



J. Pérez-Tris*, R. Carbonell, I. de la Hera, A. Ramírez, J.L. Tellería

Departamento de Zoología y Antropología Física. Universidad Complutense de Madrid. José Antonio Novais 2, 28040 Madrid.

*Correo electrónico: jperez@bio.ucm.es

10 Conservación de poblaciones singulares ante el cambio climático: el caso de las currucas capirotadas ibéricas

Resultados clave

- La conservación de la diversidad requiere la preservación de los elementos singulares del acervo genético de las especies.
- Utilizando las currucas capirotadas *Sylvia atricapilla* ibéricas como ejemplo, exponemos las diferencias morfológicas, genéticas y comportamentales entre las poblaciones sedentarias del sur ibérico y las poblaciones migradoras del centro y norte de la península.
- Los modelos de distribución futura de las especies no suelen tener en cuenta las diferencias inter-poblaciones, por lo que pueden infravalorar la importancia del hábitat de poblaciones que, a pesar de ser pequeñas y muy localizadas, atesoran gran parte de la diversidad genética de las especies.

Contexto

Durante las últimas décadas asistimos a importantes cambios en la distribución y abundancia de multitud de especies mediterráneas. Mientras algunas especies típicamente africanas se expanden hacia el norte, favorecidas por la creciente aridificación de los ambientes mediterráneos, otras encuentran dificultades para su mantenimiento en esas áreas, o previsiblemente las encontrarán en un futuro no muy lejano, debido a problemas relacionados con el incremento de la aridez en bosques cuyas comunidades de aves incluyen una alta representación de especies adaptadas a ambientes frescos y húmedos (Santos & Tellería 1995, Araújo et al. 2011). Los Modelos de Distribución de Especies (MDE), apoyados en sus preferencias de hábitat actuales y en las previsiones de cambio climático bajo diferentes escenarios de desarrollo socioeconómico, anticipan cambios mucho

mayores a lo largo del siglo XXI (Huntley et al. 2008). Concretamente, para muchas especies mediterráneas se espera un desplazamiento hacia el Norte de su óptimo ecológico (el tipo de hábitat donde la especie encuentra condiciones ideales para su establecimiento; Araújo et al. 2011). Las implicaciones demográficas de estos cambios son difíciles de predecir con detalle, y previsiblemente dependerán de la capacidad de adaptación de cada especie a los cambios ambientales que los datos auguran (Møller et al. 2008).

El fundamento conceptual de los MDE es la llamada hipótesis del nicho (Brown 1995, Elith & Leathwick 2009). Si dejamos a un lado los condicionantes históricos de la distribución de las especies (las restricciones sobre sus posibilidades de dispersión o colonización que explican, por ejemplo, que la mayoría de los taxones muestren más especies endémicas que cosmopolitas), esperamos encontrar una especie allí donde las condiciones bióticas y abióticas permitan su mantenimiento (Lomolino et al. 2010). Sin embargo, la calidad del hábitat no es homogénea a lo largo de la distribución de ninguna especie: algunas áreas son óptimas, favoreciendo el sostenimiento de sus poblaciones, pero otras son de peor calidad. En un contexto geográfico explícito, estas variaciones configuran la estructura de las áreas de distribución de las especies: los cambios ambientales relacionados con la latitud, la altitud o la continentalidad producen gradientes de calidad de hábitat progresivamente decreciente desde el interior de la distribución de la especie (donde ésta típicamente encuentra su óptimo ecológico) hacia la periferia. Cuando el deterioro de la calidad del hábitat es tan acentuado que la persistencia de la especie deja de ser posible, ésta empieza a ser incapaz de sostener sus poblaciones sin ayuda de la inmigración, alcanzando finalmente el borde de su distribución (Kirkpatrick & Barton 1997).

Si identificamos las variables que mejor explican la calidad del hábitat y sus variaciones a lo largo de la distribución de una especie, podremos diferenciar áreas óptimas y subóptimas, y predecir dónde encontraremos las poblaciones más boyantes de acuerdo con la distribución esperada de los hábitats más favorables asumiendo diferentes escenarios de cambio climático (Elith & Leathwick 2009, véase una aplicación práctica en Araújo et al. 2011). Sin embargo, este planteamiento pasa por alto un hecho importante: la heterogeneidad de las poblaciones. Las especies no conforman entidades invariables a lo largo de sus áreas de distribución, sino que muestran singularidades locales relacionadas con vicisitudes históricas (cambios demográficos, aislamiento, etc.) y con la adaptación a diferentes tipos de ambiente. A pesar de que la heterogeneidad poblacional es un fenómeno relevante desde los puntos de vista ecológico, evolutivo y conservacionista (Crandall et al. 2000), rara vez se la considera al hacer predicciones sobre la distribución futura de las especies como consecuencia del cambio climático (Araújo & Guisan 2006, Peterson 2006).

Desde una perspectiva conservacionista, la heterogeneidad poblacional es importante por dos motivos. En primer lugar, porque la conservación de la biodiversidad en toda su integridad no puede lograrse si no se preservan las entidades que, sumando singularidades, conforman la diversidad de las especies (Moritz 1994). Y en segundo lugar, porque la existencia de variantes locales constituye uno de los principales reservorios de variabilidad genética de las especies, de cuyo mantenimiento puede depender su viabilidad a largo plazo en un mundo sujeto a cambios ambientales (Crandall et al. 2000). Sin embargo, la existencia de poblaciones singulares, adaptadas a condiciones locales diferentes de las del centro de la distribución de las especies, supone un importante reto a la hora de modelizar la distribución futura de las especies en un escenario de cambio climático, ya que exige el desarrollo de modelos específicos que tengan en cuenta las preferencias de hábitat particulares de cada población (Araújo & Guisan 2006, Peterson 2006).

Un ejemplo de poblaciones singulares de especies ampliamente distribuidas lo encontramos en las aves forestales europeas cuando se presentan en ambientes mediterráneos. Estas especies muestran distribuciones más fragmentadas y menor abundancia local a medida que se adentran en el gradiente de aridez ambiental creciente del Mediterráneo (Tellería & Santos 1993, Santos & Tellería 1995, Ramírez & Tellería 2003). Sin embargo, su abundancia vuelve a repuntar en lugares donde las condiciones ambientales favorecen el desarrollo de bosques húmedos. En la península ibérica, la curruca capirotada (*Sylvia atricapilla*) es un ejemplo paradigmático de este patrón, con una distribución amplia en el norte, poblaciones escasas y fragmentadas en la meseta sur, y repunte de la abundancia en las sierras del extremo meridional peninsular, en el área del estrecho de Gibraltar (Carbonell 2003).

En este trabajo describimos una línea de investigación que nos ha permitido ilustrar la singularidad de las poblaciones sedentarias de curruca capirotada del área del estrecho de Gibraltar, en un contexto geográfico dominado por la distribución actual de las curruca migradoras por toda Europa. Es importante destacar que la mayor parte de las poblaciones de curruca europeas

son descendientes de las que colonizaron el continente mediante su expansión postglacial desde refugios mediterráneos (Pérez-Tris et al. 2004), un escenario que puede tener importantes implicaciones en relación con la conservación de esta especie -y de otras con distribución similar- en un contexto de cambio climático. Sobre la base de este ejemplo, argumentaremos acerca de las posibles limitaciones de la aplicación de los MDE como herramientas de conservación a largo plazo de las especies subdivididas en poblaciones evolutiva y ecológicamente singulares, e intentaremos anticipar algunas soluciones a dichos problemas. Concretamente, un muestreo aleatorio de localidades ocupadas actualmente por la especie (recomendable para el desarrollo de modelos de distribución; Araújo & Guisan 2006, Peterson 2006) dejaría infrarrepresentadas esas poblaciones singulares, de distribución limitada pero con enorme protagonismo en la historia de cambios de distribución de la especie en el pasado, y por ello importantes para la preservación del acervo genético de la especie en un futuro transformado por el cambio climático.

■ Resultados y discusión

La curruca capirotada es una especie típicamente eurosiberiana, cuya distribución actual es la consecuencia de la expansión postglacial hacia el norte de las poblaciones que resistieron refugiadas en enclaves mediterráneos durante los periodos más fríos del Pleistoceno (Pérez-Tris et al. 2004). Durante este proceso, las poblaciones norteñas adquirieron su comportamiento migratorio actual, una estrategia eficiente de explotación de ambientes altamente productivos en época de cría pero inhabitables en invierno (Pérez-Tris & Tellería 2002a). Las poblaciones migradoras de curruca capirotada ocupan hoy prácticamente toda Europa continental (y secundariamente han colonizado los archipiélagos de la Macaronesia, donde sus descendientes son sedentarios; Pérez-Tris et al. 2004), mientras que las sedentarias habitan las escasas áreas forestales del Mediterráneo más meridional, donde la especie alcanza el borde de su distribución. Estas poblaciones marginales, presentes en localidades atípicas de la distribución actual de la especie, muestran evidencias de singularidad. Por ello, su existencia plantea un reto a la hora de modelizar la calidad del hábitat y su posible cambio futuro para el conjunto de la especie.

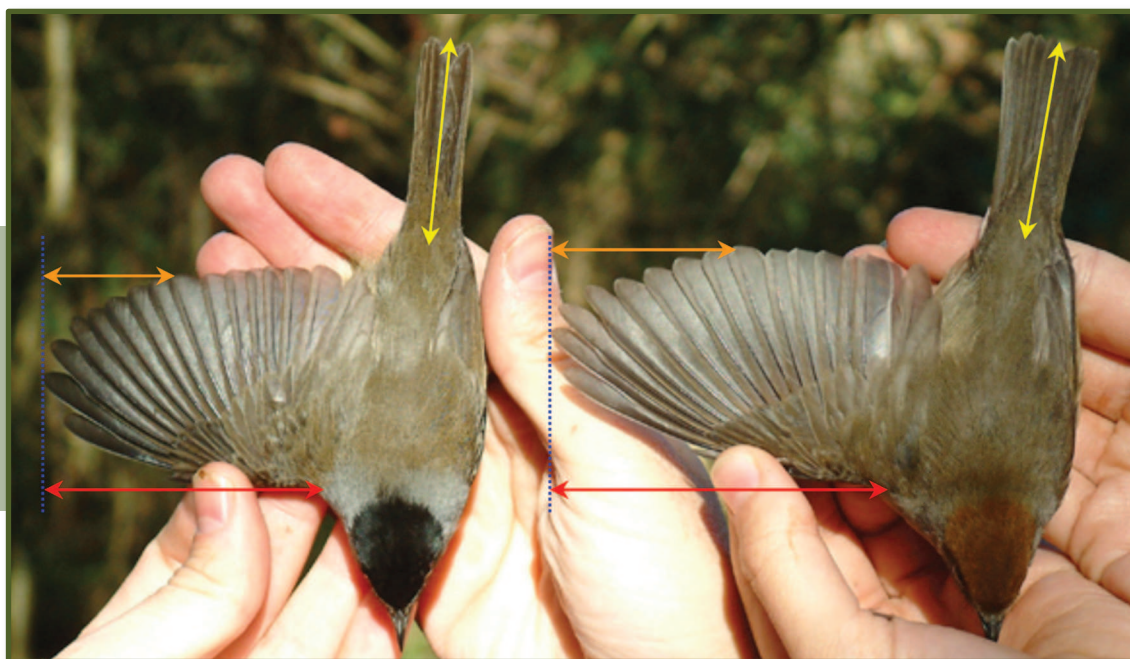
La historia evolutiva de las curruca europeas ha producido marcadas diferencias biológicas en un tiempo muy corto. Nuestro análisis de la filogeografía a base de marcadores neutrales (secuencias de DNA mitocondrial) de esta especie muestra que menos del 4% de su variación genética se debe a diferencias entre poblaciones. Esa pequeña diferencia es atribuible a la divergencia, posiblemente en refugios pleistocénicos diferentes, de los ancestros de las poblaciones occidentales y orientales europeas, separadas por una divisoria migratoria (Pérez-Tris et al. 2004). En el lado occidental de esa divisoria, las curruca forman una unidad genética prácticamente homogénea, con poblaciones migradoras en el norte y sedentarias en el sur y en las islas oceánicas (Canarias y Madeira). La única excepción identificable la constituyen las poblaciones del Campo de Gibraltar, que, con su mayor diversidad haplotípica y sus signos de diferenciación genética de otras poblaciones, surgen como un elemento singular, candidato a representar a los descendientes de

las poblaciones que persistieron refugiadas durante la última glaciación en la misma zona (en unos bosques que, después de todo, han cambiado poco durante la segunda mitad del Pleistoceno; Mai 1989).

Como apoyo de la diferenciación ecológica -y no sólo histórica- de las poblaciones gaditanas de curruca capirotada, el mantenimiento de su diferenciación conductual habla por sí solo: son sedentarias. Sin embargo, el comportamiento migratorio puede cambiar muy rápidamente en la curruca capirotada (Pulido & Berthold 2010), por lo que para comprender el alcance de su diferenciación es necesario atender a otros rasgos. Nuestra investigación de las consecuencias ecológicas y evolutivas de la diversidad de comportamientos

migratorios en esta especie ha permitido comprobar que dicha variación, a pesar de su origen histórico reciente (Pérez-Tris et al. 2004), lleva asociado un cambio de la morfología de las aves compatible con un proceso de selección disruptiva a favor de rasgos que reducen los costes del vuelo sostenido (alas largas y apuntadas y menor tamaño corporal en poblaciones migradoras) o que favorecen la maniobrabilidad (alas cortas y redondeadas) y la defensa del territorio durante todo el año (tamaño corporal grande) en las sedentarias (Tellería & Carbonell 1999, Pérez-Tris & Tellería 2001; ver Figura 1). Existen evidencias de que estos rasgos podrían haber favorecido la persistencia de las poblaciones sedentarias a pesar de su competencia invernal con las numerosas curruccas migradoras que ocupan sus hábitats cada año, y que

■ **Figura 1**



▲ **Figura 1.** La singularidad de las poblaciones sedentarias de curruca capirotada del área del estrecho de Gibraltar se pone de manifiesto por su diferenciación morfológica con las migradoras que pasan el invierno en sus territorios de cría. La fotografía, tomada en el Parque Natural de Los Alcornocales en enero de 2005, muestra un individuo sedentario (el macho de la izquierda) y uno migrador (la hembra de la derecha). Se indican los rasgos del aparato volador que mejor indican las diferencias morfológicas: longitud del ala (rojo), apuntamiento del ala (naranja) y longitud de la cola (amarillo).

Fuente: Roberto Carbonell.

consumen los mismos recursos (Pérez-Tris & Tellería 2002b, Tellería & Pérez-Tris 2003, Tellería et al. 2008, 2012, 2013a).

Además de mostrar diferencias morfológicas, las poblaciones migradoras y sedentarias ocupan diferentes posiciones en el gradiente rápido-lento de estrategias vitales (Flatt & Heyland 2012). A escala peninsular, el análisis de la variación de su tamaño de puesta y de su longevidad indica que las poblaciones migradoras dedican una mayor inversión a cada intento de reproducción pero tienen menor esperanza de vida; en otras palabras, tienen una estrategia vital más rápida (Pérez-Tris & Tellería 2002a). Por otra parte, el ciclo vital de las curruccas migradoras se ve sometido a importantes restricciones temporales, que condicionan otros aspectos de su biología. Por ejemplo, estas aves deben acomodar su periodo de muda entre la reproducción y la migración, lo cual les resta tiempo para el reemplazo del plumaje. Como consecuencia, su muda es más rápida, y la mayor velocidad de crecimiento de sus plumas lleva asociada,

como contrapartida, una reducción en la calidad de su plumaje (De la Hera et al. 2009).

A primera vista pudiera resultar sorprendente que las curruccas migradoras tengan plumas de peor calidad que las sedentarias, cuyas necesidades aerodinámicas son evidentemente menores. Concretamente, las plumas de la cola de las curruccas migradoras son más ligeras para su tamaño, poniendo en evidencia la incorporación de una menor cantidad de material por unidad de superficie, y ofrecen una menor resistencia a la torsión que las plumas de las sedentarias (De la Hera et al. 2010a,b). Encontramos sin embargo una interpretación plausible para este fenómeno si consideramos que las plumas no sólo sirven para volar, sino que cumplen otras funciones. Concretamente, los machos de curruca capirotada levantan y abren la cola en abanico frente a las hembras antes de la cópula (Cramp 1992), lo que podría servir para indicarles su calidad como posibles parejas. De hecho, existe una correlación negativa entre la carga de ectoparásitos y la calidad de las plumas de las curruccas,

que podría permitir a las hembras evaluar el estado de salud o la capacidad de resistencia inmunitaria de los machos atendiendo a su plumaje (Pérez-Tris et al. 2002). En este contexto, las currucas migradoras, al reducir el valor medio de la calidad de sus plumas debido a las restricciones temporales que afrontan durante su muda, podrían acabar invirtiendo menos en una señal poco útil, una posibilidad que se ve apoyada por el análisis de la variación del color de las plumas entre poblaciones: las currucas sedentarias tienen colas más oscuras que las migradoras, posiblemente debido a una menor melanización de las plumas de estas últimas (Bonet 2011). Un apoyo aún mayor para el papel de la señalización en la evolución del plumaje de la curruca capirotada se obtendría si las currucas migratorias fomentasen señales de calidad alternativas, que fuesen menos explotadas por las sedentarias. Y de hecho así ocurre: las currucas migradoras tienen un canto más elaborado que el de las sedentarias, y concretamente mejoran la fracción del canto supuestamente dirigida a la atracción de pareja (el gorjeo inicial), pero no la fracción final del canto (el silbido), que parece desempeñar su función en los conflictos entre los machos (Collins et al. 2009).

El complejo entramado de rasgos morfológicos y ecológicos que distingue a las currucas del sur ibérico de la mayoría de las poblaciones europeas representa su adaptación a un estilo de vida sedentario (Piersma et al. 2005), y va acompañado de su adaptación a la explotación de ambientes mediterráneos mucho menos productivos en primavera y verano que los típicos de una especie eminentemente eurosiberiana. Como consecuencia, mientras que las poblaciones migradoras sí muestran una peor condición física hacia el sur peninsular, a medida que se acercan al borde de su distribución en el Mediterráneo (Carbonell & Tellería 1998, 1999), las sedentarias se encuentran claramente en mejor condición (equivalente a la de poblaciones más norteñas) en sus áreas de cría ubicadas en el extremo sur peninsular (Carbonell et al. 2003). Este resultado, inesperado si se considera la ubicación de estas poblaciones en el borde de la distribución de la especie, cobra sentido si se tiene en cuenta que las currucas sedentarias, como entidad evolutiva singular, están en el centro de su distribución, y en lo que posiblemente ha sido su hábitat durante gran parte del Pleistoceno (de acuerdo con los registros paleoecológicos; Mai 1989). No obstante, cuando las currucas sedentarias ocupan hábitats marginales más secos que las sierras que conforman su hábitat principal, tales como las riberas de los ríos que se adentran en los llanos circundantes, también muestran un deterioro de su condición física, equivalente al experimentado por sus parientes migradoras en el centro peninsular (Carbonell et al. 2003).

En un escenario de calentamiento climático y desertización, que se prevé especialmente acentuado en el sur peninsular, es previsible que las poblaciones sedentarias de currucas se vean especialmente perjudicadas (Araújo et al. 2011), con las implicaciones en términos de pérdida de acervo genético de la especie que tendría el declive de un elemento histórica y ecológicamente singular. Es incierto, y por ello preocupante, que las poblaciones sedentarias puedan rastrear fácilmente el posible desplazamiento hacia el Norte de su óptimo ecológico (como ocurrió en el pasado durante su expansión postglacial), dado que los territorios norteños están ahora ocupados por currucas migradoras (Hewitt 1996). Aparte de la reducción de la eficacia

biológica de las aves en un entorno previsiblemente más seco (Carbonell et al. 2003), las poblaciones sedentarias pueden verse amenazadas también por la desaparición progresiva de los hábitats adecuados para la invernada de la especie fuera de las sierras, donde actualmente se concentra la mayoría de los efectivos migratorios invernantes en la región (Tellería & Pérez-Tris 2003, Tellería et al. 2005, 2008, 2012). Dicha alteración podría aumentar la densidad de migrantes en los bosques donde crían las currucas sedentarias, aumentando el impacto sobre éstas de la competencia invernal. Este proceso, posiblemente en marcha ya por la alteración de los hábitats mediante su puesta en cultivo y urbanización (especialmente cerca de la costa; Tellería et al. 2005), puede afectar a muchas otras especies forestales con distribución y diferenciación poblacional similares a las de la curruca capirotada (Tellería et al. 2001, Pérez-Tris et al. 2000a,b). La conservación de los matorrales que rodean las sierras donde crían las poblaciones aquí descritas está garantizada parcialmente por el Parque Natural de El Estrecho, pero la mayoría de estos hábitats se encuentran dispersos por las grandes fincas que rodean el Parque Natural de Los Alcornocales. La preservación de estos matorrales garantizará la existencia de hábitats de invernada capaces de acoger a las poblaciones migradoras de esta y de otras especies frugívoras (Tellería et al. 2005), una medida necesaria para garantizar la persistencia a largo plazo de algunas de nuestras poblaciones más singulares de aves. En cualquier caso, en un escenario de cambio climático, lo que hoy es hábitat óptimo puede dejar de serlo en el futuro. Por esa razón, es prioritario identificar mediante la aplicación de modelos las áreas susceptibles de albergar bosques y matorrales en el futuro, para protegerlas anticipándose a su posible deterioro irreversible, por efectos de la urbanización u otros usos del territorio. Esta visión dinámica de la red de espacios protegidos (Fordham et al. 2013) podría ayudar a preservar estas poblaciones singulares incluso si el cambio climático desemboca en el deterioro de la calidad de sus hábitats actuales.

■ Recomendaciones para la adaptación

La comprensión de los problemas actuales y los retos futuros en la conservación de las especies pasa por el desarrollo de modelos capaces de predecir tanto su distribución actual como la esperable en distintos escenarios de cambio climático. En el caso de la curruca capirotada, las poblaciones sedentarias plantean un problema, ya que ocupan hábitats singulares que quedarán mal representados en cualquier muestreo aleatorio de la distribución global de la especie, y que sin embargo acogen elementos importantes para su preservación a largo plazo. Para paliar este problema, es imprescindible conocer la distribución de estas y otras poblaciones singulares y los procesos ecológicos y evolutivos que las afectan. Esto pasa por emprender estudios de caracterización de poblaciones a gran escala, para lo cual puede ser de gran ayuda el establecimiento de una red de seguimiento morfológico de aves, aprovechando el esfuerzo de los anilladores (véase una propuesta en Tellería et al. 2013b). Una vez caracterizada la heterogeneidad poblacional de las especies, convendría hacer predicciones específicas acerca de la distribución de las distintas entidades singulares en diferentes escenarios de cambio climático. Evidentemente, además de anticipar el posible cambio de distribución de los hábitats más favorables para

estas poblaciones singulares, también es importante proteger su hábitat actual, manteniendo la integridad de los procesos ecológicos que allí se desarrollan (como las dinámicas de rastreo espacio-temporal de frutos por las aves invernantes en los bosques y matorrales del sur peninsular en el caso de la curruca capirotada), especialmente si su preservación se ve hipotecada por un desarrollo socioeconómico poco sensible a este tipo de problemas.

Material suplementario

El extremo meridional de la península ibérica alberga algunos de los ambientes más singulares del Mediterráneo occidental. El desarrollo norte-sur de las sierras de esa región, unido a la influencia del océano Atlántico y el mar Mediterráneo por la cercanía del estrecho de Gibraltar, promueven una elevada precipitación anual, lo que favorece el desarrollo de bosques frondosos y el establecimiento de elementos florísticos y faunísticos evolutivamente singulares (con frecuencia relictos) y funcionalmente equivalentes a los típicos de regiones más norteñas (Pérez-Latorre & Cabezedo 2006). En estos bosques, perfectamente representados en el Parque Natural de Los Alcornocales y su entorno (nuestra principal área de estudio en la región; ver Figura 2) es donde habitan las poblaciones sedentarias de curruca capirotada descritas en este trabajo.

Nuestros estudios de la singularidad ecológica y evolutiva de las poblaciones de aves forestales ibéricas han implicado dos aproximaciones complementarias. En primer lugar, hemos comparado las poblaciones sedentarias meridionales con otras migradoras, ubicadas en el norte (en Álava, una localidad representativa del óptimo ecológico de la especie a escala ibérica; Carbonell 2003, Tellería & Santos 1993) y en el centro peninsular (en Guadarrama y Madrid, representantes de hábitats forestales y marginales, respectivamente, en un entorno plenamente mediterráneo). Esta comparación, enfocada como un programa de seguimiento de poblaciones (Tellería et al. 2013b), nos ha permitido caracterizar la variación morfológica de varias especies de aves forestales: cómo cambia el tamaño y proporciones de los individuos, obtenidos a partir de diferentes dimensiones corporales (longitud de tarso, ala, cola y pico, y distancias entre las puntas de las plumas primarias como indicadores del apuntamiento del ala; Tellería & Carbonell 1999, Tellería et al. 2001).

Mediante la aproximación a escala peninsular, también hemos comprobado cómo varía la condición física de las poblaciones de aves ibéricas a medida que sus hábitats se deterioran hacia el borde de la distribución de la especie (Carbonell et al. 1998, 1999, Pérez-Tris et al. 2000a). En esta comparación, hemos prestado especial atención al estado físico de los juveniles, un indicador del éxito reproductivo potencial de la especie en cada localidad (Carbonell et al. 2003). Como principales medidas de condición física, hemos utilizado la asimetría del tarso, la tasa de crecimiento del plumaje (medida mediante la técnica de la ptilocronología, que se basa en la

Figura 2

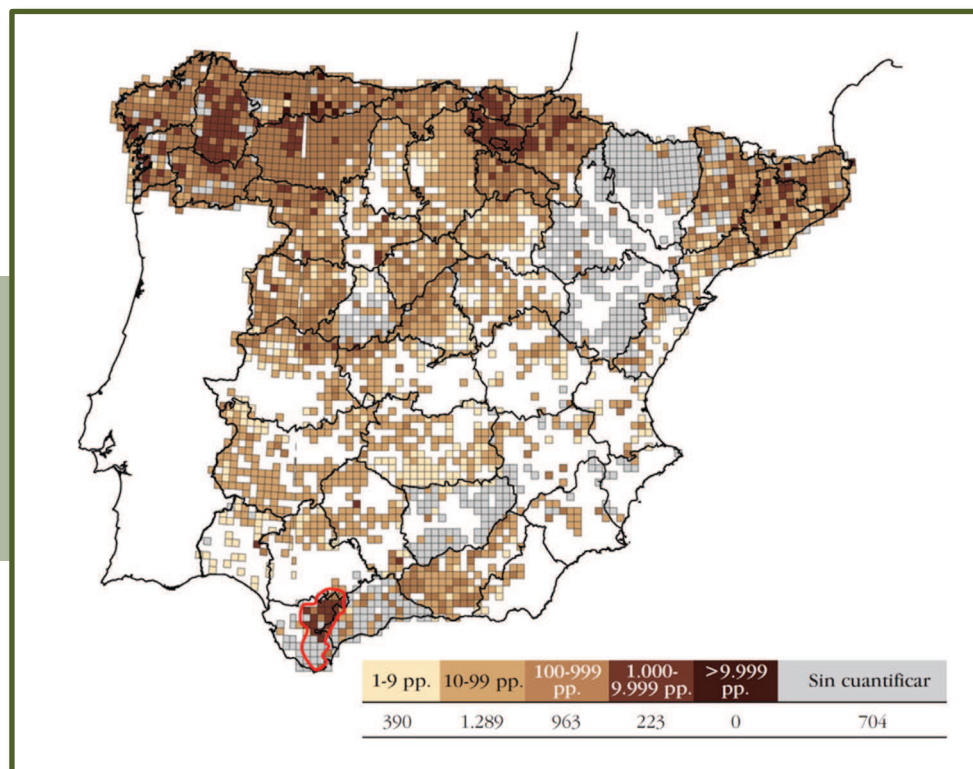


Figura 2. Distribución de la curruca capirotada en la península ibérica, con información de su abundancia en cada cuadrícula muestreada para el Atlas de las aves reproductoras de España 1997-2003. La línea roja, que enmarca el Parque Natural de Los Alcornocales y zonas aledañas, representa la distribución aproximada de las poblaciones sedentarias cuyas características singulares y problemas de conservación se discuten en este trabajo.

Fuente: Modificado de Carbonell (2003).

comparación entre individuos de la anchura de las barras de crecimiento de las plumas de la cola) y el residuo del peso sobre la talla corporal (tanto mayor cuanto mayor es la condición nutricional del individuo). Estas tres medidas reflejan los efectos sobre el fenotipo de las condiciones ambientales experimentadas por las aves en tres momentos diferentes de su desarrollo, respectivamente: durante su crecimiento en el nido (cuando les crecen los tarsos y se manifiesta la asimetría de ese carácter bilateral), en el momento de su emancipación (la cola les crece tras abandonar el nido, por lo que su ritmo de crecimiento refleja la capacidad de las aves de completar su fenotipo rápidamente), y en el momento de su captura (Pérez-Tris et al. 2000a). Dado que la sequía estival avanza a lo largo del periodo cubierto por estos índices de condición física, su análisis conjunto permite un examen detallado de los efectos del deterioro progresivo de la calidad del hábitat sobre una componente relevante de la eficacia biológica de los individuos a lo largo de gradientes ambientales especialmente influenciados por los cambios en la precipitación (Tellería & Santos 1993, Carbonell et al. 2003). Estos análisis de la variación morfológica y de la condición física a escala peninsular los hemos hecho con varias especies de aves forestales de distribución eminentemente eurosiberiana, con resultados similares a los descritos en el texto para la curruca capirotada (Pérez-Tris et al. 2000a, Tellería et al. 2001). Para el análisis de la variación en el canto de la curruca en relación con su comportamiento migratorio, comparamos las poblaciones migradoras de Álava y Guadarrama con las sedentarias del Campo de Gibraltar y Lisboa (Collins et al. 2009), estas últimas aparentemente descendientes de las que iniciaron la colonización de Europa occidental desde sus refugios pleistocénicos ibéricos (Pérez-Tris et al. 2004).

Nuestra segunda aproximación ha consistido en el análisis de las interacciones entre currucas migradoras y sedentarias durante su invernada en simpatria en el Campo de Gibraltar. Para ello, aprovechamos las diferencias morfológicas entre poblaciones ibéricas con diferente comportamiento migratorio para desarrollar funciones discriminantes con las que diferenciar a los individuos de cada tipo en su área de invernada común (Pérez-Tris et al. 1999, 2000b). Una evaluación posterior del método, con más datos e identificando el origen geográfico de las aves mediante análisis de isótopos, ha permitido comprobar que las funciones discriminantes clasifican correctamente a más del 97% de las currucas (De la Hera et al. 2007, 2012). Gracias a esta herramienta, hemos podido comprobar que las poblaciones sedentarias dependen casi exclusivamente del bosque para su mantenimiento durante todo el año, mientras que las poblaciones migradoras ocupan esos hábitats y los matorrales que les rodean casi en igual proporción (Pérez-Tris & Tellería 2002b). Aunque las currucas migradoras son muy hábiles rastreando los frutos que tanto ellas como las sedentarias consumen sin evidencia de preferencias particulares (Tellería & Pérez-Tris 2003, 2007, Tellería et al. 2008, 2013a), la mayor frecuencia de currucas migradoras adultas invernando en los bosques sugiere que éstas también prefieren este tipo de hábitat antes que los matorrales, permitiendo el establecimiento de interacciones ecológicas entre ambos tipos de poblaciones (reparto de microhábitats, explotación de recursos, intercambio de parásitos, etc.; Pérez-Tris & Tellería 2002b, Pérez-Tris & Bensch 2005, Fernández-González et al. 2013, Tellería et al. 2013a).

En un futuro inmediato, necesitamos mejorar nuestro conocimiento de la distribución de las poblaciones singulares de estas y otras especies, y de los procesos ecológicos y evolutivos que las afectan. Afortunadamente, disponemos ya de atlas de distribución a escala peninsular de las especies, que han permitido hacer predicciones acerca de los cambios de su distribución esperables en diferentes escenarios de cambio climático (Araújo et al. 2011). También se está avanzando mucho en este terreno mediante el diseño de estudios biogeográficos específicos (véase, por ejemplo, Tellería et al. 2012, Pérez-Rodríguez et al. 2013, 2014), que permitirán analizar los efectos potenciales del cambio climático no sólo sobre la distribución de las especies, sino también sobre los procesos que las afectan a escala macroecológica.

■ Referencias bibliográficas

- Araújo MB, Guilhaumon F, Neto DR, Pozo I, Calmaestra R (2011) *Impactos, vulnerabilidad y adaptación al cambio climático de la biodiversidad española. 2 Fauna de vertebrados*. Dirección General de Medio Natural y Política Forestal. Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino, Madrid
- Araújo MB, Guisan A (2006) Five (or so) challenges for species distribution modelling. *Journal of Biogeography* 33:1677-1688
- Bonet C (2011) *¿Por qué son tan brillantes las currucas capirotadas migratorias?* Trabajo Fin de Máster en Biología Evolutiva. Universidad Complutense de Madrid
- Brown JH (1995) *Macroecology*. University of Chicago Press, Chicago
- Carbonell R (2003) Curruca Capirotada (*Sylvia atricapilla*). En: Martí R, Del Moral JC, editores. *Atlas de las aves reproductoras de España 1997-2003*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza y Sociedad Española de Ornitología, Madrid. pp. 484-485
- Carbonell R, Pérez-Tris J, Tellería JL (2003) Effects of habitat heterogeneity and local adaptation on the body condition of a forest passerine at the edge of the range. *Biological Journal of the Linnean Society* 79:479-488
- Carbonell R, Tellería JL (1998) Increasing asymmetry of tarsus length in three populations of Blackcaps *Sylvia atricapilla* as related to proximity to range boundary. *Ibis* 140:331-333.
- Carbonell R, Tellería JL (1999) Feather traits and ptilochronology as indicators of stress in Iberian Blackcaps (*Sylvia atricapilla*). *Bird Study* 46:243-248
- Collins S, De Kort SR, Pérez-Tris J, Tellería JL (2009) Migration strategy and divergent sexual selection on bird song. *Proceedings of the Royal Society B* 276:585-590
- Cramp S (1992) *The Birds of the Western Palearctic. Vol. VI*. Oxford University Press, Oxford

- Crandall KA, Bininda-Emonds ORP, Mace GM, Wayne RK (2000) Considering evolutionary processes in conservation biology. *Trends in Ecology & Evolution* 15:290-295
- De la Hera I, Hedenström A, Pérez-Tris J, Tellería JL (2010a) Variation in the mechanical properties of flight feathers of the blackcap *Sylvia atricapilla* in relation to migration. *Journal of Avian Biology* 41:342-347
- De la Hera I, Pérez-Tris J, Tellería JL (2007) Testing the validity of discriminant function analyses based on bird morphology: the case of migratory and sedentary blackcaps (*Sylvia atricapilla*) wintering in southern Iberia. *Ardeola* 54:81-91
- De la Hera I, Pérez-Tris J, Tellería JL (2009) Migratory behaviour affects the trade-off between feather growth rate and feather quality in a passerine bird. *Biological Journal of the Linnean Society* 97:98-105
- De la Hera I, Pérez-Tris J, Tellería JL (2010b) Migratory behavior and differential resource allocation between wing and tail feathers in a passerine bird. *The Auk* 127:647-652
- De la Hera I, Pérez-Tris J, Tellería JL (2012) Habitat distribution of migratory and sedentary blackcaps *Sylvia atricapilla* wintering in southern Iberia: a morphological and biogeochemical approach. *Journal of Avian Biology* 43:333-340
- Elith J, Leathwick JR (2009) Species distribution models: Ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40:677-697
- Fernández-González S, De la Hera I, Pérez-Rodríguez A, Pérez-Tris J (2013) Divergent host phenotypes create opportunities and constraints on the distribution of two wing-dwelling feather mites. *Oikos* 122:1227-1237
- Flatt T, Heyland A (2012) *Mechanisms of life history evolution. The genetics and physiology of life history traits and trade-offs*. Oxford University Press, Oxford
- Fordham DA, Akçakaya R, Brook BW, Rodríguez A, Alves PC, Civantos E, Triviño M, Watts MJ, Araújo MB (2013) Adapted conservation measures are required to save the Iberian lynx in a changing climate. *Nature Climate Change* 3:899-903
- Hewitt GM (1996) Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society* 58:247-276
- Huntley B, Collingham YC, Willis SG, Green RE (2008) Potential impacts of climatic change on European breeding birds. *PLoS ONE* 3:e1439
- Kirkpatrick M, Barton NH (1997) Evolution of a species' range. *American Naturalist* 150:1-23
- Lomolino MV, Riddle BR, Whittaker RJ, Brown JH (2010) *Biogeography. 4th Edition*. Sinauer Associates, New York
- Mai HD (1989) Development and regional differentiation of the European vegetation during the Tertiary. *Plant Systematics and Evolution* 162:79-91
- Møller AP, Rubolini D, Lehikoinen E (2008) Populations of migratory bird species that did not show a phenological response to climate change are declining. *Proceedings of the National Academy of Science of the USA* 105:16195-16200
- Moritz C (1994) Defining evolutionarily significant units for conservation. *Trends in Ecology & Evolution* 9:373-375
- Pérez-Latorre AV, Cabezudo B (2006) Phenomorphology and eco-morphological characters of Rhododendron lauroid forests in the Western Mediterranean (Iberian Peninsula, Spain). *Plant Ecology* 187:227-247
- Pérez-Rodríguez A, De la Hera I, Fernández-González S, Pérez-Tris J (2014) Global warming will reshuffle the areas of high prevalence and richness of three genera of avian blood parasites. *Global Change Biology*, 20:2406-2416
- Pérez-Rodríguez A, Fernández-González S, De la Hera I, Pérez-Tris J (2013) Finding the appropriate variables to model the distribution of vector-borne parasites with different environmental preferences: climate is not enough. *Global Change Biology* 19:3245-3253
- Pérez-Tris J, Bensch S (2005) Dispersal increases local transmission of avian malarial parasites. *Ecology Letters* 8:838-845
- Pérez-Tris J, Bensch S, Carbonell R, Helbig AJ, Tellería JL (2004) Historical diversification of migration patterns in a passerine bird. *Evolution* 58:1819-1832
- Pérez-Tris J, Carbonell R, Tellería JL (1999) A method for differentiating between sedentary and migratory Blackcaps *Sylvia atricapilla* in wintering areas of Southern Iberia. *Bird Study* 46:299-304
- Pérez-Tris J, Carbonell R, Tellería JL (2000a) Abundance distribution, morphological variation, and juvenile condition of robins *Erithacus rubecula* (L.) in their Mediterranean range boundary. *Journal of Biogeography* 27:879-888
- Pérez-Tris J, Carbonell R, Tellería JL (2000b) Identificación e importancia poblacional de los Petirrojos locales *Erithacus rubecula* durante la invernada en el sur de España. *Ardeola* 47:9-18
- Pérez-Tris J, Carbonell R, Tellería JL (2002) Parasites and the blackcap's tail: implications for the evolution of feather ornaments. *Biological Journal of the Linnean Society* 76:481-492
- Pérez-Tris J, Tellería JL (2001) Age-related variation in wing morphology of migratory and sedentary blackcaps, *Sylvia atricapilla*. *Journal of Avian Biology* 32:207-213

- Pérez-Tris J, Tellería JL (2002a) Regional variation in seasonality affects migratory behaviour and life-history traits of two Mediterranean passerines. *Acta Oecologica* 23:13-21
- Pérez-Tris J, Tellería JL (2002b) Migratory and sedentary blackcaps in sympatric non-breeding grounds: implications for the evolution of avian migration. *Journal of Animal Ecology* 71:211-224
- Peterson AT (2006) Uses and requirements of ecological niche models and related distributional models. *Biodiversity Informatics* 3:59-72
- Piersma T, Pérez-Tris J, Mouritsen H, Bauchinger U, Bairlein F (2005) Is there a 'migratory syndrome' common to all migrant birds? *Annals of the New York Academy of Sciences* 1046:282-293
- Pulido F, Berthold P (2010) Current selection for lower migratory activity will drive the evolution of residency in a migratory bird population. *Proceedings of the National Academy of Science of the USA* 107:7341-7346
- Ramírez A, Tellería JL (2003) Efectos geográficos y ambientales sobre la distribución de las aves forestales ibéricas. *Graellsia* 59:219-231
- Santos T, Tellería JL (1995) Global environmental change and the future of Mediterranean forest avifauna. En: Moreno JM, Oechel WC, editors. *Global Change and Mediterranean Type Ecosystems*. Springer, New York. Pp. 457-470
- Tellería JL, Blázquez M, De la Hera I, Pérez-Tris J (2013a) Migratory and resident Blackcaps *Sylvia atricapilla* wintering in southern Spain show no resource partitioning. *Ibis* 151:750-761
- Tellería JL, Carbonell R (1999) Morphometric variation of five Iberian Blackcap (*Sylvia atricapilla*) populations. *Journal of Avian Biology* 30:63-71
- Tellería JL, De la Hera I, Pérez-Tris J (2013b) Morphological variation as a tool for monitoring bird populations: a review. *Ardeola* 60:191-224
- Tellería JL, Pérez-Tris J (2003) Seasonal distribution of a migratory bird: effects of local and regional resource tracking. *Journal of Biogeography* 30:1583-1591
- Tellería JL, Pérez-Tris J (2007) Habitat effects on resource tracking ability: do wintering blackcaps track fruit availability? *Ibis* 149:18-25
- Tellería JL, Pérez-Tris J, Carbonell R (2001) Seasonal changes in abundance and flight-related morphology reveal different migration patterns in Iberian forest passerines. *Ardeola* 48:27-46
- Tellería JL, Ramírez A, Pérez-Tris J (2005) Conservation of seed-dispersing migrant birds in Mediterranean habitats: shedding light on patterns to preserve processes. *Biological Conservation* 124:493-502
- Tellería JL, Ramírez A, Pérez-Tris J (2008) Fruit tracking between sites and years by birds in Mediterranean wintering grounds. *Ecography* 31:381-388
- Tellería JL, Santos T (1993) Distributional patterns of insectivorous passerines in the Iberian forests: does abundance decrease near the border? *Journal of Biogeography* 20:235-240
- Tellería JL, Santos T, Refoyo P, Muñoz J (2012) Use of ring recoveries to predict habitat suitability in small passerines. *Diversity and Distributions* 18:1130-1138