

Cambio estacional en la estructura y composición de ensamblados de paseriformes y afines en hábitats ligados a humedales de la costa vasca a partir de datos de anillamiento



Herrerillo común.
© Juan Arizaga

Juan Arizaga^{1,*}, Iñaki Aiertza¹, Iñaki Aranguren¹, Juan F. Cuadrado¹, Eneko Díez², Jon Etxezarreta¹, Javier Goikoetxea¹, Ibon Intxaurrendieta¹, Jose I. Jauregi¹, Maite Laso¹, Jon Martínez¹ y José M. Sánchez¹

¹ Departamento de Ornitología. Sociedad de Ciencias Aranzadi. Zorroagagaina 11, 20014 Donostia-San Sebastián.

* Autor para correspondencia: jarizaga@aranzadi.eus

RESUMEN

La puesta en marcha de estaciones de anillamiento en Gipuzkoa bajo el programa de Estaciones para la Monitorización de Aves Nidificantes (EMAN) y de Aves Invernantes (EMAI) genera una oportunidad muy interesante para analizar los cambios de estructura de comunidades o ensamblados y el grado de intercambio de individuos entre la época reproductora y el invierno. En este artículo se aborda un análisis de ensamblados y capturas-recapturas entre periodos (EMAN vs. EMAI; esto es, reproducción vs. invierno) en (1)

la estación de anillamiento de Jaizubia, localizada en un carrizal, y (2) la estación de Motondo, en un bosque de ribera (aliseda). El número de especies en el carrizal y la aliseda se reduce en invierno y asimismo es siempre más elevado en la aliseda (42 frente a 31). Tales diferencias se atribuyen a una complejidad estructural más alta en la masa forestal de Motondo, en la cual, además, el grado de reemplazo de especies entre periodos es inferior. Así, en Jaizubia solamente cuatro especies (12 %; 17,4 % si omitimos las especies transaharianas) tuvieron recapturas entre ambos periodos (es decir, capturadas en EMAN y recapturadas en EMAI de ese año o años siguientes, o viceversa). En Motondo, hubo 11 especies (26 %; 33,3 % si omitimos las especies transaharianas) que tuvieron recapturas entre ambos periodos.

Palabras clave

Aliseda cantábrica, avifauna, carrizal, Gipuzkoa, invierno, ornitocenosis, recapturas, reproducción.

INTRODUCCIÓN

Como resultado de la estacionalidad del clima, las comunidades de aves varían a lo largo del ciclo anual en buena parte del mundo. En el Paleártico, la proporción de especies migratorias es alta en las zonas más cercanas al Ártico y tanto menor cuanto más al sur (Newton, 2008). En este contexto, el sur de Europa acoge por una parte un gran número de especies o poblaciones sedentarias, a las que en invierno se suman otras procedentes del norte del continente (Pérez-Tris *et al.*, 1999; Tellería *et al.*, 1999; Tellería y Pérez-Tris, 2004; Santos *et al.*, 2013; Urios y García-Macía, 2022).

La costa vasca, por su particular posición geográfica en el límite occidental de Pirineos y el sureste del mar Cantábrico, se localiza en un corredor migratorio de gran importancia para las aves del Paleártico occidental (Galarza, 1996; Weisshaupt *et al.*, 2016; Arizaga, 2019).

Asimismo, se constituye como un destino invernal notable para un buen número de especies y de individuos (Tellería y Santos, 1982; Santos y Tellería, 1985; Galarza, 1987; Tellería *et al.*, 2008; Tellería *et al.*, 2009; Santos *et al.*, 2013; Herrero *et al.*, 2021). El efecto de la llegada de nuevas especies o poblaciones durante el periodo no reproductor, sumado a la desaparición de las especies que invernan en el África subsahariana (especies transaharianas), ha sido bien estudiado a escala de ensamblados (conjunto de especies cuya agrupación responde a criterios de carácter arbitrario, como su naturaleza taxonómica) o comunidades (conjunto de especies que mantienen una serie de relaciones ecológicas entre sí) en un buen número de hábitats, entre otros campiñas (Galarza, 1987), encinares (Galarza, 1998), plantaciones forestales (Tellería y Galarza, 1991), mosaicos agroforestales y landas en gradientes de altitud en montañas inferiores a 1.000 m (Carrascal, 1986) o marismas (Grandío y Belzunce, 1990),

además de otros estudios llevados a cabo a escalas mayores (Tellería *et al.*, 2008). Tales estudios, no obstante, se realizaron mayoritariamente durante las décadas de 1980 y 1990. Por ello, existe en conjunto un déficit de conocimiento para determinados hábitats así como una actualización que permita definir en qué medida las comunidades de aves han cambiado durante los últimos años. Esto cobra mayor sentido si cabe en el actual escenario de cambio climático (Huntley *et al.*, 2007; Tellería *et al.*, 2016).

Por otro lado, uno de los aspectos menos conocidos sobre la ecología de las aves que conviven en invierno en el sur de Europa es el reemplazo de individuos (intercambio de poblaciones) durante el periodo no reproductor. Así, en la región mediterránea se ha venido observando que las aves residentes ocupan preferentemente los territorios que usan en periodo de cría, situados en general en parches óptimos de hábitat, mientras que las aves invernantes de origen foráneo ocupan territorios de peor calidad (Tellería *et al.*, 2001). En todo caso, este es un comportamiento hasta la fecha estudiado en un escaso número de especies y pocas zonas, por lo que es un tema para el que aún existen amplias lagunas de conocimiento. Así, en un estudio llevado a cabo con petirrojos *Erithacus rubecula* en el este de España observaron que las aves reproductoras desaparecían en invierno y eran reemplazadas por individuos diferentes, cuya morfología sugería un posible origen nórdico o al menos un fenotipo más 'migratorio' que las aves nidificantes (Domínguez *et al.*, 2007). Otro estudio re-

cientemente llevado a cabo en Euskadi demostró que una proporción no desdeñable de las aves que se capturaban en periodo de cría en un bosque ribereño alavés desaparecían en invierno (De la Hera *et al.*, 2014). Ambos estudios contravienen la idea generalizada de que las aves reproductoras del sur de Europa son sedentarias y mantienen territorios estables durante todo el ciclo anual. En la costa vasca, el análisis de la morfología de jilgueros europeos también sugirió un posible origen nórdico de las aves que se capturaban en invierno, sin que se llegara a determinar en este caso si los ejemplares que criaban en la zona se quedaban en ella también durante el invierno, dado el carácter dispersivo de esta especie fuera de la época reproductora (Arizaga *et al.*, 2009b). Así pues, es muy posible que el intercambio de individuos entre la época reproductora y el invierno sea mucho más habitual de lo que tal vez se asume, tanto en cuanto a especies como geográficamente.

La costa vasca, por su particular posición geográfica en el límite occidental de Pirineos y el sureste del mar Cantábrico, se localiza en un corredor migratorio de gran importancia para las aves del Paleártico occidental

La puesta en marcha de estaciones de anillamiento en Gipuzkoa bajo el programa de Estaciones para la Monitorización de Aves Nidificantes (EMAN) y de Aves Invernantes (EMAI) (Arizaga *et al.*, 2023a), el primero en 2010 y el segundo en 2018, genera una oportunidad muy interesante para analizar los cambios de estructura de comunidades o ensamblados y el



grado de intercambio de individuos entre la época reproductora y el invierno. En este artículo se aborda un análisis de ensamblados y capturas-recapturas entre periodos (EMAN vs. EMAI; esto es, reproducción vs. invierno) en (1) la estación de anillamiento de Jaizubia, localizada en un carrizal, y (2) la estación de Motondo, en un bosque de ribera (aliseda).

MATERIAL Y MÉTODOS

Área y periodo de estudio

El estudio fue llevado a cabo en las siguientes dos localidades de la provincia de Gipuzkoa: Jaizubia (municipio de Hondarribia, 43°16'N, 01°48'W) y Motondo

(municipio de Orío, 43°16'N, 02°06'W). La estación de anillamiento de Jaizubia se localiza en el carrizal intermareal presente en la vega de inundación de la regata de Jaizubia, tributaria del río Bidasoa justo antes de su desembocadura en el Cantábrico, dentro de la Zona Especial de Conservación (ZEC) ES2120018. La estación de anillamiento de Motondo se localiza en una de las alisedas más importantes de Gipuzkoa (Castro *et al.*, 2012), dentro de la ZEC ES2120010.

Ambas estaciones de anillamiento se acogen a sendos protocolos EMAN y EMAI (Arizaga *et al.*, 2023a): desde 2010 para el Programa EMAN y desde 2018 (Jaizubia) y 2019 (Motondo) para el Programa EMAI.

Petirrojo europeo.
© Juan Arizaga

Ambos programas se basan en el desarrollo de un muestreo por quincena, entre los meses de mayo y julio en EMAN (lo que da seis muestreos) y diciembre y enero en EMAI (lo que da cuatro muestreos). Las aves se capturan mediante redes japonesas, con las siguientes características en el caso de las dos estaciones de Gipuzkoa: 2,5 m de altura, 16 mm de luz de malla y 5 baldas. El número de metros de red desplegados fue de 228 m en el caso de la EMAN de Jaizubia, 96 m en la EMAI de Jaizubia y 162 m en Motondo (tanto EMAN como EMAI). La posición de las redes fue fija en cada estación y programa. El tipo y estructura de la vegetación en cada estación son los siguientes, definido para un ancho de banda de 10 m a cada lado de cada línea de redes: (1) en Jaizubia, prácticamente el 100 % de la vegetación es masa monoespecífica de carrizal *Phragmites australis*, con la excepción de una zona con tamarindos *Tamarix* spp., que en total no llega ni al 5 % de toda la superficie; (2) en Motondo, la vegetación está conformada por una masa forestal dominada por alisos *Alnus glutinosa*. Donde esta masa se aclara, por ejemplo por la caída de arbolado, se desarrolla un estrato arbustivo potente, generalmente dominado por las zarzas *Rubus* spp. En consecuencia, el hábitat en cada estación es homogéneo.

Una vez son capturadas, las aves se anillaron y se determinó su edad (mediante el examen de patrones de muda) (Svensson, 1996; Blasco-Zumeta, 2023). Además, cuando fue posible también se determinó el sexo y midieron varias variables biométricas no utilizadas en este trabajo.

Análisis estadísticos

Puesto que el Programa EMAN se inició mucho antes que el Programa EMAI, para llevar a cabo comparaciones robustas entre periodos (reproducción *versus* invierno) sin sesgos por un esfuerzo de muestreo desigual, solo se tuvieron en cuenta para cada una de las estaciones los pares de muestreos (EMAN con el subsiguiente EMAI) de los años comunes; esto es: 2018 a 2022 para Jaizubia y 2019 a 2022 para Motondo. Para comparar la abundancia entre ambas zonas, además, el número de capturas se estandarizó a 100 m de red (Anexo 1). Por otro lado, debe considerarse que las redes no capturan por igual todo tipo de especies, sino que existe un sesgo hacia pequeñas aves (esencialmente, paseriformes de tamaño pequeño y mediano). Por ello, el análisis se centró exclusivamente en el ensamblado conformado por los paseriformes (excluyéndose córvidos, excepto el arrendajo euroasiático *Garrulus glandarius*), piciformes y martín pescador común *Alcedo atthis*.

La riqueza observada aumenta con el esfuerzo de muestreo (Magurran, 1989), de tal modo que para comparar el número de especies entre hábitats y periodos en nuestro caso convino aplicar técnicas de rarefacción (Magurran y McGill, 2011). Con este objetivo, se aplicó el índice de riqueza de especies de Jackknife. Este índice se acompaña de una medida del error (intervalo de confianza al 95 %), de tal modo que si no existe solapamiento de intervalos entre muestras puede considerarse que la diferencia en el número de especies entre periodos o hábitats es significativa.

Para comparar si en términos porcentuales el número de especies a los dos periodos varió entre hábitats se aplicó un test de chi-cuadrado sobre una tabla de contingencia de hábitats por especies compartidas/no compartidas entre ambos periodos. Este test también se utilizó para comparar proporciones de aves recapturadas según hábitats o periodos (esto es, determinar si la proporción de recapturas en invierno de aves anilladas durante el periodo de cría varió significativamente entre los dos hábitats estudiados).

Por otro lado, para determinar el grado de similaridad entre las dos zonas de estudio, periodos y años se aplicó un análisis jerárquico de *clusters*, o grupos, basado en el método UPGMA, tanto a nivel cuantitativo (número de ejemplares capturadas para cada una de las especies) como cualitativo (presencia/ausencia de especies en cada una de las unidades de muestreo analizadas). Para la aproximación cuantitativa se utilizó el índice de similaridad de Morisita, mientras que para la cualitativo se utilizó el índice de similaridad de Jaccard (Magurran y McGill, 2011).

RESULTADOS

Riqueza de especies

El número de especies detectadas en Jaizubia ascendió a 31, detectándose 25 (80,6 %) de ellas en periodo de cría (14 especies exclusivas de este periodo) y 17 (54,8 %) en invierno (seis especies exclusivas de este periodo). En Motondo, el

número de especies detectadas ascendió a 42, 34 (81 %) de ellas en periodo de cría (14 especies exclusivas de este periodo) y 28 (66,7 %) en invierno (8 especies exclusivas de este periodo). La proporción de especies compartidas entre ambos periodos varió significativamente entre las dos zonas de muestreo ($\chi^2 = 8,8$; grados de libertad = 1, $P = 0,003$), siendo superior en Motondo (20 especies; 47,6 %; Jaizubia: 11 especies; 35,5 %).

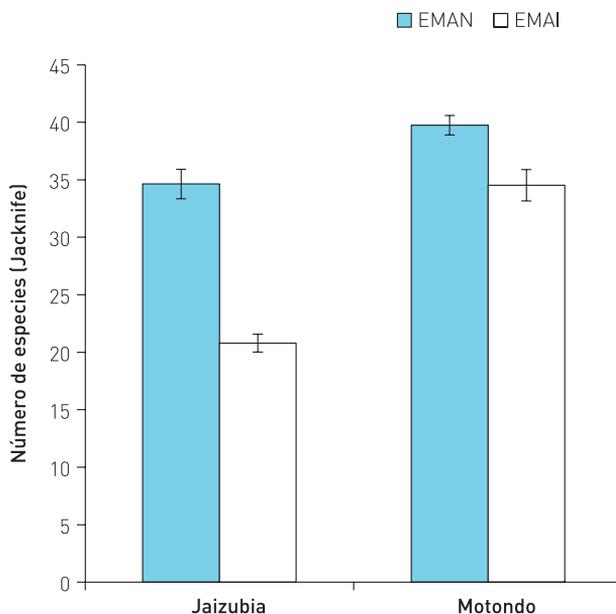
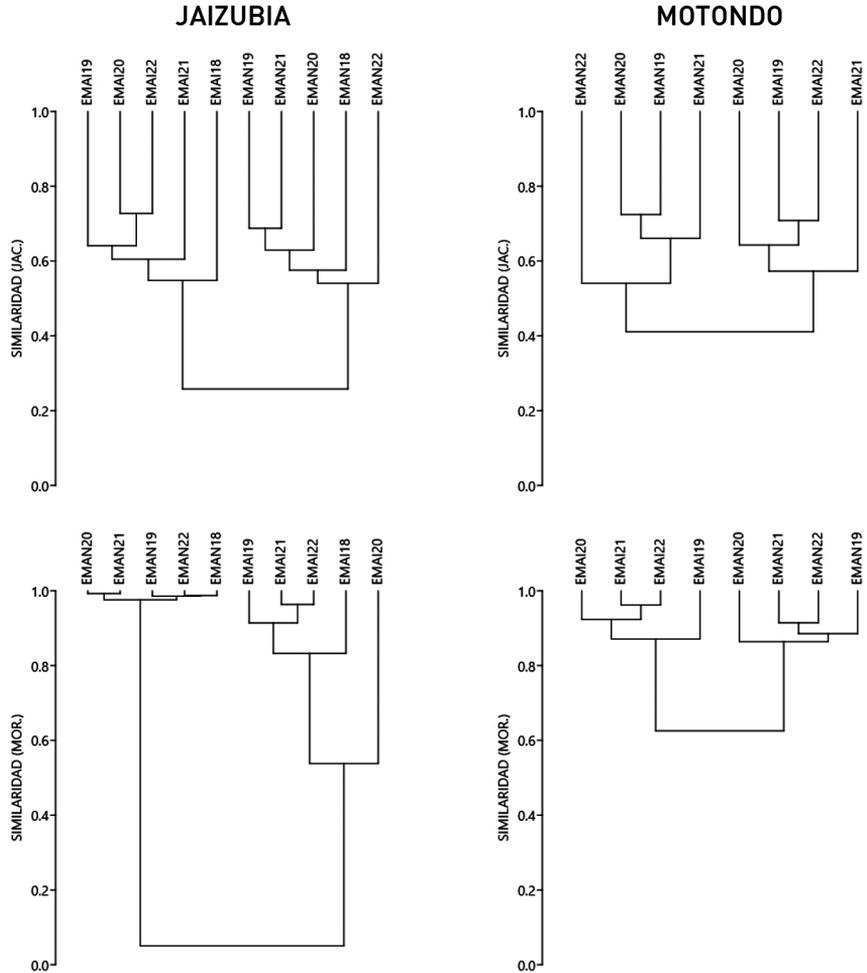


Figura 1

Número estimado de especies en periodo de reproducción (EMAN) y en invierno (EMAI) en sendas estaciones de anillamiento de Gipuzkoa (Jaizubia: carrizal; Motondo: aliseda).

Figura 2

Diagramas de grupo donde se representa el grado de similitud entre zonas (Jaizubia, Motondo), periodos (EMAN, EMAI) y años (18 es 2018, 19 es 2019, etc.) dentro de cada zona, obtenidos a partir de la aplicación de un índice de similitud cualitativo (Jaccard) o cuantitativo (Morisita). Dos muestras idénticas tendrían un índice de similitud de 1.



Una vez corregidas por el esfuerzo de muestreo mediante procedimientos de rarefacción, el número estimado de especies (índice de Jackknife) en Jaizubia en periodo de cría ascendió a 34,6, estima significativamente superior (a juzgar por la ausencia de solapamiento de los intervalos de confianza al 95 %) al valor de 20,8 especies obtenido para el invierno (Figura 1). En Motondo, el número

estimado de especies en periodo de cría ascendió a 39,8, cifra que quedó ligeramente por encima del valor de 34,5 especies estimado para el invierno (Figura 1).

Estructura

Estructuralmente, el ensamblado de passeriformes en Jaizubia varió significativamente entre periodos, al presentar un índice de similitud inferior a 0,3 (esto

es, 30 %) si se considera la presencia/ausencia de especies, o inferior a 0,10 si se considera, además, la contribución relativa de cada una de las especies (Figura 2). Dentro de cada una de los periodos, la similitud en periodo de cría entre años se situó en torno al valor de 0,6 si se considera la presencia/ausencia de especies, y prácticamente de 1 considerando la contribución relativa de cada una de las especies (Figura 2). En invierno, la similitud de nuevo se situó en torno al valor de 0,6, tanto a nivel cualitativo como cuantitativo, si bien en este último caso la diferencia la estableció el invierno de 2020, ya que para los demás el valor de similitud se situó en torno a 0,8 (Figura 2). En Motondo, el ensamblado de passeriformes también varió sustancialmente entre periodos, si bien no tan acusadamente como en Jaizubia. Concretamente, se obtuvo un índice de similitud de 0,4 para la presencia/

ausencia de especies, o cercano a 0,6 al considerar la contribución relativa de cada una de las especies (Figura 2). Dentro de cada uno de los periodos, la similitud entre años tanto para el periodo de cría como para el invierno se situó en torno al valor de 0,7 si se considera la presencia/ausencia de especies, o de 0,9 considerando la contribución relativa de cada una de las especies (Figura 2).

En Jaizubia, con un 60 % de las capturas, el ensamblado de passeriformes y afines en periodo de cría está dominado por una sola especie *Acrocephalus scirpaceus* (Figura 3). La abundancia relativa en el resto de especies no llega, en cada caso, al 10 %. En invierno, la composición y estructura del ensamblado cambia considerablemente. Desaparece la dominancia de una única especie sobre el resto y se incrementa



Pinzón común.
© Juan Arizaga

la magnitud del error que acompaña al valor medio de cada una de las especies, lo que refleja una variabilidad alta en la abundancia relativa de las especies más capturadas entre inviernos. En promedio, con entre un 20 % y 40 % de la abundancia,

Cyanistes caeruleus aglutina más capturas que el resto, a la cual le siguen, con medias cercanas al 10 % (pero asociadas a una muy alta variabilidad interanual), *Aegithalos caudatus*, *Erithacus rubecula*, *Remiz pendulinus* y *Cettia cetti* (Figura 3).

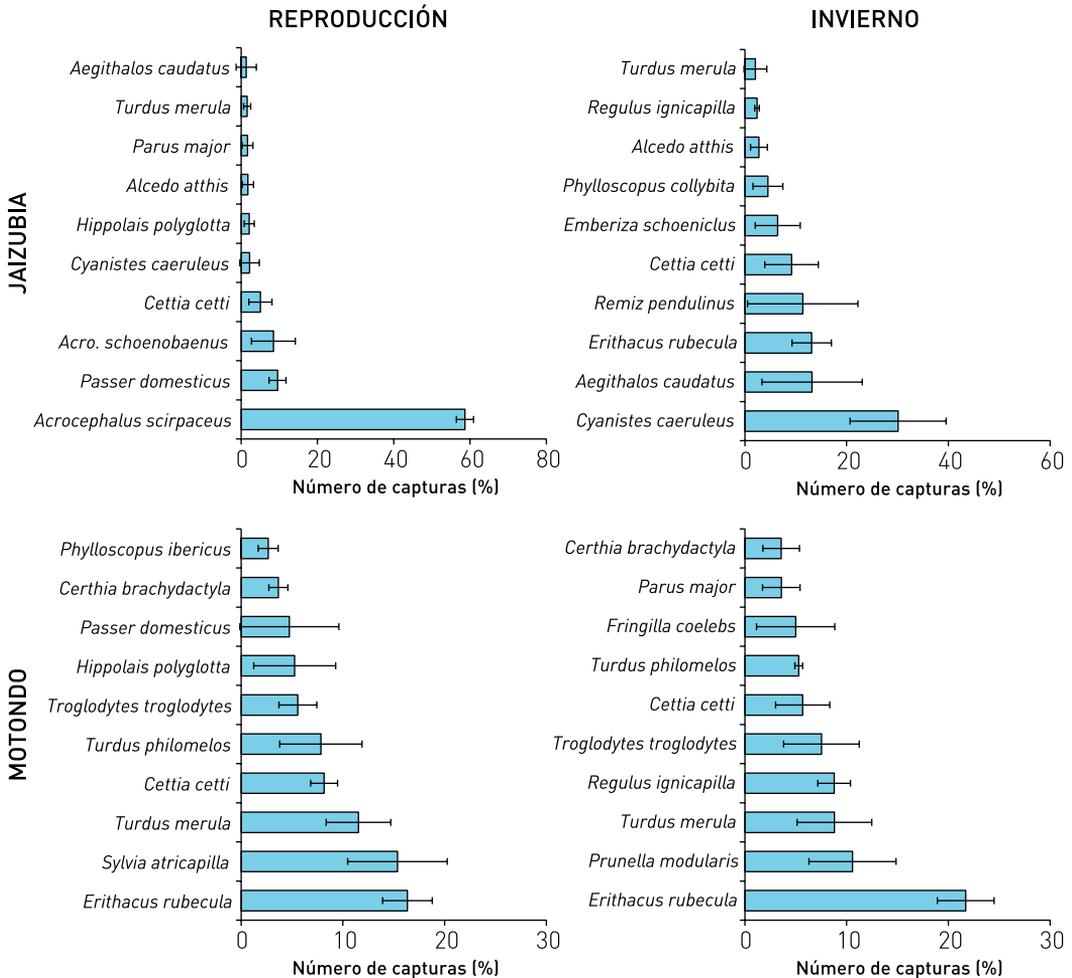


Figura 3

Abundancia relativa (media anual \pm intervalo de confianza al 95 %) de las especies más capturadas para anillamiento en Jaizubia (carrizal) y Motondo (aliseda) durante el periodo reproductor y el invierno.

Un total de 9 y 8 especies acumulan el 90 % de la abundancia, respectivamente para el periodo de cría y el invierno.

El ensamblado de passeriformes y afines en periodo de cría en Motondo no está determinado tan marcadamente por la dominancia de una especie tal como se observa en el carrizal de Jaizubia. Así, con medias que se sitúan en torno al 15 % de la abundancia relativa, aparecen *E. rubecula* y *Sylvia atricapilla*, a las que le sigue *Turdus merula* con un 12 % (Figura 3). En invierno, el ensamblado está dominado por *E. rubecula*, con un 22 % de la abundancia. Le siguen, con medias que se sitúan en torno al 10 %, *Prunella modularis*, *T. merula* y *Regulus ignicapilla* (Figura 3). Un total de 16 y 15 especies acumulan el 90 % de la abundancia, respectivamente, para el periodo de cría y el invierno.

Análisis de recapturas

En el caso de Jaizubia, solamente cuatro especies (12 %; 17,4 % si omitimos las especies transaharianas) tuvieron recapturas entre ambos periodos (es decir, capturadas en EMAN y recapturadas en EMAI de ese año o años siguientes, o viceversa): *C. caeruleus*, *C. cetti*, *A. caudatus* y *E. rubecula* (para más detalles ver el Anexo 1). De un total de nueve ejemplares con recapturas entre ambos periodos, ocho fueron capturados en periodo de cría y recapturados, posteriormente, en invierno. En el 100 % de estos casos se trató de aves capturadas como adultos en época de cría, mientras que la proporción de adultos:jóvenes en capturas obtenidas durante el periodo de cría fue de un 50 %:50 %, por lo que existe un claro

sesgo en la edad de los individuos que, capturados en época de cría, serán más tarde recapturados en invierno ($\chi^2 = 7,18$, grados de libertad = 1, $P = 0,006$).

En Motondo, hubo 11 especies (26 %; 33,3 % si omitimos las especies transaharianas) que tuvieron recapturas entre ambos periodos, entre las que caben destacar *E. rubecula* y *T. merula* (para más detalles véase el Anexo 1). De un total de 52 recapturas, 37 se debieron a aves capturadas en periodo de cría y recapturadas, posteriormente, en invierno. La proporción de adultos/jóvenes recapturados en invierno fue 59,5 %:40,5 %, proporción que no varió de la que se obtuvo para la relación de capturas de adultos/jóvenes en periodo de cría ($\chi^2 = 1,40$, grados de libertad = 1, $P = 0,305$).

DISCUSIÓN

Esta es la primera vez que se realiza un estudio comparativo basado en datos de anillamiento entre la época reproductora y el invierno en dos de los hábitats más representativos asociados a humedales en Gipuzkoa. El estudio, concretamente, se realizó en la aliseda de Motondo y el carrizal de Jaizubia. Aunque la ausencia de réplicas por cada uno de los hábitats estudiados penaliza los análisis, al impedir el control de efectos locales, la concordancia de los resultados que se han obtenido con estudios similares llevados a cabo en otras zonas (De la Hera *et al.*, 2014) podría servir, al menos en parte, para llegar a conclusiones firmes en varios de los aspectos analizados.

En su conjunto, el número de especies de aves paseriformes y afines capturadas para anillamiento fue más alto en la estación ubicada en la aliseda de Montondo que en la del carrizal de Jaizubia, y en ambos casos durante el periodo de cría que en invierno. Esto responde en parte al hecho de que el carrizal es un hábitat prácticamente mono-específico y estructuralmente simple, lo que limita muy considerablemente el número de nichos ecológicos y, en consecuencia, el número de especies que son capaces de utilizarlos (Vandermeer, 1972; Wiens, 1989). A ello se suma el hecho de que los carrizales cantábricos han sufrido un empobrecimiento notable durante las últimas décadas, al extinguirse, como reproductoras, varias especies presentes hasta los albores del S. XXI, como es el caso de *Acrocephalus arundinaceus* o *Emberiza schoeniclus* (Arizaga *et al.*, 2023b). Se desconocen las causas que subyacen a este fenómeno. La ausencia de estudios sobre la dieta de estas especies, la disponibilidad de alimento o la estructura de la vegetación a escala fina, dificultan, ahora, determinar qué factores han generado este tipo de dinámicas. Además, no debe descartarse la participación de factores demográficos intrínsecos a la dinámica propia de poblaciones de especies en márgenes de su área de distribución (Newton, 2013). Asimismo, debe destacarse que los carrizales de la costa vasca son ya de por sí más pobres que muchos carrizales mediterráneos, en los que nidifican algunas especies palustres ausentes de la zona cantábrica, como *Panurus biarmicus* o *A. melanopogon* (Paracuellos, 1997; Poulin *et al.*, 2000; Villarán, 2000;

Arizaga *et al.*, 2008; Belenguer *et al.*, 2016). Es cierto que, en contrapartida, que los carrizales del cantábrico podrían albergar otras especies. Sería este el caso de *A. schoenobaenus*, una especie que, aunque extinguida en la actualidad (Arizaga *et al.*, 2023b), en el pasado crió al menos en Txingudi (Noval, 1967) y que cuenta con algunos núcleos reproductores a escasa distancia de Txingudi, en el suroeste de Francia (Aquitaine, 2015).

Esta es la primera vez que se realiza un estudio comparativo basado en datos de anillamiento entre la época reproductora y el invierno en dos de los hábitats más representativos asociados a humedales en Gipuzkoa

El declive de la riqueza específica en invierno estaría en gran medida explicado por la desaparición de las especies estivales, no compensadas por la llegada de nuevas especies en invierno. Esto es aplicable a los dos hábitats estudiados, pero no necesariamente es un patrón extrapolable al conjunto de la avifauna terrestre de la región. Sí es cierto que muchos hábitats de la región, incluyendo medios forestales, landas o campiñas en general albergan durante el invierno menos especies (Carrascal, 1986; Galarza, 1987; Galarza, 1998). Cuestión a parte serían otros ensamblados, como el de la avifauna acuática, sensiblemente más numerosa en cuanto a número de especies y de individuos que la reproductora (Galarza, 1984; Arizaga, 2019). En el pasado, Grandío y Belzunce (1990) observaron en invierno un aumento de la riqueza de especies en las marismas que

han sido objeto de análisis en este artículo (carrizales de Jaizubia). No obstante, debe destacarse que los hábitats censados entonces no tenían nada que ver con la actual masa de carrizal existente en Jaizubia, debido a que con anterioridad a la restauración de la vega de esta regata en 2005 la zona estaba dominada por pólderes, huertos y campiña (Grandío y Belzunce, 1990). Además, los autores también indican que durante su estudio hubo una gran ola de frío (en enero de 1987), lo cual pudo sesgar los resultados con un inusualmente alto número de especies invernantes en la zona. Así, todo este capítulo requeriría un análisis específico y actual, ya que por efecto del clima y el cambio en los usos del suelo se están generando, también, cambios en la avifauna (Tellería *et al.*, 2008; Santos *et al.*, 2013). Sería interesante, además, determinar hasta qué punto la variación estacional observada mediante anillamiento se ajusta a los patrones estimables mediante censos (Arizaga *et al.*, 2011).

El carrizal es un hábitat que durante la época de cría estuvo dominado por *A. scirpaceus*, cuya abundancia local llegó a prácticamente el 60 % de las capturas. La desaparición de esta especie estival en invierno genera, necesariamente, un cambio significativo en la estructura de todo el ensamblado, particularmente en análisis cuantitativos. Además, otras especies cuyas capturas en época de reproducción son muy bajas (claramente, el caso de *C. caeruleus*, pero también algunas otras; Anexo 1) incrementan su abundancia en invierno. En general, se trata de pequeñas aves forestales que

durante el periodo no reproductor y, particularmente, cuando probablemente la disponibilidad de invertebrados de la masa forestal alcanza mínimos anuales, entran en el carrizal para buscar alimento. Las adaptaciones morfológicas de tanto mitos como herrerillos, con una alta capacidad de maniobra, les permitirían usar sustratos verticales como carrizal o explotar, colgándose de los mismos, las inflorescencias del carrizo.

En términos globales, el reemplazo de individuos y especies entre periodos fue más alto en el carrizal que en la aliseda. Este resultado es esperable habida cuenta de que las capturas en periodo de cría en Jaizubia estuvieron dominadas por *A. scirpaceus*, una especie estival (Zwarts *et al.*, 2009). Por otro lado, observamos cómo en Jaizubia existen varias especies que, aun capturándose tanto en época de cría como en invierno (e.g., *C. caeruleus*, *A. caudatus*, *E. rubecula*), son mucho más escasas durante la reproducción. Esto hace que la probabilidad de capturar un ejemplar en esa época sea muy baja, lo cual a su vez limita aún más la probabilidad de recapturas entre periodos. El alto reemplazo de individuos entre la época reproductora e invernal y el consecuente 'vuelco' estructural de la comunidad entre ambos periodos es un hecho común a los carrizales del suroeste de Europa (Paracuellos, 1996; Villarán, 2000; Arizaga *et al.*, 2009a; Mazuelas *et al.*, 2018). Asimismo, otro de los hechos que conviene destacar es que en el caso de Jaizubia la mayoría de los individuos que se recapturan en invierno son aves que en periodo de cría ya se anillaron

como adultos. Esto sugiere que los jóvenes de origen local tienen una alta dispersión, lo cual podría ser debido a que los recursos existentes en el carrizal son limitados, de tal modo que solo los individuos territoriales dominantes pueden permanecer en la zona a lo largo de todo el ciclo anual.

Por el contrario, en Motondo existe un alto número de individuos de varias especies capturados en los dos periodos, lo que hace que, en términos globales, el nivel de reemplazo de individuos sea menor así como la estabilidad estructural de la comunidad, mayor. De entre todas ellas cabe destacar *E. rubecula*, con un alto porcentaje de individuos, adultos y jóvenes, recapturados entre ambos periodos. Esto indica que al menos un porcentaje importante de los petirrojos que se reproducen en la zona son sedentarios, lo cual contrasta con otras zonas de la Península, en las que se observó un altísimo reemplazo estacional de individuos (Domínguez *et al.*, 2007). Otras especies forestales como *T. merula* presentan idéntico patrón. En el lado contrario hallamos *S. atricapilla*. Aunque la presencia de individuos de esta especie durante todo el año se ha atribuido a menudo a su naturaleza presuntamente sedentaria en la región (Arizaga *et al.*, 2021), es muy destacable que, siendo la segunda especie en orden de abundancia en época de cría, se rarifica significativamente en invierno (Anexo 1), sin que además se obtengan recapturas entre ambos periodos. Tales resultados sugieren que, si no todos, sí al menos el grueso de los individuos que

conforman esta población son estivales, tal y como se observó en otra estación de anillamiento de la Llanada Alavesa, apenas 100 km al sur de Motondo (De la Hera *et al.*, 2014).

En conclusión, el número de especies en el carrizal de Jaizubia y la aliseda de Motondo se reduce en invierno y asimismo es siempre más elevado en la aliseda. Tales diferencias se atribuyen a una complejidad estructural más alta en la masa forestal de Motondo, en la cual, además, el grado de reemplazo de especies entre periodos es inferior. Esto es, desde un punto de vista estructural, la aliseda es un hábitat más estable que el carrizal.

AGRADECIMIENTOS

Las estaciones de anillamiento de Txingudi y Motondo se financiaron, parcialmente, con ayudas de la Diputación de Gipuzkoa y el Gobierno Vasco. La Diputación de Gipuzkoa, además, autorizó el anillamiento científico en estas dos zonas. Un revisor anónimo aportó valiosos comentarios que contribuyeron a mejorar una primera versión del trabajo.

BIBLIOGRAFÍA

- Aquitaine, L. 2015. *Atlas des oiseaux nicheurs d'Aquitaine*. LPO Aquitaine. Rochefort.
- Arizaga, J.. 2019. *Estudio y seguimiento de aves en un espacio natural: marismas de Txingudi. Técnicas en Biología de la Conservación N° 7*. Tundra, Castellón.

- Arizaga, J.; Alonso, D.; Fernández, E.; Fernández, I.; Martín, D. y Vilches, A. 2008. Estación de anillamiento de la Badina de Escudera: de 2002 a 2006. *Gorosti*, 19: 22-29.
- Arizaga, J.; Alonso, D.; Fernández, E.; Fernández, I.; Martín, D. y Vilches, A. 2009a. La laguna de Badina de Escudera (Navarra): características de la comunidad de aves paseriformes. *Munibe*, 28 (Supl.).
- Arizaga, J.; Cuadrado, J. F. y Romero, L. 2009b. Seasonal individual and population-associated patterns of migration of goldfinches *Carduelis carduelis* through the western edge of Pyrenees. *Ardeola*, 56: 57-69.
- Arizaga, J.; Deán, J. I.; Vilches, A.; Alonso, D. y Mendiburu, A. 2011. Monitoring communities of small birds: a comparison between mist-netting and counting. *Bird Study*, 58: 291-301.
- Arizaga, J.; Iraeta, A.; Crespo, A.; Azkona, A.; Banda, E.; Laso, M. y Gutiérrez, Ó. 2023a. *Programas de monitorización de aves a largo plazo de la Oficina de Anillamiento de la Sociedad de Ciencias Aranzadi*. Sociedad de Ciencias Aranzadi. Donostia.
- Arizaga, J.; Laso, M.; Rodríguez-Pérez, J.; Aizpurua, O.; García-Serna, I.; González, H. y Olano, M.; Webster, B.; Belamendia, G.; Zuberogoitia, I.; Carrascal, L. M. 2023b. *Euskadiko hegazi habiagileen atlasa / Atlas de aves nidificantes de Euskadi*. Sociedad de Ciencias Aranzadi. Donostia.
- Arizaga, J.; Laso, M.; Rodríguez-Pérez, J.; Zorrozueta, N.; Pagaldai, N. y Carrascal, L. M. 2021. *Atlas de aves nidificantes en San Sebastián*. Sociedad de Ciencias Aranzadi - Ayuntamiento de San Sebastián. Donostia.
- Belenguer, R.; López-Iborra, G. M.; Dies, J. y Castany, J. 2016. Dramatic decline of the bearded reedling, *Panurus biarmicus*, in Spanish Mediterranean wetlands. *Animal Biodiversity and Conservation*, 39: 17-27.
- Blasco-Zumeta, J. 2023. *Guía de identificación de aves de Aragón y España continental*. Sociedad de Ciencias Aranzadi.
- Carrascal, L. M. 1986. Caracterización ecológica y biográfica de la avifauna de un macizo montañoso vizcaíno (País Vasco). *Munibe*, 38: 9-14.
- Castro, A.; Etxezarreta, J.; Iriarte, E.; Garin, I.; Gosá, A.; Oreja, L. y Rodríguez, C. 2012. *Motondoko natur balioen azterketa*. Sociedad de Ciencias Aranzadi (inédito). Donostia.
- De la Hera, I.; Gómez, J.; Andrés, T.; González-Ocio, P.; Salmón, P.; Salvador, M.; Unanue, A.; Zufiaur, F. y Onrubia, A., 2014. Inferring the migratory status of woodland birds using ringing data: the case of a Constant-Effort Site located in the Iberian highlands. *Ardeola*, 61: 77-95.
- Domínguez, M.; Barba, E.; Cantó, J. L.; López, G. M. y Monrós, J. S. 2007. Seasonal interchange of the European Robin *Erithacus rubecula* populations in an evergreen holm oak forest. *Acta Ornithologica*, 42: 15-21.
- Galarza, A. 1984. Fenología de las aves acuáticas en el estuario de Gernika [Golfo de Vizcaya]. *Ardeola*, 31: 17-25.
- Galarza, A. 1987. Descripción estacional de las comunidades de paseriformes en una campiña costera del País Vasco. *Munibe*, 39: 3-8.

- Galarza, A. 1996. *Distribución espacio-temporal de la avifauna en el País Vasco*. Tesis Doctoral. Universidad del País Vasco.
- Galarza, A. 1998. Variación estacional de la avifauna en dos encinares (*Quercus ilex*) del norte de la península ibérica. *Miscellània Zoològica*, 21: 45-55.
- Gill, F.; Donsker, D. y Rasmussen, P. 2023. *IOC World Bird List* (v 13.1). DOI: 10.14344/IOC.ML.13.1.
- Grandío, J. M. y Belzunce, J. A. 1990. Estructura estacional de las comunidades de Passeriformes en una marisma del País Vasco atlántico. *Munibe*, 41: 47-58.
- Herrero, A.; Damian-Picollet, S.; Domec, D.; Valiente, A.; Aldalur, A.; Alzaga, A. Galarza, A. y Arizaga, J. 2021. The origins and temporal and spatial distribution pattern of non-local gulls in the Bay of Biscay. *Ringling & Migration*, 36: 1-8.
- Huntley, B.; Green, R. E.; Collingham, Y. C. y Willis, S. G. 2007. *A climatic atlas of European breeding birds*. Lynx. Barcelona.
- Magurran, A. 1989. *Diversidad ecológica y su medición*. Vedral. Barcelona.
- Magurran, A. E. y McGill, B. J. 2011. *Biological Diversity - Frontiers in measurement and assessment*. Oxford university Press. Oxford.
- Mazuelas, D.; Gutiérrez, Ó.; Llorente, S. y Roncero, L. 2018. Comunidad de passeriformes invernantes en un humedal del Valle del Ebro: el carrizal de Cofín, La Rioja (España). *Zubia*, 36: 163-177.
- Newton, I., 2008. *The migration ecology of birds*. Academic Press. London.
- Newton, I., 2013. *Bird populations*. Collins New Naturalist Library. London.
- Noval, A. 1967. Estudio de la avifauna de Guipúzcoa. *Munibe*, 19: 5-78.
- Paracuellos, M. 1996. Dinámica anual de la comunidad de Passeriformes en carrizales costeros del sudeste ibérico. *Doñana Acta Vertebrata*, 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.
- Pérez-Tris, J.; Carbonell, R. y Tellería, J. L. 1999. A method for differentiating between sedentary and migratory Blackcaps *Sylvia atricapilla* in wintering areas of southern Iberia. *Bird Study*, 46: 299-304.
- Poulin, B.; Lefebvre, G. y Pilard, P. 2000. Quantifying the breeding assemblage of reedbed passerines with mist-net and point-count surveys. *Journal of Field Ornithology*, 71: 443-454.
- Santos, T.; Carbonell, R.; Galarza, A.; Pérez-Tris, J.; Ramírez, Á. y Tellería, J. L. 2013. The importance of northern Spanish farmland for wintering migratory passerines: a quantitative assessment. *Bird Conservation International*, 24: 1-16.
- Santos, T. y Tellería, J. L. 1985. Patrones generales de la distribución invernal de passeriformes en la Península Ibérica. *Ardeola*, 32: 17-30.
- Svensson, L. 1996. *Guía para la identificación de los passeriformes europeos*. Sociedad Española de Ornitología. Madrid.
- Tellería, J. L.; Asensio, B. y Díaz, M. 1999. *Aves Ibéricas. II. Passeriformes*. J. M. Reyero (Ed.). Madrid.

- Tellería, J. L.; Fernández-López, J. y Fandos, G. 2016. Effect of Climate Change on Mediterranean Winter Ranges of Two Migratory Passerines. *Plos One*, 11: e0146958.
- Tellería, J. L. y Galarza, A. 1991. Avifauna invernante en un eucaliptal del norte de España. *Ardeola*, 38: 239-247.
- Tellería, J. L. y Pérez-Tris, J. 2004. Consequences of the settlement of migrant European Robins *Erithacus rubecula* in wintering habitats occupied by conspecific residents. *Ibis*, 146: 258-268.
- Tellería, J. L.; Pérez-Tris, J.; Ramírez, A.; Fernández-Juricic, E. y Carbonell, R. 2001. Distribution of Robins *Erithacus rubecula* in wintering grounds: effects of conspecific density, migratory status and age. *Ardea*, 89: 363-373.
- Tellería, J. L.; Ramírez, A.; Galarza, A.; Carbonell, R.; Pérez-Tris, J. y Santos, T. 2008. Geographical, landscape and habitat effects on birds in northern Spanish farmlands: implications for conservation. *Ardeola*, 55: 203-219.
- Tellería, J. L.; Ramírez, A.; Galarza, A.; Carbonell, R.; Pérez-Tris, J. y Santos, T. 2009. Do migratory pathways affect the regional abundance of wintering birds? A test in northern Spain. *Journal of Biogeography*, 36: 220-229.
- Tellería, J. L. y Santos, T. 1982. Las áreas de invernada de zorzales y mirlos (género *Turdus*) en el País Vasco. *Munibe*, 34: 361-365.
- Urios, V. y García-Macía, J. 2022. *Migración y ecología espacial de la población española de milano real*. SEO/BirdLife. Madrid.
- Vandermeer, J. H. 1972. Niche theory. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 3: 107-132.
- Villarán, A. 2000. Evolución estacional de la comunidad de aves del carrizal de Villamejor (España central), a partir de datos de anillamiento. *Oxyura*, 10: 137-151.
- Weisshaupt, N.; Maruri, M. y Arizaga, J. 2016. Nocturnal bird migration in the Bay of Biscay as observed by a thermal-imaging camera. *Bird Study*, 63: 533-542.
- Wiens, J. A. 1989. *The ecology of bird communities. Vol. 2*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Zwarts, L.; Bijlsma, R. G.; van der Kamp, J. y Wymenga, E. 2009. *Living on the edge: Wetlands and birds in a changing Sahel*. KNNV Publishing. Zeist. ■

Anexo 1

Número medio y rango de capturas por día de anillamiento (estandarizado a 100 m lineales de red) en periodos EMAN y EMAI en sendas estaciones de anillamiento en Gipuzkoa. Taxonomía, según lista IOC (Gill *et al.*, 2023). REC1: número de aves anilladas en EMAN y recapturadas en EMAI; REC2: número de aves anilladas en EMAI y recapturadas en EMAN. En cada caso, se indica el número de ejemplares marcados como pollos o aves del año (jv) y como adultos (ad).

Especies	Jaizubia (2018-2022)			
	EMAN	EMAI	REC1 (jv/ad)	REC2 (jv/ad)
Martín pescador común <i>Alcedo atthis</i>	0.2 (0.0-1.8)	0.4 (0.0-2.1)	-	-
Torcecuello euroasiático <i>Jynx torquilla</i>	0.1 (0.0-1.3)	-	-	-
Pico picapinos <i>Dendrocopos major</i>	-	-	-	-
Pito ibérico <i>Picus sharpei</i>	-	-	-	-
Carbonero palustre <i>Poecile palustris</i>	-	-	-	-
Herrerillo común <i>Cyanistes caeruleus</i>	0.3 (0.0-1.8)	5.0 (0.0-12.5)	0/3	0/0
Carbonero común <i>Parus major</i>	0.2 (0.0-1.3)	0.2 (0.0-2.1)	-	-
Pájaro moscón <i>Remiz pendulinus</i>	-	1.5 (0.0-9.4)	-	-
Golondrina común <i>Hirundo rustica</i>	<0.1 (0.0-0.9)	-	-	-
Cetia ruiseñor <i>Cettia cetti</i>	0.6 (0.0-2.2)	1.3 (0.0-5.2)	0/3	1/0
Mito <i>Aegithalos caudatus</i>	0.2 (0.0-4.8)	1.8 (0.0-11.5)	0/1	0/0
Mosquitero común <i>Phylloscopus collybita</i>	-	0.6 (0.0-2.1)	-	-
Mosquitero ibérico <i>Phylloscopus ibericus</i>	-	-	-	-
Carricerín común <i>Acrocephalus schoenobaenus</i>	1.1 (0.0-13.2)	-	-	-
Carricero común <i>Acrocephalus scirpaceus</i>	8.22 (3.1-18.0)	-	-	-
Zarcero políglota <i>Hippolais polyglotta</i>	0.3 (0.0-2.6)	-	-	-
Buscarta unicolor <i>Locustella luscinioides</i>	<0.1 (0.0-0.4)	-	-	-
Cisticola buitrón <i>Cisticola juncidis</i>	0.1 (0.0-0.9)	-	-	-
Curruca capirota <i>Sylvia atricapilla</i>	0.2 (0.0-0.9)	0.1 (0.0-1.0)	-	-
Curruca mosquitera <i>Sylvia borin</i>	<0.1 (0.0-0.4)	-	-	-
Curruca cabecinegra <i>Curruca melanocephala</i>	-	-	-	-
Reyezuelo sencillo <i>Regulus ignicapilla</i>	-	0.3 (0.0-1.0)	-	-
Chochín paleártico <i>Troglodytes troglodytes</i>	-	0.1 (0.0-1.0)	-	-
Trepador azul <i>Sitta europaea</i>	-	-	-	-
Agateador europeo <i>Certhia brachydactyla</i>	<0.1 (0.0-0.4)	-	-	-
Estornino pinto <i>Sturnus vulgaris</i>	<0.1 (0.0-0.4)	-	-	-
Zorzal común <i>Turdus philomelos</i>	0.1 (0.0-0.9)	-	-	-
Zorzal alirrojo <i>Turdus iliacus</i>	-	-	-	-
Mirlo común <i>Turdus merula</i>	0.2 (0.0-0.9)	0.2 (0.0-2.1)	-	-
Papamoscas gris <i>Muscicapa striata</i>	-	-	-	-
Petirrojo europeo <i>Erithacus rubecula</i>	0.1 (0.0-0.4)	1.8 (0.0-6.3)	0/1	0/0
Ruiseñor común <i>Luscinia megarhynchos</i>	-	-	-	-
Tarabilla europea <i>Saxicola rubicola</i>	-	0.1 (0.0-1.0)	-	-
Gorrión común <i>Passer domesticus</i>	1.1 (0.0-3.9)	0.1 (0.0-1.0)	-	-
Acentor común <i>Prunella modularis</i>	-	0.1 (0.0-1.0)	-	-
Lavandera cascadeña <i>Motacilla cinerea</i>	-	-	-	-
Lavandera blanca <i>Motacilla alba</i>	<0.1 (0.0-0.9)	-	-	-
Bisbita alpino <i>Anthus spinoletta</i>	-	-	-	-
Pinzón vulgar <i>Fringilla coelebs</i>	<0.1 (0.0-0.4)	0.1 (0.0-1.0)	-	-
Pinzón real <i>Fringilla montifringilla</i>	-	-	-	-
Camachuelo común <i>Pyrrhula pyrrhula</i>	-	-	-	-
Verderón europeo <i>Chloris chloris</i>	<0.1 (0.0-0.4)	-	-	-
Jilguero europeo <i>Carduelis carduelis</i>	0.1 (0.0-1.3)	-	-	-
Serín verdicillo <i>Serinus serinus</i>	-	-	-	-
Jilguero lúgano <i>Spinus spinus</i>	-	-	-	-
Escribano palustre <i>Emberiza schoeniclus</i>	-	0.7 (0.0-3.1)	-	-

Motondo (2019-2022)

EMAN	EMAI	REC1	REC2
0.1 (0.0-1.2)	0.2 (0.0-1.2)	-	-
-	-	-	-
0.2 (0.0-1.2)	-	-	-
<0.1 (0.0-0.6)	-	-	-
0.1 (0.0-1.9)	0.2 (0.0-1.2)	0/0	0/1
0.1 (0.0-0.6)	0.3 (0.0-1.2)	0/1	0/0
0.4 (0.0-2.5)	0.8 (0.0-2.5)	1/3	0/1
-	-	-	-
-	-	-	-
2.2 (0.6-3.7)	1.3 (0.0-2.5)	0/2	0/1
0.4 (0.0-1.9)	0.4 (0.0-2.5)	-	-
<0.1 (0.0-0.6)	0.7 (0.0-3.1)	-	-
0.5 (0.0-1.9)	-	-	-
<0.1 (0.0-0.6)	-	-	-
0.1 (0.0-1.2)	-	-	-
0.9 (0.0-6.2)	-	-	-
-	-	-	-
<0.1 (0.0-0.6)	<0.1 (0.0-0.6)	-	-
2.8 (0.0-6.8)	0.3 (0.0-1.2)	-	-
0.1 (0.0-1.2)	-	-	-
-	0.1 (0.0-1.2)	-	-
0.1 (0.0-0.6)	2.1 (0.0-4.3)	0/1	0/0
0.9 (0.0-3.7)	1.6 (0.0-3.1)	2/1	1/1
0.1 (0.0-0.6)	-	-	-
0.8 (0.0-1.9)	0.8 (0.0-1.9)	1/3	0/2
-	-	-	-
1.4 (0.0-4.9)	0.9 (0.0-1.9)	0/1	0/1
-	0.3 (0.0-1.9)	-	-
2.1 (0.0-4.9)	1.7 (0.0-4.3)	4/6	0/2
0.2 (0.0-1.9)	-	-	-
3.0 (0.0-8.0)	5.9 (1.2-10.5)	7/4	3/1
<0.1 (0.0-0.6)	-	-	-
0.1 (0.0-1.2)	-	-	-
0.9 (0.0-6.8)	-	-	-
-	2.5 (0.6-4.3)	-	-
0.1 (0.0-1.2)	0.1 (0.0-0.6)	-	-
0.1 (0.0-1.2)	-	-	-
-	0.3 (0.0-2.5)	-	-
0.2 (0.0-1.2)	0.9 (0.0-3.1)	-	-
-	<0.1 (0.0-0.6)	-	-
0.2 (0.0-1.2)	0.4 (0.0-1.9)	0/0	0/1
-	<0.1 (0.0-0.6)	-	-
0.1 (0.0-1.2)	-	-	-
0.3 (0.0-1.9)	-	-	-
-	<0.1 (0.0-0.6)	-	-
-	0.2 (0.0-1.9)	-	-