

ZOOLOGÍA Y ECOLOGÍA ANIMAL

ENSAMBLAJE DE AVES PASERIFORMES Y SU DINÁMICA A LO LARGO DEL CICLO ANUAL EN UN CARRIZAL DEL VALLE DEL EBRO.

JUAN ARIZAGA^{1,2}, DANIEL ALONSO², EFRÉN FERNÁNDEZ², IGNACIO FERNÁNDEZ², DAVID MARTÍN² Y ANTONIO VILCHES^{1,2}

RESUMEN

Estudiar la estructura y dinámica de comunidades de seres vivos a lo largo del ciclo anual resulta de interés tanto desde un punto de vista ecológico como de conservación. El objetivo aquí es analizar la comunidad de passeriformes ligada al carrizal de Badina de Escudera, un humedal interior situado en la cuenca del río Ebro, N de Iberia, a lo largo de un ciclo anual completo. Se capturaron las aves con redes de niebla, cuatro veces por mes, entre Jun de 2005 y May de 2006 (en adelante, los meses son abreviados como aquí), 3 h por día, desde 2 h antes hasta 1 h tras el ocaso. Se capturaron 3036 individuos diferentes, además de 212 recapturas, pertenecientes a 46 especies. La riqueza específica alcanzó dos picos que fueron en Oct (37.8 ± 2.3) y en Mar (27.0 ± 2.1). El número de capturas mostró un solo pico, en Nov (706 capturas), debido al paso de escribanos palustres (*Emberiza schoeniclus*). La estructura de la comunidad no fue constante a lo largo del periodo de estudio. Se hallaron dos ensamblados; uno de Abr a Sep, y otro de Oct a Mar. En el primer caso la mayoría (60%) de especies y capturas la constituyeron especies transaharianas, que o bien se reprodujeron en Badina o bien usaron esta zona como área de descanso en su ruta migratoria hacia o desde las áreas de invernada, en África. Entre Oct y Mar, la mayor parte de las especies y capturas la constituyeron especies presaharianas, muchas de las cuales invernaron en Badina. Finalmente, el carrizal de Badina fue comparado con otros carrizales de la Península, de acuerdo a un análisis jerárquico de clusters, basado en el índice de similaridad de Jaccard.

Palabras clave: Ensamblaje de passeriformes, parámetros ecológicos, comunidad, carrizal.

SUMMARY

Studies on structure and seasonal dynamics of communities of living beings have a high interest both from ecological and conservation significance. Our aim here was to analyse the reed-associated community of passerines at Badina de Escudera, an inland lagoon in the Ebro river basin, in northern Iberia, along the whole annual cycle. Birds were mist netted four times a month, between Jun 2005 to May 2006 (hereafter, months were abbreviated as here), 3 h per day, from 2 h before to 1

¹ Departamento de Zoología y Ecología, Universidad de Navarra, Irunlarrea 1, E-31080 Pamplona. E-mail: jarizaga@alumni.unav.es

² Oficina de Anillamiento de Aranzadi, Sociedad de Ciencias Aranzadi, Zorragaina 11, E-20014 San Sebastián.

Recibido: 22/11/2007.

Aceptado: 03/04/2008.

h after dusk. We captured 3036 different specimens, and 212 own recaptures, belonging to 46 species overall. The species richness reached two peaks along the year, Oct (37.8 ± 2.3) and Mar (27.0 ± 2.1). Captures showed a single peak, by Nov (706 captures), due to the occurrence of stopping-over reed buntings (*Emberiza schoeniclus*). The structure of the passerines community was not constant along the study period, with two main bird assemblages found along the year, one between Apr and Sep, and another one from Oct to Mar. In the first group most (60%) of the species and captures were long-distance migrants, which either brood or used Badina as a stopover site in their migratory route to or from their wintering areas in Africa. Between Oct and Mar, most of the species and captures were formed by short-distance migrants, with many of them being species which occurred at Badina as winter visitors. Finally, our reed bed is compared to other reed beds from Iberia, according to a hierarchical analysis of clusters based on an index of similarity (Jaccard).

Key word: Passerines assemblage, community, ecological parameters, reed beds.

INTRODUCCIÓN

El análisis de la estructura y dinámica de comunidades de seres vivos a lo largo del ciclo anual resulta de interés tanto desde un punto de vista ecológico como de conservación, ya que de este modo es posible conocer las relaciones entre especies y entre éstas y el medio donde viven. Este conocimiento es básico a la hora de establecer planes eficaces de gestión (e.g. GAWLIK & ROCQUE 1998; POULIN *et al.* 2002).

Entre la década de los 70 y la de los 90 fueron publicados varios estudios en los que se analizaron diferentes comunidades de aves en España (PURROY 1975; HERRERA 1980; AMAT 1984; CARRASCAL 1984; ZAMORA & CAMACHO 1984; OBESO 1987; SÁNCHEZ 1991; COSTA 1993; PARACUELLOS 1996, 1997), de entre las que destacan las de los biotopos de carácter forestal. En consecuencia, más escasos son los trabajos en los que se analizan otro tipo de hábitats, como es el caso de las zonas húmedas donde, además, la mayoría se centra en aves no passeriformes (e.g. AMAT 1984; SALAS *et al.* 1985; MARTÍNEZ *et al.* 1989; ENCISO & PARACUELLOS 1997). En relación con los passeriformes, cabe destacar que la mayoría de los estudios han sido realizados en marismas y marjales costeros (GRANDÍO & BELZUNCE 1990 en el N de España, PARACUELLOS 1996, 1997, 2006 en el E de España), mientras que los que se han desarrollado en el interior son más

escasos (TORRES *et al.* 1983 en el S de España; VILLARÁN 2000a; TORRALVO 2007 en el centro de España).

Los carrizales tienen un gran interés para la avifauna, en la medida en que un gran número de especies se asocia a esta vegetación, bien durante el periodo de cría, o durante la migración o invernada (CRAMP 1992; CRAMP & PERRINS 1993). Además, los carrizales son mucho menos abundantes que otro tipo de hábitats, por lo que muchas de las especies que usan los carrizales tienen gran relevancia para la conservación (TUCKER & HEATH 1994).

El objetivo aquí es analizar la dinámica y estructura de la comunidad de aves passeriformes asociada a un carrizal de una laguna del valle del Ebro, en el N de España, a largo de un ciclo anual completo.

METODOLOGÍA

Área de muestreo

El área de muestreo se localiza en el carrizal de la laguna de Badina de Escudera ($42,27^\circ$ N, $01,70^\circ$ W, 281 m s.n.m.; superficie, 12 ha), cerca de la confluencia del río Aragón con el río Ebro, en Villafranca (Navarra) (Fig. 1). Rodeando la lámina de agua, la vegetación se constituye en carrizales, formando un cinturón de 25 a 100 m de anchura, según zonas.



Fig. 1. Localización de Badina de Escudera (punto), en el S de Navarra, junto a la confluencia del Ebro, Arga y Aragón.

Fig. 1. Location of Badina de Escudera (dot), in S Navarra, near the confluence of rivers Ebro, Arga and Aragón.

Además, hacia el exterior de la laguna, una vez ya no hay carrizal, quedan en algunas zonas manchas de juncos y tamarindos. Asimismo, en zonas donde el agua desaparece en verano se forman praderas de salicornia *Salicornia* spp.

Para monitorizar la comunidad se usaron los datos que se obtuvieron a través de la Estación de Anillamiento de Badina de Escudera (ARI-ZAGA *et al.* en prensa). El muestreo se desa-

rolló entre los meses de Jun de 2005 y May de 2006 (en adelante, los meses son abreviados como aquí), habiendo dos jornadas de muestreo por quincena (48 días de muestreo en total), 3 h por día, desde 2 h antes hasta 1 h tras la puesta del sol. En conjunto, se utilizaron 180 m lineales de redes de niebla (15 redes de 12×2,5 m y 16 mm de malla), puestas siempre en el mismo lugar. El empleo de esta metodología ha demostrado ser muy eficaz a la hora de monitorizar comunidades de aves de ta-

maño reducido (como son los paseriformes) en medios densos y homogéneos, como son los carrizales (KARR 1979; VILLARÁN *et al.* 2002a). Tras la captura, cada ave fue anillada (o la anilla se leyó). Asimismo, se anotó la edad y sexo y se procedió a medir una serie de variables de su biometría, si bien no se consideraron en este análisis.

Análisis cualitativos

Se estudió la riqueza y su variación a lo largo del periodo de estudio, y el ensamblaje de aves. El empleo del número de especies contadas (observadas) es habitual en estudios donde se analiza la riqueza (ENOKSSON *et al.* 1995; KNICK & ROTENBERRY 1995; RIFFELL *et al.* 1996). No obstante, este método sólo es justificable (o válido) cuando todas las especies son detectadas con igual probabilidad, y cuando ésta es igual entre todas las zonas o unidades de análisis. Desafortunadamente, esta probabilidad rara vez suele ser igual para todos los casos (BOULINIER *et al.* 1998) y, así, las especies más raras son más difíciles de detectar que las menos raras o las más abundantes. Para solucionar este problema existe una amplia gama de metodologías, que consideran las especies no contadas en la muestra a partir del patrón de ocurrencia de las especies que sí se han registrado (BURNHAM & OVERTON 1979; HELTSHE & FORESTER 1983; PALMER 1990; BALTANAS 1992; CHAO *et al.* 1992; MINGOTI & MEEDEN 1992; BUNGE & FITZPATRICK 1993; HODKINSON & HODKINSON 1993; COLWELL & CODDINGTON 1994; SOLOW 1994). En nuestro análisis se decidió emplear el índice de Jackknife, al asumir éste que todas las especies no son detectadas con la misma probabilidad (BURNHAM & OVERTON 1979; ver para más detalles BOULINIER *et al.* 1998). Para comparar la riqueza entre meses se empleó un test de *t*.

Para visualizar el ensamblaje de aves se desarrolló un Análisis Jerárquico de Clusters. En el análisis los «clusters» o grupos se construyeron a través del método UPGMA (SNEATH & SOKAL 1973), a partir de una matriz en donde

se compararon los meses dos a dos, mediante un índice de Jaccard (MARGALEF 1998). También se empleó este análisis para estudiar la relación entre el carrizal de Badina y los de otras zonas de España.

Complementariamente al Análisis Jerárquico de Clusters se desarrolló un Análisis de Correspondencias, para visualizar cuáles fueron las especies que se asociaron a cada uno de los meses o conjunto de meses. Este análisis, en consecuencia, complementa la información que aporta el Análisis de Clusters, ya que en éste se ve la relación entre los meses (de acuerdo a la relación de especies subyacente), pero no entre éstos y las especies.

Análisis cuantitativos

Se analizaron los patrones estacionales de variabilidad de la abundancia, teniendo en cuenta el conjunto de especies, así como las especies en función de su hábito migratorio (transaharianos: especies que invernan en el centro o S de África; presaharianos: especies que invernan en el área mediterránea o que son residentes) y de la proporción de recapturas. En ambos casos se empleó un test de ji-cuadrado (χ^2). En tablas 2x2 se tuvo en cuenta el valor de *P* exacto, por lo que en tal caso no fue necesaria la corrección de Yates (AGRESTI 1996).

Asimismo, para analizar la variabilidad estructural de la comunidad a lo largo del ciclo anual se empleó un índice de diversidad de Shannon (*H'*; MAGURRAN 1989). Para comprobar la hipótesis nula de igual diversidad entre los meses de estudio se empleó un test de *t*, según Hutcheson (MAGURRAN 1989).

En todos los casos la unidad de análisis fue el mes, y para evitar réplicas sólo se considera cada individuo una vez por mes. Las medias se muestran $\pm$ intervalo de confianza al 95%. Se utilizaron los siguientes programas: SPSS v.13.0 para Windows, PAST v.1.6 para Windows (HAMMER *et al.* 2001), EstimateS v.8.0 para Windows (COLWELL 2006).

RESULTADOS

Análisis cualitativos

De Jun de 2005 a May de 2006 se capturaron 46 especies, pertenecientes a 17 familias

(Tabla 1). La riqueza varió entre $10,0 \pm 1,2$ (Abr) y $37,8 \pm 2,3$ especies (Oct), con dos picos a lo largo del ciclo anual (Fig. 2), en Oct ($37,8 \pm 2,3$ especies) y en Mar ($27,0 \pm 2,1$ especies). Los valores mínimos se observaron en Abril.

Especies	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC	ENE	FEB	MAR	ABR	MAY
<i>A. arundinaceus</i>	18	11	8	1	-	-	-	-	-	-	1	9
<i>A. schoenobaenus</i>	-	3	12	-	1	-	-	-	-	2	4	1
<i>A. scirpaceus</i>	53	65	84	107	15	-	-	-	-	-	2	50
<i>A. arvensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
<i>A. spinoletta</i>	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1	-	-
<i>A. trivialis</i>	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. cannabina</i>	2	-	-	-	-	-	-	6	2	2	-	3
<i>C. carduelis</i>	-	-	-	-	-	1	-	-	1	-	-	-
<i>C. chloris</i>	-	-	1	-	1	-	-	1	4	-	-	-
<i>C. cetti</i>	-	2	6	33	26	16	8	18	7	9	-	5
<i>C. juncidis</i>	-	1	3	-	1	-	2	-	-	-	-	-
<i>E. schoeniclus</i>	-	-	-	-	162	619	43	255	128	28	1	-
<i>E. rubecula</i>	-	-	-	1	6	13	4	8	2	3	1	-
<i>F. hypoleuca</i>	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>F. coelebs</i>	-	-	-	-	1	3	1	7	-	-	-	-
<i>F. montifringilla</i>	-	-	-	-	1	3	2	-	-	1	-	-
<i>G. cristata</i>	1	1	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-
<i>H. polyglotta</i>	-	1	3	1	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>H. rustica</i>	-	5	5	-	185	-	-	-	-	-	-	-
<i>L. senator</i>	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>L. luscinoides</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>L. naevia</i>	-	1	3	-	2	-	-	-	-	-	-	-
<i>L. arborea</i>	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-
<i>L. megarhynchos</i>	1	1	6	1	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>L. svecica</i>	-	-	3	64	16	2	1	-	-	8	-	-
<i>M. calandra</i>	-	-	-	-	5	4	10	1	-	2	-	-
<i>M. alba</i>	-	-	-	-	5	1	1	3	-	1	1	-
<i>M. flava</i>	3	4	76	2	2	4	-	-	-	-	-	-
<i>P. biarmicus</i>	12	3	4	1	12	-	3	1	2	3	10	13
<i>P. caeruleus</i>	-	-	-	-	7	5	9	14	3	1	-	-
<i>P. domesticus</i>	-	-	1	-	1	2	-	1	4	-	-	-
<i>P. montanus</i>	-	-	2	6	4	9	7	2	9	3	-	1
<i>P. collybita</i>	-	-	-	3	44	13	10	12	1	11	-	-
<i>P. trochilus</i>	-	-	-	6	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. pica</i>	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-

Tabla 1. Número de capturas de passeriformes en la laguna de Badina de Escudera, cuenca del río Ebro, N de España, entre los meses de Jun de 2005 y May de 2006.

Table 1. Number of captures of passerines at Badina de Escudera, Ebro valley, N Spain, between Jun 2005 to May 2006.

Especies	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC	ENE	FEB	MAR	ABR	MAY
<i>P. modularis</i>	-	-	-	-	-	2	1	5	3	-	-	-
<i>R. pendulinus</i>	1	4	-	2	10	12	24	11	13	1	-	-
<i>R. riparia</i>	42	69	1	-	3	-	-	-	-	-	-	10
<i>S. rubetra</i>	-	-	4	16	2	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. torquata</i>	-	-	-	-	8	2	3	-	1	-	-	-
<i>S. unicolor</i>	1	16	-	1	3	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. vulgaris</i>	-	-	-	-	3	2	7	17	31	4	-	-
<i>S. borin</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. communis</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>T. troglodytes</i>	-	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-
<i>T. philomelos</i>	-	-	-	-	5	6	3	5	4	1	-	-

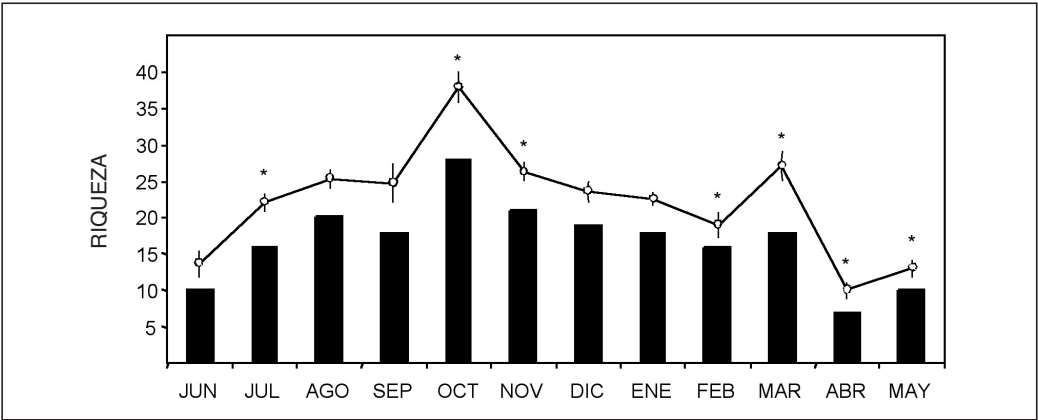


Fig. 2. Número de especies obtenido (barras) y estimado (puntos, mediante un índice de Jackknife, promedio $\pm$ intervalo de confianza al 95%). El (*) indica la existencia de diferencias significativas en la estimación de la riqueza entre el mes en que aparece y el anterior, de acuerdo a un test de *t*.

Fig. 2. Observed and estimated species richness (dots; Jackknife, mean $\pm$ 95% confidence interval). The symbol (*) indicates the existence of significant differences in the estimation of richness of each sample (month) in relation to the previous one, according to a *t* test.

Un Análisis de Clusters reveló la estructuración de la comunidad en dos grupos principales (Fig. 3), uno de Abr a Sep, y otro de Oct a Mar. Además, la comunidad fue más homogénea entre Oct y Mar que entre Abr y Sep (Fig. 3).

En el Análisis de Correspondencias el agrupamiento de los meses fue similar al obtenido en el Análisis de Clusters (Fig. 4). Además, observamos que las especies que se relacionaron con los meses de Abr a Sep fueron, principal-

mente, transaharianas, mientras que las observadas de Oct a Mar fueron especies de carácter presahariano.

Comparando la riqueza en un total de seis carrizales de España (considerando el ciclo anual en su conjunto, para cada caso), un Análisis de Clusters reveló la existencia de tres grupos (Fig. 5): el de Badina de Escudera (que formó una misma unidad junto con un carrizal en el N de España –Txingudi– y otro en el centro –Villamejor–), el de los carrizales del S y SE

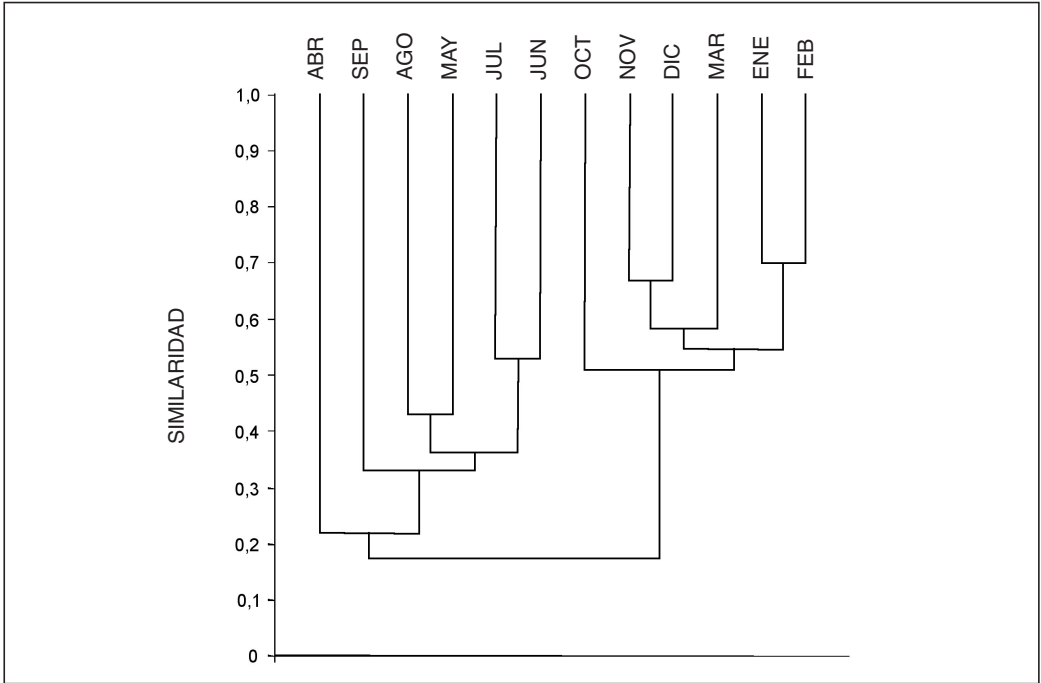


Fig. 3. Diagrama derivado de un Análisis Jerárquico de Clusters desarrollado para establecer la relación entre los meses, a lo largo del ciclo anual, teniendo en cuenta una matriz basada índice de similaridad de Jaccard.

Fig. 3. Hierarchical Analysis of Clusters establishing the relationship among months based on the community species composition. Values of similarity were calculated with the Jaccard's index.

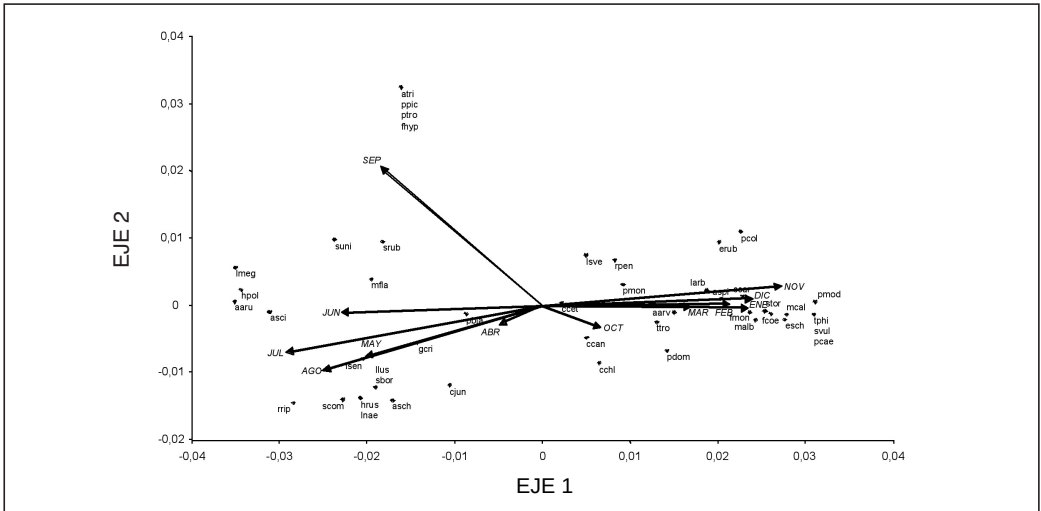


Fig. 4. Diagrama derivado de un Análisis de Correspondencias en el que se ve la relación entre los meses y las especies.

Fig. 4. Scatter-plot derived from a Correspondence Analysis where the relationship between species and months can be seen.

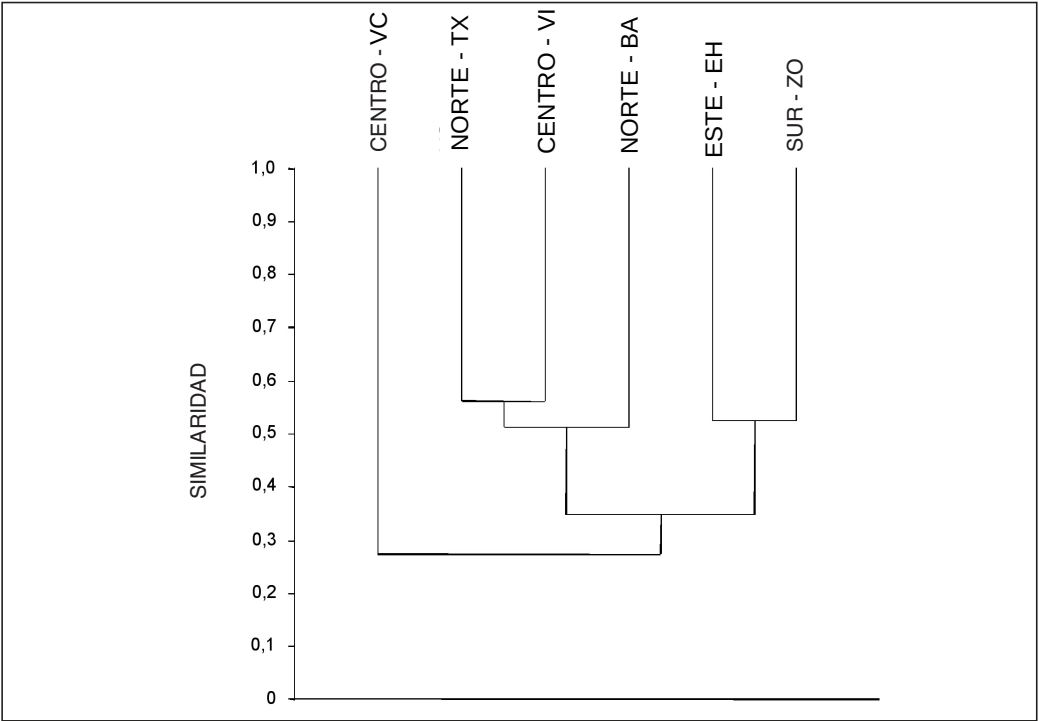


Fig. 5. Diagrama desarrollado para estudiar la relación entre un total de seis carrizales de España, considerando el número de especies obtenido a lo largo de un ciclo anual completo.

Fig. 5. Hierarchical Analysis of Clusters establishing the relationship among six reed beds from Spain, based on the community species composition for a whole annual cycle.

(Zóñar y la Albufera del Abra), y otro, constituido por el carrizal de Villafranca de los Caballeros, en el centro de España.

Análisis cuantitativos

En conjunto se capturaron 3036 aves diferentes (incluidas las recapturas de fuera) y 212 recapturas, de aves capturadas por primera vez en Badina de Escudera a lo largo del periodo de estudio. La abundancia varió entre 20 capturas (en Abr) y 706, en Nov (Fig. 6). En particular, de Jun a Ago la abundancia fue aumentando unas 50 capturas por mes, mientras que de Sep a Nov, a unas 250 capturas por mes. Posteriormente, el número de capturas decreció hasta Abr (150 capturas por mes), aumentando de nuevo en May.

La proporción de recapturas varió desde 6,5% en Jul hasta una media de 2,6% de Ago a Nov, periodo durante el cual no se registraron diferencias ($\chi^2_3 = 2,017$; $P = 0,569$) (Fig. 6). A partir de entonces, la proporción de recapturas se incrementó paulatinamente, hasta el 18,5% de Feb ($\chi^2_2 = 17.044$, $P < 0.001$). En Mar y Abr este valor bajó hasta el 10,6%, sin haber diferencias entre ambos meses ($\chi^2_1 = 0.020$, $P\text{-exact} = 0.886$). En May la proporción de recapturas subió de nuevo hasta el 12,9%.

Teniendo en cuenta el comportamiento migratorio, de Abr a Sep la mayoría de las capturas fueron especies transaharianas (84,9%), mientras que desde Oct hasta Mar la mayoría de las especies fueron de hábito presahariano (90,0%). Entre Abr y Sep las primeras cinco especies más abundantes acumularon el 84,9% de la abun-

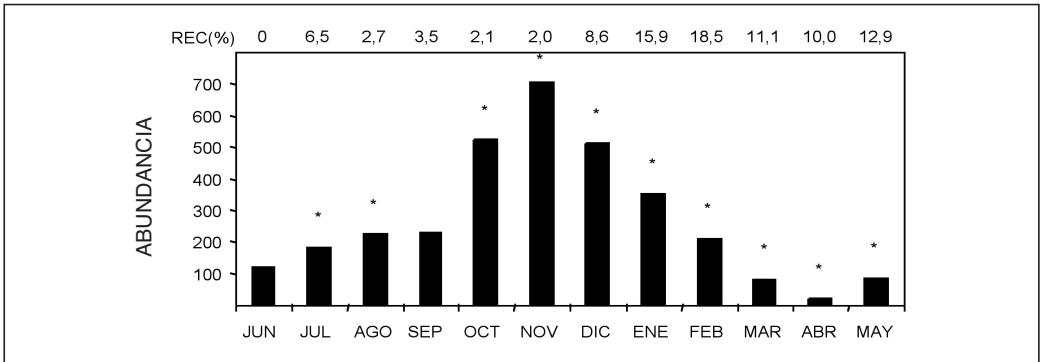


Fig. 6. Patrón estacional de capturas (barras) y proporción de recapturas de passeriformes en Badina de Escudera. El (*) indica la existencia de diferencias significativas en la estimación de la riqueza entre el mes en que aparece y el anterior, de acuerdo a un test de ji-cuadrado.

Fig. 6. Seasonal patterns of captures (bars) and proportion of recaptures (in percentage) of passerines at Badina de Escudera. The symbol (*) indicates the existence of significant differences in captures in relation to the month before, according to ji-square test.

dancia, siendo *A. scirpaceus* dominante (casi el 40% de la abundancia) y todas ellas transaharianas (Fig. 7). De Oct a Mar las primeras cinco especies más abundantes acumularon el 90,0% de la abundancia, siendo cuatro residentes o especies de comportamiento migratorio presaha-

riano, y acumulando *E. schoeniclus* caso el 70% de la abundancia (Fig. 7).

El índice de diversidad de Shannon varió durante el periodo de estudio, siendo el máximo en Oct y el mínimo en Nov (Fig. 8).

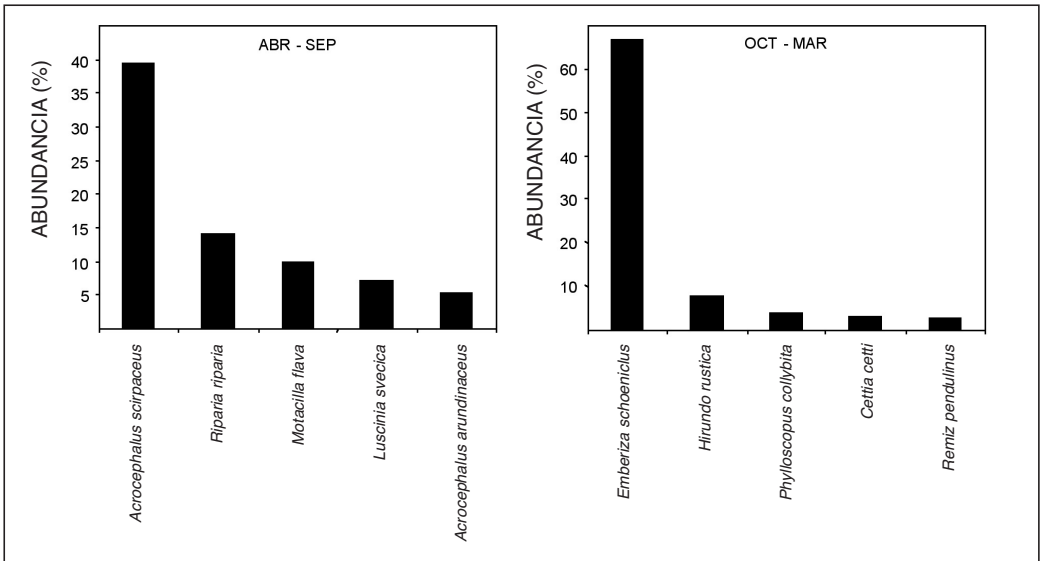


Fig. 7. Proporción de capturas de las especies más abundantes de Badina de Escudera, para cada uno de los periodos o ensamblados principales.

Fig. 7. Proportion of captures of the five most abundant species between the two main bird assemblages.

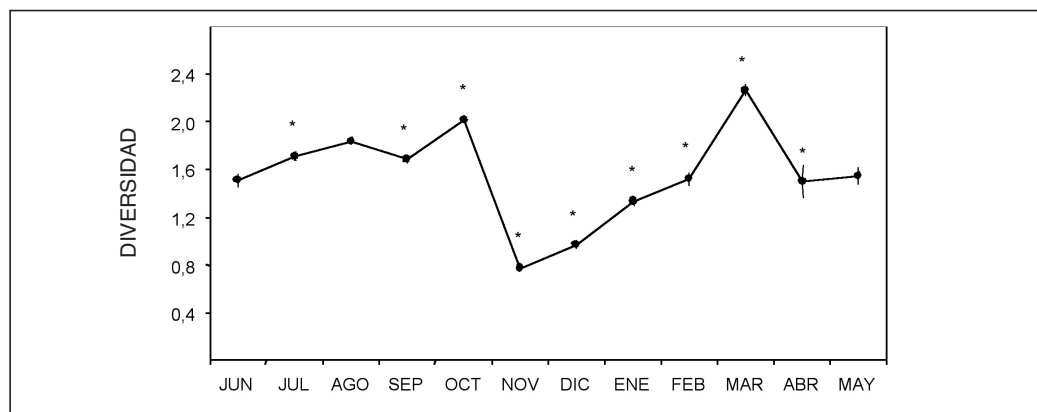


Fig. 8. Patrón estacional de la diversidad de Shannon ($\pm$ intervalo de confianza al 95%). El (*) indica la existencia de diferencias significativas en la estimación de la riqueza entre el mes en que aparece y el anterior, de acuerdo a un test de *t*.

Fig. 8. Seasonal dynamics of the diversity ($\pm$ 95% confidence interval). The symbol (*) indicates the existence of significant differences each sample (month) in relation to the previous one, according to a *t* test

DISCUSIÓN

La estructura de la comunidad de los paseriformes del carrizal de Badina de Escudera varió a lo largo del ciclo anual, dividiéndose en dos sub-unidades o ensamblados: de Abr a Sep, relativo, principalmente, al periodo de cría y paso migratorio de transaharianos, y de Oct a Mar, relativo al paso de especies de carácter presahariano y a la invernada. Consecuentemente, la discusión de los parámetros que describen la comunidad, en términos de abundancia y riqueza, se realizará para cada uno de los dos grupos.

El ensamblado de aves de Abr a Sep: periodo de cría y paso migratorio de transaharianos

La mayoría de las capturas que se obtuvieron entre los meses de Abr y Sep fueron transaharianos, tanto en términos de especies (60%) como de abundancia (sólo *A. scirpaceus* supuso ya el 40% de la abundancia). Este periodo engloba la época de cría (durante la cual destacan las especies del género *Acrocephalus* spp.) y el paso migratorio pre- y posnupcial (hacia o desde las áreas de invernada en el centro y S de África; e.g. CRAMP 1988, 1992) de aves

transaharianas para la Península (TELLERÍA *et al.* 1999). Similares resultados se observaron en otros carrizales en el S (TORRES *et al.* 1983), SE (PARACUELLOS 1996) y centro de España (VILLARÁN 2000a; TORRALVO 2007), bien en cuanto a número de especies como de capturas. Contrariamente, GRANDÍO & BELZUNCE (1990) detectaron en el N de España que durante este periodo la riqueza y las capturas estuvieron formadas por especies de carácter presahariano o residentes. No obstante, es probable que los resultados de GRANDÍO & BELZUNCE (1990) estuvieran sesgados, en la medida en que su análisis estuvo basado en censos, y de la dificultad de detectar ciertas especies en medios muy densos, como el carrizal, especialmente una vez la época de cría finaliza y las aves son más cautas o, al menos, menos conspicuas. En consecuencia, y salvo quizá algunos casos, cabe destacar que en los carrizales de España, durante el periodo que comprende los meses de Abr a Sep, son dominantes las especies de carácter transahariano, bien como nidificantes o como aves de paso hacia o desde las áreas de invernada.

En Badina de Escudera la riqueza aumentó entre Abr y Jul, sin registrarse diferencias entre Jul y Sep. En otros casos, contrariamente, la riqueza bajó de Abr a Jun o Jul, aumentando a

partir de Sep (GRANDÍO & BELZUNCE 1990; PARACUELLOS 1996). En conjunto, dos son las causas que consideramos para explicar el porqué del patrón registrado en Badina de Escudera, y las diferencias con otras zonas. Primero, cierto número de especies transaharianas, en paso (tardío), no nidificantes en Badina, como *R. riparia*, *H. polyglotta* y *S. communis*, se capturaron por primera vez en May, y no Abr, lo cual contribuyó al aumento de la riqueza de Abr a May. Asimismo, el incremento de Jun a Jul fue explicado por la ocurrencia de especies no nidificantes en Badina, que durante el periodo de paso posnupcial se capturaron por primera vez en Jul, como es el caso de *A. schoenobaenus* y *L. naevia*. Adicionalmente, observamos que algunas aves locales que no se reprodujeron en el carrizal (no se capturaron ejemplares nidificantes) aparecieron en éste a partir de Jul. Es el caso de *C. cetti* y *C. juncidis*. En el caso de *C. cetti*, así, la especie criaría en sotos próximos donde, previsiblemente, encontraría mejores condiciones para reproducirse (VILLARÁN 2000b; VILLARÁN *et al.* 2002b). Varios de los ejemplares que se capturan en Jul, además, fueron aves juveniles, tal vez en dispersión.

La abundancia de Abr a Sep fue menor que de Oct a Mar (en Abr se obtuvo el mínimo de capturas para todo el periodo de estudio), por lo que el carrizal, en conjunto, acogió menos aves entre los meses de Abr y Sep que durante el periodo de invernada. A esta diferencia, además, contribuiría el hecho de que de Abr a Sep, al contrario de lo que se registró de Oct a Mar, son dominantes las especies de carácter no gregario (como son los carriceros *Acrocephalus* spp.), cuya densidad en el carrizal es por tanto menor que la que pueda haber en invierno, cuando grandes bandos de especies como *E. schoeniclus* llegan a formar dormideros muy relevantes, contribuyendo de este modo a aumentar la densidad de aves en el carrizal. Además, incluso las especies que son gregarias en la invernada, no lo son durante el periodo de cría (e.g. *P. montanus*), contribuyendo también a reducir la densidad de aves en el carrizal y, en definitiva, la abundancia. Por otro lado, el escaso número de capturas en Abr hace pensar

en la escasa relevancia de Badina de Escudera como área de descanso para aves en paso migratorio prenupcial.

Es probable que entre los meses de Abr y Sep, y especialmente de Jul a Sep, la abundancia en Badina hubiera sido sesgada (subestimada), ya que en este periodo algunas especies de carácter transahariano, como *H. rustica* y *M. flava*, llegaron a formar densos dormideros (de incluso varios cientos o hasta unos pocos miles de ejemplares, JA obs. per.), pero a cierta distancia de las zonas donde se muestreó. La abundancia, así, no reflejó estos números, por lo que el método de muestreo no parece óptimo a la hora de muestrear las especies que forman dormideros densos, concentrados en pequeñas áreas y lejos de las zonas donde se ponen las redes. Así, la abundancia máxima para *H. rustica* se obtuvo en Oct (185 capturas), que contrasta con las diez capturas de Jul a Ago y la ausencia de capturas en Sep, a pesar del hecho de que la especie muestra un máximo, para el conjunto de España, entre Sep y Oct (TELLERÍA *et al.* 1999). Por otro lado, en especies aéreas, como *H. rustica*, la capturabilidad está muy condicionada por las condiciones ambientales y meteorológicas, y por tanto muy sometida al azar. En particular, es habitual capturar este tipo de especies cuando el aeroplancton se concentra muy cerca del suelo. El método empleado, en consecuencia, no parece adecuado para cuantificar su abundancia.

La proporción de recapturas de Abr a Sep estuvo en torno al 10% (5% entre Ago y Sep). Sólo de May a Jun esta proporción se incrementó, dado al asentamiento de aves nidificantes en el carrizal (como es el caso de *A. scirpaceus* y *A. arundinaceus*). El descenso a partir de Ago (sin registrarse diferencias desde Ago hasta Nov) se explicaría debido a la ocurrencia de aves en paso, cuya estancia en Badina puede que sea menor que una semana (SCHAUB & JENNI 2001).

La diversidad tendió a no variar desde Abr hasta Sep, aunque fue significativamente más alta en Jul y Ago, lo cual pudo explicarse si se

consideran las especies que se capturaron por primera vez en Jul (bien aves en su paso migratorio posnupcial o algunas especies locales que, como se ha apuntado ya, entraron el carrizal tras criar fuera del mismo). El descenso en la diversidad que observamos en Sep pudo explicarse como consecuencia de un incremento de la dominancia de especies de carácter transahariano (el 70% de la abundancia de este mes fue debido a *A. scirpaceus* y *L. svecica*) y el hecho de que la riqueza no aumentó. En el centro de España, VILLARÁN (2000a) obtuvo un resultado parecido (en su caso, *A. scirpaceus* y *P. trochilus* acumularon el 80% de la abundancia en Sep). En otros casos, no obstante, la riqueza aumentó en Sep (GRANDÍO & BELZUNCE 1990; PARACUELLOS 1996).

El ensamblado de aves de Oct a Mar: paso migratorio de presaharianos e invernada

A diferencia de lo registrado entre los meses de Abr y Sep, las aves que se capturaron de Oct a Mar fueron, mayoritariamente, especies de carácter presahariano, de entre las que *E. schoeniclus* supuso el 70% de la abundancia. Muchas de las especies que se capturan entre Oct y Mar son aves que se alimentan de semillas y de carácter gregario, al menos en invierno, y cuya ocurrencia en el carrizal se debe a la constitución de dormideros (CRAMP 1988; CRAMP & PERRINS 1993, 1994a, 1994b). Así, se pone de manifiesto la relevancia del carrizal como refugio para las aves granívoras. Excepciones a esta regla son los casos de *E. rubecula*, *S. torquata*, *P. collybita*, cuya alimentación en invierno se basa, principalmente, en artrópodos. Debido a su territorialidad, los insectívoros son mucho menos abundantes que los granívoros que forman dormideros.

El número de especies decreció entre los meses de Oct y Feb, aumentando sólo en Mar. Este patrón ha sido descrito para otros carrizales donde la riqueza decrece a partir de Oct o Nov, alcanzando otro máximo en Feb (TORRALVO 2007), Mar (PARACUELLOS 1996; VILLARÁN 2000a) o Abr (TORRES *et al.* 1983;

GRANDÍO & BELZUNCE 1990). Al máximo de Oct contribuyó la existencia de un solapamiento de especies de carácter tran- y presahariano, algo ya registrado tanto en otros carrizales (GRANDÍO & BELZUNCE 1990; PARACUELLOS 1996; VILLARÁN 2000a) como en otros biotopos (e.g. HERRERA 1980; COSTA 1993; VILLARÁN *et al.* 2002b). Así, algunas especies todavía capturadas en Oct pero no a partir de Nov fueron los carriceros *Acrocephalus* spp., hirundínidos, o *M. flava*. Asimismo, especies como *E. schoeniclus*, *Fringilla* spp., *P. collybita* y *P. caeruleus*, fueron capturadas por primera vez en Oct y, a partir de entonces, a lo largo de todo el invierno.

Entre Oct y Mar la abundancia mostró un único máximo hacia el mes de Nov, coincidiendo con los resultados de VILLARÁN (2000a) para el centro de España, y debido a la gran cantidad de *E. schoeniclus* en paso migratorio. En otros carrizales donde *E. schoeniclus* no fue tan importante, el máximo se registró hacia los meses de Dic (PARACUELLOS 1996) o Ene (GRANDÍO & BELZUNCE 1990). En todo caso, parece ser que en los carrizales de España la abundancia alcanza valores máximos durante el invierno (GRANDÍO & BELZUNCE 1990; PARACUELLOS 1996; VILLARÁN 2000a). El caso de un carrizal en el centro de España (TORRALVO 2007) constituiría una excepción que, no obstante, hay que achacarla al hecho de que en este caso apenas se cogieron especies de carácter gregario en invierno, quizás debido al menor esfuerzo de muestreo y la localización de las redes en una superficie muy limitada del carrizal (TORRALVO 2007).

Al igual que en los transaharianos, es también posible que la abundancia hubiera sido sesgada en cierto número de especies de carácter presahariano, en particular en las que formaron dormideros lejos de donde se situaron las redes, como es el caso de *Sturnus* spp. En este caso, además, hay que destacar que las especies más grandes son susceptibles de tener una menor capturabilidad (*Sturnus* spp., *M. calandra*, *Turdus* spp.), debido al tamaño de la malla de las redes.

La proporción de recapturas fue aumentando desde un 2% en Oct hasta un 20% en Feb, apoyando de este modo la idea de un asentamiento de ejemplares invernando en el carrizal. Además, esta alta proporción de aves sedimentadas en invierno contrasta con los resultados observados entre los meses de Abr y Sep, sugiriendo una comunidad más estable durante el periodo de Oct a Mar. Esta proporción, en todo caso, refleja en general el patrón de sedimentación para toda la comunidad, no mostrando por tanto las diferencias que pueda haber entre especies (o incluso entre sexos o edades), en las que la proporción de recapturas sería mayor en las especies más territoriales y fieles al área de invernada y menor en las gregarias que cambiarían de dormidero durante el periodo invernal (VILLARÁN & PASCUAL-PARRA 2003).

Comparación con otras zonas de carrizal de España

En conjunto se capturaron 46 especies de pase-riformes en Badina de Escudera, coincidiendo con los resultados de GRANDÍO & BEL-ZUNCE (1990) para el N de España. En otras zonas, no obstante, la riqueza fue mucho menor, incluso en casos donde el esfuerzo de muestreo fue mucho mayor (el mínimo -17 especies- se obtuvo en un carrizal en el centro de España; TORRALVO 2007). Obviamente, parte de estas diferencias podría ser debida a sesgos de carácter metodológico (empleo de redes de niebla frente a censos, número de jornadas de muestreo por mes, esfuerzo de muestreo en cada una de las jornadas), siendo este un problema de base al comparar datos que se han obtenido mediante metodologías y en años diferentes. Otra fuente de variabilidad, y que explicaría las diferencias encontradas, sería el grado de homogeneidad de los carrizales que han sido analizados, ya que es sabido que las especies de plantas ligadas al carrizo y el nivel de encharcamiento y estructura de éste influyen de un modo decisivo en la comunidad de aves (MEZQUIDA *et al.* 2005; VILLARÁN *et al.* 2006).

Asimismo, debido a su localización, a no más de 90 km al sur de los Pirineos Occidentales, y junto al corredor de dos de los ríos más relevantes de Navarra (Arga y Aragón; Fig. 1), la laguna de Badina de Escudera se sitúa en una de las zonas más importantes de Europa en lo relativo al paso de aves en migración: la ruta que pasa por las costas atlánticas de Europa, hasta que llega a España por los Pirineos Occidentales y, cruzando la Península y a través de Gibraltar, a África. Además, Navarra se localiza en el valle del río Ebro, que parece ser empleado como corredor y jugar un papel clave en la migración de aves en España (e.g. ASENSIO *et al.* 1991; HERNÁNDEZ *et al.* 2003). Se ha demostrado que las rutas migratorias están relacionadas con la distribución de aves en invierno (GALARZA & TELLERÍA 2003). Este es el motivo por el que el carrizal de Badina de Escudera (como el de Txingudi, en el N de España, justo donde los Pirineos alcanzan el Cantábrico, GRANDÍO & BEL-ZUNCE 1990) podría alcanzar valores de riqueza más altos que los observados en otras zonas de España. Además, no obstante, podrían influir en estas diferencias entre zonas otros factores, relativos a las características del carrizal, como se señala a continuación.

La similitud entre diferentes carrizales no mostró ningún patrón de variabilidad de tipo geográfico. Así, aunque los carrizales del E y S de España (que podrían ser englobados en un mismo grupo, debido a su localización claramente mediterránea), sí formaron un único grupo, el carrizal de Badina de Escudera fue más parecido a uno del centro de España que a otro que estaba más cerca, en el N de España. Posiblemente, más que la localización relativa de cada carrizal, mucho más importante sea considerar las características del carrizal (estructura de la vegetación y superficie del carrizal, relación sequía-inundación, disponibilidad de alimento, etc.) y su influencia a la hora de explicar la estructura de la comunidad (e.g. POULIN *et al.* 2002; PARACUELLOS 2006).

Badina de Escudera, siendo uno de los carrizales más destacados de Navarra, está llamada a

jugar un papel clave en la conservación de la avifauna de Navarra, especialmente como área de cría, paso migratorio posnupcial e invernada para un buen número de especies de paseriformes. Aunque ya declarado Enclave Natural y LIC, Badina de Escudera se enfrenta a amenazas que, si se agudizan o se suman a otras que puedan surgir en el futuro, podrían suponer un problema para la conservación de este espacio natural. De entre estas amenazas cabe destacar: la pérdida de hábitat, debido a la desecación de las zonas más marginales de la laguna, la eutrofización, la caza descontrolada, la existencia de varias pistas que cruzan la laguna de lado a lado, contribuyendo de este modo a atomizar la laguna (de todas ellas,

cabe destacar dado su posible impacto la autopista A-15).

AGRADECIMIENTOS

A las personas que colaboraron en la labor de campo, especialmente a D. Mazuelas, A. Mendiburu, E. Robles. A. Villarán y J. A. Torres nos proporcionaron sus estudios llevados a cabo en el centro y S de España. El Gobierno de Navarra autorizó el anillamiento de aves. JA estuvo becado a través de una beca predoctoral del Gobierno Vasco – Eusko Jaurlaritza. A. Villarán contribuyó con sus comentarios a mejorar una primera versión del trabajo.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AGRESTI, A. 1996. An introduction to categorical data analysis. Wiley Interscience. New York.
- AMAT, J. A. 1984. Las poblaciones de aves acuáticas en las lagunas andaluzas: composición y diversidad durante el ciclo anual. *Ardeola* 31: 61-79.
- ARIZAGA, J., ALONSO, D., FERNÁNDEZ, E., FERNÁNDEZ, I., MARTÍN, D. & VILCHES, A. La Estación de Anillamiento de la Badina de Escudera de 2002 a 2006. Gorosti: en prensa.
- ASENSIO, B., CANTOS, F. J., FERNÁNDEZ, A. & VEGA, I. 1991. La migración del Avión Zapador (*Riparia riparia*) en España. *Ardeola* 38: 37-49.
- BALTANAS, A. 1992. On the use of some methods for the estimation of species richness. *Oikos* 65: 484-492.
- BOULINIER, T., NICHOLS, J. D., SAUER, J. R., HINES, J. E. & POLLOCK, K. H. 1998. Estimating species richness: the importance of heterogeneity in species detectability. *Ecology* 79: 1018-1028.
- BUNGE, J. & FITZPATRICK, M. 1993. Estimating the number of species: a review. *J. Am. Stat. Assoc.* 88: 364-373.
- BURNHAM, K. P. & OVERTON, W. S. 1979. Robust estimation of population size when capture probabilities vary among animals. *Biometrika* 65: 625-633.
- CARRASCAL, L. M. 1984. Organización de la comunidad de aves de los bosques de *Pinus sylvestris* de Europa en sus límites latitudinales de distribución. *Ardeola* 31: 91-101.
- CHAO, A., LEE, S. M. & JENG, S. L. 1992. Estimation of population size for capture-recapture data when capture probabilities vary by time and individual animal. *Biometrics* 48: 201-216.
- COLWELL, R. K. 2006. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8. Persistent URL <purl.oclc.org/estimates>
- COLWELL, R. K. & CODDINGTON, J. A. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 345: 101-118.
- COSTA, L. 1993. Evolución estacional de la avifauna en hayedos de la montaña cantábrica. *Ardeola* 40: 1-11.
- CRAMP, S. 1988. Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. Vol. V. Oxford University Press. Oxford.

- CRAMP, S. 1992. Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. Vol. VI. Oxford University Press. Oxford.
- CRAMP, S. & PERRINS, C. M. 1993. Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. Vol. VII. Oxford University Press. Oxford.
- CRAMP, S. & PERRINS, C. M. 1994a. Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. Vol. VIII. Oxford University Press. Oxford.
- CRAMP, S. & PERRINS, C. M. 1994b. Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. Vol. IX. Oxford University Press. Oxford.
- ENCISO, J. P. & PARACUELLOS, M. 1997. Dinámica estacional de la comunidad de aves acuáticas en los humedales del levante almeriense (SE ibérico). Caracterización e importancia ornítica provincial. *Oxyura* 9: 29-43.
- ENOKSSON, B., ANGELSTRAM, P. & LARSSON, K. 1995. Deciduous forest and resident birds: the problem of fragmentation within a coniferous forest landscape. *Lands. Ecol.* 19: 267-275.
- GALARZA, A. & TELLERÍA, J. L. 2003. Linking processes: effects of migratory routes on the distribution of abundance of wintering passerines. *Anim. Biodivers. Conserv.* 26: 19-27.
- GAWLIK, D. E. & ROCQUE, D. A. 1998. Avian communities in bayheads, willowheads, and sawgrass marshes of the central Everglades. *Wilson Bull.* 110: 45-55.
- GRANDÍO, J. M. & BELZUNCE, J. A. 1990. Estructura estacional de las comunidades de Paseriformes en una marisma del País Vasco Atlántico. *Munibe* 41: 47-58.
- HAMMER, Ø., HARPER, D. A. T. & RYAN, P. D. 2001. PAST: Palaeontological Statistics software package for education and data analysis. *Palaentol. Electro.* 4: 9 pp.
- HELTSE, J. F. & FORRESTER, N. E. 1983. Estimating species richness using jackknife procedure. *Biometrics* 39: 1-11.
- HERNÁNDEZ, M., CAMPOS, F., ARIZAGA, J. & ALONSO, D. 2003. Migración del Pechiazul *Luscinia svecica* en la Península Ibérica. *Ardeola* 50: 259-263.
- HERRERA, C. M. 1980. Evolución estacional de las comunidades de passeriformes en dos encinares de Andalucía Occidental. *Ardeola* 25: 143-180.
- HODKINSON, I. D. & HODKINSON, E. 1993. Pondering the imponderable: a probability-based approach to estimating insect diversity from repeat faunal samples. *Ecol. Entomol.* 18: 91-92.
- KARR, M. 1979. On the use of mist nets in the study of bird communities. *Inland Bird Banding* 51: 1-10.
- KNICK, S. T. & ROTENBERRY, J. T. 1995. Landscape characteristics of fragmented shrubsteppe habitats and breeding passerine birds. *Conserv. Biol.* 9: 1059-1071.
- KREBS, C. J. 1989. Ecological methodology. Benjamin. Cummings.
- MAGURRAN, A. 1989. Diversidad ecológica y su medición. Vedral. Barcelona.
- MARGALEF, R. 1998. Ecología. Omega. Barcelona.
- MARTÍNEZ, R., GARRIGUES, R. & MORATA, J. A. 1989. Estudio de la comunidad de aves acuáticas de la laguna de «Los Patos» (Hellín, Albacete). *Oxyura* 5: 107-117.
- MEZQUIDA, E. T., VILLARÁN, A. & PACUAL-PARRA, J. 2005. Microhabitat use and social structure in Linnet *Carduelis cannabina* and Corn Bunting *Miliaria calandra* at a winter roost in Central Spain. *Bird Study* 52: 323-329.
- MINGOTI, S. A. & MEEDEN, G. 1992. Estimating the total number of distinct species using presence and absence data. *Biometrics* 48: 863-875.
- OBESO, J. R. 1987. Comunidades de passeriformes en bosques mixtos de altitudes medias de la sierra de Cazorla. *Ardeola* 34: 37-59.
- PALMER, M. W. 1990. The estimation of species richness by extrapolation. *Ecology* 71: 1195-1198.
- PARACUELLOS, M. 1996. Dinámica anual de la comunidad de passeriformes en carrizales costeros del sudeste ibérico. *Doñana Act. Vertebr.* 23: 33-44.
- PARACUELLOS, M. 1997. Análisis comparativo entre las comunidades de passeriformes de cañaverales y carrizales en el sureste ibérico. *Ardeola* 44: 105-108.

- PARACUELLOS, M. 2006. Relationships of songbird occupation with habitat configuration and bird abundance in patchy reed beds. *Ardea* 94: 87-98.
- POULIN, B., LEFEBVRE, G. & MAUCHAMP, A. 2002. Habitat requirements of passerines and reedbed management in southern France. *Biol. Conserv.* 107: 315-325.
- PURROY, F. J. 1975. Evolución anual de la avifauna de un bosque mixto de coníferas y frondosas en Navarra. *Ardeola* 21: 669-697.
- RIFFELL, S. K., GUTZWILLER, K. J. & ANDERSON, S. H. 1996. Does repeated human intrusion cause cumulative declines in avian richness and abundance? *Ecol. Appl.* 6: 492-505.
- SALAS, G., GARCÍA, L. & OÑA, J. A. 1985. Evolución estacional de la comunidad de aves acuáticas de la Albufera de Adra (Almería). *Oxyura* 2: 35-43.
- SÁNCHEZ, A. 1991. Estructura y estacionalidad de las comunidades de aves de la sierra de Gredos. *Ardeola* 38: 207-231.
- SCHAUB, M. & JENNI, L. 2001. Stopover durations of three warbler species along their autumn migration route. *Oecologia* 128: 217-227.
- SOLOW, A. R. 1994. On the Bayesian estimation of the number of species in a community. *Ecology* 75: 2139-2142.
- SNEATH, P. H. A. & SOKAL, R. R. 1973. Numerical Taxonomy: the Principles and Practice of Numerical Classification. Freeman. San Francisco.
- TELLERÍA, J. L., ASENSIO, B. & DÍAZ, M. 1999. Aves Ibéricas. II. Paseriformes. J. M. Reyero (Ed.). Madrid.
- TORRALVO, C. A. 2007. La comunidad de passeriformes en un carrizal de la Mancha húmeda. *Rev. Anillamiento* 19: 10-18.
- TORRES, J. A., CÁRDENAS, A. M. & BACH, C. 1983. Estudio de la comunidad de Paseriformes de la laguna de Zoñar (Córdoba, España). *Natural. Hispanica* 24.
- TUCKER, G. M. & HEATH, M. F. 1994. Birds in Europe. Their conservation status. BirdLife International. Cambridge.
- VILLARÁN, A. 2000a. Evolución estacional de la comunidad de aves del carrizal de Villamejor (España central), a partir de datos de anillamiento. *Oxyura* 10: 137-151.
- VILLARÁN, A. 2000b. Biometría, fenología y razón de sexos del Ruiseñor Bastardo *Cettia cetti* en carrizales del valle del Tajo (España central). *Butlletí del Grup Català d'Anellament* 7: 1-9.
- VILLARÁN, A., MEZQUIDA, E. T., MEDINA, C. PASCUAL-PARRA, J. & ALONSO, B. 2006. Interacciones entre tres especies de passeriformes en un dormidero comunal del Valle del Tajo (España central). *Revista de Anillamiento* 16: 73-78.
- VILLARÁN, A. & PASCUAL-PARRA, J. 2003. Recapture rates of five passerine species wintering at a reedbed site in Central Spain. *Revista Catalana d'Ornitologia* 20: 19-27.
- VILLARÁN, A., PASCUAL-PARRA, J., ALONSO, B., MEZQUIDA, E. T., MEDINA, C. & DOMÍNGUEZ-MÉNDEZ, J. 2002a. Factores que condicionan la distribución de capturas de passeriformes en redes japonesas. *Revista de Anillamiento* 9-10: 27-34.
- VILLARÁN, A., PASCUAL-PARRA, J., ALONSO, B., MEZQUIDA, E. T. & MEDINA, C. 2002b. La comunidad de aves del Monte de Valdelatas (Madrid): un estudio basado en el anillamiento. *Anuario Ornitológico de Madrid* 2001: 52-65.
- ZAMORA, R. & CAMACHO, I. 1984. Evolución estacional de la comunidad de aves de Sierra Nevada. *Doñana Act. Vertebr.* 11: 25-43.