

Análisis de metapoblaciones de aves acuáticas en La Mancha Húmeda: importancia de la disponibilidad de humedales

GEMA SÁNCHEZ EMETERIO¹ ✉ | RAFAEL UBALDO GOSÁLVEZ REY²
MÁXIMO FLORÍN BELTRÁN³

Recibido: 30/04/2017 | Aceptado: 18/09/2017

Resumen

La Mancha Húmeda aúna una superficie, densidad y diversidad de humedales únicas en la Península Ibérica, y poblaciones de aves acuáticas abundantes y diversas. Pese a la degradación y/o amenazas sobre sus humedales y poblaciones, la gestión se concentra en pocos enclaves. La hipótesis de este trabajo es que es el complejo, y no humedales individuales, es lo que atrae y mantiene esta biodiversidad. Para contrastarla, se aplica el modelo de metapoblaciones de Levins a 10 especies de distintos grupos funcionales en 10 humedales representativos a lo largo de cuatro ciclos hidrológicos, uno de ellos muy húmedo. Al analizar la variación de número de individuos censados, tasas de colonización y extinción, proporción de hábitats ocupados y disponibilidad de hábitat se observó que: 1. El método se ha validado frente a la dinámica de poblaciones invernantes y estivales. 2. Algunas especies muestran una estrategia metapoblacional clásica en el periodo de estudio. 3. La pérdida de hábitats puede suponer un riesgo alto de disminución del tamaño de las poblaciones de algunas especies. Se concluye que la supervivencia de muchas especies depende del mantenimiento del funcionamiento asincrónico de los humedales, para lo cual es necesaria una gestión a nivel de red de humedales.

Palabras clave: Aves; humedales; metapoblación; Mancha Húmeda.

Abstract

Analysis of waterbirds metapopulations in La Mancha Húmeda: availability of wetlands importance

La Mancha Húmeda combines a surface, density and diversity of wetlands unique in the Iberian Peninsula, so as abundant and diverse waterfowl. Despite degradation and/or threats to wetlands and populations, management is concentrated in a few sites. Our hypothesis is that it is the complex, and not individual wetlands, which attracts and maintains this biodiversity. To contrast it, Levins' model of metapopulations is applied to 10 species of different functional groups and 10 representative wetlands along four hydrological cycles, one of them very humid. When analyzing the variation in the counts of birds, colonization and extinction rates, proportion of occupied habitats and habitat availability, it was observed that: 1. The method has been validated against

1. Universidad de Castilla-La Mancha. Departamento de Geografía y Ordenación del Territorio. gema.sanchez@uclm.es

2. Universidad de Castilla-La Mancha. Departamento de Geografía y Ordenación del Territorio. rafaelu.gosalvez@uclm.es

3. Universidad de Castilla-La Mancha. Departamento de Ciencia y Tecnología Agroforestal y Genética. maximo.florin@uclm.es

the dynamics of wintering and summer populations. 2. Some species show a classical metapopulation strategy in the study period. 3. Loss of habitats may mean a high risk of decline in the populations of some species. It is concluded that the survival of many species depends on the maintenance of the asynchronous functioning of the wetlands, for which management at the wetland network level is necessary.

Key words: Bird; wetlands; metapopulation; Mancha Húmeda.

Résumé

L'analyse de métapopulations d'oiseaux aquatiques dans la Mancha Húmeda: importance de la disponibilité des zones humides

La Mancha Húmeda combine une surface, densité et diversité des zones humides unique dans la péninsule ibérique, ainsi comme populations d'oiseaux aquatiques aussi abondantes et diversifiées. Malgré la dégradation et/ou les menaces pour zones humides et populations, la gestion s'est concentrée dans quelques sites. Notre hypothèse est que c'est le complexe, en lieu des zones humides individuelles, qui maintient et attire cette biodiversité. Pour la contraster, on applique le modèle de métapopulations de Levins à 10 espèces de différents groupes fonctionnels et 10 zones humides représentatifs pendant quatre cycles hydrologiques, l'un d'entre eux très humide. En analysant la variation du nombre d'individus comptés, les taux de colonisation et d'extinction, la proportion des habitats occupés et la disponibilité de l'habitat, on a observé que: 1. La méthode a été validée par rapport à la dynamique des populations hivernantes et d'été. 2. Certaines espèces montrent une stratégie de métapopulation classique pendant la période d'étude. 3. La perte d'habitat peut présenter un risque élevé de diminuer la taille de certaines populations. Nous concluons que la survie de nombreuses espèces dépend du maintien de l'opération asynchrone des zones humides, pour lesquelles c'est nécessaire une gestion au niveau du réseau des zones humides.

Mots clés: Oiseau; zones humides; metapopulation; Mancha Húmeda.

1. Introducción

Entre los organismos asentados en los humedales, las aves acuáticas constituyen un grupo de especies muy vulnerables (Bennun, 2001), por lo que evaluar los cambios de sus poblaciones y el uso de los diferentes enclaves es determinante para una buena gestión de las aves (Gibbs, 2000). El concepto de gestión de aves acuáticas considerando cómo aprovechan muchos humedales a lo largo de su ciclo biológico no es ajeno a los gestores de humedales, pero la mayoría de los esfuerzos todavía ponen el foco en la conservación de sitios individuales estratégicamente ubicados en las vías migratorias, más que en las redes de humedales que las sustentan (Haig *et al.*, 1998).

La atención preferente a la protección de espacios individuales, que fomenta su gestión separada, hace más vulnerable a los humedales ante eventuales crisis como la intensificación agrícola (Florín y Montes, 1999; Chamberlain y Fuller, 2000; Siriwardena *et al.*, 2001) y el desarrollo urbano (Reed *et al.*, 1997). A su vez, las actividades humanas han modificado ampliamente muchos de los complejos de humedales a través de la pérdida de hábitats, provocando un aumento de la distancia entre fragmentos (humedales) (Hollis, 1992). Esta pérdida de hábitats, más que la de alimento, parece ser la responsable del declive de algunas poblaciones de aves acuáticas (Green,

1996), contribuyendo también a que poblaciones que antes estaban más en contacto tiendan a distanciarse (Sinclair *et al.*, 2006).

En un paisaje fragmentado, como el de La Mancha Húmeda, el funcionamiento hidrológico asincrónico que regula la disponibilidad de hábitats adecuados puede suponer la ampliación de la pervivencia de alguna población local, al disponer de hábitats alternativos cuando el «óptimo» no está disponible (Gonçalves *et al.*, 2016). En este sentido, la superficie de los humedales no puede ser solo un criterio aislado a tener en cuenta. Tampoco el tamaño del complejo de los humedales, pues humedales pequeños y aislados pueden jugar un papel clave, por ejemplo, como lugares de descanso en la migración para algunas especies como el correlimos pectoral *Calidris melanotos* (Farmer y Parent, 1997). Por consiguiente, conocer la estructura espacial de las poblaciones locales no es solo de interés conceptual, sino que es un elemento crucial en la planificación para la conservación de las especies que viven en hábitats fragmentados (Lande y Barrowclough, 1987).

En España fue Margalef (1987) quien sentó las bases epistemológicas de la conservación y de la gestión de los humedales como sistemas fluctuantes, cuya diversidad de funcionamiento hidrológico es aprovechada por especies que van de unas localidades a otras, usándolas de forma alternativa, lo que en La Mancha Húmeda se cumple en varias especies de limícolas (Gonçalves *et al.*, 2016).

En este trabajo se tiene en cuenta que el tamaño de los humedales, o de los complejos, no pueden ser criterios aislados de gestión para estudiar la forma en la que las aves usan los humedales, por lo que la aproximación metapoblacional puede ser adecuada en este caso. Así, una metapoblación sería una agrupación de poblaciones locales que están conectadas entre sí por desplazamientos cortos, y cuya persistencia temporal está determinada por los procesos de colonización y extinción locales (Levins, 1970; Gilpin y Hasnki, 1991). Según esta teoría, cada una de las poblaciones locales habita espacios que pueden ser definidos como sitios, parches o fragmentos y que en nuestro caso de estudio corresponden con humedales.

Para el análisis de la dinámica de las poblaciones de aves se seleccionan especies representantes de varios grupos funcionales o gremios, que agrupan los taxones con atributos funcionales (morfológicos, fisiológicos, conductuales o de historia de vida) semejantes y que desempeñan papeles ecológicos equivalentes (Chapin III *et al.*, 2002). El estudio de estos grupos funcionales vincula el análisis de la biodiversidad con el de las comunidades bióticas y de los ecosistemas (Martínez, 2008). Además, la similitud de la utilización de los hábitats por las especies de distintos gremios puede servir de base para abordar la gestión también desde el punto de vista de los gremios, contrariamente a la gestión de especies individuales, como concluyen Torrence y Butler (2006), en su estudio sobre los gremios de aves acuáticas de humedales. De este modo, los resultados obtenidos para estas especies pueden ser de aplicación en la conservación de grupos con similares características.

El área de estudio de este trabajo se encuadra dentro de la Reserva de la Biosfera de La Mancha Húmeda, situada en la Cuenca Alta del Guadiana (mapa 1). Se trata de una región que cuenta con más de 100 humedales en un territorio de unas 418.000 hectáreas (García del Castillo *et al.*, 2011), con un clima mediterráneo continental semiárido (Yustres *et al.*, 2013), una red de drenaje poco definida y siendo la agricultura uno de los principales usos de suelo. Estas características marcarán fuertemente la disponibilidad de agua, y con ello la presencia o ausencia de las aves que potencialmente podrían habitar los humedales.

Mapa 1: Localización del área de estudio



Fuente: Elaboración propia

La Mancha Húmeda constituye la principal red de lagunas de interior de la Península Ibérica donde poblaciones de aves acuáticas con prioridad de conservación a nivel europeo, nidifican e invernan, constituyendo un «punto caliente» (hotspot) en la conservación de la biodiversidad (Gosálvez *et al.*, 2012). Sus humedales son atractivos para las aves debido a la gran diversidad de hábitats disponibles, al ser estos muy numerosos y de gran variabilidad (Florín y Montes, 1999) como resultado de la irregularidad estacional e interanual de las precipitaciones (Sampedro y del Moral, 2014). Durante el periodo de estudio, cuatro años hidrológicos entre octubre de 2006 y octubre de 2010, esta variabilidad se ha visto incrementada por una tormenta de tipo supercélula en 2007, que ocasionó una fuerte perturbación hidrológica y ecológica. De los 10 humedales analizados; Alcahozo, Camino de Villafranca, Manjavacas, Mermejuela, Pajares, Pedro Muñoz, Quero, Salicor, Veguilla y Yeguas, especialmente afectó a las lagunas de Camino de Villafranca, Veguilla, Yeguas, Quero y Salicor (Gosálvez *et al.*, 2012).

El primer objetivo de este trabajo es conocer la ocurrencia de las aves en los humedales de La Mancha mediante censos mensuales y seleccionar algunos taxones de referencia, atendiendo a una clasificación basada en gremios, para caracterizar las estructuras y dinámicas de sus metapoblaciones en la zona de estudio.

Además, se analiza la estructura y dinámica metapoblacional de 10 especies de aves acuáticas en los diez humedales seleccionados en el periodo temporal considerado para contribuir a su gestión y mejora.

La hipótesis de la que se parte es que las aves de los humedales de La Mancha Húmeda se estructuran como un conjunto de poblaciones entre las que se establecen interrelaciones, funcionando bajo el concepto de metapoblación y estas interrelaciones están condicionadas, principalmente, por la disponibilidad de agua.

Por último, se verifica si la dinámica de las aves está marcada por un funcionamiento asincrónico de la disponibilidad de distintos hábitats en los humedales y si la pérdida de hábitats podría afectar a la extinción de cada especie analizada en la zona de estudio.

2. Metodología

2.1. La selección de humedales

La selección de humedales con los que realizar el estudio parte de la clasificación propuesta por Sánchez (2015), basada en parámetros físicos, hidroquímicos y tróficos. Los criterios de esta selección fueron su importancia y diversidad dentro del conjunto de las lagunas de Castilla-La Mancha eligiéndose aquellos que presentaban distinto grado de variabilidad ecológica, teniendo en cuenta también criterios de accesibilidad y cercanía relativa. Aunque algunos de los humedales están encuadrados bajo una misma categoría, presentan una alta diversidad de hábitats, lo que supone la presencia de una gran riqueza de especies acuáticas. Se considera que la elección de estos 10 sitios en el periodo estudiado proporciona estimaciones conservadoras de la existencia de metapoblaciones.

2.2. La selección de especies

Ante la dificultad de trabajar la dinámica metapoblacional con todas las especies censadas en las lagunas de la Mancha Húmeda, se han seleccionado solo 10 atendiendo a una serie de criterios. En primer lugar, se descartaron las especies que aparecían de forma puntual, siguiendo a Fouler y Cohen (1999). Además, se ha procurado que las especies seleccionadas representen la variedad de grupos funcionales existente, entendiendo éstos como el conjunto de especies que explotan de manera similar los recursos (Root, 1967). Dicha perspectiva es considerada relevante en este tipo de análisis por numerosos autores (Poysa, 1995; Najam, 2004 o Torrence y Butler, 2006). Se ha trabajado siguiendo la clasificación taxofuncional basada en gremios de aves acuáticas establecida por Gosálvez (2011), según la cual en lagunas someras las aves se organizan en 9 tipos gremiales definidos, entre otros aspectos, en función de la posición teórica que ocuparían en el humedal desde el centro a la orilla externa de la lámina de agua: buceadores (tipo 1), nadadores (tipo 2), zancudas (tipo 3), limícolas vadeadores (tipo 4), limícolas táctiles (tipo 5), limícolas visuales (tipo 6), aves de marjal (tipo 7), aves forrajeras (tipo 8) y predadores aéreos (tipo 9).

Finalmente, se han establecido tres grupos, en función de las estrategias de utilización de los humedales, y se han seleccionado las especies más representativas de cada grupo, intentando que hubiese equilibrio entre la representatividad de los gremios. En caso de duda, la elección se ha decantado por especies especialistas frente a los taxones más generalistas.

2.3. Desarrollo metodológico del análisis metapoblacional

La toma de datos de aves en campo se realizó mediante un censo de las poblaciones de aves presentes en cada una de las lagunas incluidas en el seguimiento, proporcionando cifras absolutas cuya fiabilidad se fundamenta en el gregarismo y relativa estabilidad en el espacio de las aves acuáticas (Bernis, 1972; Tellería, 1986). Las técnicas utilizadas se basan en sesiones de observación con periodicidad mensual, entre el mes de octubre de 2006 y el mes de octubre de 2010.

En la teoría metapoblacional, las variables de tamaño y aislamiento/conexión de los hábitats y, por tanto, de las poblaciones que en ellos aparecen, son clave para caracterizar las estructuras existentes en la red que pretende analizarse. Por ello, se ha considerado el tamaño de los fragmentos, a través de la medición de su área, y el aislamiento de los mismos, mediante el análisis de las distancias existentes entre todos los humedales, con la finalidad de establecer la clasificación de los distintos tipos de estructura metapoblacionales de la red, de acuerdo con Stith *et al.*, (1996), es decir, i) a mayor aislamiento de las poblaciones, menores tasas de colonización, y ii) cuando el tamaño de la población es grande la tasa de extinción decrece. El aislamiento entre poblaciones se ha analizado midiendo el grado de proximidad o vecindad de los fragmentos siguiendo la propuesta de Gosálvez (2011). Este análisis, que informa sobre el aislamiento o conectividad de las lagunas, se ha realizado dado que una de las principales consideraciones de la teoría metapoblacional es que cuanto mayor conectividad haya entre las poblaciones o fragmentos de hábitats, mayores serán las tasas de recepción de inmigrantes (Hanski, 1999) y, por tanto, también las de colonización. Si por el contrario los fragmentos están muy aislados, puede incluso impedirse la recolonización (Hanski, 1997).

El aislamiento de los fragmentos se ha estimado a partir del grado de vecindad, utilizando la herramienta para el cálculo de proximidad de distancia entre puntos empleando la versión 10.1 de ArcMap. Siguiendo a Gosálvez (2011), se ha utilizado el coeficiente R (Clark y Evans, 1954) para el cálculo del grado de vecindad entre lagunas, estimando el patrón de dispersión espacial que pone en relación la distribución real (dr) y la distribución teórica (dt), basado en la medición de cada individuo con su vecino más cercano (ver fórmula [1]).

$$[1] R = dr / dt$$

Donde R es el índice de dispersión; dr es la media observada de las distancias al vecino más próximo y dt es la media esperada de distancias.

La variable utilizada para representar el tamaño del humedal ha sido la superficie de la cubeta.

Además, se han analizado las relaciones existentes entre el tamaño poblacional de las especies y la superficie del humedal en el que se encuentran, puesto que se entiende que la tendencia de especies de un grupo taxonómico aumenta cuando lo hace el área del humedal (MacArthur y Wilson, 1963), condicionando así la pervivencia de las poblaciones, dado que fragmentos mayores de manera general tienden a presentar una mayor heterogeneidad ambiental que los pequeños (Hanski *et al.*, 2004).

De este modo, conviene tener en cuenta que los individuos, a la hora de dispersarse, consideran más importantes los fragmentos de hábitat de mayor tamaño de cara a su colonización (Hanski, 1999) pues el tamaño de los mismos se ha relacionado con la extinción local de las especies de aves en los humedales, de la misma manera que la colonización lo está con la conectividad.

Para el análisis de la dinámica metapoblacional se ha usado el modelo de Levins (1969) revisado y modificado siguiendo a Gyllenberg *et al.*, (1997). Se ha aplicado para cada una de las especies seleccionadas de forma independiente, estimando la fracción de sitios estudiados que, durante el periodo de estudio, ha estado ocupada por estas poblaciones. Este modelo metapoblacional se distingue de los modelos simples de dinámicas poblacionales en que analiza la persistencia de una especie en un conjunto de sitios; lo que dependerá, según Levins (1969), de las tasas de extinción (entendidas como desocupación de fragmentos de hábitats) y colonización (en este caso

la ocupación de fragmentos) en sitios que potencialmente pueden ser hábitats de las poblaciones locales de esa región (fórmula [2]). Siguiendo a Gosálvez (2011), se ha considerado colonización cuando se ha detectado la presencia de la especie en un hábitat donde antes estaba ausente durante dos meses consecutivos, y extinción cuando se produce la ausencia de una especie durante dos meses en una laguna que antes estaba ocupada.

$$[2] \Delta p/\Delta t = c \cdot p (1 - p) - e p$$

$\Delta p/\Delta t$ representa el crecimiento o dinámica metapoblacional según el modelo de Levins, es decir, la fracción de fragmentos de hábitats (lagunas) ocupadas por las poblaciones locales en el tiempo; c es la probabilidad de colonización; p es la proporción de sitios ocupados; $1-p$ es la proporción de sitios vacíos y e es la probabilidad de extinción.

Un resultado igual a 0 en la ecuación [2] equivale a equilibrio metapoblacional, un valor negativo representa la pérdida de fragmentos ocupados y supondría un proceso de extinción, mientras que valores positivos supondrían procesos de colonización, al ocupar fragmentos que antes estaban vacíos.

Hay que recordar que la ausencia de trazas metapoblacionales para una especie en los 10 humedales estudiados no permite descartar la presencia de una metapoblación de la misma en la Mancha Húmeda y/o comarcas palustres conectadas con las misma.

Por otro lado, se ha calculado con el mismo modelo la viabilidad de la población en este territorio, según la proporción de fragmentos ocupados necesarios para mantener el equilibrio de la población (fórmula [3]).

$$[3] P_{eq} = 1 - (e/c)$$

P_{eq} es la proporción en equilibrio de parcelas ocupadas; c es la probabilidad colonización y e la probabilidad de extinción.

Para que exista equilibrio no puede haber valores negativos, puesto que la probabilidad de extinción no puede superar a la de colonización.

Por último, se ha modelizado lo que ocurriría ante el efecto de pérdida de hábitats. Dado que la mayor amenaza para la supervivencia de especies a nivel global es la pérdida de hábitats adecuados (Barbault y Sastrapradja, 1995), se ha añadido al modelo un término que permite simular lo que ocurriría ante la pérdida de hábitats disponibles. Para ello, se ha introducido la variable H , que refleja la proporción de sitios destruida, en la fórmula del cálculo metapoblacional inicial, resultando de la siguiente forma:

$$[4] \Delta p_H/\Delta t = c p (1-H-p) - e p$$

Si la variable H se incrementase notablemente en una especie en equilibrio, esta no persistiría. En este trabajo, se ha propuesto un escenario con una pérdida del 20% de los sitios (lagunas) sobre la proporción en equilibrio de los fragmentos ocupados.

3. Resultados

3.1. Humedales de estudio

Se han seleccionado 10 humedales en los que llevar a cabo este trabajo cuyas superficies varían entre 9 y 230 ha (cuadro 1).

Cuadro 1: Humedales de estudio.

Lagunas	UTM-X	UTM-Y	Área (ha)
Alcahozo	510580	4360087	70
Camino de Villafranca	477863	4362699	140
Manjavacas	511712	4362992	230
Mermejuela	488158	4376577	9
Pajares	482271	4367255	22
Pedro Muñoz	504685	4365561	36
Quero	477649	4372030	78
Salicor	484695	4368329	57
Veguilla	479225	4360627	136
Yeguas	475651	4363026	66

Fuente: Elaboración propia

3.2. Especies de referencia

El establecimiento del grupo de especies raras ha mostrado como *Rallus acuaticus*, *Fulica cristata*, *Pluvialis apricaria*, *Numenius arquata*, *Numenius phaeopus*, *Larus cachinnans* y *Sterna hirundo* tienen una presencia muy puntual en los humedales de estudio.

Con las demás especies de aves censadas se ha establecido otra clasificación para seleccionar algunas de referencia (ver cuadro 2); diferenciándose tres grupos en función de sus estrategias temporales dentro de cada uno de los gremios. El grupo 1 acoge especies cuyas poblaciones predominan en la zona de estudio en los meses de primavera y verano (fenología estival). El grupo 2 está compuesto principalmente de especies que aunque pueden estar presentes todo el año e incluso tener poblaciones reproductoras, su fenología principal es invernante. Y el grupo 3 reúne esencialmente especies sedentarias.

De esta clasificación se desprende que la mayoría de las aves con presencia temporal en las lagunas manchegas pertenecen al gremio 2 (esencialmente nadadores). Además, las estrategias temporales de la mayoría de estas aves se sitúan en el grupo 2, con 21 especies frente a las 17 de la estrategia 1 o las 14 de la estrategia 3. Dentro del grupo (estrategia) 2 predominan especies que requieren alto nivel de agua, vegetación sumergida y pequeños invertebrados acuáticos y acoge además dos especies reproductoras. En la estrategia 1 se han considerado al menos cuatro especies propias de ambientes salinos, dos itinerantes de pasos migratorios (*Anas crecca* y *Anas penelope*) y un predador aéreo (*Circus aeruginosus*). La elección final de las especies de referencia dentro de cada gremio se muestra destacada, con letra negra, en el cuadro 2.

Cuadro 2. Clasificación gremial y agrupación de estrategias de las especies de aves acuáticas de las lagunas de estudio

Gremio 1 (Buceadores)	Gremio 2 (Nadadores)	Gremio 3 (Zancudos)	Gremio 4 (l. vadeadores)
<i>Tachybaptus ruficollis</i>	<i>Anas clypeata</i> <i>Anas crecca</i> <i>Anas penelope</i> <i>Larus fuscus</i> <i>Larus cachinnans</i> <i>Anas acuta</i>	<i>Ciconia ciconia</i>	
<i>Podiceps cristatus</i> <i>Podiceps nigricollis</i> <i>Aythya ferina</i>	<i>Anas querquedula</i> <i>Larus melanocephalus</i> <i>Larus ridibundos</i>	<i>Egretta garceta</i> <i>Bubulcus ibis</i>	<i>Recurvirostra avosetta</i> <i>Himantopus himantopus</i> <i>Limosa limosa</i>
<i>Oxyura leucocephala</i> <i>Fullica atra</i> <i>Netta rufina</i>	<i>Anas strepera</i> <i>Tadorna tadorna</i>	<i>Ardea cinerea</i> <i>Phoenicopterus roseus</i>	
Gremio 5 (l. táctiles)	Gremio 6 (l. visuales)	Gremio 8 (Forrajeras)	Gremio 9 (Predadores aéreos)
	<i>Calidris alpina</i> <i>Calidris minuta</i> <i>Actitis hypoleucos</i> <i>Calidris canutus</i>	<i>Anser Anser</i> <i>Grus grus</i>	<i>Circus cynaeus</i>
<i>Charadrius dubius</i> <i>Charadrius hiaticula</i>	<i>Tringa ochropus</i> <i>Tringa totanus</i>		<i>Gelochelidon nilotica</i> <i>Chlidonia hybridus</i> <i>Circus aeruginosus</i> <i>Chlidonia niger</i>
<i>Arenaria interpres</i> <i>Charadrius alexandrinus</i>	<i>Philomachus pugnax</i> <i>Calidris ferruginea</i> <i>Gallinago gallinago</i>	<i>Vanellus vanellus</i>	
Gremio 7 (De marjal)			Estrategia 1
<i>Gallinula chloropus</i>			Estrategia 2
En negrita aparecen las especies seleccionadas para su estudio en detalle.			Estrategia 3

Fuente: Elaboración propia. Basada en la clasificación taxo-funcional de Gosálvez (2011)

3.3. Estructura metapoblacional: el papel del tamaño y la conectividad de fragmentos

Las poblaciones de *Podiceps nigricollis*, *Oxyura leucocephala* y *Gelochelidon nilotica* en las lagunas estudiadas mantienen un muy bajo coeficiente de correlación con el tamaño del humedal, variando el coeficiente de determinación R^2 obtenido para la relación área-especie entre 0,06-0,19 (gráfico 1). En consecuencia, las lagunas con mayor área no son las que albergan a las mayores poblaciones de estas especies, por lo que debe existir un factor de control relacionado con la calidad del fragmento. En el caso de *Podiceps nigricollis* y *Gelochelidon nilotica* una laguna de tamaño medio, Salicor, ha sido la que ha concentrado el mayor número promedio de individuos de ambas especies; mientras que en el caso de *Oxyura leucocephala* ha sido determinante la ausencia en lagunas de tamaño medio-alto, como las de Alcahozo o Yegüas, cuyas características ambientales (profundidad muy somera, sin vegetación helofítica y aguas hipersalinas) no son propicias para la especie.

Las poblaciones de *Anser anser* y *Netta rufina* en las lagunas analizadas mantienen una proporción intermedia en relación al tamaño del humedal, siendo el coeficiente de determinación R^2 obtenido para la relación área-especie de 0,42 y 0,45 respectivamente (gráfico 1). Aunque el mayor número promedio de individuos para las dos especies sí que se ha localizado en las lagunas con mayor tamaño como Manjavacas y Veguilla, esta tendencia no se ha dado en lagunas de tamaño medio como Salicor y Pajares, lagunas también muy someras, temporales y salinas.

Las poblaciones del resto de especies consideradas (*Anas clypeata*, *Tadorna tadorna*, *Phoenicopterus roseus*, *Recurvirostra avosetta* y *Charadrius alexandrinus*) indican una fuerte relación entre el tamaño poblacional y el tamaño de las lagunas, variando los coeficientes de determinación R^2 obtenidos para la relación área-especie entre 0,57 (*Recurvirostra avosetta*) -0,90 (*Tadorna tadorna*) (gráfico 1). Las mayores poblaciones en todas estas especies se han registrado en las lagunas más grandes de la zona de estudio (Manjavacas, Camino de Villafranca y La Veguilla), mientras que las lagunas más pequeñas son las que han albergado un menor número de individuos de estas especies.

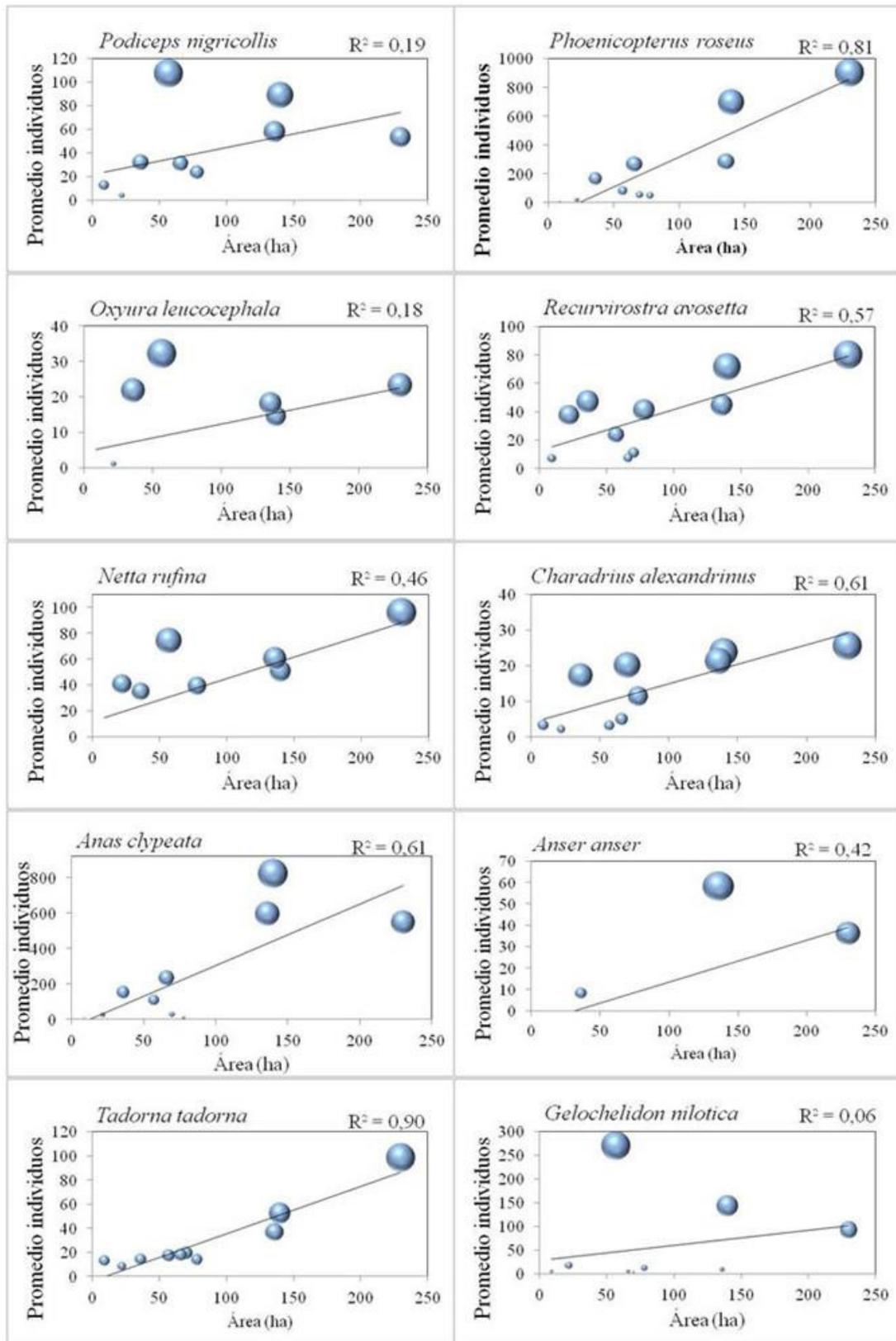
En relación con el grado de aislamiento o conectividad espacial entre lagunas, seis especies han aparecido en todas las lagunas sometidas a seguimiento, una ha sido observada en 9 de las 10 lagunas (*Podiceps nigricollis*) y otras tres presentan una distribución en las que aparecen entre 3 (*Anser anser*) y 7 (*Oxyura leucocephala* y *Netta rufina*) de las lagunas estudiadas. La relación de vecindad (R) entre las lagunas habitadas por cada especie varía entre 0,8 y 1,6 (cuadro 3). Las distancias reales promedios entre las lagunas más próximas varía entre 4244-4674 m para todas las especies, salvo la excepción de *Anser anser* que es de 13210 m. Algo similar sucede con la distribución teórica esperada para las mismas en base al área de estudio, pues ha variado entre 4628 y 5971 m, siendo de nuevo *Anser anser* la que presenta una distribución esperada mayor, con 8445 m. Para la mayor parte de las especies, las lagunas que están más cerca son la de Camino de Villafranca y Veguilla, mientras que las mayores distancias entre lagunas son las medidas entre las lagunas de Yeguas y Alcahozo (36 km). Todo ello nos lleva a concluir que todas las especies analizadas presentan una distribución espacial aleatoria en el área de estudio y que están bien interconectadas.

Siguiendo la clasificación de estructuras metapoblacionales propuesta por Stith *et al.*, (1996) y Harrison y Tailor (1997) la mayor parte de las especies estudiadas en las lagunas de La Mancha presentan una estructura metapoblacional predominante de tipo clásica, ya que esas especies se distribuyen en fragmentos que son capaces de soportar distintas poblaciones, con abundancias que no son altas y en las que no hay una sola población tan grande como para asegurar la pervivencia a largo plazo de toda la metapoblación.

Por otra parte, los fragmentos no están lo suficientemente aislados como para evitar recolonizaciones y, además, hay que tener en cuenta la capacidad de desplazamiento y dispersión de las especies de aves consideradas lo que garantiza la interconexión regular de individuos entre los distintos fragmentos. Otro hecho a destacar es que no todos los sitios están ocupados continuamente, funcionando las dinámicas locales de manera asincrónica puesto que cada año se producen colonizaciones y extinciones.

Solo una especie no cumple los criterios de las estructuras metapoblacionales clásicas, *Anser anser* que se comporta en las lagunas estudiadas, como una metapoblación continente-isla, debido a que se distribuye en muy pocos parches, dos principalmente (La Veguilla y Manjavacas), que son además de los más grandes y se comportan como fuentes y entre las que el grado de proximidad permiten que se reciban colonizadores de ambas poblaciones. *Tadorna tadorna* es otra especie que a veces se comporta como una metapoblación de tipo continente-isla.

Gráfico 1. Relación de las especies seleccionadas con el tamaño del humedal



Fuente: Elaboración propia

3.4. Dinámica metapoblacional y simulación de un escenario de un 20% de pérdida de fragmentos

La dinámica metapoblacional de la mayoría de las especies es positiva, independientemente de sus estatus fenológicos, lo que significa que dominan los procesos de colonización sobre los de extinción, o que éstos son de mayor intensidad (gráfico 2), en consonancia con el carácter estacional de la mayor parte de las lagunas estudiadas. Dos especies, *Anser anser* y *Recurvirostra avosetta* presentan en la actualidad dinámicas metapoblacionales negativas, mientras que la única con una dinámica en equilibrio es *Podiceps nigricollis*. Cuatro especies (*Podiceps nigricollis*, *Oxyura leucocephala*, *Phoenicopterus roseus* y *Netta rufina*) alcanzan sus tamaños poblacionales máximos en el periodo reproductor, otras tres lo alcanzan en invierno (*Anser anser*, *Tadorna tadorna* y *Anas clypeata*) y tres de ellas en pasos migratorios (*Gelochelidon nilotica*, *Recurvirostra avosetta* y *Charadrius alexandrinus*), de acuerdo con el estatus fenológico de todas estas especies.

Por otro lado, el tamaño y la dinámica metapoblacional ha sido bastante variable en cada especie, por lo que pasamos a analizarlos a continuación especie a especie

Cuadro 3. Resumen de las dinámicas poblacionales de las especies de aves seleccionadas

Especie	Estructura metapoblación			Dinámica metapoblación				T	O	Riesgo Extinción
	R ²	R	Tipo	CO	EX	EQ	Resultado			
<i>Podiceps nigricollis</i>	0,19	1	Clásica	15	15	13	Estable	1-8	9	Medio
<i>Oxyura leucocephala</i>	0,18	0,8	Clásica	12	7	11	Positiva	1-4	6	Bajo
<i>Netta rufina</i>	0,45	0,8	Clásica	14	12	13	Positiva	1-6	7	Bajo
<i>Anas clypeata</i>	0,61	0,9	Clásica	19	18	17	Positiva	1-7	10	Medio
<i>Tadorna tadorna</i>	0,90	0,9	Clásica /Continente isla	24	23	18	Regresiva	1-9	10	Alto
<i>Phoenicopterus roseus</i>	0,81	0,9	Clásica	20	20	16	Estable	1-8	10	Alto
<i>Recurvirostra avosetta</i>	0,57	0,9	Clásica	19	20	14	Regresiva	1-8	10	Alto
<i>Charadrius alexandrinus</i>	0,61	0,9	Clásica	15	14	12	Positiva	1-4	10	Bajo
<i>Anser anser</i>	0,42	1,6	Continente	4	7	4	Regresiva	1-2	3	Medio
<i>Gelochelidon nilotica</i>	0,06	0,9	Clásica	9	8	9	Positiva	1-7	9	Medio

Donde R² es la relación especie-área del fragmento (laguna); R es la relación de vecindad de los fragmentos (lagunas) habitados; CO son los procesos de colonización; EX son los procesos de extinción; EQ es el equilibrio metapoblacional; T son los sitios ocupados a la vez y O es el número de sitios en los que se ha censado la especie alguna vez.

Fuente: Elaboración propia

Durante el periodo de estudio el tamaño metapoblacional de *Podiceps nigricollis* varió entre 0,10 y 0,80 (entre 1 y 8 lagunas) (cuadro 3), alcanzándose su máximo tamaño metapoblacional en los meses de julio y agosto de 2007, cuando una fracción importante de estas lagunas permanecieron con niveles de agua extraordinarios a causa de los efectos de una tormenta de tipo supercélula (Sánchez-Emeterio *et al.*, 2008). Velasco (2006) ya indicaba que la especie solo se reproducía en la zona de manera ocasional, asociada a niveles altos de agua. Ha estado ausente en el área de estudio en meses invernales y otoñales y en agosto de 2010 (gráfico 2).

Gráfico 2. Variación mensual entre 2006 y 2010 de la proporción de sitios ocupados (dp/dt), las tasas de colonización (c) y extinción (e) – representados en el eje de la izquierda de las gráficas, y del número total de individuos censados (N) de las especies censadas – eje de la derecha en cada gráfica.



Fuente: Elaboración propia

Esta especie ha ocupado todas las lagunas estudiadas excepto Alcahozo, con una mayor presencia en Camino de Villafranca y en Pedro Muñoz donde ha sido vista en 29 de los 49 muestreos censales.

A lo largo del periodo de estudio se han producido los mismos eventos de colonización que de extinción (15). Además, ha habido 13 eventos en los que la metapoblación se ha mantenido en equilibrio, especialmente en los meses de febrero y marzo. Por todo ello, *Podiceps nigricollis* presenta una dinámica metapoblacional en equilibrio (gráfico 2). Hay que señalar que las lagunas de La Mancha Húmeda representan una de las poblaciones reproductoras más importantes de la Península Ibérica, siendo frecuentes en estas localidades elevadas abundancias absolutas y relativas para esta especie (Jiménez *et al.* 1992; Palomino y Molina, 2009).

Oxyura leucocephala varió su tamaño poblacional entre 0,10 y 0,40, observándose su mayor tamaño metapoblacional en los meses estivales de 2007 y de 2008. La especie ha estado ausente en meses de invierno y otoño y en agosto de 2009 y de 2010, en consonancia con su estatus fenológico en el área de estudio. De hecho, en el periodo 1964-2006 la especie solo aparece de manera ocasional y muy escasa en invierno (Velasco, 2006).

Esta especie tiene mayor presencia en la laguna de la Veguilla donde ha sido vista en 33 de los 49 meses de control. Velasco (2006) ya indicaba que solo Veguilla mantenía condiciones hídricas apropiadas para la especie, siendo su presencia accidental en otros humedales de Alcázar de San Juan y su entorno y preveía que en el futuro esta especie tendería a mantenerse e incluso a aumentar sus efectivos. En el lado opuesto se encuentran las lagunas de Camino de Villafranca, Mermejuela, Quero y Yeguas en las que no ha sido vista en ninguna ocasión, pues sus características ambientales no son propicias para ella (lagunas someras y muy salinas) (Velasco, 2006).

Han predominado los eventos de colonización (12) frente a los de extinción (7) y se han computado 11 eventos en los cuales la metapoblación se ha mantenido en equilibrio. En el cómputo global ha predominado una dinámica metapoblacional positiva. Hay que señalar, en relación con la laguna de la Veguilla, que la gestión de este humedal, que recibe las aguas residuales de Alcázar de San Juan y de Campo de Criptana, obliga a su desecación temprana para evitar epidemias estivales de botulismo. Este tipo de gestión fuerza a *Oxyura leucocephala* a un abandono rápido del lugar e impide las agrupaciones postnupciales típicas de la especie producida en otros humedales de hidropuerto permanente (Velasco, 2006).

El tamaño metapoblacional de *Netta rufina* varió entre 0,10 y 0,60, alcanzando las cifras más elevadas en junio de 2007, tras las intensas precipitaciones registradas a finales de mayo por una tormenta supercélula ya comentada (Sánchez-Emeterio *et al.*, 2008). Ha estado ausente del área de estudio durante septiembre y diciembre de 2008, enero, agosto, octubre y diciembre de 2009 y en agosto de 2010. Palomino y Molina (2009) indican que su abundancia local en España varía drásticamente en función de los parámetros hidrológicos de cada temporada, lo que dificulta su seguimiento demográfico.

Esta especie tiene una mayor presencia en Veguilla donde ha sido vista en 28 de los 49 meses de control, encontrándose en el lado opuesto las lagunas de Alcahozo, Mermejuela y Yeguas donde no ha sido visto nunca, lo que se atribuye a su elevada salinidad y escasa profundidad.

En esta especie han predominado los eventos de colonización (14) frente a los de extinción (12), y hay 13 eventos en los cuales la metapoblación se mantiene en equilibrio. Predomina, por tan-

to, una dinámica positiva. Es importante indicar que esta especie en los humedales manchegos alcanza las mayores densidades relativas de toda la península Ibérica (26 individuos/5 ha como promedio) (Palomino y Molina, 2009).

Durante el periodo de estudio, el tamaño metapoblacional de *Anas clypeata* varió entre 0,10 y 0,70, registrándose su máximo tamaño en los meses de enero, febrero y diciembre de 2008, en consonancia con su estatus fenológico principal como invernante. En cualquier caso, es una especie que puede ser observada todo el año ya que existe una reducida población nidificante desde 1963, fecha en la que se reprodujo por primera vez en Alcázar de San Juan, constituyendo la primera cita de cría para la España central (Jiménez *et al.*, 1992). Solo ha estado ausente durante enero y agosto del 2009, además de agosto de 2010.

Este taxón ha ocupado todas las lagunas censadas, alcanzando una mayor presencia en la laguna de La Veguilla donde ha sido visto en 33 de los 49 censos realizados. Velasco (2006) indicaba que era una especie que presenta una preferencia por humedales con elevada eutrofización, como las lagunas de Alcázar de San Juan. En cambio, en las lagunas de Alcahozo y Pajares solo ha sido visto en 2 ocasiones.

Han predominado los eventos de colonización (19) frente a los de extinción (18), existiendo 17 eventos en los cuales la metapoblación se ha mantenido en equilibrio. Estamos, por tanto, ante una especie que ha presentado una dinámica positiva.

Tadorna tadorna ha variado su tamaño metapoblacional que varió entre 0,10 y 0,90, alcanzando sus valores máximos en marzo, octubre y diciembre de 2007 y en febrero de 2008. Ha estado ausente en octubre de 2006, enero, agosto y diciembre de 2009 y agosto de 2010.

Esta especie ha ocupado todas las lagunas, aunque con mayor presencia en Camino de Villafranca donde ha sido vista en 39 de las 49 visitas mensuales y menor en la laguna de Alcahozo donde ha sido vista en 11 ocasiones.

Los eventos de colonización (24) han superado ligeramente a los de extinción (23), manteniéndose en equilibrio en 18 eventos sobre todo en los meses de otoño. Predomina en esta especie una dinámica metapoblacional positiva.

Durante el periodo de estudio, el tamaño metapoblacional de *Phoenicopterus roseus* varió entre 0,10 y 0,80, registrándose su máximo tamaño en agosto de 2007. La especie ha estado ausente durante los meses de enero, agosto y octubre de 2009 y agosto de 2010.

La especie ha ocupado todas las lagunas de estudio, con mayor presencia en Camino de Villafranca donde ha sido observada en 36 de las 49 visitas y menor en la de Alcahozo donde solo ha sido vista en uno de los censos.

En la dinámica de esta especie hay un equilibrio entre los eventos de colonización y los de extinción. Además, hay 16 eventos en los cuales la metapoblación se mantiene en equilibrio. Ha predominando en consecuencia una dinámica positiva.

Recurvirostra avosetta ha variado su tamaño metapoblacional entre 0,10 y 0,80, observándose su máximo tamaño en marzo de 2008. Esta especie ha estado ausente principalmente en los meses invernales y otoñales y en agosto de 2009 y 2010.

La especie ha ocupado todas las lagunas estudiadas, aunque con mayor presencia en la laguna de Camino de Villafranca donde ha sido vista en 31 de las 49 visitas realizadas y menor en la de Pajares, donde se ha contabilizado en 3 ocasiones. Las lagunas manchegas albergan a un tercio de la población española (Palomino y Molina, 2009).

En la dinámica metapoblacional analizada son mayores los eventos de extinción (20) que los de colonización (19), manteniéndose en equilibrio en 14 ocasiones, por lo que ha predominado una dinámica negativa. Palomino y Molina (2009) señalan que a escala local la especie presenta notables fluctuaciones interanuales en su abundancia, de acuerdo a las condiciones hidrológicas de los humedales.

Durante el periodo de estudio el tamaño metapoblacional de *Charadrius alexandrinus* varió entre 0,10 y 0,40, registrándose su máximo tamaño en abril de 2007, julio de 2008, mayo de 2009 y septiembre de 2010. Ha estado ausente durante junio de 2007, enero de 2009 y enero, febrero, marzo y agosto de 2010.

Charadrius alexandrinus ha ocupado todas lagunas consideradas, aunque con mayor presencia en Camino de Villafranca, donde ha sido vista en 23 de los 49 censos, y menor en la laguna de Pajares, donde solo ha sido vista en uno de los censos. Las lagunas estudiadas albergan la principal población de esta especie en el interior de España (Palomino y Medina, 2009).

A lo largo del periodo de estudio, han predominado los eventos de colonización (15) frente a los de extinción (14), manteniéndose en equilibrio en 12 eventos, especialmente en los meses de primavera y otoño. En consecuencia, en esta especie ha predominado una dinámica metapoblacional positiva.

El tamaño metapoblacional de *Anser anser* varió entre 0,10 y 0,20, estando ausente principalmente en meses primaverales y estivales y enero de 2009. Sus tamaños metapoblacionales más elevados se registran siempre en invierno, en coherencia con su estatus fenológico de invernante en España, aunque recientemente se reproduce de manera muy puntual y sin tener claro el origen de las aves (Palomino y Medina, 2009).

Anser anser tiene mayor presencia en la laguna de La Veguilla donde ha sido observada en 14 de los 49 censos realizados, mientras que en las lagunas de Alcahozo, Camino de Villafranca, Mermejuela, Pajares, Quero, Salicor y Yeguas no ha sido vista nunca.

En esta especie han dominado los eventos de extinción (7) frente a los de colonización (4), lo que se atribuye a su fenología de especie invernante en La Mancha.

El tamaño metapoblacional de *Gelochelidon nilotica* varió entre 0,10 y 0,70, registrándose su cifra más elevada en abril de 2007. La especie ha estado ausente siempre en el periodo invernal y otoñal, de acuerdo a su estatus fenológico de reproductor estival.

Gelochelidon nilotica ha ocupado todas las lagunas de estudio excepto Pedro Muñoz, con mayor presencia en Camino de Villafranca donde ha sido vista en 14 de los 49 muestreos. La Mancha Húmeda alberga una de las seis grandes subpoblaciones localizadas en España (Corbacho *et al.*, 2009). En cualquier caso, es una especie que está sometida a fuertes fluctuaciones poblacionales y cambios de localización entre distintas temporadas en función de los niveles hídricos de los humedales (Corbacho *et al.*, 2009). Las lagunas de Camino de Villafranca, Salicor y Manjavacas

albergan las colonias más importantes de La Mancha Húmeda, repartiéndose el resto de efectivos por otras zonas húmedas próximas a las anteriores (Corbacho *et al.*, 2009). Los años en que no hay reproducción en las lagunas de Camino de Villafranca y Veguilla pero si mantienen agua, estas dos localidades actúan como colector postnupcial de individuos nidificantes en otros humedales manchegos (Velasco, 2006).

En esta especie se han computado más eventos de colonización (9) que de extinción (8) y, además, en 9 eventos la metapoblación se ha mantenido en equilibrio. Los eventos de colonización se dan en la primavera, mientras que los de extinción lo hacen claramente en verano. Predomina en esta especie una dinámica metapoblacional positiva.

En el escenario planteado de pérdida de un 20 % de los fragmentos (dpH/dt) del área de estudio, las dinámicas metapoblacionales positivas para seis de las especies consideradas disminuirían, aunque sin un gran impacto global. Esto puede deberse a la gran dispersión de las poblaciones de estas especies que se caracterizan por ocupar un número amplio de fragmentos, lo que disminuye su posibilidad de extinción. En el caso de *Anser anser* las dinámicas metapoblacionales en equilibrio serían las mismas, aunque con tasas poblacionales mucho más bajas. Para *Gelochelidon nilotica* una pérdida de hábitats supondría pasar de una dinámica positiva a una neutra, donde los procesos de colonización y extinción se equilibrarían.

Las especies que se verían más perjudicadas por esa pérdida de un 20% de los fragmentos (lagunas) serían *Podiceps nigricollis*, *Recurvirostra avosetta*, *Tadorna tadorna* y *Phoenicopterus roseus*, especies típicas de lagunas con una cierta salinidad. En el primer caso, *Podiceps nigricollis* reduciría las dinámicas positivas, pasando de encontrarse en equilibrio a situarse en proceso de extinción. Una situación similar se produciría con *Tadorna tadorna* pues sus dinámicas mermarían de 17 dinámicas poblacionales positivas a tan solo 12. Para *Phoenicopterus roseus* una pérdida del 20% de los fragmentos afectaría de manera significativa a su metapoblación en las lagunas estudiadas. Por último, un caso singular es el de *Recurvirostra avosetta* pues su dinámica metapoblacional negativa se vería acentuada de forma significativa para esta especie en el escenario de pérdida de un 20% de los fragmentos, a pesar de estar presente en un amplio número de lagunas y de ser bastante numerosa en la zona de estudio.

4. Conclusiones

La gran riqueza de aves acuáticas presentes en La Mancha Húmeda demuestra el interés de este complejo palustre como área de reproducción, invernada y eslabón en las migraciones de las aves acuáticas (Gosálvez *et al.*, 2012), además de como un importante elemento a tener en cuenta en el propio funcionamiento de los humedales. El enfoque de análisis metapoblacional supone ventajas no solo desde un punto de vista conceptual, sino que también puede resultar interesante en la gestión aplicada de los humedales.

La mayor parte de las especies se encuentran muy concentradas en pocas lagunas, coincidiendo en general con las que tienen mayor tamaño y permanencia de la lámina de agua (Veguilla, Manjavacas y Camino de Villafranca). La mitad de los taxones estudiados mantienen una relación grande ($R^2 > 0.5$) entre el tamaño promedio de sus poblaciones y el tamaño del humedal. Dicha disponibilidad suele estar marcada por un hidropериodo fluctuante, en consonancia con el clima mediterráneo semiárido donde se localizan estas lagunas, salvo en aquellas que reciben aportes de agua extraordinarios (vertidos de aguas residuales depuradas). En este sentido, conviene re-

cordar el cambio hidrológico ocasionado por una tormenta de tipo supercélula ya que algunos humedales han permanecido inundados durante gran parte del periodo de estudio, pues en otras circunstancias se habrían secado. Como resultado, se establece una dinámica asincrónica en la ocupación de los humedales en función de la disponibilidad de agua lo que justifica una gestión integrada de los mismos.

En la línea de la relación especie-área, algunos estudios como los realizados por Poysa (1995) en Finlandia y Gosálvez (2011) en lagunas volcánicas ibéricas, sobre aves acuáticas en humedales de diversos tamaños y características, se observó que para todas las especies la probabilidad de ocupación de un fragmento aumentaba con el tamaño de éste y con la diversidad de hábitats disponibles (MacArthur y Wilson, 1967; Levins, 1969).

Casi todos los taxones estudiados presentan una estructura metapoblacional predominantemente de tipo clásica, salvo el *Anser anser* que en la zona de estudio durante este periodo se ha comportado bajo una estructura tipo continente-isla.

En las dinámicas metapoblacionales, predominan las positivas. Los tamaños metapoblacionales resultantes son bastante diversos, siendo *Tadorna tadorna* la especie con un mayor tamaño y una de las que ha sido censada en todos los humedales de estudio mientras que en el lado opuesto *Anser anser* presenta el tamaño más pequeño y es el taxón con una distribución más restringida.

Así, las aves se mueven de un humedal a otro en búsqueda de hábitats que le son más propicios, percibiendo en conjunto la zona en la que desarrollan su actividad como un paisaje fragmentado compuesto de multitud de hábitats favorables, de descanso, alimentación y/o lugar de reproducción, unidos por una matriz desfavorable en la que predominan los cultivos agrícolas. Por ello, las implicaciones que los complejos de humedales tienen en las dinámicas de aves acuáticas se consideran relevantes para su conservación. En este contexto, analizar los procesos de ocupación-abandono de fragmentos de una especie, bajo un enfoque metapoblacional, resulta de utilidad para contribuir a la pervivencia de una especie a nivel regional.

Conviene recordar que las aves acuáticas se caracterizan por utilizar sitios aislados eslabonados para realizar sus movimientos migratorios, por lo que la desaparición de alguno de ellos puede ocasionar un efecto negativo (Myers *et al.*, 1987). La pérdida de hábitats ha sido considerada como una causa significativa del incremento del riesgo de extinción en unas 820 especies de aves catalogadas en peligro de extinción (Temple, 1986). La destrucción de hábitats individuales no solo puede ocasionar la extinción de una población, también la de toda la metapoblación de la red debido a que el funcionamiento asincrónico de los mismos puede dejar sin hábitats a las especies en momentos clave que los requieran. El análisis de una pérdida de un 20% de los humedales de la zona de estudio ha mostrado como siete especies estarían en riesgo medio o alto de desaparición frente a tres que presentarían bajo riesgo por su capacidad de resiliencia.

Finalmente, a modo de crítica hay que señalar que la comprensión de la dinámica metapoblacional cuenta con una limitación esencial muy difícil de sopesar, las «cajas negras» o la influencia que poblaciones desconocidas («Ghost location» en el sentido de Balkiz, 2006) puedan estar teniendo en las dinámicas observadas en las poblaciones de las aves acuáticas de La Mancha, lo cual podría estar dificultando la interpretación de los resultados obtenidos. Se trata de un problema de escala que habrá que tener en cuenta en el futuro.

5. Referencias bibliográficas

- Balkiz, Ö (2006). *Dynamique de la métapopulation de Flamants roses en Méditerranée: implications pour la conservation*. Montpellier: Montpellier II. Tesis Doctoral
- Barbault, R y Sastrapradja, SD (1995). «Generation, maintenance and loss of biodiversity». En: Heywood, V (Ed.). *Global Biodiversity Assessment*. Cambridge: Cambridge University Press, 193-274.
- Bennun, LA (2001). «Long-term monitoring and conservation: high ideals and harsh realities». *Hydrobiología*, 458, 9-19.
- Bernis, F (1972). «Breve reseña geográfica, migratológica y demográfica sobre algunas aves acuáticas censadas». *Ardeola*, 17-18, 207-230.
- Chamberlain, DE y Fuller RJ (2000). «Local extinctions and changes in species richness of lowland farmland birds in England and Wales in relation to recent changes in agricultural land-use.» *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 78(1), 1-17.
- Chapin III, FS; Matson, PA y Mooney, H (2002). *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. Nueva York: Springer-Verlag.
- Clark, PJ y Evans, FC (1954). «Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationship in populations». *Ecology*, 35(4), 445-453.
- Corbacho, C; Sánchez Guzmán, JM y Villegas, MA (2009). *Pagazas, charranes y fumareles en España. Población reproductora en 2007 y método de censo*. Madrid: SEO/Birdlife.
- Farmer, AH y Parent, AH (1997). «Effects of the landscape on shorebird movements at spring migration stopovers.» *Condor*, 99(3), 698-707.
- Florín, M y Montes, C (1999). «Functional analysis and restoration of Mediterranean lagunas in the Mancha Humeda Biosphere Reserve (Central Spain)». *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 9(1), 97-109.
- Foulter, J y Cohen, L (1999). *Estadística básica en ornitología*. Madrid: SEO/BirdLife.
- García del Castillo Crespo, J; Rubio MA y López, A (2011). *Reserva de la Biosfera de la Mancha Húmeda: retos y oportunidades de futuro*. Toledo: Dirección General de Áreas Protegidas y biodiversidad, Junta de Comunidades de Castilla La Mancha.
- Gibbs, JP (2000). «Monitoring populations». En: Boitani, L y Fuller, TK (Eds.). *Research Techniques in Animal Ecology Controversies and Consequences*. New York: Columbia University Press, 213-256.
- Gilpin, ME y Hanski, I (1991). *Metapopulation Dynamics: Empirical and Theoretical Investigations*. London: Academic Press.
- Gonçalves, MSS; Gil-Delgado, JA; Gosálvez, RU; López-Iborra, GM; Ponz, A y Velasco, A (2016). «Spatial synchrony of wader populations in inland lakes of the Iberian Peninsula». *Ecological Research*. 31(6), 947-956.
- Gosálvez, RU (2011). *Análisis biogeográfico de las lagunas volcánicas de la Península ibérica. Bases científicas para su Gestión*. Ciudad Real: Universidad de Castilla-La Mancha. Tesis doctoral.
- Gosálvez, RU; Gil-Delgado, J.A; Vives-Ferrándiz, C; Sánchez, G y Florín, M (2012). «Seguimiento de aves acuáticas amenazadas en lagunas de la Reserva de la Biosfera de La Mancha Húmeda (España Central)». *Polígonos*, 22, 89-122.
- Green, AJ (1996). «Analyse of globally threatened anatidae in relation to threats, distribution, migration patterns, and habitat use». *Conservation Biology*, 10(5), 1435-1445.
- Gyllenberg, M; Hanski, I y Hastings, A (1997). «Structured metapopulation models.» En: Hanski, I y Gilpin, ME (Eds.). *Metapopulation Biology: Ecology, Genetics, and Evolution*. London: Academic Press, 93-122.
- Hanski, I (1997). «Metapopulations dynamics: from concepts and observations to predictive models». En: Hanski, I. y Gilpin MA (Eds.). *Metapopulation biology: ecology genetics and evolution*. San Diego: Academic Press, 69-91.
- Hanski, I (1999). *Metapopulation ecology*. Oxford: Oxford University Press.
- Hanski, I; Erälahti, C; Kaukare, C; Ovaskainen, O y Sirén, H (2004). «Variation in migration rate among individuals maintained by landscape structure». *Ecology Letters*, 7(10), 958-966.
- Haig, SM; Mehlman, DW y Oring, LW (1998). «Avian Movements and Wetland Connectivity in Landscape Conservation». *Conservation Biology*, 12 (4), 749-758.
- Harrison, S y Taylor, A (1997). «Empirical evidence for metapopulation dynamics». En: Hanski, I y Gilpin, M (Eds.). *Metapopulation Biology, Ecology, Genetics and Evolution*. San Diego: Academic Press, 27-42.

- Hollis, T (1992). «The causes of wetland loss and degradation in the Mediterranean». En: Finlayson, M; Hollis, T y Davis, T (Eds.) *Managing Mediterranean Wetlands and Their Birds*. Gran Bretaña: Slimbridge, 83-90.
- Jiménez, J; del Moral, A; Morillo, C y Sánchez, MJ (1992). *Las aves del Parque Nacional de las Tablas de Daimiel y otros humedales manchegos*. Barcelona: Lynx Edicions.
- Lande, R y Barrowclough, GF (1987). «Effective population size, genetic variation and their use in population management». En: Soulé, ME (Ed.). *Viable Population for Conservation*. New York: Cambridge University Press, 87-123.
- Levins, R (1969). «Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control». *Bulletin of the Entomological Society of America*, 15(3), 237-240.
- Levins, R (1970). «Extinction». En: Gerstenhaber, M (Ed.). *Some mathematical questions in Biology. Lectures on Mathematics in the Life Sciences*, Vol.2. Rhode Island: American mathematical Society Providence, 75-107.
- MacArthur, RH y Wilson, EO (1963). «An equilibrium theory of insular zoogeography». *Evolution*, 17(4), 373-387.
- MacArthur, RH y Wilson, EO (1967). «The theory of island biogeography». *Monographs in population biology*, 1, 1-215.
- Margalef, R (1987). «Teoría y modelado de los ecosistemas fluctuantes». *Seminario sobre Bases Científicas para la protección de los humedales en España*. Madrid: Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, 31-42.
- Martínez, R (2008). «Grupos funcionales». En: Sarukán, J (Ed.) *Capital natural de México. vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad*. México: Conabio, 365-412.
- Myers, JP; Morrison, RI; Antas, PZ; Harrington, BA; Lovejoy, TE; Sallaberry, M y Tarak, A (1987). «Conservation strategy for migratory species». *American Scientific*, 75(1), 19-26.
- Najam, S (2004). *Ecological studies of waterfowl of Karachi coast*. Karachi: University of Karachi.
- Palomino, D y Molina, B (2009). *Aves acuáticas reproductoras en España. Población en 2007 y método de censo*. Madrid: SEO/Birdlife.
- Poysa, Hannu (1995). «Population dynamics in heterogeneous environments: occupation of habitat patches». En: *Resúmenes 10th International Waterfowl Ecology Symposium Wader Study Group Conference*. Aveiro: Ecology Symposium Wader Study Group Conference.
- Reed, J; Warnock, M N y Oring, LW (1997). *Conservation and management of shorebirds in the western Great Basin of North America*. Nevada: International Wader Studies Group.
- Root, TS (1967). «The niche exploitation of blue-graygnatcatcher». *Ecological monographs*, 37(4), 317-350.
- Sampedro, D y del Moral, L (2014). «Tres décadas de política de aguas en Andalucía. Análisis de procesos y perspectiva territorial». *Cuadernos Geográficos*, 53(1), 36-67.
- Sánchez-Emeterio, G; Chicote, A; Gosálvez, R.U; Gil-Delgado, JA; Camps, C; Camacho, A y Florín, M (2008). «Cambios ecológicos en una laguna salina de interior causados por una supercélula meteorológica». En: AIL (Eds.). *Libro de Resúmenes en XIV Congreso de la Asociación Ibérica de Limnología Programa Final*. Huelva: Universidad de Huelva-Asociación Ibérica de Limnología, 179-207.
- Sánchez, G (2015). *Bases Hidroecológicas de un Sistema de Apoyo a la Toma de Decisiones para la Gestión y Restauración de Ecosistemas Acuáticos de la Red de Humedales de Castilla-La Mancha y su Transposición Didáctica*. Ciudad Real: Universidad de Castilla-La Mancha. Tesis doctoral.
- Sinclair, AR; Fryxell, JM y Caughley, G (2006). *Wildlife ecology, conservation, and management (2nd ed)*. Oxford: Blackwell Publishing.
- Siriwardena, GM; Baillie, SR; Crick, HQ y Wilson, JD (2001). «Changes in agricultural land-use and breeding performance of some granivorous farmland passerines in Britain». *Agriculture, ecosystems & environment*, 84(3), 191-206.
- Stith, BM; Fitzpatrick, JW; Woolfenden, GE y Pranty, B (1996). Classification and conservation of metapopulations: a case study of the Florida scrub jay. En McCullough, DR (Ed.). *Metapopulations and wildlife conservation*. Washington DC: Island Press, 187-215.
- Tellería, JL (1986). *Manual para el censo de los vertebrados terrestres*. Madrid: Raíces.
- Temple, S (1986). «The problem of avian extinctions». En Johnston, RF (Ed.). *Current Ornithology*. USA: Springer, 453-485.

- Torrence, S y Butler, M (2006). «Spatial structure of a diving duck (*Aythya, oxyura*) guild: how does habitat structure and competition influence diving duck habitat use within northern prairie wetlands?». *Canadian Journal of Zoology*, 89(4), 1358–1367.
- Velasco, T (2006). *Las aves acuáticas de los humedales de Alcázar de San Juan (Ciudad Real)*. Alcázar de San Juan: Ayuntamiento de Alcázar de San Juan y Aguas de Alcázar, SA.
- Yustres, Á; Navarro, V; Asensio, L; Candel, M y García, B (2013). «Groundwater resources in the Upper Guadiana Basin (Spain): a regional modelling analysis». *Hydrogeology Journal*, 21(5), 1129-1146.

Sobre los autores

GEMA SÁNCHEZ EMETERIO

Licenciada en Geografía, Doctorado Europeo en Territorio, Infraestructuras y Medioambiente. Profesora Contratada Doctora en la Facultad de Educación de Toledo (UCLM). Miembro de la sección de Humedales del Centro Regional de Estudios del Agua (UCLM) y del grupo de investigación en Hidroecología de la misma Universidad. Ha dirigido numerosos Trabajos de Fin de Grado y de Fin de Máster. Ha colaborado, realizando estancias y trabajos de investigación en Suecia, Algarve y Lisboa. Autora de numerosas publicaciones y ponencias en congresos con participación y dirección de proyectos de innovación docente e investigación en temáticas relacionadas con la ordenación de ecosistemas acuáticos, concepciones sobre espacios naturales, cooperación al desarrollo (sobre todo en temas de acceso a agua y saneamiento así como de educación) y Didáctica, especialmente en transposición didáctica y ecosistemas acuáticos.

RAFAEL UBALDO GOSÁLVEZ REY

Profesor Contratado Doctor Interino en el Área de Geografía Física de la UCLM, donde defendió su tesis bajo el título de “Análisis biogeográfico de las lagunas volcánicas de la Península Ibérica: bases científicas para su gestión”. Imparte las asignaturas de Prevención y Evaluación del Impacto Ambiental, Análisis estadístico de la información geográfica y Fotointerpretación y Teledetección del Grado de Geografía y Ordenación del Territorio. Es miembro del Grupo de Investigación GEOVOL, colaborador del Grupo de “Hidroecología” (IHE) y personal científico del Centro Regional de Estudios del Agua (CREA), todos dependientes de la UCLM. Es autor de artículos publicados en revistas especializadas, en actas de congresos y capítulos de libros y libros en biogeografía, humedales y geomorfología volcánica. Es vocal en el Patronato del Parque Nacional de Las Tablas de Daimiel.

MÁXIMO FLORÍN BELTRÁN

Premio Extraordinario de Doctorado 1995 de la Universidad Autónoma de Madrid, Profesor Titular y responsable de la Sección de Humedales del Centro Regional de Estudios del Agua, de la Universidad de Castilla-La Mancha. Ha publicado más de 150 artículos en revistas indexadas internacionales, libros, capítulos de libros, comunicaciones a congresos y diversas publicaciones divulgativas (https://www.researchgate.net/profile/Maximo_Florin_Beltran), además de haber dirigido numerosos proyectos de investigación competitivos internacionales y nacionales, contratos con empresas y administraciones y tesis doctorales. Colabora y ha colaborado habitualmente con grupos de investigación en ecología y gestión de ecosistemas acuáticos del Reino Unido, Francia, Países Bajos, Alemania, Argentina, Marruecos, además de grupos españoles de prestigio internacional de la Universidad Autónoma de Madrid, el Consejo Superior de Investigaciones Científicas y la Universidad de Valencia.