

Interacciones en el páramo: implicaciones para el mantenimiento de un ave amenazada

M. Reverter^{1,2,*}, J. Gómez-Catasús^{1,2}, A. Barrero^{1,2}, C. Pérez-Granados^{1,3}, D. Bustillo-de la Rosa^{1,2}, J. Traba^{1,2}

(1) Grupo de Ecología Terrestre, Departamento de Ecología, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Madrid, 28049, Madrid, España.

(2) Centro de Investigación en Biodiversidad y Cambio Global (CIBC-UAM), Universidad Autónoma de Madrid, 28049, Madrid, España.

(3) National Institute of Science and Technology in Wetlands (INAU). Computational Bioacoustics Research Unit (CO.BRA). Universidad Federal de Mato Grosso (UFMT), Cuiabá, Brasil.

* Autor de correspondencia: M. Reverter [margarita.reverter@uam.es]

> Recibido el 07 de mayo de 2019 - Aceptado el 19 de junio de 2019

Reverter, M., Gómez-Catasús, J., Barrero, A., Pérez-Granados, C., Bustillo-de la Rosa, D., Traba, J. 2019. Interacciones en el páramo: implicaciones para el mantenimiento de un ave amenazada. *Ecosistemas* 28(2): 69-77. Doi.: 10.7818/ECOS.1763

Las interacciones entre componentes del ecosistema y sus implicaciones sobre las aves han sido poco estudiadas, especialmente en zonas de páramo. En este estudio se evalúan las interacciones entre la estructura de la vegetación, la disponibilidad de artrópodos y el uso del espacio por la alondra ricotí (*Chersophilus dupontii*) en una de las áreas más importantes para la especie en la península ibérica. Para ello, entre las primaveras de 2015 y 2018, se llevaron a cabo censos de aves y muestreos de microhábitat en zonas adecuadas para la especie, que deben servir de referencia para tareas de restauración de hábitat. La intensidad de uso del espacio por parte de la especie se calculó mediante una función de densidad kernel, que define la probabilidad de encontrar un territorio a partir del patrón espacial de observaciones. La calidad del hábitat se determinó mediante el muestreo de la estructura de la vegetación y la disponibilidad de alimento. Las variables de estructura del hábitat se resumieron mediante análisis de componentes principales. Se ajustaron modelos lineales mixtos (MLM) para evaluar las relaciones entre variables. La cobertura de matorral se relacionó positiva y significativamente con la biomasa de artrópodos epigeos y con la biomasa del orden *Coleoptera*, y positiva pero marginalmente significativa con la biomasa de artrópodos hipogeos. La biomasa del orden *Araneae* se relacionó positiva y significativamente con el uso del espacio por la alondra ricotí, mientras que la biomasa de artrópodos epigeos y la biomasa del orden *Coleoptera* lo hizo de manera positiva pero marginalmente significativa. Este trabajo aporta nuevos resultados sobre las relaciones del hábitat y su calidad para la alondra ricotí en zonas de hábitat óptimo para la especie, y el papel fundamental de la disponibilidad de artrópodos para el mantenimiento de la alondra ricotí, que ha de ser tenido en cuenta a la hora de restaurar hábitat para la especie.

Palabras clave: alondra ricotí; artrópodos epigeos; cobertura de matorral; disponibilidad de alimento; uso del espacio

Reverter, M., Gómez-Catasús, J., Barrero, A., Pérez-Granados, C., Bustillo-de la Rosa, D., Traba, J. 2019. Interactions in shrub-steppes: implications for the maintenance of a threatened bird. *Ecosistemas* 28(2): 69-77. Doi.: 10.7818/ECOS.1763

The interactions between ecosystem components and their implications on birds have been poorly studied, especially in shrub-steppes. In this work, we evaluate the interactions between vegetation structure, arthropods availability and the use of space by the Dupont's lark (*Chersophilus dupontii*) in important areas for the species in the Iberian Peninsula. To that end, between 2015-2018 springs, bird censuses and microhabitat samples were carried out in suitable areas for the species, which should be taken as a reference for habitat restoration tasks. The intensity of space use by the species was calculated by a kernel density function, which defines the probability of finding a territory from the spatial pattern of observations. The habitat quality was determined by sampling vegetation structure and food availability. Habitat structure variables were summarized by principal component analysis. Linear mixed models (LMMs) were adjusted to evaluate the relationships between variables. Shrub cover was positively and significantly related to total epigeous biomass and *Coleoptera* biomass, and positive but marginally significant with hypogeous biomass (mainly arthropods larvae). The biomass of order *Araneae* was positively and significantly related to the use of space by Dupont's lark, while total epigeous biomass and *Coleoptera* biomass were positively but marginally related to the use of space by Dupont's lark. This work provides new results about habitat and its quality for Dupont's lark in optimal habitat for the species, and it highlights the fundamental role of arthropod availability for the maintenance of the species which has to be taken into account in carrying out restoration actions for the species.

Key words: Dupont's lark; epigeous arthropods; food availability; shrub cover; use of space

Introducción

Las interacciones entre taxones son parte de procesos complejos que operan a escalas ecológicas y evolutivas y que, en contextos geográficos y temporales adecuados, terminan definiendo la permanencia o extinción de las especies (Gutiérrez-Zamora 2008). Por tanto, definen los patrones taxonómicos y funcionales de las especies que coexisten en las comunidades actuales (Connell 1983). Así pues, el conocimiento y la conservación de un ecosis-

tema requiere conocer y mantener no sólo su estructura, sino también la interacción de sus distintos componentes, que se produce a diferentes escalas espaciales (Cepeda 2006).

Por ejemplo, las plantas constituyen el principal alimento y la base de las interacciones tróficas para un gran número de especies, desde los invertebrados a grandes vertebrados, pero a su vez configuran la estructura del paisaje (Bucher et al. 2019). Los invertebrados, a su vez, desempeñan un papel esencial en el mantenimiento de las cadenas tróficas de los ecosistemas, ya que son los

principales consumidores primarios y alimento potencial para los niveles tróficos superiores (Cepeda 2006). Por último, los grandes vertebrados, como las aves o los mamíferos, se sitúan a menudo en la cima de dichas cadenas. Cambios en la abundancia o la composición en cualquiera de estos niveles pueden provocar cascadas tróficas, de arriba a abajo o viceversa, que afecten tanto a la composición de invertebrados o plantas, como a la de los consumidores superiores (Estes et al. 1998; Mäntylä et al. 2011).

La selección de hábitat es un proceso multifactorial basado en patrones de selección por parte de las especies (Barrero et al. 2017), teniendo como resultado una serie de restricciones ecológicas para con los individuos que en él habitan (Delgado et al. 2013). Tradicionalmente, se ha prestado especial atención a la relación entre la presencia de una determinada especie y la estructura del hábitat (Cody 1985). La disponibilidad de alimento ha demostrado ser un factor clave en la selección del territorio en aves esteparias por parte de los machos reproductores (Traba et al. 2008), debido a que maximizan el éxito de apareamiento al defender recursos tróficos (Searcy 1979). Este proceso es especialmente clave en el grupo de las aves esteparias, dada su alta especificidad por un tipo de hábitat muy concreto (Suárez et al. 1997; Traba et al. 2007). Estudios previos han demostrado diferencias en el éxito reproductivo, supervivencia y establecimiento de territorios de dichas especies en función del tipo de hábitat y la abundancia de los recursos (Tarjuelo et al. 2017). Por tanto, las características bióticas y abióticas de un hábitat determinan la condición física que pueden alcanzar los individuos de una determinada especie o población (Fretwell 1969; Morris 2003).

Entre los factores que influyen de forma crítica en la selección de hábitat está la disponibilidad de alimento. En el caso concreto de las aves insectívoras, la abundancia y la distribución de los artrópodos, su alimento preferente, y la manera en que este se relaciona con la vegetación han sido ampliamente estudiadas. Se han encontrado relaciones positivas entre la riqueza de especies vegetales y la abundancia de artrópodos (Bucher et al. 2019), así como entre la cobertura vegetal y la abundancia de artrópodos (Bosco et al. 2019). Una flora diversa no solo ofrece más oportunidades de nichos ecológicos a los invertebrados, sino que también aumenta su abundancia general (Thomson y Hoffmann 2009; Caprio et al. 2015; Puig-Montserrat et al. 2017). Esto permite establecer relaciones indirectas entre la abundancia de aves insectívoras y la cobertura de la vegetación, aunque en gran medida estas relaciones estén medidas por la disponibilidad del alimento. Muchas especies de aves insectívoras muestran una preferencia por paisajes en mosaico, donde la vegetación del suelo y el suelo desnudo se alternan en una escala fina (microhábitat; Morales et al. 2008; Bosco et al. 2019). Esta preferencia es más probable debido a que la vegetación promueve el suministro de artrópodos, mientras que el suelo desnudo aumenta la accesibilidad a las presas (Morales et al. 2008; Schaub et al. 2010; Vickery y Arlettaz 2012).

Además de las interacciones bióticas, los usos del suelo se han propuesto también como factores que determinan la distribución de las especies a escala local (Tarjuelo et al. 2014). Los cambios en los usos del suelo en los últimos 30 años han producido importantes regresiones poblacionales de especies ligadas a tierras de cultivo en Europa (Hole et al. 2005) debido principalmente a la intensificación agraria, que produce una homogeneización del paisaje y una mayor utilización de maquinaria y agroquímicos, entre otras prácticas agrarias (Concepción y Díaz 2013). Dicha intensificación disminuye la abundancia y diversidad de la flora arvense y de artrópodos que sirven de alimento potencial para un gran número de aves esteparias insectívoras (Sans 2007). En particular, se han descrito descensos de la biomasa de artrópodos de hasta un 75% durante los últimos 30 años en Europa Central (Hallmann et al. 2017). En este sentido, gran parte de los efectos de la intensificación se producen sobre las características estructurales de la vegetación percibidas por el organismo (Morris 1987; Traba et al. 2010), pero también afectan a otros factores no visibles, como la disponibilidad de alimento. Este factor se ha utilizado comúnmente como un estimador de la calidad de hábitat (Morales et al. 2008), y

es de hecho un factor crítico que define la distribución y las dinámicas poblacionales de muchos vertebrados (Oro et al. 2004; Hohmann et al. 2006; Barr y Wolverton 2014; Perrig et al. 2014; Zengeya et al. 2014). Por tanto, es esperable que variaciones en la disponibilidad de alimento relacionadas con procesos de intensificación agrícola influyan en la utilización del espacio y la densidad poblacional de las aves vinculadas a medios agrarios.

Entre estas, la alondra ricotí *Chersophilus dupontii* es una de las especies que ha sufrido un declive poblacional más fuerte en los últimos años (Gómez-Catasús et al. 2018a). Su población europea se restringe a España, concentrada mayoritariamente en las parameras del Sistema Ibérico y la Depresión del Ebro, aunque también existen pequeñas poblaciones aisladas en el sur y noroeste peninsular (Suárez 2010). Entre las principales causas de su declive está la pérdida y deterioro de su hábitat (Pérez-Granados y López-Iborra 2014). La alondra ricotí es una especie muy estricta en cuanto a la selección de hábitat, ya que selecciona estepas arbustivas de matorral bajo (<40 cm) con pendientes menores al 10% (Garza et al. 2005; Seoane et al. 2006; Pérez-Granados et al. 2017). También se ha descrito que la especie puede utilizar cultivos de cereal, principalmente fuera del periodo reproductor (Suárez et al. 2006).

La especie se ha descrito como un ave principalmente insectívora (Cramp 1988) donde las arañas y los escarabajos coprófagos componen una parte esencial de la dieta de los pollos y adultos, respectivamente (Herranz et al. 1993; Talabante et al. 2015). Por lo tanto, la alteración del hábitat puede producir cambios en la red de interacciones, afectando tanto a la estructura del hábitat como a la abundancia de alimento, y en último lugar impactando en la presencia de esta especie amenazada. Sin embargo, Vögeli et al. (2010) no encontraron ninguna relación entre la disponibilidad de artrópodos y la presencia y la abundancia de la especie en un estudio realizado en el Valle del Ebro.

El objetivo de este trabajo es analizar la relación entre estructura de la vegetación y disponibilidad de alimento (biomasa de artrópodos), y el efecto de estos factores sobre el uso del espacio por la alondra ricotí en zonas de hábitat óptimo para la especie. La clarificación de estas relaciones es crítica a la hora de emprender tareas de restauración de hábitat como las que se están llevando a cabo en el contexto de diferentes proyectos dirigidos a la conservación de la especie (p.e. Proyecto LIFE Ricotí LIFE15-NAT/ES/ 000802). Este proyecto pretende recuperar alrededor de 300 ha de hábitat óptimo para la alondra ricotí mediante la retirada de plantaciones fracasadas de pinos, el aclareo de encinar y la siembra experimental de excrementos de ovino. Para establecer el nivel basal de las interacciones entre calidad de hábitat y presencia de alondra ricotí, se han evaluado los patrones de distribución de la especie en primavera, así como su relación con la biomasa de invertebrados y estructura de la vegetación durante el periodo reproductivo. Dadas las preferencias descritas de este passeriforme por comunidades vegetales dominadas por matorrales de porte bajo con gran cantidad de suelo desnudo, predcimos que este tipo de estructura de la vegetación será la que muestre una mayor abundancia de artrópodos, especialmente del orden *Araneae* y del orden *Coleoptera*, alimento preferente de la alondra ricotí (Herranz et al. 1993; Talabante et al. 2015), y de otras aves passeriformes (Bosco et al. 2019).

Material y métodos

Áreas de estudio

El trabajo se llevó a cabo entre los años 2015 y 2018 en 19 localidades situadas dentro del área de distribución de la alondra ricotí en España. Estas localidades (Tabla 1) se encuentran separadas al menos 1 km entre sí, y se distribuyeron entre la ZEC Hoz del Río Gritos y Páramos de Las Valeras (Cuenca, 39° 48' 24" N, 2° 10' 21" O), la ZEPA Altos de Barahona (Soria, 41° 20' 32" N, 2° 42' 46" O), la ZEPA Páramos de Layna (Soria, 41° 05' 46" N, 2° 19' 36" O) y la región de la "Tierra de Medinaceli" (Soria, 39° 48' 24" N, 2° 10' 21" O).

Esta última zona se encuentra entre las ZEPAS Altos de Barahona y Páramos de Layna por lo que es una zona clave para garantizar la conectividad de estas dos ZEPAs que albergan en torno al 13% de la población europea de alondra ricotí (Garza et al. 2010).

Todas las localidades corresponden a un típico paisaje de páramo (1150 m s.n.m.), con relieve llano y presencia mayoritaria de estepa de matorral dominada por *Genista pumila*, *G. scorpius*, *Thymus* spp. y *Linum suffruticosum*. Además, hay presencia intercalada de cultivos de cereal, así como áreas roturadas y plantaciones recientes de coníferas que disminuyen el hábitat óptimo para la alondra ricotí y aumentan la fragmentación a diferentes escalas, con consecuencias negativas para el hábitat de páramo y para las especies que en él habitan (Garza y Traba 2016). El éxodo rural ha provocado un abandono paulatino de las prácticas ganaderas tradicionales (Pérez-Granados et al. 2018). Todo ello junto a la aplicación sesgada de la PAC (Navarro y López Bao 2018), podría haber afectado gravemente a la calidad de estos hábitats, afectado ahora por la densificación del matorral, la recuperación del arbolado y la disminución de la abundancia de artrópodos, especialmente de aquellos vinculados al ganado (Garza y Traba 2016). La alondra ricotí es una de las especies más afectadas por la pérdida directa de hábitat y por la disminución de la calidad de este, cuya dependencia de hábitats esteparios abiertos y con presencia de ganado parece ser muy estricta (Íñigo et al. 2008).

Estructura de la vegetación y disponibilidad de alimento

Todos los muestreos se llevaron a cabo durante el mes de junio. En total, se seleccionaron 223 estaciones de muestreo (Tabla 1) atendiendo a varios factores: (1) la presencia de hábitat aparentemente adecuado para la especie (matorral con pendiente < 10%; Garza et al. 2005), (2) una distancia mínima de 300 metros entre estaciones de muestreo, que responde a la necesidad de alejar las estaciones en función del área de campeo media registrada para la especie (7 ha, Garza et al. 2005); y (3) la ausencia de parques eólicos en las poblaciones, para aislar el efecto de estas infraestructuras en las tendencias poblacionales (Gómez-Catasús et al. 2018b). Cada estación de muestreo consta de tres puntos, separados 5 m cada uno, donde se tomaron variables descriptoras de la calidad del hábitat a escala de microhábitat: estructura horizontal y vertical de la vegetación, y disponibilidad de alimento (artrópodos epigeos, hipogeos y coprófagos).

En cada punto de muestreo, se midió un conjunto de variables de microhábitat relacionadas con la complejidad vertical y horizontal

de la vegetación en cuadrados de 1x1 m (ver Morales et al. 2008 para un diseño similar). Para determinar la estructura horizontal de la vegetación dentro de cada cuadrado se estimó visualmente la cobertura de: vegetación total, arbustos, herbáceas, detritus, roca, musgo, líquen y cubierta de suelo desnudo. La complejidad vertical de la vegetación se estimó contando el número de contactos de plantas a diferentes alturas (por debajo de 5 cm, entre 5-10 cm, entre 10-30 cm y por encima de 30 cm), y la altura modal máxima de la planta.

Para la biomasa de artrópodos epigeos, en cada estación de muestreo se colocaron tres trampas de caída o *pit-fall* junto a los cuadrados de 1x1 m. Las trampas consistieron en vasos de plástico transparentes (220 ml; 70 mm de diámetro, 100 mm de profundidad), con orificios en la parte superior para facilitar el drenaje en caso de lluvia intensa. Los vasos estaban protegidos por un cilindro de PVC para evitar el colapso de la trampa. Las trampas se rellenaron con etilenglicol diluido en agua al 40% y una gota de jabón líquido para reducir la tensión superficial (Topping y Luff 1995; Schmidt et al. 2006), y permanecieron activas durante siete días. Tras ese tiempo, todos los artrópodos recogidos en las tres trampas de cada estación se almacenaron en un único bote con etanol al 70%. Adicionalmente, en el momento de recoger las trampas usamos mangas entomológicas a lo largo de la distancia entre trampas *pitfall* (banda de 10x2 m) para muestrear artrópodos voladores y otras especies para las cuales las trampas de caída no son un método de muestreo adecuado (Traba et al. 2007). Los artrópodos voladores fueron muestreados entre las 10:00 y las 12:00 a.m. cuando la mayoría de los insectos voladores diurnos están activos. Este sistema combinado ha demostrado ser eficaz para capturar un amplio espectro de artrópodos epigeos y voladores (Traba et al. 2007). Los artrópodos voladores recolectados se añadieron a las muestras de cada estación.

Para determinar la biomasa de artrópodos hipogeos se tomaron muestras de suelo de 20x20 cm y 2 cm de profundidad junto a cada trampa de caída. Las muestras se almacenaron en bolsas de plástico y se tamizaron en menos de 48 horas desde su recolección, para evitar la degradación orgánica. Las muestras encontradas fueron congeladas y conservadas para su posterior identificación en el laboratorio. También se identificaron oligoquetos, ya que algunos estudios destacan su importancia en la dieta de aves esteparias (Buchanan et al. 2006).

Por último, se muestreó la biomasa de artrópodos coprófagos, que se ha descrito como un grupo significativo en la dieta de la alondra ricotí (Talabante et al. 2015) y como un factor clave en invierno

Tabla 1. Localidades de estudio y años muestreados. Se muestra la ubicación, la densidad de machos en el último año de censo, así como el último año de censo para cada caso. Las densidades marcadas con asterisco (*) fueron obtenidas de Garza et al. 2018.

Table 1. Study locations and years sampled. It shows the location, density of males in the last year censuses, as well as the last year census for each case. Densities pointed with a star (*) were obtained from Garza et al. 2018

| Localidad | Año muestreado | Ubicación | Densidad (machos/10 ha) | Último año censado |
|------------------------------|-------------------|---|-------------------------|--------------------|
| Blocona | 2015 | Tierra de Medinaceli | 1.77* | 2017 |
| Valdecenteno | 2015 | Tierra de Medinaceli | 0* | 2017 |
| Torralba | 2015 | Tierra de Medinaceli | 0.17* | 2017 |
| Miño-Yelo | 2015 | Tierra de Medinaceli | 0* | 2017 |
| Medinaceli | 2015 | Tierra de Medinaceli | 0.23* | 2017 |
| Fuencaliente | 2015 | Tierra de Medinaceli | 0* | 2017 |
| Benamira | 2015 | Tierra de Medinaceli | 0* | 2017 |
| Ambrona | 2015, 2016 y 2017 | Tierra de Medinaceli | 2.05* | 2017 |
| Alcubilla de las Peñas | 2017-2018 | ZEPA Altos de Barahona | 0.35 | 2018 |
| Barcones (3 localidades) | 2017-2018 | ZEPA Altos de Barahona | 0.57 | 2017 |
| Romanillos | 2017-2018 | ZEPA Altos de Barahona | 0 | 2017 |
| Layna | 2017-2018 | ZEPA Páramos de Layna | 0.83 | 2017 |
| Mezquetillas (2 localidades) | 2017-2018 | ZEPA Altos de Barahona | 1.02 | 2017 |
| Rello | 2017 | ZEPA Altos de Barahona | 1.35 | 2017 |
| Retortillo | 2018 | ZEPA Altos de Barahona | 1.10 | 2017 |
| Valeras | 2018 | ZEC Hoz del río Gritos y Páramos de las Valeras | 0.82 | 2018 |

para el establecimiento de los territorios de machos reproductores (datos sin publicar). En este caso, se colocó una única trampa por estación de muestreo cebada con 200 gramos de estiércol fresco de oveja. Las trampas se rellenaron con etilenglicol al 40% y una gota de jabón líquido y permanecieron activas durante 24 horas, cuando se recolectaron los coprófagos en botes de plástico con etanol al 70%. Para los análisis posteriores, se han considerado como artrópodos coprófagos los siguientes taxones: familia *Scarabaeidae* orden *Coleoptera* (*Gymnopleurus* sp., *Onthophagus* sp. y *Scarabeus* sp.), y suborden *Brachycera* orden *Diptera* (Coffey 1966).

Los artrópodos epigeos, hipogeos y coprófagos se identificaron en el laboratorio con la ayuda de claves entomológicas, tomando como Unidad Taxonómica Operacional (OTU) el nivel de Orden para la mayoría de los taxones, excepto el orden de los Coleópteros que se identificaron a nivel de familia o especie. Se midió la longitud corporal de los especímenes, excluyendo patas, antenas y otros apéndices, para estimar la biomasa de cada grupo de artrópodos, aplicando para ello las ecuaciones específicas de Hódar (1996). Para los oligoquetos, aplicamos la ecuación de biomasa propuesta por Collins (1992). Los valores medios por estación se utilizaron para los análisis estadísticos, excepto en el caso de la biomasa de coprófagos, ya que solo se ubicó un punto de muestreo por estación.

Censos de aves

En este estudio se siguió la metodología de censo recomendada para la especie (Suárez 2010; Pérez-Granados y López-Iborra 2017). Para determinar la abundancia de alondra ricotí se realizaron censos en los meses de abril, mayo y junio de cada año mediante transectos lineales con ancho de banda de 500 m que atravesaron zonas de hábitat de uso potencial de la especie. Cada transecto se repitió variando el punto de partida entre censos sucesivos, con el objetivo de registrar la máxima actividad de canto en la especie a lo largo de los censos. Con las observaciones registradas en los tres meses se ubicaron los territorios de los machos reproductores utilizando el método de mapeado de territorios (Pérez-Granados y López-Iborra 2017).

Análisis estadísticos

Todas las variables fueron z-estandarizadas (media = 0, desviación estándar = 1). Las variables de vegetación se resumieron mediante análisis de componentes principales (ACP), evitando así problemas de colinealidad y permitiendo su interpretación en forma de gradientes ecológicos (ver Pérez-Granados et al. 2013, 2018 para un enfoque similar con la misma especie). Se realizaron sendos ACP para las variables de estructura horizontal y vertical de la vegetación, utilizando una matriz de covarianza para las primeras y una de correlación para las segundas. En cada ACP se retuvieron los componentes con eigenvalor mayor de 1. Los coeficientes de cada eje derivado de los ACP se utilizaron como variables explicativas de la estructura del hábitat en los análisis posteriores.

La intensidad de uso del espacio de la alondra ricotí se estimó mediante el cálculo de una función de densidad kernel (FDK) sobre el patrón de puntos generado por los territorios de machos reproductores en el conjunto del área de estudio, para cada año por separado. Se utilizó un estimador kernel de tipo gaussiano, aplicando un factor de suavizado de 750 y un tamaño de celda de 50x50m. Este estimador se calculó mediante la función *Kernel Density Estimation* de SAGA, en QGIS 2.18 (QGIS Development Team 2017). A cada punto de muestreo se le asignó el valor de la intensidad de uso del espacio por la alondra ricotí (probabilidad de encontrar un territorio) correspondiente a su localización mediante el complemento *Point Sampling Tool* de QGIS. Finalmente, el valor de intensidad de uso por estación se calculó como el valor promedio de intensidad de uso de los tres puntos de muestreo que conforman cada estación.

Para evaluar el efecto directo de la vegetación sobre la biomasa de artrópodos, se ajustaron cinco modelos lineales mixtos (MLMs) para cada una de las siguientes variables respuestas: (i) biomasa

de artrópodos epigeos, (ii) de hipogeos, (iii) de coprófagos, (iv) biomasa del orden *Araneae*, y (v) biomasa del orden *Coleoptera*. Como variables explicativas se introdujeron los ejes procedentes de los ACP realizados sobre las variables de estructura de la vegetación. Para evaluar el efecto directo de la vegetación sobre el uso del espacio por la alondra ricotí, se ajustó un MLM, donde se tomó como variable respuesta la intensidad de uso del espacio por la alondra ricotí (extraído de la FDK), y como variables explicativas los ejes extraídos de los ACP de vegetación horizontal y vertical. En todos los casos se testaron relaciones no lineales mediante la introducción de variables cuadráticas en los modelos. Dado que no encontramos ninguna relación cuadrática en los modelos realizados, los análisis finales se realizaron considerando el modelo más simple (lineal).

Para evaluar el efecto de la biomasa de artrópodos sobre el uso del espacio de la alondra ricotí, se utilizó como variable respuesta el uso del espacio por la alondra ricotí, y se ajustaron cinco LMMs por separado, utilizando como variables explicativas la biomasa de artrópodos por grupos funcionales (i) epigeos, (ii) hipogeos y (iii) coprófagos y por grupos taxonómicos (iv) orden *Araneae* y (v) orden *Coleoptera*.

Los análisis se llevaron a cabo con el software R Versión 1.1.383 (R Core Team 2017) utilizando la función *principal* del paquete *psych* (Revelle 2019) para desarrollar los ACP y la función *lme* del paquete *nlme* (Pinheiro et al. 2017) para el ajuste de modelos lineales mixtos. Para controlar el posible efecto de la localidad sobre las variables explicativas y respuesta, se ha incluido la variable localidad como factor aleatorio (19 niveles). El año (4 niveles) se consideró igualmente factor aleatorio.

Resultados

El ACP realizado para resumir la estructura horizontal de la vegetación extrajo tres ejes que retuvieron el 77% de la varianza total (Tabla 2). El eje VegHor-1 explicó el 31% de la varianza y mostró un gradiente desde las estaciones de muestreo dominadas por matorral a aquellas con mayor cobertura de herbáceas. El eje VegHor-2 explicó el 24% de la varianza y mostró un gradiente positivo de cobertura de suelo desnudo. El eje VegHor-3 explicó el 22% de la varianza y mostró un gradiente positivo de cobertura de roca. En relación con la estructura vertical de la vegetación, el ACP extrajo un eje (VegVer-1) que retuvo el 22% de la varianza total (Tabla 3). Este eje indica un gradiente de complejidad vertical a la altura menor (<5 cm), típico de los hábitats de matorrales intercalados en una matriz de herbáceas.

Respecto a los MLMs realizados para testar la relación entre la estructura de la vegetación y la disponibilidad de alimento, la biomasa de artrópodos epigeos (Coeficiente = -0.246; $t = -3.93$; $p < 0.001$; Fig. 1A) y la biomasa del orden *Coleoptera* (Coeficiente = -0.203; $t = -2.82$; $p < 0.05$; Fig. 1B) se relacionaron significativamente y negativamente con VegHor-1. La biomasa de artrópodos hipogeos (Coeficiente = -0.146; $t = -1.89$, $p = 0.060$; Fig. 1C) se relacionó de forma negativa y marginalmente significativa con el eje de vegetación horizontal 1. Esto indica una relación positiva entre estos grupos de artrópodos con la cobertura de matorral. El resto de las variables de biomasa de artrópodos no se relacionaron significativamente con ninguno de los ejes de vegetación restantes, así como tampoco lo hizo con el uso del espacio por la alondra ricotí.

Respecto a los MLMs realizados para testar la relación entre la disponibilidad de alimento con el uso del espacio por la alondra ricotí, la biomasa de artrópodos del orden *Araneae* (Coeficiente = 0.157; $t = 2.17$; $p < 0.05$; Fig. 2A) se relacionó positiva y significativamente con el uso del espacio por la alondra ricotí. La biomasa de artrópodos epigeos (Coeficiente = 0.139; $t = 1.91$; $p = 0.058$; Fig. 2B) y la biomasa del orden *Coleoptera* (Coeficiente = 0.118; $t = 1.84$; $p = 0.067$; Fig. 2C) se relacionaron positiva y marginalmente significativa con el uso del espacio por la alondra ricotí. Sin embargo, la biomasa de artrópodos hipogeos y coprófagos no se relacionaron de forma significativa con el uso del espacio por la alondra ricotí.

Tabla 2. Resultados del Análisis de Componentes Principales realizado con las variables descriptoras de la estructura horizontal de la vegetación. En negrita se muestran las correlaciones > 0.70.

Table 2. PCA results carried out to horizontal vegetation descriptive variables. In bold, correlations > 0.70.

| Variable (%) | VegHor-1 | VegHor-2 | VegHor-3 |
|------------------------------|---------------|--------------|--------------|
| Cobertura de matorral | -0.830 | -0.490 | 0.050 |
| Cobertura de herbáceas | 0.840 | -0.300 | -0.370 |
| Cobertura de detritus | 0.200 | 0.220 | 0.520 |
| Cobertura de roca | 0.250 | 0.010 | 0.790 |
| Cobertura de suelo desnudo | -0.210 | 0.920 | -0.230 |
| Varianza explicada | 31% | 24% | 22% |
| Varianza explicada acumulada | 31% | 55% | 77% |

Tabla 3. Resultados del Análisis de Componentes Principales realizado con las variables descriptoras de la estructura vertical de la vegetación. En negrita se muestran las correlaciones > 0.70.

Table 3. PCA results made to vertical vegetation descriptive variables. In bold, correlations > 0.70.

| Variable (%) | VegVer-1 |
|--------------------------------|--------------|
| Contactos a menos de 5 cm | 0.910 |
| Contactos de 5 a 10 cm | 0.420 |
| Contactos de 10 a 30 cm | 0.260 |
| Contactos a más de 30 cm | 0.060 |
| Altura media máxima modal (cm) | 0.160 |
| Varianza explicada | 22% |

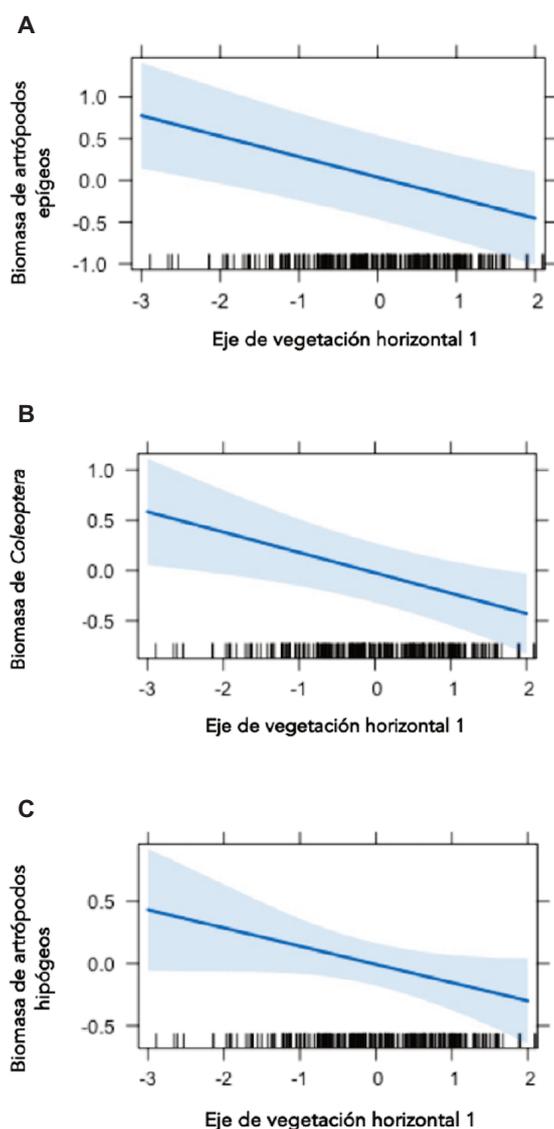


Figura 1. Relación entre la biomasa de artrópodos **A)** epigeos, **B)** del orden Coleoptera e **C)** hipógeos con el eje de vegetación horizontal 1. La línea azul muestra la relación lineal entre la variable respuesta y explicativa. El sombreado azul muestra el Intervalo de Confianza (95%). Las barras negras verticales en la parte inferior de cada gráfica exponen las estaciones de muestreo.

Figure 1. Relation between the biomass of arthropod **A)** epigeous, **B)** order Coleoptera and **C)** hypogeous with horizontal vegetation axis 1. Blue line shows the linear relation between the response and explanatory variable. Blue shadow shows the Confidence Interval (95%). Vertical black bars at the bottom of each graph expose the sampling stations.

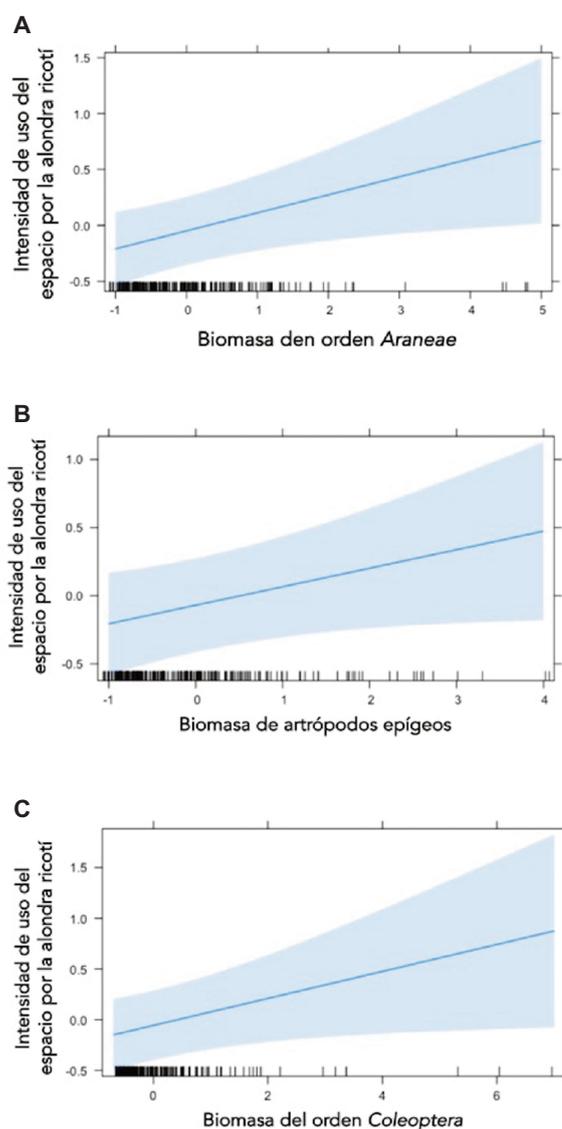


Figura 2. Relación entre intensidad de uso del espacio por la alondra ricotí y la biomasa de artrópodos del **A)** orden Araneae, **B)** epigeos y **C)** del orden Coleoptera. La línea azul muestra la relación lineal entre la variable respuesta y explicativa. El sombreado azul muestra el Intervalo de Confianza (95%). Las barras negras verticales en la parte inferior de cada gráfica exponen las estaciones de muestreo.

Figure 2. Relation between the intensity of space use and the arthropod biomasses of **A)** epigeous, **B)** order Coleoptera and **C)** hypogeous. Blue line shows the linear relation between the response and explanatory variable. Blue shadow shows the Confidence Interval (95%). Vertical black bars at the bottom of each graph expose the sampling stations.

Discusión

Nuestros resultados sugieren la existencia de interacciones múltiples y complejas entre los diferentes factores descriptores de la calidad del hábitat y el uso del espacio por la alondra ricotí (Fig. 3). Anteriormente se ha puesto de manifiesto la importancia de los factores que operan a pequeña escala para explicar la intensidad de uso del espacio por la alondra ricotí (Gómez-Catasús et al. 2016). Estudios previos habían descrito una fuerte selección de hábitat por parte de la especie hacia zonas con elevado porcentaje de matorral bajo (ver por ejemplo, Garza et al. 2005, Seoane et al. 2006, Pérez-Granados y López-Iborra 2017). Sin embargo, nuestros resultados no encuentran ninguna relación directa entre la cobertura de matorral y la intensidad de uso del espacio por la alondra ricotí, pero sí de manera indirecta a través de la mayor disponibilidad de alimento en dichas zonas, factor que sí determina la intensidad de uso del espacio de dicha alondra. La disponibilidad de alimento no resultó ser un factor decisivo en la presencia y abundancia de la especie, en el estudio realizado por Vögeli et al. (2010) en el valle del Ebro.

Esta diferencia entre estudios podría deberse a que mientras Vögeli et al. (2010) colocaron las trampas solo durante tres días y una vez al año, nosotros dejamos las trampas durante siete días, lo que nos podría haber permitido detectar relaciones más sutiles. Nuestros resultados ponen de manifiesto el carácter jerárquico y multiescalar de los procesos de selección de hábitat por parte de la alondra ricotí, no siendo suficiente estudiar las relaciones directas entre determinadas variables (Thomas et al. 2001; Franken y Hik 2004).

Nuestros resultados indican que la biomasa de artrópodos epigeos en general, de Coleópteros en particular, y marginalmente de artrópodos hipogeos (en su mayoría larvas) es mayor en zonas con alta cobertura de matorral. Estos resultados coinciden con los escasos estudios que han relacionado la dieta de paseriformes y el efecto de la vegetación sobre la comunidad de invertebrados, ya que han hallado recientemente una relación positiva entre la cobertura vegetal y la abundancia de artrópodos (ver, por ejemplo, Bosco et al. 2019), lo que pone de manifiesto la importancia del mantenimiento de la estructura de la vegetación para la conservación de aves insectívoras. En particular, en zonas de pastizal y hábitats seminaturales se han observado relaciones positivas entre la riqueza de especies de plantas y todos los taxones artrópodos (Bucher et al. 2019).

Además, la biomasa de artrópodos epigeos y de Coleópteros se relacionaron positiva, aunque marginalmente, con el uso del espacio por la alondra ricotí. La relación positiva entre la biomasa del orden Coleoptera y el uso del espacio por la alondra ricotí ya ha sido probada en por otros autores (ver Gómez-Catasús et al. 2016). Este hecho ha sido probado también en otros paseriformes (ver Delgado et al. 2013), ya que la calidad del hábitat en términos de disponibilidad de alimento es fundamental para el establecimiento de los territorios. La existencia de mayor abundancia de estos recursos tróficos puede ser clave para el asentamiento de los territorios de aves, tal y como han demostrado estudios con la alondra ricotí durante el periodo no reproductor, que pone de manifiesto la importancia de la disponibilidad de artrópodos durante el invierno para el establecimiento de los territorios en primavera (datos sin publicar). También se ha estudiado la importancia de los recursos tróficos en otros aláudidos como la alondra totovía *Lullula arborea* (Bosco et al. 2019) y otras aves esteparias como el sisón *Tetrax tetrax* (Traba et al. 2008). Una mayor disponibilidad de alimento dentro de las áreas de mayor utilización apunta a una selección positiva por parte de los machos, lo que sugiere que los artrópodos juegan un papel importante como recurso trófico para la alondra ricotí y el establecimiento de sus territorios.

En este mismo sentido, la biomasa de arañas se relacionó positivamente con el uso del espacio por la alondra ricotí. La relación positiva entre la biomasa de arañas y la alondra ricotí puede deberse a varios factores, ya que aves y arañas comparten requisitos similares en cuanto a la heterogeneidad estructural en agroecosistemas (Tschamtké et al. 2008). Además, dado que ambos grupos son depredadores de artrópodos, la abundancia de presas compartidas puede ser otro factor clave que determine las correlaciones observadas (Bucher et al. 2019). Sin embargo, anteriormente se ha descrito la importancia de las arañas, concretamente de la familia *Lycosidae*, en la dieta de pollos de la alondra ricotí (Herranz et al. 1993), por lo que la disponibilidad de este recurso podría relacionarse con un mayor éxito reproductivo de la especie. Por otro lado, no encontramos relaciones significativas entre la biomasa de artrópodos hipogeos y el uso del espacio por la alondra ricotí, a pesar de que las larvas de lepidóptero también forman parte de la dieta de la especie (Herranz et al. 1993). Además, se ha descrito que la especie de estudio se mueve con rapidez haciendo paradas para picotear insistentemente en el suelo (Cramp 1988), por lo que cabría esperar la dependencia de las aves insectívoras a este tipo

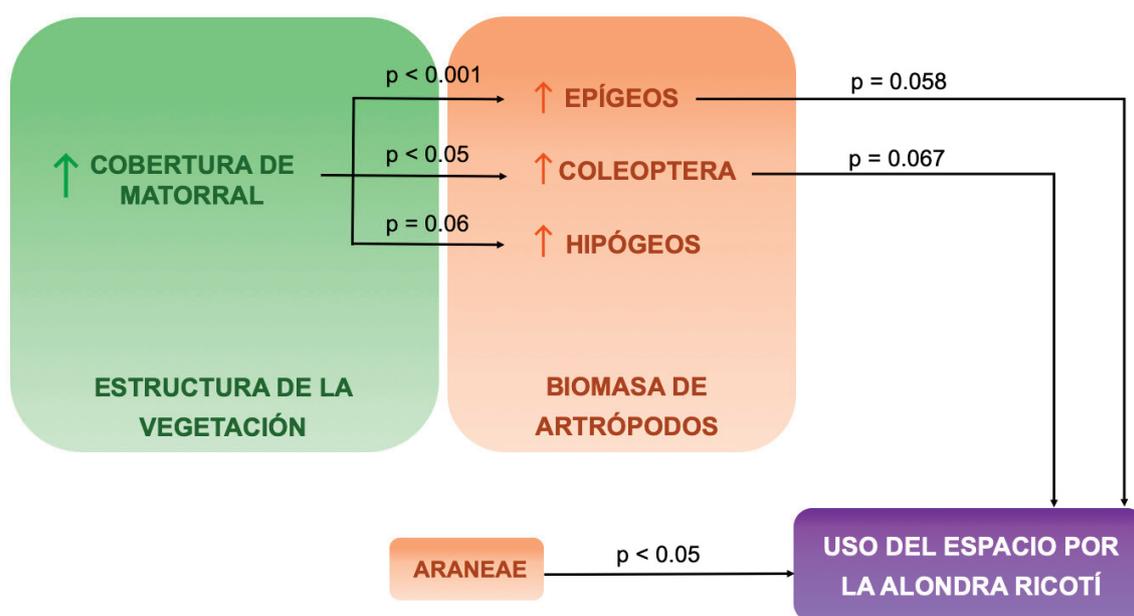


Figura 3. Esquema resultante de las relaciones significativas (incluyendo las marginalmente significativas) según los resultados obtenidos a partir de los Modelos Lineales Mixtos realizados. También se muestran los p-valores de las relaciones encontradas. Las flechas negras indican las relaciones positivas.

Figure 3. Summary outline resulting from significant relations (including marginally significant ones) according to the results obtained from the Linear Mixed Models performed. P-values of the relations found are also shown. Black arrows indicate positive relations.

de recurso (Rytönen et al. 2019). Una posibilidad es que este recurso trófico, que exige del consumidor una mayor demanda energética debido a la dificultad para localizarlo y extraerlo, no resulte crítico durante el periodo reproductor, cuando otros recursos alternativos son abundantes (2467.55 mg/m² de artrópodos epigeos al día frente a 5.03 mg/m² de artrópodos hipogeos al día; datos sin publicar). Durante el invierno, sin embargo, cuando la abundancia de artrópodos epigeos decae, puede ser crítica la utilización de larvas y otras formas hipógeas, como único recurso disponible para una especie residente como la alondra ricotí (datos sin publicar).

De forma parecida podría explicarse la ausencia de relación entre la biomasa de artrópodos coprófagos y el uso del espacio por la alondra ricotí. Los artrópodos de hábitos coprófagos son extraordinariamente móviles, con desplazamientos de hasta cientos de metros hacia zonas con excremento fresco (Edwards et al. 2015), generándose grandes concentraciones multiespecíficas de forma localizada (Tocco et al. 2019). Por tanto, las trampas específicas instaladas para artrópodos coprófagos pueden resultar únicamente indicadoras de la presencia y abundancia relativa de dichos organismos en una determinada localidad, pero no es esperable una relación a escala de microhábitat entre la estructura del paisaje y la abundancia de coprófagos.

A pesar de las mencionadas relaciones cruzadas entre matorral y abundancia de artrópodos, y de estos con el uso del espacio del ricotí, la cobertura de matorral no se relacionó directamente con el uso del espacio que ejerce la alondra ricotí, sino a través de la biomasa de artrópodos. Este hecho permite apuntar a la mayor importancia de la disponibilidad de alimento sobre la estructura de la vegetación en la utilización del espacio por parte de la alondra ricotí, cuyo alarmante estado de conservación puede ser similar al de gran parte de la comunidad de aves esteparias ibéricas. Este resultado sugiere que el mantenimiento de los hábitats esteparios en un estado adecuado para la conservación de la alondra ricotí no puede ser dependiente en exclusiva de la presencia de una determinada estructura vegetal, sino que hay que garantizar la existencia de recursos tróficos suficientes, tal y como apuntan estudios recientes con aláudidos (Bosco et al. 2019). La vegetación constituye el principal alimento y la base de las interacciones tróficas para un gran número de especies, entre las que están los propios artrópodos (Bucher et al. 2019), que a su vez resultan recurso trófico para infinidad de organismos insectívoros.

Conclusiones

Hasta ahora, los trabajos detallados y a diferentes escalas sobre la selección del hábitat de la alondra ricotí, han estado centrados en la estructura de la vegetación. Este trabajo aporta nuevos resultados sobre las relaciones directas e indirectas de las características del hábitat sobre la alondra ricotí, y el papel fundamental de la disponibilidad de artrópodos para el mantenimiento de la especie.

Los resultados presentados en este trabajo sugieren que existen interacciones múltiples entre diferentes factores que a su vez determinan el uso del espacio por la alondra ricotí. De este modo, señalan la importancia de la cobertura de matorral para el mantenimiento de la biomasa de artrópodos, alimento potencial para la alondra ricotí. A su vez, la biomasa de artrópodos epigeos, coleópteros y arañas dirigen el uso del espacio por la alondra ricotí. Nuestros resultados sugieren que las tareas de restauración de hábitat dirigidas a la conservación de esta especie y otras coexistentes deben tener en cuenta la importancia de las interacciones entre factores relacionados con la calidad del hábitat, por ejemplo, aquellos que influyen en la disponibilidad de alimento, y no centrarse exclusivamente en la recuperación de una estructura vegetal determinada.

Agradecimientos

Agradecemos la colaboración de todos aquellos que contribuyeron a la obtención de los resultados aquí resumidos: Álvaro Ortega, Inma Abril, Jorge Baonza, Julia Zurdo, Filippo Colla, Vicente Garza y Alba Mejide. Este trabajo se ha realizado gracias a la Ofi-

cina de Educación, Juventud y Deporte (Comunidad de Madrid) y el Fondo Social Europeo para la Iniciativa de Empleo Juvenil (PEJD-2018-PRE/AMB-8063); el proyecto Life-Ricotí (LIFE15-NAT-ES-000802), otorgado por la Comisión Europea; el proyecto BBVA-Dron-Ricotí, otorgado por la Fundación BBVA.

Referencias

- Barr, B., Wolverton, S. 2014. The effects of population density on juvenile growth rate in white-tailed deer. *Environment Management* 54:897-907.
- Barrero, A., Parreño, E., Traba, J., Morales, M.B. 2017. Usos del hábitat de la comunidad de aves invernantes en las estepas cerealistas del Jarama y Henares. *Anuario Ornitológico de Madrid 2011-2014*:59-71.
- Bosco, L., Arlettaz, R., Jacot, A. 2019. Ground greening in vineyards promotes the Woodlark Lullula arborea and their invertebrate prey. *Journal of Ornithology* 1-13.
- Buchanan, G.M., Grant, M.C., Sanderson, R.A., Pearce-Higgins, J.W. 2006. The contribution of invertebrate taxa to moorland bird diets and the potential implications of land-use management. *Ibis* 148:615-628.
- Bucher, R., Nickel, H., Kaib, S., Will, M., Carchi, J., Farwig, N., Schabo, D.G. 2019. Birds and plants as indicators of arthropod species richness in temperate farmland. *Ecological Indicators* 103:272-279.
- Caprio, E., Nervo, B., Isaia, M., Allegro, G., Rolando, A. 2015. Organic versus conventional systems in viticulture: comparative effects on spiders and carabids in vineyards and adjacent forests. *Agricultural Systems* 136:61-69.
- Cepeda, P.J. 2006. *Geoecología de los Andes desérticos. La Alta Montaña del Valle del Elqui*. Ediciones Universidad de La Serena. La Serena. Chile.
- Cody, M.L. 1985. An introduction to habitat selection in birds. En: Cody, M.L. (ed.). *Habitat Selection in Birds*, pp. 3-56. Academic Press. Orlando. FL. Estados Unidos.
- Coffey, M.D. 1966. Studies on the association of flies (Diptera) with dung in southeastern Washington. *Annals of the Entomological Society of America* 59:207-218.
- Collins, P.T. 1992. Length-Biomass Relationships for Terrestrial Gastropoda and Oligochaeta. *The American Midland Naturalist* 128(2):404-406.
- Concepción, E.D., Díaz, M. 2013. Medidas agroambientales y conservación de la biodiversidad: Limitaciones y perspectivas de futuro. *Ecosistemas* 22:44-49.
- Connell, J.H. 1983. Diversity and coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos* 35:131-138.
- Cramp, S. (Ed.) 1988. *Handbook of the Birds of Europe, Middle East and North Africa: The Birds of the Western Palearctic*. Volume V. Tyrant Flycatchers to Thrushes. Oxford University Press, Oxford, Estados Unidos. 1063 pp.
- Delgado, M.P., Sanza, M.A., Morales, M.B., Traba, J., Rivera, D. 2013. Habitat selection and coexistence in wintering passerine steppe birds. *Journal of Ornithology* 154:469-479.
- Edwards, P., Wright, J., Wilson, P. 2015. *Introduced Dung Beetles in Australia: A Pocket Field Guide*. CSIRO Publishing, Clayton, Australia.
- Estes, J.A., Tinker, M.T., Williams, T.M., Doak, D.F. 1998. Killer whale predation on sea otters linking oceanic and nearshore ecosystems. *Science* 282:473-476.
- Franken, R.J., Hik, D.S. 2004. Influence of habitat quality, patch size and connectivity on colonization and extinction dynamics of collared pikas *Ochotona collaris*. *Journal of Animal Ecology* 73:889-896.
- Fretwell, S.D. 1969. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta biotheoretica* 19:45-52.
- Garza, V., Suárez, F., Herranz, J., Traba, J., García de la Morena, E.L.G., Morales, M.B., González, R., et al. 2005. Home range, territoriality and habitat selection by the Dupont's Lark *Chersophilus duponti* during the breeding and postbreeding periods. *Ardeola* 53:133-146.
- Garza, V., Justríbó, J.H., Carriles, E., del Pozo, R., Hernández, J.L., Suárez, F. 2010. El censo actual: Distribución, poblaciones y conservación. I. Castilla y León: Soria. En: Suárez, F. (ed.), *La Alondra ricotí Chersophilus duponti* (pp. 207-214). Dirección General para la Biodiversidad. Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino. Madrid, España.
- Garza, V., Traba, J. 2016. Retos para la conservación de una especie amenazada. Alondra ricotí, el fantasma del paramo. *Quercus* 359:24-33.

- Gómez-Catasús, J., Garza, V., Morales, M. B., Traba, J. 2016. *Factores que inciden en la presencia e intensidad de uso del espacio por la alondra ricotí: del aislamiento a la calidad del hábitat*. II Workshop. Grupo de Expertos en la Alondra ricotí. Universidad Autónoma de Madrid, Madrid, España. 26 febrero 2016.
- Gómez-Catasús, J., Pérez-Granados, C., Barrero, A., Bota, G., Giral, D., López-Iborra, G. M., Serrano, D., et al. 2018a. European population trends and current conservation status of an endangered steppe-bird species: the Dupont's lark *Chersophilus duponti*. *Peer J* 6, e5627.
- Gómez-Catasús, J., Garza, V., Traba, J. 2018b. Wind farms affect the occurrence, abundance and population trends of small passerine birds: The case of the Dupont's lark. *Journal of applied ecology* 55: 2033-2042.
- Gutiérrez-Zamora, A. 2008. Las interacciones ecológicas y estructura de una comunidad altoandina de colibríes y flores en la cordillera oriental de Colombia. *Ornitología Colombiana* 7:17-42.
- Hallmann, C. A., Sorg, M., Jongejans, E., Siepel, H., Hofland, N., Schwan, H., Stenmans, W., et al. 2017. More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PLOS ONE* 12(10): e0185809.
- Herranz, J., Yanes, M., Suárez, F. 1993. Primeros datos sobre la dieta de pollos de alondra de Dupont, *Chersophilus duponti*, en la Península Ibérica. *Ardeola* 40:77-79.
- Hódar, J.A. 1996. The use of regression equations for estimation of arthropod biomass in ecological studies. *Acta oecologica* 17(5):421-433.
- Hohmann, G., Robbins, M., Boesch, C. 2006. *Feeding Ecology in Apes and Other Primates*. Cambridge University Press. Londres, Reino Unido.
- Hole, D.G., Perkins A.J., Wilson J.D., Alexander I.H., Grice P.V., Evans, A.D. 2005. Does Organic Farming Benefit Biodiversity? *Biological Conservation* 122:113-30.
- Íñigo, A., Garza, V., Tella, J.L., Laiolo, P., Suárez, F., Barov, B. 2008. Action Plan for Dupont's Lark *Chersophilus duponti* in the European Union. Madrid: SEO/BirdLife/BirdLife International. Disponible en: http://ec.europa.eu/environment/nature/conservation/wildbirds/action_plans/docs/chersophilus_duponti.pdf
- Mäntylä, E., Klemola, T., Laaksonen, T., 2011. Birds help plants: a meta-analysis of top-down trophic cascades caused by avian predators. *Oecologia* 165:143–151.
- Morales, M.B., Traba, J., Carriles, E., Delgado, M.P., García de la Morena, E.L., 2008. Sexual differences in microhabitat selection of breeding little bustards *Tetrax tetrax*: spatial and ecological segregation based on vegetation structure. *Acta Oecologica* 34:345-353.
- Morris, D.W. 1987. Ecological scale and habitat use. *Ecology* 68:362-369.
- Morris, D.W. 2003. Toward an ecological synthesis: a case for habitat selection. *Oecologia* 136:1-13
- Navarro, A., López-Bao, J.V. 2018. Towards a greener Common Agricultural Policy. *Nature ecology and evolution* 2(12):1830.
- Oro, D., Cam, E., Pradel, R., Martínez-Abraín, A. 2004. Influence of food availability on demography and local population dynamics in a long-lived seabird. *Proceedings of the Royal Society London, Series B* 271: 387-396.
- Pérez-Granados, C., López-Iborra, G., Serrano-Davies, E., Noguerales, V., Garza, V., Justríbó, J.H., Suárez, F. 2013. Short-term effects of a wildfire on the endangered Dupont's Lark *Chersophilus duponti* in arid central Spain. *Acta Ornithologica* 48(2): 201-210.
- Pérez Granados, C., López Iborra, G.M. 2014. ¿Por qué la alondra ricotí debe catalogarse como 'En peligro de extinción'? *Quercus* 337:18-25.
- Pérez-Granados, C., López-Iborra, G.M. 2017. Assessment of counting methods used for estimating the number of territorial males in the endangered Dupont's Lark. *Ardeola*, 64:75–84.
- Perez-Granados, C., Lopez-Iborra, G.M., Seoane, J. 2017. A multi-scale analysis of habitat selection in peripheral populations of the endangered Dupont's Lark *Chersophilus duponti*. *Bird Conservation International*, 27(3):398-413.
- Pérez-Granados, C., Serrano-Davies, E., Noguerales, V. 2018. Returning home after fire: how fire may help us manage the persistence of scrub-steppe specialist bird populations. *Biodiversity and Conservation* 27(12): 3087-3102.
- Perrig, M., Grüebler, M.U., Keil, H., Naef-Daenzer, B. 2014. Experimental food supplementation affects the physical development, behaviour and survival of Little Owl *Athene noctua* nestlings. *Ibis* 156: 755-767.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D. 2017. *nlme: Linear and Non-linear Mixed Effects Models*. R package version 3.1-131. Disponible en: <https://CRAN.R-project.org/package=nlme>.
- Puig-Montserrat, X., Stefanescu, C., Torre, I., Palet, J., Fàbregas, E., Dantart, J., et al., Flaquer, C. 2017. Effects of organic and conventional crop management on vineyard biodiversity. *Agriculture, ecosystems and environment* 243:9-26.
- QGIS Development Team 2017. *QGIS Geographic Information System*. Open Source Geospatial Foundation. Disponible en: <http://qgis.osgeo.org>
- R Core Team 2017. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, p. Vienna, Austria. Disponible en: <https://www.r-project.org/>
- Revelle, W. 2019. *Procedures for Psychological, Psychometric, and Personality Research*. R package version 1.8.12. Disponible en: <https://personality-project.org/r/psych/>
- Rytönen, S., Vesterinen, E.J., Westerduin, C., Leviäkangas, T., Vatka, E., Mutanen, M., Välimäki, P., et al. 2019. From feces to data: A metabarcoding method for analyzing consumed and available prey in a bird-insect food web. *Ecology and evolution* 9(1): 631-639.
- Sans, F. 2007. La diversidad de los agrosistemas. *Ecosistemas* 16: 44-49
- Schaub, M., Martinez, N., Tagmann-Ioset, A., Weissaupt, N., Maurer, M.L., Reichlin, T.S., Abadi, F., et al. 2010. Patches of bare ground as a staple commodity for declining ground-foraging insectivorous farmland birds. *PLOS ONE* 5(10):e13115.
- Schmidt, M.H., Clough, Y., Schulz, W., Westphalen, A., Tschamtker, T. 2006. Capture efficiency and preservation attributes of different fluids in pitfall traps. *The Journal of Arachnology* 34:159-162.
- Searcy, W.A. 1979. Female Choice of Mates: A General Model for Birds and Its Application to Red-Winged Blackbirds (*Agelaius phoeniceus*). *The American Naturalist* 114:77–100.
- Seoane, J., Justríbó, J.H., García, F., Retamar, J., Rabadán, C., Atienza, J.C. 2006. Habitat-suitability modelling to assess the effects of land-use changes on Dupont's lark *Chersophilus duponti*: A case study in the Layna Important Bird Area. *Biological Conservation* 128:241-252.
- Suárez, F. 2010. La alondra ricotí (*Chersophilus duponti*). Dirección General para la Biodiversidad. Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino Medio Rural y Marino, Madrid, España. 525 pp.
- Suárez, F., Naveso, M.A., De Juana, E. 1997. Farming in the drylands of Spain: birds of pseudosteppes. En: Pain, D.J., Pienkowski N.W. (eds.), *Farming and birds in Europe. The common agricultural policy and its implications for bird conservation*, pp 79–116. Academic Press, San Diego, CA., Estados Unidos.
- Suárez, F., García, J.T., Sampietro, F.J., Garza, V. 2006. The non-breeding distribution of Dupont's Lark *Chersophilus duponti* in Spain. *Bird Conservation International* 16:1-7.
- Talabante, C., Aparicio, A. Aguirre, J.L., Peinado, M. 2015. Avances en el estudio de la alimentación de adultos de Alondra ricotí (*Chersophilus duponti*) y la importancia de los escarabajos coprófagos. *I Workshop nacional de la Alondra Ricotí: Estrategias futuras*. Estación Ornitológica de Padul (EOP), Granada. 13 de junio de 2015.
- Tarjuelo, R., Morales, M.B., Traba, J., Delgado, M.P. 2014. Are species coexistence areas a good option for conservation management? Applications from fine scale modelling in two steppe birds. *PLOS ONE* 9(1): e87847.
- Tarjuelo, R., Traba, J., Morales, M.B., Morris, D.W. 2017. Isodars unveil asymmetric effects on habitat use caused by competition between two endangered species. *Oikos* 126(1):73-81.
- Thomas, J.A., Bourn, N.A.D., Clarke, R.T., Stewart, K. E., Simcox, D.J., Pearman, G.S., Curtis, R., et al. 2001. The quality and isolation of habitat patches both determine where butterflies persist in fragmented landscapes. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 268(1478):1791-1796.
- Thomson, L.J., Hoffmann, A.A. 2009. Vegetation increases the abundance of natural enemies in vineyards. *Biological Control* 49(3):259-269.
- Tocco, C., Dacke, M., Byrne, M. 2019. Eye and wing structure closely reflect the visual ecology of dung beetles. *Journal of Comparative Physiology A* 1-11.
- Topping, C.J., Luff, M.L. 1995. Three factors affecting the pitfall trap catch of linyphiid spiders (Araneae: Linyphiidae). *Bulletin of the British Arachnological Society* 10:35– 38.
- Traba, J., de la Morena, E.L.G., Morales, M.B., Suárez, F. 2007. Determining high value areas for steppe birds in Spain: hot spots, complementarity and the efficiency of protected areas. In *Biodiversity and Conservation in Europe* (pp. 13-33). Springer, Dordrecht, Países Bajos.

- Traba, J., Morales, M. B., García de la Morena, E.L.G, Delgado, M.P., Krištín, A. 2008. Selection of breeding territory by little bustard (*Tetrax tetrax*) males in Central Spain: the role of arthropod availability. *Ecological Research* 23(3):615-622.
- Traba, J., Acebes, P., Campos, V., Giannoni, S.M. 2010. Habitat selection by two sympatric rodent species in the Monte desert, Argentina. First data for *Eligmodontia moreni* and *Octomis mimax*. *Journal of Arid Environments* 74:179-185.
- Tscharntke, T., Sekercioglu, C.H., Dietsch, T.V., Sodhi, N.S., Hoehn, P., Tylianakis, J.M. 2008. Landscape constraints on functional diversity of birds and insects in tropical agroecosystems. *Ecology* 89:944–951.
- Vickery, J., Arlettaz, R. 2012. The importance of habitat heterogeneity at multiple scales for birds in European agricultural landscapes. En: Fuller, R.J. (ed.), *Birds and habitat: relationships in changing landscapes*, pp 177–204. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Vögeli, M., Serrano, D., Pacios, F., Tella, J.L. 2010. The relative importance of patch habitat quality and landscape attributes on a declining steppe-bird metapopulation. *Biological Conservation* 143(5):1057-1067.
- Zengeya, F.M., Murwira, A., Garine-Wichatitsky, M. 2014. Seasonal habitat selection and space use by semi-free range herbivore in a heterogeneous savannah landscape. *Austral Ecology* 39:722-731.