa SACRE 1998-2013*. SEO/BirdLife. Disponible en: <http://www.seo.org/boletin/seguimiento/boletin/2014/>. Último.
- SEO/BirdLife. 2015. *Programas de seguimiento de SEO/BirdLife 2014*. SEO/BirdLife. Disponible en: <http://www.seo.org/boletin/seguimiento/boletin/2014/>. Último acceso en octubre de 2015.
- SEO-Huesca. 2004. *Rocín, Anuario Ornitológico de Aragón. 1999-2003*. SEO/BirdLife - Gobierno de Aragón.
- Service Argos. 2001. *Argos User's Manual*. Service Argos, Inc. URL: <http://www.argos-system.org/manual/>. (Access date: 14/12/2012).
- Shamoun-Baranes, J.; Bouten, W. y van Loon, E. E. 2010. Integrating Meteorology into Research on Migration. *Integrative and Comparative Biology*, 50 (3): 280-292.
- Sherry, T. W. y Holmes, R. T. 1995. Summer versus winter limitation of populations: what are the issues and what is the evidence? In *Ecology and management of Neotropical migrant birds* (Ed.)ited by Martin, T. E. y Finch, T. M. New York: Oxford University Press.
- Sherry, T. W. y Holmes, R. T. 1996. Winter habitat quality, population limitation and conservation of Neotropical-Nearctic migrant birds. *Ecology*, 77: 36-48.

- Shimazaki, H.; Tamura, M.; Darman, Y. andronov, V.; Parilov, M. P.; Nagendran, M. and Higuchi, H. 2004. Network analysis of potential migration routes for oriental white storks (*Ciconia boyciana*). *Ecological Research*, 19: 683-698.
- Shirley, S. M. 2006. Movement of forest birds across river and clearcut edges of varying riparian buffer strip widths. *Forest Ecology and Management*, 223 (1-3): 190-199.
- Siegfried, W. R. y Underhill, L. G. 1975. Flocking as an anti-predator strategy in doves. *Animal Behaviour*, 23: 504-508.
- Sih, A. 1980. Optimal behaviour: can foragers balance two conflicting demands? *Science*, 210: 1041-1043.
- Silva, J. P. 2006. *Sisão. Seguimento de aves via satellite*. Disponible en: <http://seguimentodeaves.domdigital.pt/sisao>. Último acceso: octubre de 2010.
- Silva, J. P. 2010. *Factors affecting the abundance of the little bustard Tetrax tetrax: Implications for conservation*. Tesis Doctoral, University of Lisbon, Lisbon, Portugal.
- Silva, J. P.; Pinto, M. y Palmeirim, J. M. 2004. Managing landscapes for the little bustard *Tetrax tetrax*. Lessons from the study of winter habitat selection. *Biological Conservation*, 117: 521-528.
- Silva, J. P.; Faria, N. y Catry, T. 2007. Summer habitat selection and abundance of the threatened little bustard in Iberian agricultural landscapes. *Biological Conservation*, 139 (1-2): 186-194.
- Sinclair, A. R. E. 1983. The function of distance movements in vertebrates. In, I. R. Swingland and P. R. Greenwood (Eds.): *The Ecology of Animal Movement*, Págs.: 240-258. Clarendon Press. Oxford.
- Smith, J. N. M. y Hellmann, J. J. 2002. Population persistence in fragmented landscapes. *TREE*, 17: 397-399.
- Snow, D. W. y Perrins, C. M. 1998. *The Birds of the Western Palearctic*. Oxford University Press. London.
- Soberon, J.;2007. Grinnellian and eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters*, 10: 1115-1123.

- Somveille, M.; Manica, A.; Butchart, S. H. M. y Rodrigues, A. S. L. 2013. Mapping global diversity patterns for migratory birds. *PLoS ONE*, 8 (8): e70907.
- Sridhar, H.; Beauchamp, G. y Shanker, K. 2009. Why do birds participate in mixed-species foraging flocks? A large-scale synthesis. *Animal Behaviour*, 78: 337–347.
- StatSoft, Inc. 2007. *STATISTICA (data analysis software system)*, version 8.0. www.statsoft.com.
- Stevens, R. D. y Tello, J. S. 2009. Micro- and Macrohabitat Associations in Mojave Desert Rodent Communities. *Journal of Mammalogy*, 90 (2): 388-403.
- Streich, W.; Litzbarski, H.; Ludwig, B. y Ludwig, S. 2006. What triggers facultative winter migration of Great Bustard (*Otis tarda*) in Central Europe? *European Journal of Wildlife Research*, 52 (1): 48-53.
- Suárez, F. 2004. *Aves y agricultura en España peninsular. Una revisión sobre el estado actual de conocimiento y una previsión de futuro*. En: J. L. Tellería (Ed.). *La ornitología hoy. Homenaje al profesor Francisco Bernis Madrazo*. Págs.: 223–265 Editorial Complutense. Madrid.
- Suárez, F. y Herranz, J. 2004. *Ganga Ibérica Pterocles alchata*. En: Madroño, A.; González, C. y Atienza, J. C. (Eds.). *Libro Rojo de las Aves de España*. Págs.: 269–271. SEO/BirdLife-Dirección General de Conservación de la Naturaleza, Ministerio de Medio Ambiente.
- Suárez, F.; Garza, V.; Oñate, J. J.; García de la Morena, E. L.; Ramírez, A. y Morales, M. B. 2004. Adequacy of winter stubble maintenance for steppe passerine conservation in central Spain. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 104 (3): 667-671.
- Suárez, F.; Herranz, J.; Martínez, C.; Manrique, J.; Astrain, C.; Etxebarria, A.; Curco, A.; Estrada, J. y Yanes, M. 1999a. *Utilización y selección de hábitat de las Gangas Ibérica y Ortega en la Península Ibérica*. En: Herranz, J. y Suárez, F. (Eds.). *La Ganga Ibérica (Pterocles alchata) y la Ganga Ortega (Pterocles orientalis) en España: Distribución, abundancia, biología y conservación*. Págs.: 127-156. Ministerio de Medio Ambiente. Organismo Autónomo de Parques Nacionales.
- Suárez, F.; Hervás, I.; Levassor, C. y Casado, M. A. 1999b. *La alimentación de la Ganga Ibérica y la Ganga Ortega*. En: Herranz, J. y Suárez, F. (Eds.). *La Ganga Ibérica*

- (*Pterocles alchata*) y la Ganga Ortega (*Pterocles orientalis*) en España: Distribución, abundancia, biología y conservación. Págs.: 215-229. Ministerio de Medio Ambiente. Organismo Autónomo de Parques Nacionales.
- Suárez, F.; Naveso, M. A. y de Juana, E. 1997. Farming in the drylands of Spain: birds of pseudosteppes. En: D. J.; P. y N. W.; P. (Eds.). *Farming and Birds in Europe. The Common Agricultural Policy and its Implications for Bird Conservation*. Págs: 79-116. San Diego, California. Academic Press.
- Suárez, F.; Martínez, C.; Herranz, J. y Yanes, M. 1997b. Conservation status and farmland requirements of Pin-tailed Sandgrouse *Pterocles alchata* and Black-bellied Sandgrouse *Pterocles orientalis* in Spain. *Biological Conservation*, 82: 73-80.
- Suárez, F.; Sainz, H.; Santos, T. y González Bernáldez, F. 1992. *Las estepas ibéricas*. MOPT. Madrid.
- Suarez-Seoane, S.; Osborne, P. E. y Alonso, J. C. 2002. Large-scale habitat selection by agricultural steppe birds in Spain: identifying species-habitat responses using generalized additive models. *Journal of Applied Ecology*, 39 (5): 755-771.
- Suárez-Seoane, S.; García de la Morena, E. L.; Morales, M. B.; Osborne, P. E. and de Juana, E. 2008. Maximum entropy niche-based modelling of seasonal changes in little bustard (*Tetrax tetrax*) distribution. *Ecological Modelling*, 219: 17-29.
- Suárez-Seoane, S.; Osborne, P. E. y Rosema, A. 2004. Can climate data from METEOSAT improve wildlife distribution models? *Ecography*, 27: 629-636.
- Sutherland, W. J. 1998. The effect of local change in habitat quality on populations of migratory species. *Journal of Applied Ecology*, 35 (3): 418-421.
- Tarjuelo, R.; Barja, I.; Morales, M. B.; Traba, J.; Benítez-López, A.; Casas, F.; Arroyo, B.; Delgado, M. P. y Mougeot, F. 2015. Effects of human activity on physiological and behavioral responses of an endangered steppe bird. *Behavioral Ecology*. DOI: 10.1093/beheco/arv016.
- Tellería, J. L. 1988. *La invernada de aves la Península Ibérica. Monografías*. Sociedad Española de Ornitología. Madrid.
- Tellería, J. L.; Suárez, F. y Santos, T. 1988. Bird communities of the Iberian shrubsteppes. *Holarctic Ecology*, 11: 171-177.

- Tellería, J. L. 2004. Migración de aves en el Paleártico Occidental: aspectos ecológicos y evolutivos. En: Tellería, J. L. (Ed.) *La ornitología hoy. Homenaje al Profesor Francisco Bernis*. Págs: 109-125. Editorial Complutense. Universidad Complutense. Madrid.
- Tellería, J. L. y Santos, T. 1994. Factors involved in the distribution of forest birds in the Iberian Peninsula. *Bird Study*, 41 (3): 161-169.
- Tellería, J. L.; Santos, T.; Álvarez, G. y Sáez-Royuela, C. 1988. *Avifauna de los campos de cereales del interior de España*. En: Bernis, F. (Ed.) *Aves de los medios urbano y agrícola*. Págs: 174-319. Sociedad Española de Ornitología. Madrid.
- Tellería, J. L.; Ramírez, A.; Galarza, A.; Carbonell, R.; Pérez-Tris, J. y Santos, T. 2008. Geographical, landscape and habitat effects on birds in northern Spanish farmlands: implications for conservation. *Ardeola*, 55 (2): 203-219.
- Tellería, J. L.; Ramírez, Á.; Galarza, A.; Carbonell, R.; Pérez-Tris, J. y Santos, T. 2009. Do migratory pathways affect the regional abundance of wintering birds? A test in northern Spain. *Journal of Biogeography*, 36 (2): 220-229.
- Tellería, J. L.; Fernández-López, J. y Fandos, G. 2014. Using ring records and field surveys to predict the winter distribution of a migratory passerine. *Bird Study*, 61 (4): 527-536.
- Terborgh, J. 1990. Mixed flocks and polyspecific associations: Costs and benefits of mixed groups to birds and monkeys. *American Journal of Primatology*, 21 (2): 87-100.
- Terrill, S. B. and Able, K. P. 1988. Bird migration terminology. *Auk*, 105: 205-206.
- Terrill, S. B. y Able, K. P. 1988. Bird migration terminology. *The Auk*, 105: 205-206.
- Thévenot, M.; Vernon, R. y Bergier, P. 2003. *The birds of Morocco*. Club, B. O. U. a. B. O.; *BOU Checklist No. 20*. London.
- Thompson, C. y McGarigal, K. 2002. The influence of research scale on bald eagle habitat selection along the lower Hudson River, New York (USA). *Landscape Ecology*, 17 (6): 569-586
- Thorup, K. y Holland, R. A. 2009. The bird GPS – long-range navigation in migrants. *Journal of Experimental Biology*, 212 (22): 3597-3604.

- Thuiller, W.; Richardson, D. M.; Pysek, P.; Midgley, G. F.; Hughes, G. O.; Rouget, M.; 2005. Niche-based modeling as a tool for predicting the risk of alien plant invasions at a global scale. *Global Change Biol.* 11, 2234–2250.
- Titeux, N.; Dufrene, M.; Radoux, J.; Hirzel, A. H.; Defourny, P.; 2007. Fitness-related parameters improve presence-only distribution modelling for conservation practice: the case of the red-backed shrike. *Biol. Conserv.* 138, 207–223.
- Tøttrup, A. P.; Klaassen, R. H. G.; Strandberg, R.; Thorup, K.; Kristensen, M. W.; Jørgensen, P. S.; Fox, J.; Afanasyev, V.; Rahbek, C. y Alerstam, T. 2012. The annual cycle of a trans-equatorial Eurasian–African passerine migrant: different spatio-temporal strategies for autumn and spring migration. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 279 (1730): 1008-1016.
- Tsoar, A.; Allouche, O.; Steinitz, O.; Rotem, D. y Kadman, R.; 2007. A comparative evaluation of presence-only methods for modeling species distribution. *Diversity and Distributions*, 13: 397–405.
- Traba, J.; García de la Morena, E. L.; Morales, M. B. y Suárez, F. 2007. Determining high values areas for steppe birds in Spain: hot spots, complementarity and the efficiency of protected areas. *Biodiversity and Conservation*, 16: 3255-3275.
- Traba, J.; Morales, M.; García de la Morena, E. L.; Delgado, M. -P. y Krištín, A. 2008. Selection of breeding territory by little bustard (*Tetrax tetrax*) males in Central Spain: the role of arthropod availability. *Ecological Research*, 23 (3): 615-622.
- Tucker, C. J. y Sellers, P. J. 1986. Satellite remote sensing of primary production. *International Journal of Remote Sensing*, 7 (11): 1395-1416.
- Turchin, P. 1991. Translating foraging movements in heterogeneous environments into the spatial distribution of foragers. *Ecology*, 72: 1253–1266.
- Urban, D. L. y Smith, T. M. 1989. Microhabitat pattern and the structure of forest bird communities. *The American Naturalist*, 133 (6): 811-829.
- Van Valen, L. 1965. Morphological variation and width of ecological niche. *American Naturalist*, 99: 377–389.
- Van-heelzik, Y. y Seddon, P. J. 1999. Seasonal changes in habitat use by Houbara Bustards *Chlamydotis (undulata) macqueenii* in northern Saudi Arabia. *Ibis*, 141: 208-215.

- Verdolin, J. L. 2006. Meta-analysis of foraging and predation risk trade-offs in terrestrial systems. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 6: 457-464.
- Villarino, A.; González, S. and Bárcena, F. 2002. *Vertebrados da Limia. Dende a lagoa de Antela ós nosos días. I – Aves: Gaviiformes a Piciformes*. Limaia Producións. Sandiás.
- Villén-Pérez, S.; Carrascal, L. M. y Seoane, J. 2013. Foraging Patch Selection in Winter: A Balance between Predation Risk and Thermoregulation Benefit. *PLoS ONE*, 8 (7): e68448.
- Villers, A.; Millon, A.; Jiguet, F.; Lett, J. -M.; Attie, C.; Morales, M. B. y Bretagnolle, V. 2010. Migration of wild and captive-bred Little Bustards *Tetrax tetrax*: releasing birds from Spain threatens attempts to conserve declining French populations. *Ibis*, 152 (2): 254-261.
- Walther, G. -R.; Post, E.; Convey, P.; Menzel, A.; Parmesan, C.; Beebee, T. J. C.; Fromentin, J. -M.; Hoegh-Guldberg, O. y Bairlein, F. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416 (6879): 389-395.
- Webster, M. S.; Marra, P. P.; Haig, S. M.; Bensch, S. y Holmes, R. T. 2002. Links between worlds: unraveling migratory connectivity. *Trends in Ecology and Evolution*, 17 (2): 76-83.
- Whittingham, M. J. y Evans, K. L. 2004. The effects of habitat structure on predation risk of birds in agricultural landscapes. *Ibis*, 146 (Suppl. 2): 210 – 220.
- Whittingham, M. J. y Markland, H. M. 2002. The influence of substrate on the functional response of an avian granivore and its implications for farmland bird conservation. *Oecologia*, 130, 637–644.
- Whittingham, M. J.; Butler, S.; Quinn, J. L. y Cresswell W 2004. The effect of limited visibility on vigilance behaviour and speed of predator detection: implications for the conservation of granivorous passerines. *Oikos*, 106: 377–385
- Wiens, J. A. 1989. *The ecology of bird communities*. Cambridge University Press. Cambridge, U. K.

- Wikelski, M.; Kays, R. W.; Kasdin, N. J.; Thorup, K.; Smith, J. A. y Swenson, G. W. 2007. Going wild: what a global small-animal tracking system could do for experimental biologists. *Journal of Experimental Biology*, 210 (2): 181-186.
- Wilson, C. y Tisdell, C. 2005. Knowledge of birds and willingness to support their conservation: an Australian case study. *Bird Conservation International*, 15 (03): 225-235.
- Wolff, A. 2001. *Changements agricoles et conservation de la grande avifaune de plaine: Etude des relations espèce-habitats à différentes échelles chez l'Outarde canepetière*. Tesis Doctoral, Université Montpellier II, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier.
- Wolff, A. 2001. *Changements agricoles et conservation de la grande avifaune de plaine: Etude des relations espèce-habitats à différentes échelles chez l'Outarde canepetière*. Université Montpellier II, Université des Sciences et Techniques du Languedoc.
- Wolff, A. 2005. *Influence of landscape and habitat heterogeneity on the distribution of steppe-land birds in the Crau, southern France*. En: Bota, G., Morales, M. B., Mañosa, S. y Camprodón, J. (Eds.). *Ecology and conservation of steppe-land birds*. Págs: 141-168. Lynx Ediciones y Centre Tecnòlogic Forestal de Catalunya. Barcelona.
- Wolff, A.; Dieuleveut, T.; Martin, J. L. y Bretagnolle, V. 2002. Landscape context and little bustard abundance in a fragmented steppe: implications for reserve management in mosaic landscapes. *Biological Conservation*, 107, 211–220.
- Wolff, A.; Dieuleveut, T.; Martin, J.-L. y Bretagnolle, V. 2002. Landscape context and little bustard abundance in a fragmented steppe: implications for reserve management in mosaic landscapes. *Biological Conservation*, 107 (2): 211-220.
- Wolff, A.; Paul, J. -F.; Martin, J. -L. y Bretagnolle, V. 2001. The benefits of extensive agriculture to birds: the case of the Little Bustard. *Journal of Applied Ecology*, 38: 963–975.
- Wolff, A.; Paul, J.-P.; Martin, J.-L. y Bretagnolle, V. 2001. The benefits of extensive agriculture to birds: the case of the little bustard. *Journal of Applied Ecology*, 38 (5): 963-975.

- Woutersen, K. y Platteeuw, M. 1998. *Atlas de las aves de Huesca. Observación de aves en el Alto Aragón*. Kees Woutersen Publicaciones. Huesca.
- Zubergoitia, I.; Ocio, G. y Torres, J. J. 1995. *Avifauna del Abra*. Gobierno Vasco. Vitoria-Gasteiz.
- Zweig, M. H. y Campbell, G. 1993. Receiver-operating characteristic (ROC) plots: a fundamental evaluation tool in clinical medicine. *Clinical Chemistry*, 39 (4): 561-77.