



Universitat de Lleida

PATRONES DE COLONIZACIÓN POSTINCENDIO DE AVES DE HÁBITATS ABIERTOS EN PAISAJES MEDITERRÁNEOS

Elena López Zozaya

ADVERTIMENT. La consulta d'aquesta tesi queda condicionada a l'acceptació de les següents condicions d'ús: La difusió d'aquesta tesi per mitjà del servei TDX (www.tesisenxarxa.net) ha estat autoritzada pels titulars dels drets de propietat intel·lectual únicament per a usos privats emmarcats en activitats d'investigació i docència. No s'autoritza la seva reproducció amb finalitats de lucre ni la seva difusió i posada a disposició des d'un lloc aliè al servei TDX. No s'autoritza la presentació del seu contingut en una finestra o marc aliè a TDX (framing). Aquesta reserva de drets afecta tant al resum de presentació de la tesi com als seus continguts. En la utilització o cita de parts de la tesi és obligat indicar el nom de la persona autora.

ADVERTENCIA. La consulta de esta tesis queda condicionada a la aceptación de las siguientes condiciones de uso: La difusión de esta tesis por medio del servicio TDR (www.tesisenred.net) ha sido autorizada por los titulares de los derechos de propiedad intelectual únicamente para usos privados enmarcados en actividades de investigación y docencia. No se autoriza su reproducción con finalidades de lucro ni su difusión y puesta a disposición desde un sitio ajeno al servicio TDR. No se autoriza la presentación de su contenido en una ventana o marco ajeno a TDR (framing). Esta reserva de derechos afecta tanto al resumen de presentación de la tesis como a sus contenidos. En la utilización o cita de partes de la tesis es obligado indicar el nombre de la persona autora.

WARNING. On having consulted this thesis you're accepting the following use conditions: Spreading this thesis by the TDX (www.tesisenxarxa.net) service has been authorized by the titular of the intellectual property rights only for private uses placed in investigation and teaching activities. Reproduction with lucrative aims is not authorized neither its spreading and availability from a site foreign to the TDX service. Introducing its content in a window or frame foreign to the TDX service is not authorized (framing). This rights affect to the presentation summary of the thesis as well as to its contents. In the using or citation of parts of the thesis it's obliged to indicate the name of the author.

PATRONES DE COLONIZACIÓN POSTINCENDIO DE AVES DE HÁBITATS ABIERTOS EN PAISAJES MEDITERRÁNEOS

Memoria presentada por

Elena López Zozaya

Para optar al grado de Doctora por la Universitat de Lleida

Director:

Dr. Lluís Brotons

*Grup d'Ecologia del Paisatge
Àrea de Biodiversitat
Centre Tecnològic Forestal de Catalunya*



Tutor:

Dr. Jose Antonio Bonet

*Departament de Producció Vegetal
i Ciència Forestal
Universitat de Lleida*



Diseño portada: Laia Espasa y Elena López Zozaya

Fotografías: Lluís Gustamante, Josep Rost, Josep M^a Puig (Jepi) y Marcel Gil

*La batalla de la vida no siempre la gana
el hombre más fuerte, o el más ligero,
porque tarde o temprano, el hombre que gana,
es aquel que cree poder hacerlo*

R. Kipling

AGRADECIMIENTOS/AGRAÏMENTS

La presente tesis se ha realizado en el marco del proyecto DINDIS (CGL2005-00031) subvencionado por el Ministerio de Educación y Ciencia y mi trabajo durante estos cuatro años ha sido posible gracias a la beca predoctoral FPI. Además, gracias por concederme las ayudas del Programa Nacional de Formación de Recursos Humanos de Investigación para estancias fuera del centro receptor, con las que he podido conocer otros centros de investigación como el *South African National Biodiversity Institute* en Ciudad del Cabo y el *Centro de Ecología Aplicada Prof. Baeta Neves* en Lisboa.

Gràcies al meu director de tesi, Lluís Brotons, per donar-me l'oportunitat de treballar en aquest projecte i sobretot, per la seva qualitat humana. Ha estat un plaer treballar amb ell. Gracias también a Santiago Saura por introducirme en el mundo de la teoría de grafos y los índices de conectividad. Muchas gracias a Jose Antonio Bonet por facilitarme los trámites con la *Universitat de Lleida* y a Francisco Moreira del *Centro de Ecología Aplicada Prof. Baeta Neves* en Lisboa por su simpatía y por darme la posibilidad de trabajar en un sitio increíble.

També vull agrair al *Centre Tecnològic Forestal de Catalunya* el seu recolzament com a institució i a totes les persones que hi han treballat i hi treballen i amb els que he compartit molts moments inolvidables a Solsona. Gràcies especialment als companys de l'*Àrea de Biodiversitat* (David(s), Magda, Laura, Núria(s), Miguelito, Sara, Dani...). Gràcies Assu, Miquel i Adrián per la correcció de la tesi.

Gràcies a totes les persones que han participat als censos tots aquests anys, especialment gràcies a Lluís Gustamante per l'interès que ha mostrat en el projecte des del principi i el seu bon "rollo" i a Marc Anton per l'ajuda prestada amb la creació de la base de dades. Gràcies també a totes les persones que van col·laborar voluntàriament en la realització del *Atlas d'ocells nidificants a Catalunya*.

Vull agrair a la Meritxell, la Laia, la Montse, la Iria, la Franzoni i la Maria pels bons moments viscuts amb vosaltres; les escapades de cap de setmana, els sopars, els riures,... Gràcies al veí d'escala i company de feina, Miquel, per ajudar-me amb l'estadística i introduir-me al món de R. Gràcies també al veí de plaça i una de les primeres persones que vaig conèixer a Solsona, Oscarils, per la seva alegria i energia.

Aquesta tesi no hauria estat possible sense en Toni. Per tot lo compartit durant aquests anys i la teva paciència sempre, però sobretot, durant els últims mesos de la tesi. Per la següent etapa que comencem a partir d'ara!

Gracias a mis padres y hermanos/as por vuestro apoyo y vuestra ayuda constante durante toooooodos estos años. A Petri, Jose, Rakel y Javi por estar ahí siempre. A las amigas de Pamplona, Cris, Raquel, Aitana, Anne y Olatz y a Adriano porque sois incondicionales y siempre os tengo a mi lado.

A todos vosotros y a los que me haya olvidado infinitas gracias!

ÍNDICE

1. RESUMENES	1
1.1. RESUMEN.....	1
1.2. RESUM.....	2
1.3. SUMMARY	3
2. INTRODUCCIÓN GENERAL	5
2.1. LOS INCENDIOS EN LA CUENCA MEDITERRÁNEA	5
2.2. RESPUESTAS DE LA BIODIVERSIDAD A LOS INCENDIOS.....	7
2.3. LAS AVES DE HÁBITATS ABIERTOS EN CATALUÑA	8
2.4. CONECTIVIDAD DEL PAISAJE.....	11
3. OBJETIVOS DE LA TESIS.....	15
4. ARTÍCULOS	16
4.1. ARTÍCULO I.....	17
4.2. ARTÍCULO II	37
4.3. ARTÍCULO III.....	61
4.4. ARTÍCULO IV.....	83
4.5. ARTÍCULO V.....	107
5. DISCUSIÓN GENERAL	131
5.1. FACTORES QUE DETERMINAN LA COLONIZACIÓN POSTINCENDIO	133
5.1.1. <i>Patrón temporal</i>	133
5.1.2. <i>Patrón espacial</i>	135
5.1.2.1. Factores que actúan a escala regional	136
5.1.2.2. Factores que actúan a escala local	137
5.2. PROCESOS HISTÓRICOS QUE AYUDAN A PREDECIR LAS NUEVAS COLONIZACIONES	139
5.3. APLICACIÓN DE LOS ÍNDICES DE CONECTIVIDAD A MODELOS DE DISTRIBUCIÓN DINÁMICOS	141
6. CONCLUSIONES FINALES.....	143
7. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	145
8. PUBLICACIONES.....	153

1.1. Resumen

El fuego es una perturbación natural de los ecosistemas mediterráneos que durante miles de años ha contribuido a favorecer la dinámica paisajística. Algunos estudios sugieren que el régimen actual de incendios podría causar importantes cambios en la estructura de las comunidades. La capacidad de las especies para soportar o beneficiarse de perturbaciones depende de una serie de rasgos específicos que permiten la ocupación de las zonas afectadas. Un grupo de especies que parece beneficiarse de la presencia de zonas quemadas son las aves de hábitats abiertos, algunas de ellas con especial interés para la conservación.

El objetivo de esta tesis ha sido identificar los factores determinantes de la colonización postincendio de las aves de hábitats abiertos. Para ello, se ha creado una base de datos con información avifaunística de todas las zonas quemadas en Cataluña (NE España) desde el año 2000 y se han utilizado datos del *Atlas d'ocells nidificants de Catalunya 1999-2002*, imágenes satélite Landsat, parámetros topográficos y cartografía de los usos del suelo y del inventario forestal nacional. Además, para estudiar el patrón espacial a escala regional se han utilizado dos índices de conectividad: el Índice Integral de Conectividad (IIC) y la Probabilidad de Conectividad (PC). Por último, se ha utilizado información ornitológica recogida siete años después de un incendio que afectó un bosque de pino laricio (*Pinus nigra*) para analizar el efecto en la comunidad de aves de la variabilidad en el patrón de regeneración postincendio.

Los resultados mostraron una gran heterogeneidad temporal y espacial en los patrones de colonización postincendio de las aves de hábitats abiertos. A escala temporal, nuestros resultados sugieren que procesos como la atracción de conoespecíficos contribuyen a explicar el retraso que se produce entre que una zona quemada es potencialmente buena para la colonización de especies de hábitats abiertos y el momento en el que tiene lugar la colonización. A escala espacial, se ha confirmado la importancia en el proceso de colonización postincendio de factores que actúan a diferentes niveles (regional y local), como la conectividad y la calidad del hábitat de la zona quemada y, en menor medida, el tamaño del incendio. Además, los cambios en el paisaje inducidos por la escasa capacidad regenerativa del pino laricio después del fuego, conducen al mantenimiento a largo plazo del hábitat adecuado para las especies asociadas a hábitats abiertos. Por otra parte, se destaca la importancia del uso de índices de conectividad para predecir la respuesta en la distribución de estas especies a las perturbaciones.

Por último, nuestros resultados sugieren que los cambios en los usos del suelo producidos en las últimas décadas del siglo XX, han provocado un cambio en los procesos ecológicos que actúan sobre los reservorios en las dinámicas de las especies de hábitats abiertos en la región mediterránea. Se ha pasado de un conjunto de hábitats abiertos relativamente estáticos (zonas agrícolas y prados) a un mosaico de hábitats donde los incendios juegan un doble papel; por una parte, los incendios crean el hábitat adecuado para la colonización de las especies de hábitats abiertos y por otra parte, nuestros resultados indican que las zonas quemadas actúan como hábitat fuente, proporcionando individuos a los nuevos hábitats que sucesivamente aparecen en el paisaje.

1.2. Resum

El foc és una pertorbació natural dels ecosistemes mediterranis que durant milers d'anys ha contribuït a afavorir la dinàmica paisatgística. Alguns estudis suggereixen que el règim actual d'incendis podria causar importants canvis en l'estructura de les comunitats. La capacitat de les espècies per suportar o beneficiar-se de pertorbacions depèn d'una sèrie de característiques específiques que permetin l'ocupació de les zones afectades. Un grup d'espècies que es beneficia de la presència de zones cremades és el de les aus d'hàbitats oberts, algunes amb especial interès per a la conservació.

L'objectiu d'aquesta tesi ha estat la identificació dels factors determinants de la colonització postincendi de les aus d'hàbitats oberts. Per aconseguir-ho, s'ha creat una base de dades amb informació avifaunística de totes les zones cremades a Catalunya (NE Espanya) des de l'any 2000 i s'han utilitzat dades de l'*Atlas d'ocells nidificants de Catalunya 1999-2002*, imatges satèl·lit Landsat, paràmetres topogràfics i cartografia dels usos del sòl i de l'inventari forestal nacional. A més a més, per estudiar el patró espacial a escala regional s'han utilitzat dos índexs de connectivitat: l'Índex Integral de Connectivitat (IIC) i la Probabilitat de Connectivitat (PC). Per acabar, s'ha utilitzat informació ornitològica recollida set anys després d'un incendi que va afectar un bosc de pinassa (*Pinus nigra*) per analitzar l'efecte en la comunitat d'aus de la variabilitat en el patró de regeneració postincendi.

Els resultats han mostrat una gran heterogeneïtat temporal i espacial en els patrons de colonització postincendi de les aus d'hàbitats oberts. A escala temporal, els resultats suggereixen que processos com l'atracció d'individus conspecífics contribueixen a explicar el retard que es produeix des de que una zona cremada és potencialment bona per a la colonització d'espècies d'hàbitats oberts fins que té lloc realment la colonització. A escala espacial, s'ha confirmat la importància en el procés de colonització de factors que actuen en diferents nivells (regional i local), com la connectivitat i la qualitat de l'hàbitat de la zona cremada i, en menor mesura, la mida de l'incendi. A més a més, els canvis en el paisatge induïts per l'escassa capacitat regenerativa de la pinassa després del foc, condueixen al manteniment a llarg termini de l'hàbitat adequat per a les espècies d'aus associades a hàbitats oberts. D'altra banda, es destaca la importància de l'ús d'índexs de connectivitat per predir la resposta en la distribució d'aquestes espècies a les pertorbacions.

Finalment, els resultats suggereixen que els canvis en els usos del sòl produïts en les últimes dècades del segle XX han provocat un canvi en els processos ecològics, els quals actuen sobre els reservoris en les dinàmiques de les espècies d'hàbitats oberts en la regió mediterrània. S'ha passat d'un conjunt d'hàbitats oberts relativament estàtics (zones agrícoles i pastures) a un mosaic d'hàbitats on els incendis tenen un doble paper; per una banda, els incendis creen l'hàbitat adequat per a la colonització de les espècies d'hàbitats oberts i, per l'altra, els nostres resultats indiquen que les zones cremades actuen com a hàbitat font, proporcionant individus als nous hàbitats que successivament apareixen en el paisatge.

1.3. Summary

Fire is a natural disturbance in Mediterranean ecosystems that has contributed to favor landscape dynamics over millennia. Some studies suggest that the current fire regime may cause important shifts in community structure and composition. Species' capability to withstand or profit from disturbances, such as fires, depend on a series of specific traits allowing the effective occupation of burned areas. A group of species that seems to benefit from the occurrence of fires are bird species occupying open-habitats, some of which are threatened.

The general objective of this thesis has been to identify factors determining colonisation process of open-habitat bird species after fire in Mediterranean landscapes. For this purpose, a database has been created with bird information on all burned areas in Catalonia (NE Spain) since 2000 and data from the *Atles d'ocells nidificants de Catalunya 1999-2002*, Landsat satellite images, topographic parameters and cartography of the land-uses and the Spanish National Forest Inventory has been used. In addition, in order to study the spatial pattern at a regional scale two connectivity indexes have been used: the Integral Index of Connectivity (IIC) and the Probability of Connectivity (PC). Lately, bird data collected seven years after a fire occurred in a Black Pine (*Pinus nigra*) forested area has been used to analyze the effect of variability in post-fire regeneration patterns on the bird community.

Our results showed a large temporal and spatial heterogeneity in the post-fire colonization patterns of the open-habitat bird species. At a temporal scale, processes such as conspecifics attraction may explain the delay between when habitat is potentially adequate for species colonization and when colonization process really takes place. At a spatial scale, the results confirmed the importance in the post-fire colonisation of factors acting at different levels (regional and local), such as the landscape connectivity and the quality of the burnt area and, to a lesser extent, the fire size. In addition, landscape changes induced by the low regeneration capacity of the Black Pine after fire may lead to large temporal maintenance or increase of habitat suitable for species linked to open habitats. On the other hand, our results highlighted the importance of using connectivity indexes for predicting species distribution changes in response to disturbances.

Finally, the results suggest land use changes in recent decades have produced a shift in the ecological processes acting in the reservoirs for open-habitat bird species dynamics in Mediterranean areas: from a more permanent habitat network constituted by relatively static open habitats (grassland and farmland) to a shifting mosaic of habitat patches where fires plays a double role; on one hand, fires create an adequate habitat for open-habitat bird colonisation and, on the other hand, our results indicate that the burned areas may act as source habitats, providing individuals to the new habitats that appear on the landscape.

2. INTRODUCCIÓN GENERAL

2.1. Los incendios en la cuenca Mediterránea

Los incendios forestales son una perturbación natural de los ecosistemas mediterráneos que durante miles de años han contribuido a favorecer la dinámica paisajística (Trabaud *et al.* 1993). Hay indicios de que el fuego fue utilizado ya en el paleolítico para facilitar la caza y la recolección de vegetales, y hay claras evidencias del uso del fuego en la cuenca mediterránea durante el neolítico (Naveh 1975). A partir de estas fechas, en el mediterráneo han vivido diversas culturas, con diversas densidades de población y variados usos del suelo (Pausas 2009). Estos cambios han modificado la frecuencia y el grado de recurrencia de los incendios.

Algunos estudios sugieren que el régimen actual de incendios podría causar importantes cambios en la estructura de las comunidades (Kazanis & Arianotsou 2004, Rodrigo *et al.* 2004, Arnan *et al.* 2006). En las últimas décadas del siglo XX, la frecuencia y la extensión de incendios han aumentado de manera exponencial debido principalmente a los cambios de usos del suelo, el cambio climático y el aumento de la población, siendo el primero probablemente el más importante (Moreno *et al.* 1998, Pausas & Vallejo 1999, Pausas 2004a). Por ejemplo, en España, entre 1960 y 1973 la superficie media anual quemada era de 50.000 ha (y el número de incendios < 2.000), mientras que a partir de 1974, la superficie media anual quemada fue de 215.000 ha (≈ 8.550 incendios) y en algunos años (1978, 1985, 1989, 1994) la superficie afectada por incendios superó las 400.000 ha (Moreno *et al.* 1998, Pausas & Vallejo 1999). Este incremento se ha observado a pesar del aumento paralelo que se ha realizado en el esfuerzo de extinción. Sin embargo, la superficie afectada por incendios varía notablemente entre años y se observa una cierta tendencia a la disminución en los últimos años (Pausas 2004b). La gran variabilidad interanual de la superficie quemada se relaciona principalmente con las características climáticas del año (Díaz-Delgado *et al.* 2004), es decir, se observa que durante las últimas décadas hay más incendios cada año, pero sólo en los años secos los incendios afectan a grandes superficies (Malamud 1998). Las consecuencias de los incendios que afectan grandes superficies son mucho más importantes de lo que se esperaría por su número ya que son responsables de la mayoría del área quemada (Moreno *et al.* 1998) (Foto 1). Entre 1968 y 1997, en España,

estos incendios sólo representaron un 0.8% del número total de incendios y sin embargo supusieron más del 60% de la superficie total quemada.



Foto 1 Aspecto de una zona afectada por un incendio ocurrido en el año 2003 que quemó 1.800 ha de matorral en la Granja d'Escarp (Cataluña, NE España). En el mismo año, únicamente 3 de los 14 incendios forestales que afectaron más de 50 ha de bosque supusieron el 76% de la zona quemada en Cataluña.

Estudios recientes han observado que el aumento en el número de incendios ha afectado la sensibilidad del bosque Mediterráneo al fuego (Peñuelas 1996, Piñol *et al.* 1998). Los incendios tienden a concentrarse espacialmente (Vázquez & Moreno 2001), lo que implica una mayor recurrencia que puede acabar repercutiendo en la regeneración, como se ha demostrado al analizar la recuperación de la cubierta vegetal después de incendios repetidos (Díaz-Delgado *et al.* 2002). Por último, en los últimos años se ha producido un cambio en las zonas impactadas por los incendios hacia áreas no estrictamente mediterráneas y tradicionalmente menos afectadas por esta perturbación (Espelta *et al.* 2002, Rodrigo *et al.* 2004, Pausas *et al.* 2009). A pesar de su importancia, el efecto de estos cambios en la configuración del paisaje y sus consecuencias en los diferentes componentes de la biodiversidad es todavía desconocido.

2.2. Respuestas de la biodiversidad a los incendios

La contribución de las perturbaciones a la estructura y funcionalidad de los sistemas biológicos es un paradigma de la teoría de la ecología en general y en particular de la ecología del paisaje (Forman 1995). Las perturbaciones de origen natural tienen un papel fundamental en el mantenimiento de la heterogeneidad de las condiciones ambientales que los organismos experimentan a lo largo del tiempo y del espacio (Pickett *et al.* 1989, Brawn *et al.* 2001). La capacidad de las especies para soportar o beneficiarse de perturbaciones, como en el caso de los incendios, depende de una serie de rasgos específicos que permiten una ocupación eficaz de la zona quemada. En primer lugar, la capacidad de las plantas para rebrotar o la fidelidad al lugar en organismos móviles podrían permitir que las especies permanecieran en el área después del impacto del fuego. En segundo lugar, el potencial para reproducirse y la habilidad para dispersarse permitirán a especies ausentes antes de la perturbación colonizar los nuevos hábitats. Entender la capacidad de las especies para colonizar nuevos hábitats ha sido un tema central en el desarrollo de la teoría de islas (McArthur & Wilson 1967) o la teoría de las metapoblaciones (Hanski 1999). Estas teorías consideran la dinámica de colonización y extinción como los determinantes de la distribución espacial de las especies a grandes escalas (Purves *et al.* 2007).

En el caso de especies pioneras, asociadas a los primeros estadios de la sucesión vegetal, como aquellos originados tras una perturbación, se asume que la dispersión les permite la fácil colonización de estos hábitats, lo que se denomina “síndrome del colonizador” (Platt & Connell 2003). Modelos teóricos sobre la evolución de la capacidad de dispersión de organismos móviles, como las aves y los mamíferos, han demostrado como un aumento en la variabilidad temporal ligada a la dinámica de las perturbaciones favorece la dispersión (Platt & Connell 2003). Estos resultados apoyan la idea de que las especies asociadas a estadios iniciales de la sucesión vegetal son probablemente buenos colonizadores (Pickett *et al.* 1989). Sin embargo, estos modelos también indican que una variabilidad amplia en el terreno espacial podría también estar relacionada con la presencia de especies que tienen una capacidad de dispersión reducida (Johst *et al.* 2002). Hasta la fecha, existen muy pocos estudios que analicen hasta que punto el paisaje mosaico está limitando la colonización de nuevos hábitats originados después de una perturbación, como es el caso de por ejemplo los incendios

que ocurren en la región mediterránea (Rodrigo *et al.* 2004, Kiss & Magnin 2006, Brotons *et al.* 2008).

La mayoría de estudios que analizan el efecto del fuego se han limitado a evaluar el proceso de recuperación de la comunidad a escala local (Brawn *et al.* 2001, Herrando *et al.* 2002). Muchos han ignorado las limitaciones impuestas a este proceso por el contexto paisajístico en el que ocurren (Foto 2). Dado que las perturbaciones son a menudo uno de los factores más importantes que afectan a los cambios en la disponibilidad de hábitat a nivel de paisaje, el enlace entre colonización, heterogeneidad paisajística y dinámica de las perturbaciones es clave para entender los procesos que lideran los patrones ecológicos que se observan en el sistema (Herrando & Brotons 2002, Johst *et al.* 2002). En el presente trabajo nos concentraremos en estadios iniciales de la sucesión vegetal en paisajes mediterráneos espacio-temporalmente heterogéneos originados por el impacto de incendios forestales. Se utilizarán las aves de hábitats abiertos propias de sistemas mediterráneos como modelo de estudio.



Foto 2 Ejemplo del contexto paisajístico en el que se producen los incendios. A la izquierda, zona quemada próxima a una zona urbanizada. A la derecha, zona quemada que rodea una zona agrícola.

2.3. Las aves de hábitats abiertos en Cataluña

Cataluña, con una superficie aproximada de 32.091 km², es una región localizada en el noreste de España con una gran heterogeneidad de hábitats; desde áreas montañosas en el Pirineo y numerosas cadenas interiores (con una altitud que alcanza los 3.143 m) hasta una línea de costa a lo largo del mar Mediterráneo. El bosque y el matorral suponen aproximadamente el 60% de su cobertura vegetal, mientras que las zonas agrícolas conforman buena parte del resto del territorio. El plan general de

política forestal ha dividido el territorio en tres regiones bioclimáticas (DGMN 1994, Burriel *et al.* 2000-2004) (Fig. 1). Cada región es ecológica y climáticamente homogénea. Además, cada una de las regiones tiene una extensión parecida, pero un porcentaje diferente de área forestal y ha sido afectada de manera diferente por el fuego en los últimos años.



Fig. 1 Representación de Cataluña en el contexto europeo (en negro) y detalle de sus regiones bioclimáticas.

El clima dominante es el mediterráneo templado, con inviernos húmedos y suaves y veranos secos y calurosos (Clavero *et al.* 1996), hecho que favorece la ocurrencia de incendios. El régimen de incendios de las últimas dos décadas del siglo XX ha tenido un gran impacto sobre el paisaje de Cataluña, afectando un total de 258.000 ha, de las cuales el 50% fueron bosques (principalmente coníferas, 86%) y 31% matorrales (Díaz-Delgado *et al.* 2004). A pesar del gran impacto de los incendios sobre los bosques de Cataluña su extensión no ha disminuido debido al avance de los bosques y la sucesión secundaria tras el abandono rural. Por otra parte, durante el mismo periodo el 12% de la superficie quemada había sufrido algún incendio en años anteriores, lo que indica un alto grado de recurrencia. Además, los incendios que quemaron grandes superficies supusieron la mayoría del área quemada. Durante el periodo 1988-1999 los incendios más grandes fueron responsables de menos del 0,4% del total de incendios en Cataluña pero contaron con más del 75% de la superficie quemadas (Peix 1999). El cambio en el régimen de incendios en las últimas décadas es representativo del ocurrido en el área mediterránea. Así, Cataluña ofrece un marco excelente para el estudio del impacto del fuego sobre la biodiversidad en la región mediterránea.

Numerosos trabajos se han centrado en estudiar la respuesta de la comunidad de aves a los incendios (Pons & Prodon 1996, Moreira *et al.* 2001, Herrando *et al.* 2002, Jacquet & Prodon 2009). Estos estudios han revelado la presencia durante los primeros años después del fuego de especies de hábitats abiertos con diferente grado de especialización en hábitats rocosos, matorrales y zonas agrícolas (Fig. 2). Este punto es especialmente importante porque muchas de estas especies forman parte de las especies más amenazadas en Europa (Birdlife Internacional 2004). En los últimos años estas especies han visto como sus poblaciones disminuían rápidamente, principalmente como respuesta a la pérdida y degradación del hábitat a causa de la intensificación agrícola, del abandono rural y de la homogeneización del paisaje (Preiss *et al.* 1997, Sanderson *et al.* 2005, Vepsalainen *et al.* 2005). Sin embargo, en la región mediterránea los incendios parecen contrarrestar la pérdida de estos hábitats proporcionando hábitat adecuado para estas especies (Moreira & Russo 2007). Pons & Bas (2005) observaron que de las 22 especies de hábitats abiertos que utilizan zonas recientemente quemadas en la Península Ibérica y Francia, 17 tenían un estatus de conservación desfavorable en Europa. Por lo que respecta a las aves de hábitats abiertos en Cataluña, muchas de las especies han experimentado una expansión a escala regional favorecida por los incendios (Estrada *et al.* 2004, Brotons *et al.* 2008, Vallecillo *et al.* 2009).



Fig. 2 Ejemplo de algunas de las especies que ocupan zonas recientemente quemadas. De izquierda a derecha, la cogujada montesina (*Galerida theklae*), el escribano hortelano (*Emberiza hortulana*) y la curruca rabilarga (*Sylvia undata*). Dibujos cedidos por el Institut Català d'Ornitologia (ICO), <http://www.ornitologia.org>.

A pesar de que es conocida la ocurrencia de estas especies durante los primeros años después del fuego (Pons & Prodon 1996, Herrando *et al.* 2002), los factores que determinan la capacidad de las especies de hábitats abiertos a colonizar las zonas quemadas son poco conocidos. Algunos estudios han demostrado que el tipo de respuesta que presentan estas especies ante los incendios es variable según el contexto paisajístico y las limitaciones impuestas por la dispersión (Brotons *et al.* 2005, Pons &

Bas 2005). En este contexto, la conectividad con poblaciones fuente será un factor clave para entender el patrón espacial en el proceso de colonización, especialmente a escala regional (Hanski *et al.* 1999).

2.4. Conectividad del paisaje

La clásica teoría de metapoblaciones proporciona un marco teórico adecuado para el estudio del proceso de colonización (Hanski 1999). Según esta teoría, una población está compuesta por subpoblaciones espacialmente separadas pero conectadas por dispersión. Estrechamente relacionado con esta teoría, los sistemas fuente-sumidero (*source-sink*, en inglés) son muy útiles para explicar los diferentes gradientes poblacionales de una determinada especie (Pulliam 1988). De esta forma, un hábitat fuente (*source*) es aquel que alberga una población abundante y productiva en la que la natalidad excede la mortalidad y la emigración excede a la inmigración, mientras que un hábitat sumidero (*sink*) alberga una población con un balance negativo entre la natalidad y la mortalidad (la producción de nuevos individuos no es suficiente para compensar la mortalidad adulta), estando avocada esta última a la extinción en ausencia de inmigración (Pulliam 1988). Ambas teorías subrayan la importancia en el proceso de colonización de la conectividad del paisaje para facilitar el intercambio de flujos ecológicos a través del territorio (Taylor *et al.* 1993). En este sentido, un paisaje se define como una porción heterogénea del territorio compuesta por un mosaico de cubiertas y usos del suelo (teselas) que interaccionan entre sí (Forman & Godron 1986). En este trabajo, una tesela corresponde a una porción de hábitat en la cual las aves de hábitats abiertos encuentran todos los recursos necesarios, bióticos y abióticos, para su supervivencia y reproducción. Estos hábitats se caracterizan por zonas rocosas con escasa vegetación, matorrales, áreas de cultivo de secano y/o prados.

Asimismo, un paisaje puede ser representado a través de estructuras de grafos. Un grafo es un par ordenado $G = (N, E)$ donde N es un conjunto de nodos y E es un conjunto de enlaces que relacionan estos nodos (Harary 1969). En este contexto, se podría hacer una analogía (grafo-paisaje) en la que un paisaje (grafo) vendría representado por un grupo de teselas de hábitats (nodos) conectadas o no (mediante enlaces) entre sí (ver figura 3). Los nodos corresponden a teselas de hábitat rodeadas de terreno inhóspito (matriz de no-hábitat), mientras que los enlaces representan la

conexión funcional entre dos nodos, es decir, la capacidad potencial de un organismo para dispersarse directamente entre dos teselas de hábitat. La existencia o no de enlaces entre cada par de teselas se determina en función de las distancias existentes entre las teselas y la capacidad de dispersión de la especie.

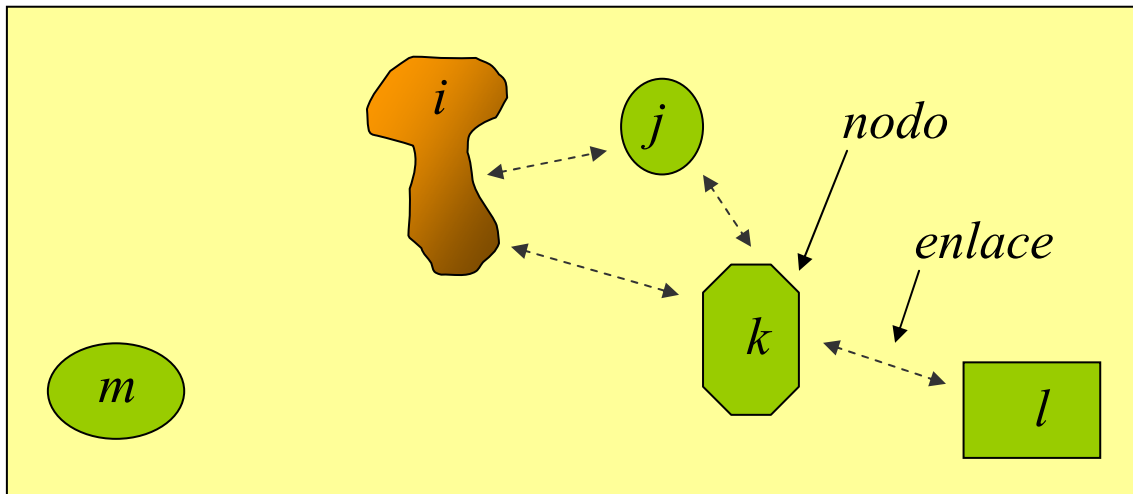


Fig. 3 Representación de un paisaje (grafo) con 5 nodos y 4 enlaces. El nodo (i) representa la tesela de hábitat que se origina tras un incendio y los nodos *j*, *k*, *l* y *m* son teselas de hábitat presentes en el paisaje. Los individuos de una especie *x* que se encuentren en los nodos *j*, *k* i *l* podrán colonizar la nueva tesela de hábitat que se crea como consecuencia del fuego (*i*). Sin embargo, los individuos del nodo *m* no podrán colonizar la nueva tesela de hábitat (*i*) porque la distancia entre estos dos nodos es superior a la distancia máxima de dispersión de la especie *x*.

Los movimientos de dispersión se producen cuando los individuos juveniles dejan su lugar de nacimiento en busca de un territorio para reproducirse (*natal dispersal*, en inglés) o cuando los individuos adultos abandonan su último lugar de reproducción hasta encontrar uno nuevo donde volver a reproducirse (*breeding dispersal*, en inglés) (Greenwood & Harvey 1982, Paradis *et al.* 1998). El movimiento de los organismos en el territorio es un fenómeno de gran importancia en la dinámica poblacional de las especies porque afecta los patrones de distribución, la abundancia, las dinámicas de colonización y extinción, la estructura de la población y el flujo genético (MacArthur & Wilson 1967, Hanski 1999, Clobert *et al.* 2001, Bullock *et al.* 2002). A pesar de su importancia, la información disponible sobre la capacidad de dispersión de las especies es muy escasa debido a la dificultad que supone el seguimiento de los individuos a largas distancias (Wiens 2001). En el caso de las aves de hábitats abiertos, únicamente existe información precisa sobre la distancia de dispersión de una especie, el escribano hortelano (Dale *et al.* 2005). En su estudio, Dale *et al.* (2005) anillaron todos los individuos machos (n=301) en todas las zonas de cría conocidas en Noruega y durante 7 años siguieron los movimientos de dispersión de estos individuos, obteniendo

una distancia mediana de dispersión de aproximadamente 12 km. En el presente trabajo, se utiliza esta distancia como la referencia a la capacidad de dispersión de las aves de hábitats abiertos, asumiendo que la distancia de dispersión de este grupo de especies es relativamente similar (considerando el papel funcional, el comportamiento y la masa corporal de las especies).

Por otra parte, la modelización de un paisaje en forma de grafo permite utilizar operaciones y algoritmos propios de la teoría de grafos para obtener índices de conectividad ecológicos. En el presente trabajo, se utilizan dos índices de conectividad: el Índice Integral de Conectividad (IIC) (Pascual-Hortal & Saura 2006) y la Probabilidad de Conectividad (PC) (Saura & Pascual-Hortal 2007) implementados en el software Conefor Sensinode (CS) (Saura & Torné 2009, <http://www.conefor.org>). La diferencia entre los dos índices es que el IIC se basa en un modelo de conexión binario (los nodos están o no conectados), mientras que el PC se basa en un modelo probabilístico (hay una cierta probabilidad de conexión entre dos nodos, p_{ij}).

Estos índices están basados en el concepto de disponibilidad de hábitat, que integran tanto la topología del hábitat (conectividad estricta y relaciones espaciales) como ciertos atributos de las teselas (área, calidad del hábitat, abundancia de las poblaciones de las especies analizadas,...) (Pascual-Hortal & Saura 2006), es decir, tienen en cuenta no sólo el número de teselas alcanzables desde cualquier otra (grado de conectividad) sino la calidad de la tesela. Una de las ventajas de estos índices respecto a otros índices de conectividad es la posibilidad de calcular la importancia relativa de cada una de las teselas (dIIC o dPC, según se utilice el índice IIC o PC respectivamente). Esta importancia individual de tesela se obtiene calculando el índice de conectividad para todo el paisaje completo y observando la diferencia en el valor del índice al recalcularlo nuevamente para un paisaje en el que hubiera desaparecido una de las teselas (Saura & Pascual-Hortal 2007, Saura & Rubio 2010). Además, el valor de la importancia relativa de cada una de las teselas se puede dividir en tres términos de acuerdo con las diferentes maneras en que una tesela de hábitat puede afectar la conectividad y disponibilidad de hábitat en el paisaje: 1) conectividad dentro de la tesela (*intra-patch connectivity*, en inglés); 2) cantidad de flujo de dispersión recibido por las otras teselas que forman parte del paisaje; 3) la contribución de la tesela a la conectividad entre otras teselas de hábitat como un elemento conector o *stepping stones* (Saura 2008, Saura & Rubio 2010).

En este trabajo, se utiliza este segundo término para calcular la cantidad de flujo de dispersión que recibe cada una de las nuevas teselas de hábitat que aparecen en el paisaje como consecuencia de los incendios. Este término se calcula de la siguiente manera:

$$dIIC_i^{flux} = a_i \sum_{i \neq j}^n \frac{a_j}{1 + nl_{ij}} \quad (1)$$

$$dPC_i^{flux} = a_i \sum_{i \neq j}^n a_j p_{ij}^* \quad (2)$$

donde a_i es el valor del atributo del nodo que aparece en el paisaje, es decir, del incendio. En este estudio, este valor se considera igual a 1 para asegurarse la independencia entre la estimación y el valor del atributo del incendio. Por lo tanto, la cantidad de flujo estimada depende exclusivamente de las fuentes de colonizadores y los límites impuestos por la dispersión. a_j es el valor del atributo en cada una de las otras teselas de hábitat. nl_{ij} es el número mínimo de enlaces necesarios para alcanzar el nodo i desde el nodo j . p_{ij}^* es definido como el *producto máximo de probabilidades* entre las teselas i y j . El *producto máximo de probabilidades* de un camino entre las teselas i y j es aquel en que pasando sólo una vez por cada tesela del camino, se obtiene el máximo producto de las probabilidades de dispersión directa entre teselas (p_{ij}) de todos los caminos posibles entre aquellas dos teselas. p_{ij}^* es calculado mediante algoritmos de grafos.

Para caracterizar el grado de conexión entre cada par de teselas se realiza una modelización de las probabilidades de dispersión (p_{ij}) ajustando la probabilidad de dispersión estimada por la distancia mediana de dispersión de la especie (fijada en $p=0.5$) a una función exponencial negativa de la distancia entre teselas (e.g. Bunn *et al.* 2000, Urban & Keitt 2001). En este trabajo se considera que la probabilidad de dispersión entre el nodo i y el nodo j es la misma que la probabilidad de dispersión entre el nodo j y el nodo i . Además se utiliza la distancia euclídea (línea recta) entre los pares de nodos.

Esta nueva aproximación nos permitirá estudiar el patrón espacial en el proceso de colonización postincendio a una escala regional. Para ello se utilizarán diferentes fuentes de información disponibles a nivel de Cataluña como el *Atlas dels Ocells Nidificants de Catalunya 1999-2002* (Estrada *et al.* 2004) (ver artículos 2 y 3) y el mapa de usos del suelo de Cataluña del 1997 (ver artículo 5).

3. OBJETIVOS DE LA TESIS

El objetivo general de esta tesis ha sido identificar los factores determinantes de la colonización postincendio de las aves de hábitats abiertos. Este objetivo general se divide en los siguientes objetivos más específicos:

1. Desarrollar una base de datos adecuada para el análisis de la dinámica espacio-temporal de las aves de hábitats abiertos en zonas afectadas por el fuego.
2. Estudiar el efecto del tamaño del incendio, la conectividad del paisaje y el tiempo transcurrido desde el impacto del fuego en el proceso de colonización postincendio del escribano hortelano (*Emberiza hortulana*).
3. Determinar la importancia relativa de la calidad del hábitat, el tamaño del incendio y la conectividad del paisaje en la colonización postincendio de las aves de hábitats abiertos.
4. Analizar el efecto en la comunidad de aves de la variabilidad en el patrón de regeneración postincendio. Evaluar el impacto del cambio del paisaje en el valor de conservación de las especies.
5. Profundizar sobre el impacto de las trayectorias históricas del paisaje y el papel de las perturbaciones en la colonización postincendio de las aves de hábitats abiertos.

I- MONITORING SPATIAL AND TEMPORAL DYNAMICS OF BIRD
COMMUNITIES IN MEDITERRANEAN LANDSCAPES AFFECTED
BY LARGE WILDFIRES

*The desolate appearance of burnt areas provokes fear and panic in most people...
However, fires are a natural component of the dynamics of most ecosystems,
and more so in the Mediterranean than in many other regions.
(Blondel and Aronson 1999, p. 143.)*

SUMMARY

Aims: To present a bird-monitoring database in Mediterranean landscapes affected by wildfires and evaluate: 1) the spatial and temporal variability in the bird community composition and 2) the influence of pre-fire habitat configuration in the composition of bird communities.

Location: Catalonia (NE Spain)

Methods: The DINDIS database results from the monitoring of bird communities occupying all areas affected by large wildfires in Catalonia since 2000. We used bird surveys conducted from 2006 to 2009 and performed a principal components analysis to describe the main gradients of variation in the composition of bird communities, which were used as descriptors of bird communities in subsequent analyses. We then analysed the relationships of these community descriptors with bioclimatic regions within Catalonia, time since fire and pre-fire vegetation (forest or shrubland).

Results: We have conducted 1918 bird surveys in 567 transects distributed in 56 burnt areas. Eight out of the twenty most common detected species have an unfavourable conservation status, most of them being associated to open-habitats. Both bird communities' descriptors had a strong regional component and were related to pre-fire vegetation, and to a lesser extent to the time since fire.

Conclusions: The responses of bird communities to wildfires are heterogeneous, complex and context dependent. Large-scale monitoring datasets, such as DINDIS, might allow identifying factors acting at different spatial and temporal scales that affect the dynamics of species and communities, giving additional information on the causes under general trends observed using other monitoring systems.

Keywords: dispersion, landscape context, open-habitat species, pre-fire vegetation, recently burnt areas, species colonisation

**II- FUNCTIONAL CONNECTIVITY DETERMINES THE POST-FIRE
COLONISATION OF AN OPEN-HABITAT BIRD SPECIES**



SUMMARY

Wildfires are certainly a key important natural disturbance in Mediterranean terrestrial ecosystems. After an intense fire, habitats with different vegetation cover and structure converge towards structurally simpler open habitats. This early successional stage has been shown to be used by many open-habitat bird species, which are able to reach these new suitable habitats through colonisation. Adopting a regional scale perspective, we assessed to what degree colonisation of recently burnt areas is constrained by dispersal or by the amount of post-fire suitable habitat for an open habitat bird species. We focused on the Catalan population of Ortolan Buntings (*Emberiza hortulana*) and estimated the potential dispersal flux received by each recently burnt area using available regional scale atlas data and connectivity metrics based on graph theory. We evaluated our predictions using fine-grained bird data gathered from a set of wildfires occurring in the region. Our results showed that species occurrence on recently burnt areas was primarily driven by the amount of estimated dispersal flux received by these areas and to a lesser extent to the amount of habitat created by the fire itself. Species occurrence tended also to increase with time since fire, suggesting that effective colonisation was partly driven by stochastic ecological and behavioural processes. We suggest that to reproduce mechanistically the observed patterns, the prediction of species' responses to disturbances at large-spatial scales should explicitly integrate species responses to habitat changes but also information on dispersal constraints imposed by species ecology.

Keywords: Ecological networks, *Emberiza hortulana*, graph theory, landscape context, population sources

**III-INFLUENCE OF HABITAT QUALITY, PATCH SIZE AND
CONNECTIVITY ON COLONISATION OF OPEN-HABITAT BIRD
SPECIES AFTER FIRE**



ABSTRACT

Many declining species in the Mediterranean region are open-habitat birds that often use recently burnt areas. However, not all burnt sites have the same probability of being colonised. Using the metapopulation theory as a baseline, we analyzed the relative importance of patch size, connectivity and habitat quality on the colonisation of five open-habitat bird species following wildfires occurred in Catalonia (northeast of Spain) between 2005 and 2006. Bird surveys were conducted once per year during the breeding season one and two years after the fire. Habitat quality was measured in terms of pre-fire habitat, fire severity, aspect and slope. We used a hierarchical modelling approach to progressively consider variations in transect length, factors acting at regional scale and factors acting at local scale. Our results showed that the occurrence of colonisers in burnt areas was associated to connectivity and habitat quality but not to patch size. For most of the species, both parameters seemed to be of equal importance, although in some cases the surrogates of habitat quality appeared to be of greater importance in determining species effective colonisation. In addition, species' responses to local descriptors depended on species habitat requirements. Our findings suggest that both regional and local factors are crucial in determining the patterns of species colonisation in recently burnt areas and bring doubts on the role of patch size on the colonisation process.

Keywords: aspect, ecological networks, graph theory, microhabitat, pre-fire vegetation, severity, slope

**IV- BIRD COMMUNITY RESPONSES TO VEGETATION
HETEROGENEITY FOLLOWING NON-DIRECT REGENERATION OF
MEDITERRANEAN FORESTS AFTER FIRE**



SUMMARY

Mediterranean forest has been shown to be highly resilient to fires, showing a rapid recovery after disturbance. However, in some cases tree regeneration fails in direct regeneration leading to radical changes in landscape composition. In this study, we analyzed the effect of variability in post-fire regeneration patterns on a Mediterranean bird community and evaluated the impact of landscape changes on the conservation value of the bird species using the new diverse landscape mosaic arising from non-direct regeneration after a large forest fire. We used data from a large fire that occurred in the central Catalonia (NE Spain) in 1998. The fire affected about 26,000 ha of a land mosaic mainly covered by Black Pine *Pinus nigra* forests and farmland dominated by cereal crops. We used line transects to estimate bird abundance and gathered information on dominant vegetation covers and landscape variables. Redundancy analysis (RDA) and generalized linear models were used to explore how the measured environmental variables explain bird species data and to analyze to which degree post-fire heterogeneity in vegetation affected the conservation value of the bird community that appears after the fire. Factors describing main patterns in post-fire landscape explained up to 31.2% of the total variability in bird community composition and described three main groups of bird species sharing similar ecological requirements. Additionally, 71% of the studied species significantly responded to one of the three first vegetation gradients distinguished in the study area. Finally, conservation value of the bird community significantly decreased in areas dominated by *Q. humilis* resprouters and significantly increased in shrubland areas. Overall, our results suggest that large fires affecting non-direct regenerating forest types lead to a new and radically different mosaic landscape offering new opportunities to species with unfavourable conservation status at the European level.

Keywords: Conservation value, large fires, open-habitat bird species, *Pinus nigra*, regeneration patterns, shrubland

V- RECENT FIRE HISTORY DETERMINES SPECIES DISTRIBUTION
DYNAMICS IN LANDSCAPES DOMINATED BY LAND
ABANDONMENT



ABSTRACT

Aim: Mediterranean landscapes are suffering two opposing forces leading to large-scale changes in species distribution: land abandonment of less productive areas and an increase in wildfire impact. Here, we test the hypothesis that fires occurred in recent decades drive the pattern of expansion of early-successional bird species by aiding in the process of colonisation of newly burnt areas.

Location: The study was carried out in Catalonia (NE Iberian Peninsula). We selected 44 burnt sites occurring between 2000 and 2005 to model colonisation patterns under different assumption of potential colonisers' sources and evaluate the colonisation estimates with empirical data on 6 bird species especially collected for this purpose.

Methods: We first defined three landscape scenarios serving as surrogates of potential colonisers' sources: open-habitats created by fire, shrublands and farmlands. Then, we used a parameter derived from a functional connectivity metric to predict species colonization dynamics on the selected sites by each particular scenario. Finally, we evaluated our colonisation estimates for each scenario with the presence/absence of each selected species in the studied locations by using generalized lineal models.

Results: The pattern of occurrence of the focal species on the studied burnt areas was significantly related to the amount of dispersal flux received from previous fires and to a lesser extent to the one coming from farmland areas, while it was poorly related to the one originated from more stable, shrubland areas.

Main conclusions: We suggest that land use changes in recent decades have produced a shift in the ecological processes acting as reservoirs for open-habitat bird species dynamics in Mediterranean areas. From a more permanent habitat network constituted by relatively static open habitats (grassland and farmland) before the middle of the 20th century to a shifting mosaic of habitat patches where fires plays a key role for population distribution and persistence.

Keywords: Ecological networks, fire history, colonisation dynamic, open-habitat bird species, potential dispersal flux, habitat configuration, land use changes, land abandonment, shrubland, connectivity

5. DISCUSIÓN GENERAL

La mayoría de trabajos existentes sobre el impacto del fuego en las aves son estudios locales donde se analiza las diferencias entre la comunidad antes y después de la perturbación (Herrando *et al.* 2002, Kotliar *et al.* 2007, Ukmar *et al.* 2007) o cómo cambia la comunidad a lo largo del tiempo transcurrido después del incendio (Lawrence 1966, Prodon & Lebreton 1981, Pons & Prodon 1996, Jacquet & Prodon 2009). Sin embargo, a menudo nos encontramos con resultados contradictorios. Por ejemplo, después del descenso inicial en la riqueza de especies justo pasado el incendio, algunos estudios han mostrado que la riqueza de especies aumenta (Pons & Prodon 1996), otros que no cambia (Wilson *et al.* 1995, Artman *et al.* 2001) y otros que disminuye (Pons 1999). Estas diferencias indican que la respuesta de las aves a los incendios es compleja y heterogénea. Por ello, la creación de una base de datos que contenga información avifaunística en una gran variabilidad de incendios parece una pieza clave para entender los patrones en la respuesta de las aves a los incendios.

En el artículo 1 hemos presentado una base de datos (DINDIS, distribución de la dinámica de aves en paisajes mediterráneos afectados por incendios) con información de la comunidad de aves, durante el periodo reproductor, de todas las zonas quemadas en Cataluña desde el año 2000 (Fig. 4). Los resultados muestran una fuerte variabilidad temporal y espacial en la respuesta de las aves. La comunidad de aves varió en el tiempo y en las diferentes regiones bioclimáticas, indicando que múltiples factores actúan a diferentes escalas espaciales y temporales, determinando la composición de las especies después del fuego.

Así, los incendios que ocurren dentro de la región noroeste de Cataluña presentan más especies de aves de tierra adentro (*inland species*, en inglés) y los incendios que ocurren dentro de la región noreste tienen más especies mediterráneas. Este dato sugiere que otros factores que actúan a escala regional limitan la respuesta de la comunidad de aves al fuego. El contexto paisajístico y la capacidad de dispersión de las especies podrían explicar estas diferencias (Moreira *et al.* 2003, Pons & Bas 2005).

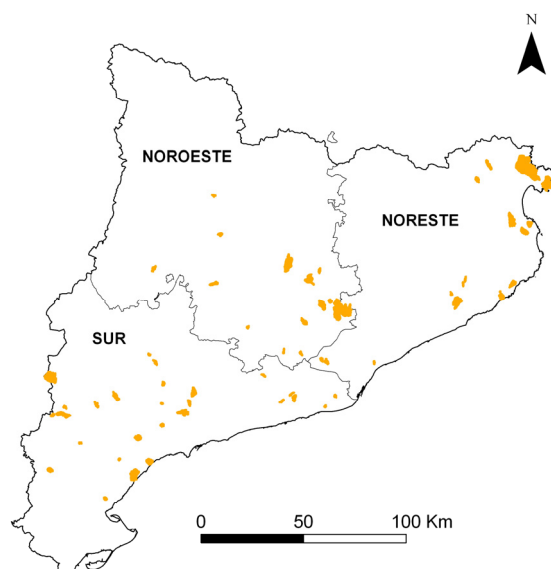


Fig. 4 Localización geográfica de los incendios ocurridos en Cataluña desde el año 2000 dentro de las tres regiones bioclimáticas.

A escala temporal y en el periodo para el cual hemos recopilado información (de 1 a 10 años después del incendio), hemos observado un cambio de la comunidad avifaunística de las zonas analizadas: de una comunidad característica de especies forestales a una comunidad con especies de hábitats abiertos. La vegetación antes del incendio parece explicar en parte este resultado. Una zona donde el hábitat dominante antes del incendio era el matorral, presenta después del incendio una comunidad de aves constituida mayoritariamente por especies de hábitats abiertos. Sin embargo, la comunidad de aves después del incendio en una zona forestal está caracterizada por especies forestales, principalmente debido a la fuerte fidelidad al lugar y la presencia de árboles muertos en pie (Prodon *et al.* 1987, Pons & Prodon 1996, Hutto 2006). Estas especies suelen desaparecer en los primeros años y no reaparecen hasta que la estructura del hábitat no tiene un porte arbustivo (Jacquet & Prodon 2009) y en su lugar se observan especies de aves de hábitats abiertos (Pons & Bas 2005). Es interesante destacar que a corto plazo, este cambio en la composición de especies es precisamente el patrón opuesto que se espera de la respuesta de las aves con la sucesión vegetal (Prodon & Lebreton 1981).

A pesar de la presencia en algunos de los incendios de especies forestales durante los primeros años, las aves más abundantes durante los primeros estadios de la sucesión vegetal estuvieron asociadas a hábitats abiertos, contribuyendo este resultado a recalcar la importancia de esta perturbación en la dinámica de estas especies (Moreira & Russo 2007, Brotons *et al.* 2008, Vallecillo *et al.* 2009)

5.1. Factores que determinan la colonización postincendio

En general, observamos una gran heterogeneidad espacial y temporal en los patrones de colonización postincendio de las aves de hábitats abiertos (Artículos 2, 3 y 4). La probabilidad de colonización postincendio varió con el tiempo transcurrido después del fuego y dependió de factores que actúan a diferentes escalas espaciales, como es la heterogeneidad a escala local producida por la pendiente, la orientación, la vegetación antes del incendio y la severidad del incendio, así como factores que actúan a escala de paisaje como la conectividad del paisaje y en menor medida del tamaño del incendio (Fig. 5).

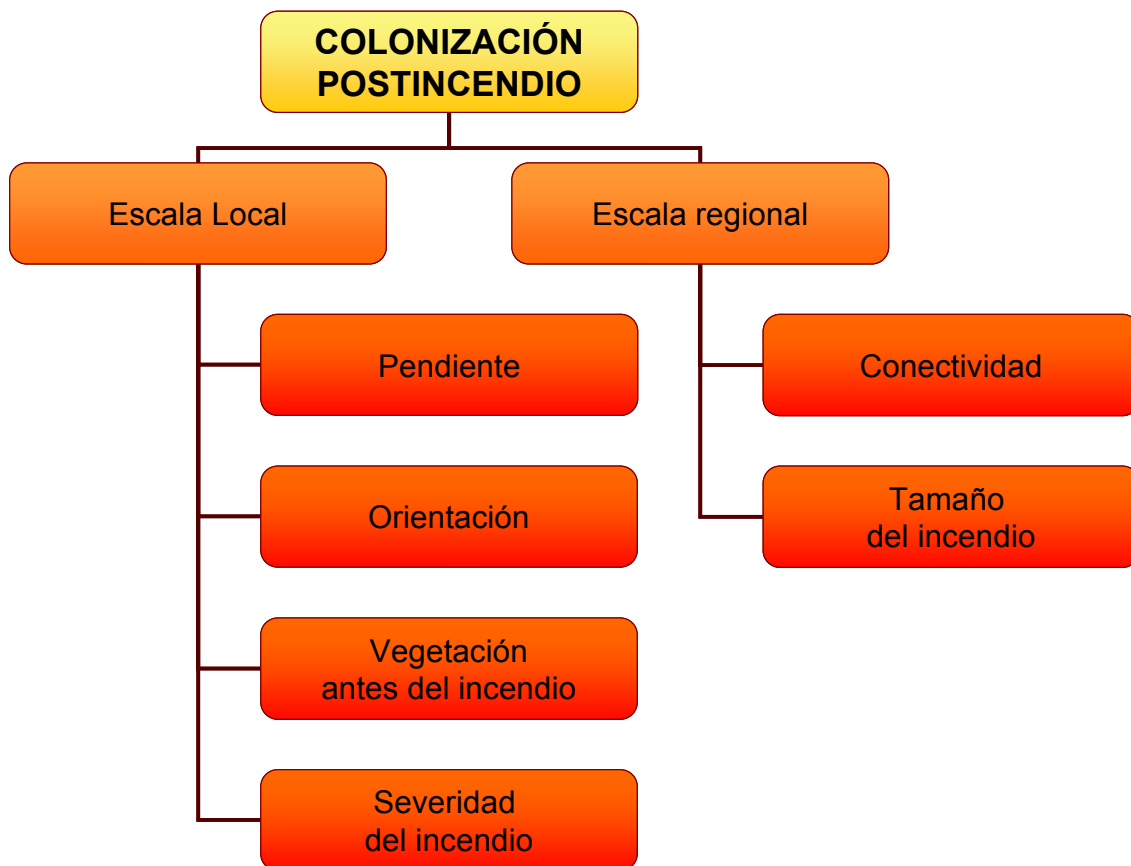


Fig. 5 Factores determinantes del patrón espacio-temporal de la colonización postincendio de las aves de hábitats abiertos.

5.1.1. Patrón temporal

En el artículo 2 de la presente tesis observamos que el número de escribanos hortelanos aumentó con el número de años transcurridos tras el incendio. Este resultado

podría deberse principalmente a dos procesos; 1) nuevos individuos colonizan la zona quemada y/o 2) individuos que nacen en los primeros años permanecen en la zona en años posteriores (reclutamiento). Sin embargo, el hecho de que varias de las zonas quemadas situadas cerca del núcleo poblacional más importante fuesen colonizadas por la especie después de 4 o 5 años (observación personal), parece indicar que es más probable la hipótesis de nuevos colonizadores que de reclutamiento. Estas nuevas colonizaciones podrían estar asociadas a otros procesos estocásticos no considerados en este trabajo, como por ejemplo la atracción de individuos de la misma especie (conespecíficos) (Foto 3). La escasez de conespecíficos justo después del incendio podría hacer que una zona potencialmente buena no fuera colonizada. Sin embargo, el tiempo transcurrido después del incendio podría contribuir al establecimiento efectivo de individuos e impulsar la colonización de nuevos individuos por mecanismos de atracción (Dale *et al.* 2006).



Foto 3 Macho de escribano hortelano cantando sobre una piedra en el incendio de Cardona el 22 de mayo del 2010, 5 años después del incendio. Estos cantos tienen diferentes funciones: atraer a las hembras, defender el territorio de otros machos y, además, puede servir de reclamo para otros individuos de la misma o de otra especie.

Por otra parte, la colonización de nuevos individuos podría estar relacionada con los mecanismos de regeneración de la vegetación. El escaso recubrimiento arbustivo y/o la elevada presencia de árboles muertos en pie inmediatamente después del incendio podría explicar que el hábitat fuera más adecuado en años posteriores al incendio y como consecuencia que un mayor número de individuos colonizaran la zona durante los años siguientes a la perturbación. Sin embargo, en el caso del escribano hortelano no creemos que esta sea la causa de un mayor número de individuos a medida que va pasando el tiempo ya que numerosos estudios han mostrado que es una de las primeras especies que llega a la zona quemada pudiendo incluso observarse el primer año

después del incendio (Pons & Prodon 1996, Herrando *et al.* 2002, Brotons *et al.* 2005, Pons & Bas 2005). Además, la mayoría de los incendios estudiados ocurrieron en los primeros meses del año y las zonas muestreadas el primer año después del fuego tuvieron una vegetación de entre 0-0,25 m de altura que varió entre el 20 y el 80% de la cubierta vegetal (observación personal). Por lo tanto, parece que otros procesos estocásticos contribuyen a explicar el retraso que se produce entre que una zona quemada es potencialmente buena para la colonización de especies de espacios abiertos y el momento en el que realmente tiene lugar la colonización. En este sentido, destacamos la importancia de nuevos estudios que analicen explícitamente algunos de los procesos aquí mencionados.

5.1.2. Patrón espacial

En los artículos 2 y 3 hemos utilizado la teoría de las metapoblaciones como punto de partida para cuantificar el patrón de variabilidad espacial en la colonización postincendio. Según esta teoría, la colonización de una nueva tesela de hábitat depende del tamaño de la tesela, el grado de aislamiento y la calidad del hábitat (Hanski 1999, Thomas *et al.* 2001).

Los resultados mostraron grandes diferencias espaciales entre las distintas zonas estudiadas respecto a la ocurrencia de aves de hábitats abiertos. La probabilidad de colonización de estas especies dependió del grado de aislamiento y de la calidad del hábitat y en menor medida del tamaño del incendio. Para la mayoría de las especies, la conectividad y las variables utilizadas como indicadores de la calidad del hábitat tuvieron la misma importancia, aunque este no fue el caso de la collalba rubia (*Oenanthe hispanica*) y particularmente de la totovía (*Lullula arborea*) donde los parámetros utilizados como indicadores de la calidad del hábitat tuvieron una mayor importancia en determinar la colonización efectiva de las especies (Fig. 6).

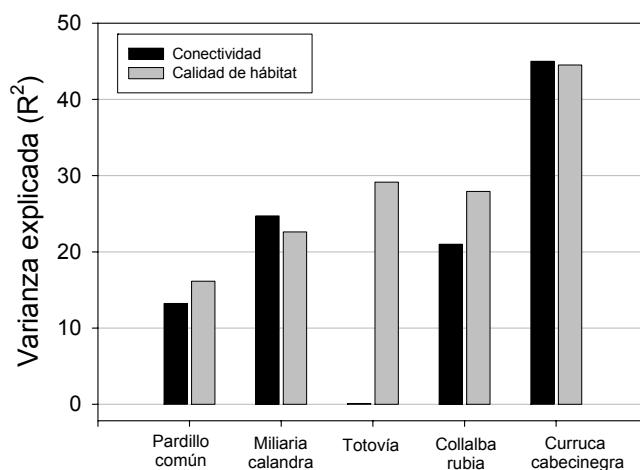


Fig. 6 Varianza explicada por la conectividad y la calidad del hábitat en la colonización postincendio de 5 especies de hábitats abiertos.

A continuación se explicará la importancia en el proceso de colonización postincendio de estos tres parámetros (tamaño del incendio, grado de aislamiento y calidad de hábitat) en función de la escala espacial en la que participan. En este sentido, asumimos que el área y la conectividad juegan un papel a escala de paisaje o regional mientras que la calidad del hábitat de la zona quemada interviene a escala local.

5.1.2.1. Factores que actúan a escala regional

Los incendios crean un hábitat adecuado para las aves de hábitats abiertos proporcionando recursos como disponibilidad de alimento, sitios de cría y una baja depredación (Pons & Prodon 1996, Dale & Olsen 2002). Sin embargo, nuestros resultados indican que la localización geográfica de las zonas quemadas y la capacidad de dispersión de las especies son las piezas claves para que estas especies puedan colonizar estas áreas (Artículo 2 y 3). La probabilidad de colonización postincendio disminuyó cuando aumentó el grado de aislamiento (Hanski 1999, Hanski & Ovaskainen 2003), es decir, cuanto mayor fue la distancia a fuentes potenciales de colonizadores. Estos resultados subrayan la importancia de la capacidad de dispersión de las especies en la localización de nuevos hábitats (Johst *et al.* 2002) y están en consonancia con otros estudios que muestran diferencias en la ocurrencia de especies colonizadoras entre diferentes áreas quemadas. Brotons *et al.* (2005) estudiaron la capacidad de dispersión de las especies de hábitats abiertos para alcanzar las áreas

recientemente quemadas. En su estudio, demostraron que solo aquellas zonas situadas cerca de poblaciones fuente fueron colonizadas, destacando la importancia de la distancia de dispersión.

Sorprendentemente, nuestros resultados sugieren que el tamaño del incendio no es un factor clave en el proceso de colonización de las zonas estudiadas (Artículo 2 y 3). En teoría, una parcela de hábitat grande presenta una mayor probabilidad de ser encontrada por nuevos individuos que una parcela de hábitat pequeña y además, es más probable que estos individuos encuentren hábitat adecuado (Hill *et al.* 1996, Kuussaari *et al.* 1996). Sin embargo, en el caso del escribano hortelano (Artículo 2) este efecto fue contrarrestado por el efecto de la conectividad y la capacidad de dispersión y en el caso del Artículo 3, el tamaño del incendio no estuvo relacionado con la probabilidad de colonización de ninguna de las 5 especies estudiadas. Nuestros resultados indican que a pesar de que los grandes incendios pueden jugar un papel crítico en el asentamiento de nuevas poblaciones mediante la creación de grandes teselas de hábitat, estas áreas deben estar localizadas cerca de poblaciones fuente conectadas por dispersión. Por otra parte, las diferencias observadas entre el artículo 2 y 3 podrían deberse a que en este último, el número de incendios es casi tres veces menor que en el estudio del escribano hortelano (15 *versus* 44) y el rango de tamaño de los incendios es mucho más pequeño (86-1.438 ha *versus* 51-4.497ha). En este sentido, más información sobre el papel del tamaño del incendio en el proceso de colonización parece ser necesaria.

5.1.2.2. Factores que actúan a escala local

La probabilidad de colonización también dependió de factores locales utilizados como indicadores de la calidad del hábitat (Thomas *et al.* 2001). Los factores que limitaron la colonización estuvieron principalmente relacionados con la topografía (pendiente y orientación) y la vegetación antes del incendio aunque también se analizaron otros parámetros como la severidad del fuego. Además, la relación de estos factores dependió de los requerimientos de cada una de las especies, indicando diferencias interespecíficas en la respuesta al fuego (McCauley 2007).

En cuanto a la vegetación antes del incendio, muchos estudios han subrayado la importancia de este parámetro para entender la comunidad de aves después del incendio (Prodon & Lebreton 1981, Pons & Prodon 1996, Pons & Bas 2005). En el artículo 1

observamos que los incendios ocurridos en zonas de matorral tiene un mayor porcentaje de especies de hábitats abiertos que los incendios ocurridos en un bosque, probablemente porque las especies ya estaban presentes antes del incendio (Pons & Prodon 1996). Por el contrario, los incendios ocurridos en un bosque incluyen una alta densidad de árboles muertos, y no ofrecen el hábitat adecuado para la colonización de estas especies inmediatamente después de los mismos (Moreira *et al.* 2003) (Foto 4). En este caso, la gestión postincendio juega un papel muy importante ya que convierte una estructura de bosque quemado a hábitats abiertos o de matorral, facilitando de esta manera la colonización por parte de las especies de hábitats abiertos (Castro *et al.* 2009) (Foto 4). Además, las zonas boscosas tienden a estar asociadas con zonas más productivas (Thuiller *et al.* 2003), lo que favorece la recuperación de la vegetación y reduce el tiempo en el que los hábitats abiertos están potencialmente disponibles para la colonización de las aves de hábitats abiertos. Sin embargo, no todas las zonas boscosas son iguales ya que tal y como hemos visto en el artículo 4 los cambios en el paisaje inducidos por la escasa capacidad regenerativa del pino laricio (*Pinus nigra*) después del fuego conducen al mantenimiento a largo plazo del hábitat adecuado para las especies de hábitats abiertos.



Foto 4 Elevada densidad de árboles muertos en pie justo después de un incendio en una zona forestal (izquierda) y comienzo de las tareas de tala y recogida de los árboles muertos quemados en otro de los incendios estudiados (derecha).

Por otra parte, la severidad del incendio no parece tener un impacto en el proceso de colonización de las especies de hábitats abiertos. En su estudio sobre el impacto de la severidad en las especies, Kotliar *et al.* (2007) encontraron que la mayoría de las especies mostraba un impacto positivo o neutro. Sin embargo, en nuestro estudio sólo la collalba rubia respondió positivamente. Las diferencias en el diseño entre las dos zonas de estudio podría explicar estas divergencias en los resultados, ya que Kotliar *et*

al. (2007) estudiaron un único incendio a altitudes más altas. Más información sobre el impacto directo del fuego en el proceso de colonización resulta imprescindible.

5.2. Procesos históricos que ayudan a predecir las nuevas colonizaciones

El paisaje mediterráneo está sufriendo dos fuerzas opuestas: el abandono de las tierras no productivas y el incremento del impacto de los incendios (Moreira & Russo 2007). Ambos procesos han afectado principalmente la disponibilidad y la disposición espacial de los hábitats abiertos. El fuego se ha convertido en el principal proceso a escala de paisaje que crea nuevos hábitats favorables para las especies de hábitats abiertos (Brotons *et al.* 2008, Vallecillo *et al.* 2009). En este contexto, en el artículo 5 se testó la siguiente hipótesis: Si los incendios lideran la dinámica de distribución de estas especies, se esperaría que la trayectoria histórica de los incendios explique la colonización postincendio de las aves de hábitats abiertos mejor que los otros dos escenarios (otros matorrales y zonas agrícolas) (Fig. 7).

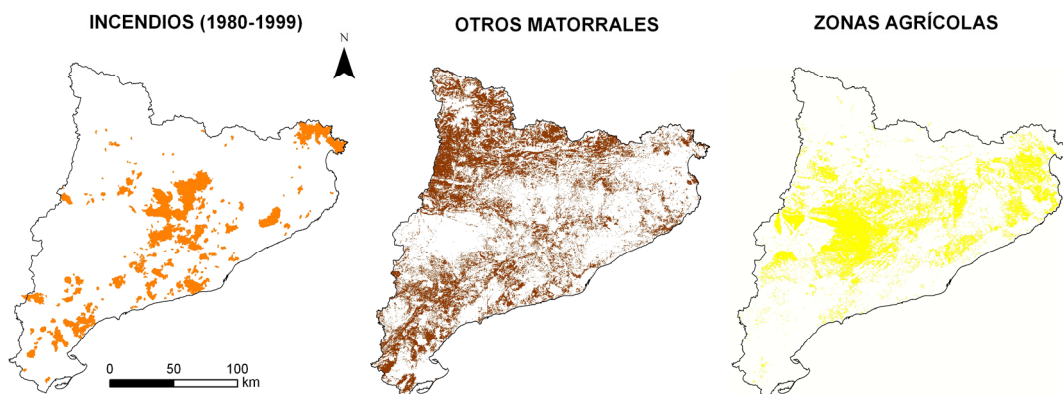


Fig. 7 Patrones de paisaje que proporcionan hábitat potencialmente adecuado para las aves de hábitats abiertos (matorral originado como consecuencia de los incendios ocurridos en Cataluña en las dos últimas décadas del siglo XX, otros matorrales y zonas agrícolas). Estos paisajes podrían actuar como hábitat fuente en la colonización de nuevos hábitats que aparecen en el paisaje como consecuencia de nuevos incendios.

Nuestros resultados apoyaron la hipótesis inicial de que el régimen actual de incendios juega un papel importante en la colonización por parte de especies de hábitats abiertos de nuevos hábitats originados como consecuencia de nuevos incendios. La probabilidad de colonización fue mayor en áreas situadas cerca de otras zonas previamente afectadas por el fuego (Artículo 5). Además, el efecto positivo de los

incendios más antiguos (10-20 años) indica que el impacto del fuego en la dinámica de las especies de hábitats abiertos se extiende a periodos de tiempo relativamente largos (Vallecillo *et al.* 2009). Sin embargo, es poco probable que este impacto se extienda a periodos temporales más largos ya que en general la vegetación mediterránea es muy resistente (*resilience*, en inglés) al efecto del fuego (Hanes 1971, Lloret 1998) y las especies de hábitats abiertos tienden a desaparecer algunos años después del fuego (Prodon & Lebreton 1981, Jacques & Prodon 2009). En este caso, los individuos se verían forzados a abandonar estas áreas y a colonizar nuevas teselas de hábitats, lo que sugiere que los incendios funcionarían como fuentes no permanentes de colonizadores.

Además, la conectividad de las zonas agrícolas también jugó un papel relevante en la colonización postincendio de especies de hábitats abiertos (Artículo 5). Aunque la importancia de estas zonas para la alimentación y la cría de estas especies es bien conocida (e.g. Sanderson *et al.* 2005), nuestros resultados destacan el papel de zonas agrícolas bien conectadas en la dinámica espacio-temporal de estas especies. Este resultado sugiere que, a pesar de la disminución global de la cubierta de cultivos extensivos durante las últimas décadas y el efecto negativo de la intensificación en las especies agrícolas (Mañosa *et al.* 1996, Brotons *et al.* 2004), la actual configuración espacial de zonas agrícolas todavía juega un papel notable como fuente permanente de colonizadores de especies de hábitats abiertos. Sin embargo, si la disminución de las zonas agrícolas continúa, como parece ser la tendencia actual, procesos como las degradación del hábitat o la fragmentación, actualmente presentes en otros países de Europa, podrían traer consecuencias dañinas sobre dichas especies (Donald *et al.* 2001).

Finalmente, sólo una de las seis especies estudiadas estuvo relacionada con la conectividad de las zonas de matorral no afectadas por el fuego (Artículo 5). Este resultado nos indica que este escenario de paisaje es menos adecuado para la persistencia de especies de hábitats abiertos (Sirami *et al.* 2007). Uno de los procesos relacionados con este escenario es el abandono rural. En este sentido, el abandono rural favorece la recuperación de la vegetación (Debussche *et al.* 1987) lo que conduce a la desaparición progresiva y la invasión de los hábitats abiertos (Debussche *et al.* 1999, Romero-Calcerrada & Perry 2004). Aunque las especies de aves que ocupan el matorral mediterráneo se beneficiarían en un primer momento del cambio de pradera y viejos campos a un matorral abierto, sus poblaciones por último disminuirían tan pronto la sucesión vegetal siga su camino a un matorral denso (Preiss *et al.* 1997).

En resumen, los cambios en los usos del suelo en las últimas décadas han originado un cambio de los procesos ecológicos que actúan sobre los reservorios en la dinámica de especies de hábitats abiertos en la región mediterránea. De una configuración espacial de hábitats abiertos constituida por hábitats relativamente estáticos (zonas agrícolas y prados) antes de la mitad del siglo XX, a un conjunto dinámico de teselas de hábitats donde el fuego juega un doble papel. Por una parte, los incendios crean un hábitat adecuado para la colonización de estas especies y por otro, las zonas quemadas actúan como hábitat fuente, proporcionando individuos a los nuevos hábitats que aparecen en el paisaje (Artículo 5).

5.3. Aplicación de los índices de conectividad a modelos de distribución dinámicos

Nuestros resultados destacan la importancia del uso de índices de conectividad para predecir la distribución de especies en un paisaje dinámico (Artículo 2 y 3). De esta manera, modelos basados exclusivamente en la cantidad de hábitat en el paisaje no serán realistas para especies como las estudiadas en el presente trabajo si no se incluye la capacidad de dispersión de las especies. Los modelos de predicción de las respuestas en la distribución de las especies a las perturbaciones deberían incluir explícitamente los límites impuestos por la dispersión y el contexto en el que ocurren para predecir los cambios en el patrón espacial. Una posibilidad sería la integración en los modelos de hábitat de la información generada tras utilizar análisis relacionados con la teoría de grafos, como por ejemplo la cantidad potencial de flujo de dispersión estimada a partir de los índices de conectividad estudiados en la presente tesis, IIC y PC (Saura & Pascual-Hortal 2007, Saura & Rubio 2010, Visconti & Elkin 2010). En general, las estructuras de grafos ofrecen una versátil y flexible representación de los mosaicos de hábitat y puede proporcionar nuevos detalles sobre cuestiones ecológicas diversas a escala local y de paisaje (Urban *et al.* 2009). Nuestros resultados junto con otros recientemente publicados (McRae & Beier 2007, Neel 2008), contribuyen a demostrar la habilidad de explicar procesos ecológicos relevantes a través de una representación del paisaje de estructura de grafos.

6. CONCLUSIONES FINALES

1. La base de datos creada durante la elaboración de esta tesis, DINDIS, proporciona un marco de estudio adecuado en el análisis de los factores que actúan a diferentes escalas (espaciales y temporales) en la colonización postincendio de las aves de hábitats abiertos (Artículo 1).
2. La respuesta de las aves a los incendios es compleja y heterogénea. El tipo de vegetación antes del incendio y la posterior gestión postincendio y el contexto paisajístico en el cual tienen lugar los incendios son factores esenciales para entender la comunidad de aves que aparece después de la perturbación (Artículo 1).
3. Los incendios crean hábitat adecuado para numerosas especies de aves de hábitats abiertos con un gran interés para la conservación, algunas de las cuales son relativamente abundantes en estas zonas (Artículo 1).
4. A escala temporal, determinados procesos estocásticos contribuyen a explicar el retraso que se produce entre que una zona quemada es adecuada para la colonización de especies de aves de hábitats abiertos y cuando tiene lugar realmente la colonización (Artículo 2).
5. A escala espacial, la colonización postincendio de las aves de hábitats abiertos está limitada por tres factores: la conectividad, la calidad del hábitat y el tamaño del incendio, siendo los dos primeros los más importantes. En este sentido:
 - a. Los factores que determinan la colonización a escala regional son la localización geográfica del incendio y la capacidad de dispersión de las especies (Artículo 2 y 3).
 - b. Los factores que limitan la colonización a escala local están principalmente relacionados con la topografía (pendiente y orientación) y la vegetación antes del incendio (Artículo 3).
 - c. El efecto del tamaño del incendio sobre la colonización parece ser contrareestado por el efecto de la conectividad. Por lo tanto, a pesar de que los

grandes incendios pueden jugar un papel crítico en el asentamiento de nuevas poblaciones mediante la creación de grandes teselas de hábitat favorable, estas áreas deben estar localizadas cerca de poblaciones fuente conectadas por dispersión (Artículo 2 y 3).

6. La predicción de las respuestas en la distribución de las especies a las perturbaciones debería incluir explícitamente las limitaciones impuestas por la dispersión y el contexto donde tienen lugar. Una posibilidad es integrar en los modelos de hábitat información generada a partir de análisis utilizando la teoría de grafos, como por ejemplo la cantidad potencial de flujo de dispersión, como la estimada a través de los índices IIC y PC (Artículo 2 y 3).
7. Los cambios en el paisaje inducidos por la escasa capacidad regenerativa del pino laricio (*Pinus nigra*) después del fuego conducen al mantenimiento a largo plazo del hábitat adecuado para las aves asociadas a hábitats abiertos (Artículo 4).
8. Los cambios en los usos del suelo ocurridos durante las últimas décadas del siglo XX en la región mediterránea han provocado un cambio en los procesos ecológicos que actúan sobre los reservorios en las dinámicas de especies de hábitats abiertos. De un conjunto de hábitats abiertos relativamente estáticos (zonas agrícolas y prados) a un mosaico de hábitats donde los incendios juegan un doble papel. Por una parte, los incendios crean el hábitat adecuado para la colonización de las especies de hábitats abiertos y por otra parte, las zonas incendiadas actúan como hábitat fuente, proporcionando individuos a los nuevos hábitats que aparecen en el paisaje (Artículo 5).

7. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Arnan X., Rodrigo A., Retana J. (2006) Post-fire recovery of Mediterranean ground ant communities follows vegetation and dryness gradients. *Journal of Biogeography* 33: 1246-1258.
- Artman V.L., Sutherland E.K., Downhower J.F. (2001) Prescribed burning to restore mixed-oak communities in Southern Ohio: effects on breeding-bird populations. *Conservation biology* 5: 1423-1434.
- BirdLife International (2004) *Birds in Europe: population estimates, trends and conservation status*. BirdLife International, Cambridge, UK (BirdLife Conservation Series No. 12).
- Brawn J.D., Robinson S.K., Thompson F.R. (2001) The role of disturbance in the ecology and conservation of birds. *Annual review of ecology and systematics* 32: 251-276.
- Brotons L., Mañosa S., Estrada J. (2004) Modelling the effects of irrigation schemes on the distribution of steppe birds in Mediterranean farmland. *Biodiversity and Conservation* 13: 1039-1058.
- Brotons L., Pons P., Herrando S. (2005) Colonization of dynamic Mediterranean landscapes: where do birds come from after fire? *J. Biogeogr.* 32: 789-798.
- Brotons L., Herrando S., Pons P. (2008) Wildfires and the expansion of threatened farmland birds: the Ortolan Bunting, *Emberiza hortulana*, in Mediterranean landscapes. *Journal of Applied Ecology* 45: 1059-1066.
- Bullock J. M. *et al.* (2002) *Dispersal ecology*. Blackwell.
- Bunn A.G., Urban D.L., Keitt T.H. (2000) Landscape connectivity: A conservation application of graph theory. *J. Environ. Manage.* 59: 265-278.
- Burriel J.A., Gracia C., Ibáñez J.J., Mata T., Vayreda J. (2000-2004) *Inventari Ecològic i Forestal de Catalunya (IEFC)*. CREAM, Bellaterra.
- Castro J., Moreno-Rueda G., Hódar J.A. (2010) Experimental test of postfire management in pine forests: impact of salvage logging versus partial cutting and non-intervention on bird-species assemblages. *Conservation biology* 24: 810-819.
- Clavero P., Martín Vide J., Raso Nadal J.M. (1996) *Atlas climatic de Catalunya. Termopluiometria*. Generalitat de Catalunya (Departament de Política Territorial i

- Obres Públiques), Institut Cartogràfic de Catalunya i Departament de Medi Ambient, Barcelona.
- Clobert J., Danchin E., Dhondt A.A., Nichols J.D. (2001) *Dispersal*. Oxford University Press.
- Dale S., Olsen B.F.G. (2002) Use of farmland by Ortolan Buntings (*Emberiza hortulana*) nesting on a burned forest area. *Journal für Ornithologie* 143: 133–144.
- Dale S., Lunde A., Steifetten O. (2005) Longer breeding dispersal than natal dispersal in the ortolan bunting. *Behavioral ecology* 16: 20-24.
- Dale S., Steifetten O., Osiejuk T.O., Losak K., Cygan J.P. (2006) How do birds search for breeding areas at the landscape level? Interpatch movements of male Ortolan Bunting. *Ecography* 29: 886-898.
- Debussche M., Rambal S., Lepart J. (1987) Land-use changes in the humid Mediterranean region: estimate of the hydrological impact. *Acta Oecologica* 8: 317-332.
- Debussche M., Lepart J., Dervieux A. (1999) Mediterranean landscape changes: evidence from old postcards. *Global Ecology and Biogeography* 8: 3-15.
- Díaz-Delgado R., Lloret F., Pons X. (2002) Satellite evidence of decreasing resilience in Mediterranean plant communities after recurrent wildfires. *Ecology* 83: 2293-2303.
- Díaz-Delgado R., Lloret F., Pons X. (2004) Spatial patterns of fire occurrence in Catalonia, NE, Spain. *Landscape Ecology* 19: 731-745.
- DGMN (*Direcció General del Medi Natural*). (1994). Plà General de Política Forestal.
- Donald P.F., Green R.E., Heath M.F. (2001) Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences* 268: 25–29.
- Espelta J.M., Rodrigo A., Habrouk A., Meghelli N., Ordoñez J.L., Retana J. (2002) *Land use changes, natural regeneration patterns, and restoration practices after a large wildfire in NE Spain: challenges for fire Ecology and landscape restoration*. Pag. 315-324 en: L. Trabaud y R. Prodon (editores). *Fire and Biological processes*. Backhuys, Leiden.
- Estrada J., Pedrocchi V., Brotons L., Herrando S. (2004) *Atles dels ocells nidificants de Catalunya (1999-2002)*. Lynx, ICO (Institut Català d'Ornitologia), Barcelona.
- Forman R.T.T., Godron M. (1986) *Landscape Ecology*. John Wiley, New York.
- Forman R. (1995) *Lands mosaics: the ecology of landscape and regions*. Cambridge University Press. Cambridge.

- Greenwood P.J., Harvey P.H. (1982) The natal and breeding dispersal of birds. *Ann Rev Ecol Syst* 13:1–21.
- Hanes T.L. (1971) Succession after fire in the chaparral of southern California. *Ecological monographs* 41: 27-52.
- Hanski I. (1999) *Metapopulation ecology*. Oxford University Press, Oxford.
- Hanski I., Ovaskainen O. (2003) Metapopulation theory for fragmented landscapes. *Theoretical Population Biology* 64: 119-127.
- Harary F. (1969) *Graph theory*. Reading, MA.
- Herrando S, Brotons L. (2002) Forest bird diversity in Mediterranean areas affected by wildfires: a multi-scale approach. *Ecography* 25: 161-172.
- Herrando S., Brotons L., del Amo R., Llacuna S. (2002) Bird community succession after fire in a dry mediterranean shrubland. *Ardea* 90: 303-310.
- Hill J.K., Thomas C.D., Lewis O.T. (1996) Effects of habitat patch size and isolation on dispersal by *Hesperia comma* butterflies: implications for metapopulation structure. *Journal of animal ecology* 65: 725-735.
- Hutto R.L. (2006) Toward meaningful snag-management guidelines for postfire salvage logging in North American conifer forests. *Conservation Biology* 20: 984-993.
- Jacquet K., Prodon R. (2009) Measuring the postfire resilience of a bird–vegetation system: a 28-year study in a Mediterranean oak woodland. *Oecologia* 161: 801-811.
- Johst K., Brandl R., Eber S. (2002) Metapopulation persistence in dynamic landscapes: the role of dispersal distance. *Oikos* 98: 263-270.
- Kazanis D., Arianotsou M. (2004) *Factors determining low Mediterranean ecosystems resilience to fire: the case of Pinus halepensis forests*. In ‘Proceedings of the 10th MEDECOS Conference’, 25 April–1 May 2004, Rhodes, Greece.
- Kiss L., Magnin F. (2003) The impact of fire on some Mediterranean land snail communities and patterns of post-fire recolonization. *J. Moll. Stud.* 69: 43-53.
- Kotliar N.B., Kennedy P.L., Ferree K. (2007) Avifauna responses to fire in southwestern montane forests along a burn severity gradient. *Ecological Applications* 17: 491-507.
- Kuussaari M., Nieminen M., Hanski I. (1996) An experimental study of migration in the Glanville fritillary butterfly *Melitaea cinxia*. *Journal of animal ecology* 65: 791-801.

- Lawrence G.E. (1966) Ecology of vertebrate animals in relation to chaparral fire in the Sierra Nevada foothills. *Ecology* 47: 278-291.
- Lloret F. (1998) Fire, canopy cover and seedling dynamics in Mediterranean shrubland of northeastern Spain. *Journal of Vegetation Science* 9: 417-430.
- Malamud B.D., Morein G., Turcotte D.L. (1998) Forest fires: an example of self-organized critical behavior. *Science* 281: 1840-1842.
- Mañosa S., Estrada J., Folch A., Bonfil J., González-Prat F., Orta J. (1996) Bird-habitat relationships in the Catalan steppes. *Conservación de las Aves Esteparias y sus Hábitats* (ed. by J. Fernández Gutiérrez J. & J. Sanz-Zuasti), pp. 153–161. Junta de Castilla y León, Valladolid, Spain.
- MacArthur R.H., Wilson E.O. (1967) *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- McCauley S.J. (2007) The role of local and regional processes in structuring larval dragonfly distributions across habitat gradients. *Oikos* 116: 121-133.
- McRae B.H., Beier P. (2007) Circuit theory predicts gene flow in plant and animal populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 104: 19885-19890.
- Moreira F., Ferreira P.G., Rego F.C., Bunting S. (2001) Landscape changes and breeding bird assemblages in northwestern Portugal: implications for fire occurrence. *Landscape Ecology* 16: 175-187.
- Moreira F., Delgado A., Ferreira S., Borralho R., Oliveira N., Inácio M., Silva J.S., Rego F. (2003) Effects of prescribed fire on vegetation structure and breeding birds in young *Pinus pinaster* stands of northern Portugal. *Forest Ecology and Management* 184: 225-237.
- Moreira F., Russo D. (2007) Modelling the impact of agricultural abandonment and wildfires on vertebrate diversity in Mediterranean Europe. *Landscape ecology* 22: 1461-1476.
- Moreno J.M., Vázquez A., Vélez R. (1998) *Recent history of forest fires in Spain*. In Moreno, J. M. (ed.), *Large Fires*, Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands, pp. 159-185.
- Naveh Z. (1975) The evolutionary significance of fire in the Mediterranean region. *Vegetatio* 29: 199-208.

- Neel M.C. (2008) Patch connectivity and genetic diversity conservation in the federally endangered and narrowly endemic plant species *Astragalus albens* (Fabaceae). *Biological Conservation* 141: 938-955.
- Paradis E., Baillie S.R., Sutherland W.J., Gregory R.D. (1998) Patterns of natal and breeding dispersal in birds. *J Anim Ecol* 67:518-536.
- Pascual-Hortal L., Saura S. (2006) Comparison and development of new graph-based landscape connectivity indices: towards the prioritization of habitat patches and corridors. *Landscape Ecology* 21: 956-967.
- Pausas J.G., Vallejo R. (1999) *The role of fire in European Mediterranean ecosystems*. In 'Remote Sensing of Large Wildfires in the European Mediterranean Basin'. (Ed. E Chuvieco) pp. 3–16. (Springer: Berlin).
- Pausas J.G. (2004a). Changes in fire and climate in the eastern Iberian Peninsula (Mediterranean Basin). *Climatic Change* 63: 337-350.
- Pausas J.G. (2004b). La recurrencia de incendios en el monte mediterráneo. Avances en el estudio de la gestión del monte Mediterráneo. Págs. 47-64 Vallejo V.R., Alloza J.A. eds. Fundación CEAM, 2004.
- Pausas J. G., Keeley J.E. (2009) A burning story: the role of fire in the history of life. *Bioscience* 59: 593-601.
- Peñuelas J. (1996) Sobre el canvi climàtic i la manera com pot repercutir en els incendis. En "Ecologia del Foc". Terradas, J (edit.). Editorial Proa. Barcelona.
- Pickett S.T.A., Kolasa J., Armesto J.J., Collins S.L. (1989). The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. *Oikos* 54: 129-136.
- Piñol J., Terradas J., Lloret F. (1998) Climate warming, wildfire hazard, and wildfire occurrence in coastal eastern Spain. *Climate Change* 38: 345-357.
- Platt W., Connell J. (2003) Natural disturbances and directional replacement of species. *Ecological Monographs* 73: 507-522.
- Peix J. (1999) *Foc Verd II. Programa de gestió del risc d'incendi forestal*. Barcelona: Departament d'Agricultura, Ramaderia i Pesca, Generalitat de Catalunya, p. 26. ISBN: 84-393-4789-8.
- Pons P., Prodon R. (1996) Short term temporal patterns in a Mediterranean shrubland bird community after wildfire. *Acta Oecologica* 17: 29-41.
- Pons P. (1999): Brulage dirige et incendie sauvage: ont-t-ils l'un et l'autre le même impact sur l'avifaune? *Foret Mediterraneene* 20: 103-113.

- Pons P., Bas J.M. (2005) Open-habitat birds in recently burned areas: The role of the fire extent and species' habitat breadth. *Ardeola* 52: 119-131.
- Preiss E., Martin J.L., Debussche M. (1997) Rural depopulation and recent landscape changes in a Mediterranean region: consequences to the breeding avifauna. *Landscape Ecology* 12: 51-61.
- Prodon R., Lebreton J.D. (1981) Breeding avifauna of a Mediterranean succession: the holm oak and cork oak series in the eastern Pyrenees. Analysis and modelling of the structure gradient. *Oikos* 37: 21-38.
- Prodon R., Fons R., Athias-Binche F. (1987) The impact of fire on animal communities in Mediterranean area. In: Trabaud L. (ed.) *The role of fire on ecological systems*: 121-157. SPB Academic Publ., The Hague.
- Pulliam H.R. (1988) Sources, sinks and population regulation. *American Naturalist* 132: 652-661.
- Purves D.W., Zavala M.A., Ogle K., Prieto F., Benayas J.M.R. (2007) Environmental heterogeneity, bird-mediated directed dispersal, and oak woodland dynamics in Mediterranean Spain. *Ecological monographs* 77: 77-97.
- Rodrigo A., Retana J., Picó X.F. (2004) Direct regeneration is not the only response of Mediterranean forests to large fires. *Ecology* 85: 716-729.
- Romero-Calcerrada R., Perry G.L.W. (2004) The role of land abandonment in landscape dynamics in the SPA "Encinares del rio Alberche y Cofio", Central Spain, 1984-1999. *Landscape and Urban Planning* 66: 217-232.
- Sanderson F.J., Donald P.F., Burfield I.J. (2005) Farmland birds in Europe: from policy change to population decline and back again. *Ecology and conservation of steppe-land birds* (ed. by G. Bota, M.B. Morales, S. Mañosa & J. Camprodon), pp. 211-236. Lynx Edicions & Centre Tecnològic Forestal de Catalunya, Barcelona.
- Saura S., Pascual-Hortal L. (2007) A new habitat availability index to integrate connectivity in landscape conservation planning: comparison with existing indices and application to a case study. *Landscape and Urban Planning* 83: 91-103.
- Saura S. (2008) *Evaluating forest landscape connectivity through Conefor Sensinode 2.2.*—In: 812 Laforteza, R. et al. (eds), *Patterns and Processes in Forest Landscapes: Multiple Use and 813 Sustainable Management*. Springer, pp. 403–422.
- Saura S., Torné J. (2009) Conefor Sensinode 2.2: a software package for quantifying the importance of habitat patches for landscape connectivity. *Environmental Modelling and Software* 24: 135-139.

- Saura S., Rubio L. (2010) A common currency for the different ways in which patches and links can contribute to habitat availability and connectivity in the landscape. *Ecography* 33: 523-537.
- Sirami C., Brotons L., Martin J.L. (2007) Vegetation and songbird response to land abandonment: from landscape to census plot. *Diversity and Distributions* 13: 42-52.
- Taylor P.D., Fahrig L., Henein K. and Merriam G. (1993) Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos* 3: 571-573.
- Thomas J.A., Bourn N.A.D., Clarke R.T., Stewart K.E. Simcox D.J., Pearman G.S., Curtis R., Goodger B. (2001) The quality and isolation of habitat patches both determine where butterflies persist in fragmented landscapes. *Proc. R. Soc. Lond. B* 268: 1791-1796.
- Thuiller W., Vayreda J., Pino J., Sabate S., Lavorel S., Gracia C. (2003) Large-scale environmental correlates of forest tree distributions in Catalonia (NE Spain). *Global Ecology and Biogeography* 12: 313-325.
- Trabaud L. (1993) Recovery following fire of woody plant communities in Alberes (western Pyrenees, France). *Vie et milieu* 43: 43-51.
- Ukmar E., Battisti C., Luiselli L., Bologna M.A. (2007) The effects of fire on communities, guilds and species of breeding birds in burnt and control pinewoods in central Italy. *Biodiversity and Conservation* 16: 3287-3300.
- Urban D., Keitt T. (2001) Landscape connectivity: A graph-theoretic perspective. *Ecology* 82: 1205-1218.
- Urban D.L., Minor E.S., Treml E.A., Schick R.S. (2009) Graph models of habitat mosaics. *Ecology Letters* 12: 260-273.
- Vallecillo S., Brotons L., Thuiller W. (2009) Dangers of predicting bird species distributions in response to land-cover changes. *Ecological Applications* 19: 538-549.
- Vázquez A., Moreno J.M. (2001) Spatial distribution of forest fires in Sierra de Gredos (Central Spain). *Forest ecology and management* 147: 55-65.
- Vepsäläinen V., Pakkala T., Piha M., Tiainen J. (2005) Population crash of the ortolan bunting *Emberiza hortulana* in agricultural landscapes of southern Finland. *Annales Zoologici Fennici* 42: 91-107.
- Visconti P., Elkin C. (2009) Using connectivity metrics in conservation planning – when does habitat quality matter? *Diversity and Distributions* 15: 602-612.

Referencias bibliográficas

- Wiens J.A. (2001) The landscape context of dispersal. *Dispersal* (ed. by J. Clobert, E. Danchin, A.A. Dhondt & J.D. Nichols), pp. 96-109. Oxford Univ. Press.
- Wilson C.W., Masters R.E., Buehner G.A. (1995) Breeding bird response to pine-grassland community restoration for Red-cockaded woodpeckers. *Journal of wildlife management* 59: 56-67.

8. PUBLICACIONES

Zozaya E.L., Brotons L., Vallecillo S. (aceptado) Bird community responses to vegetation heterogeneity following non-direct regeneration of Mediterranean forests after fire. *Ardea*.

Zozaya E.L., Brotons L., Herrando S., Pons P., Rost J., Clavero M. (aceptado) Monitoring spatial and temporal dynamics of bird communities in Mediterranean landscapes affected by large wildfires. *Ardeola*.

Zozaya E.L., Brotons L., Saura S., Pons P., Herrando S. (enviado) Functional connectivity determines the post-fire colonisation of an open-habitat bird species. *Journal of Avian Biology*.

Zozaya E.L., Brotons L., Saura S. (manuscrito) Recent fire history determines species distribution dynamics in landscapes dominated by land abandonment.

Zozaya E.L., Brotons L. (manuscrito). Influence of habitat quality, patch size and connectivity on colonisation of open-habitat bird species after fire.

*La ignorancia genera confianza más frecuentemente que el conocimiento,
son aquellos que saben poco, y no esos que saben más,
quienes tan positivamente afirman que este
o aquel problema nunca será resuelto por la ciencia*
Charles Darwin

