

ASOCIACION TROFICA DE ARDEIDAS EN EL ARROZAL DE LA ALBUFERA DE VALENCIA

Alejandro MARTÍNEZ-ABRAÍN*

RESUMEN.—*Asociación trófica de ardeidas en el arrozal de la Albufera de Valencia.* Este trabajo analiza los patrones de asociación de las seis especies de ardeidas coloniales que nidifican en la Albufera de Valencia durante su actividad trófica en los arrozales en el contexto de su posible significado adaptativo. La distribución espacial de los grupos tróficos fue contagiosa, posiblemente en respuesta a una distribución parcheada del alimento. Aplicando el Coeficiente de Asociación de Cole a las agrupaciones observadas se encontró que tan sólo la Garceta Común y la Garcilla Bueyera así como la Garza Real y la Garza Imperial se asociaron positivamente de modo significativo, aunque débilmente (coeficientes de asociación de 0,29 y 0,43, respectivamente), mientras que las asociaciones Garceta Común-Garza Imperial y Garcilla Bueyera-Garza Imperial fueron de fuerte evitación (coeficientes de $-0,86$ y $-0,85$, respectivamente). Se propone que sólo las especies con cierto solapamiento de nicho trófico (especialmente en lo relativo a la estrategia de caza) mostrarían asociaciones positivas. No obstante, la agrupación interespecífica sería una situación inestable, derivada de abundancias locales de alimento, siendo las agrupaciones más estables los grupos monoespecíficos o a la caza en solitario, según especies. El tamaño medio de los grupos mixtos o monoespecíficos de Garcillas Bueyeras y Garcetas Comunes estuvo en torno a ocho aves. En los grupos mixtos de Garcilla Bueyera y Garceta Común no se encontró diferenciación entre especies nucleares y acompañantes.

Palabras Clave: Alimentación, arrozales, asociación, garzas, grupos, solapamiento de nicho.

SUMMARY.—*Trophic association between herons in the Albufera de Valencia paddy fields (Eastern Spain).* This study analyses the patterns of intra and interspecific association of the six heron species breeding colonially at the Albufera of Valencia (Eastern Spain), while foraging in the paddy fields surrounding colonies, within the framework of the adaptive value of gregariousness. The spatial distribution of feeding groups was not uniform, but clumped, probably reflecting the patchy distribution of the food resources in the study area. The application of Cole's Coefficient of Interspecific Association to the observed associations indicated that only Little Egret-Cattle Egret (*Egretta garzetta-Bubulcus ibis*) and Grey Heron-Purple Heron (*Ardea cinerea-Ardea purpurea*) were positively, although weakly, associated. Single-species groups of egrets seem to be the most stable association. The local overabundance of food resources in the paddy fields seems to be the main factor which allows the unstable association of species with some overlap in foraging niche (mainly concerning hunting strategy). The mean size of the single or mixed groups of Cattle Egrets and Little Egrets was of approximately eight individuals for both species. We were not able to distinguish between nuclear and attendant species in mixed flocks of Little Egrets and Cattle Egrets.

Key Words: Foraging associations, herons, niche overlap, paddy fields, Spain.

INTRODUCCIÓN

El significado evolutivo de la formación de agrupaciones por parte de las aves ha sido objeto tradicional de estudio, interpretándose bien como una estrategia antipredatoria, bien como un mecanismo para incrementar la eficiencia en la captura de presas (Thompson *et al.*, 1974; Clark & Mangel, 1984; Giraldeau, 1984; Ranta *et al.*, 1993) o bien como estrategia para minimizar el riesgo de fracaso en la localización de alimento (Ruxton *et al.*, 1995) en medios en

los que los recursos se distribuyen de manera agregada. En el caso de las ardeidas, la función antipredatoria parece ser poco importante dado su gran tamaño corporal y elevada posición en la pirámide trófica (Ward & Zahavi, 1973), lo cual permite postular un papel preponderante de las interacciones sociales en la búsqueda de alimento.

Este trabajo pretende analizar las pautas de agrupación/evitación que tienen lugar en la comunidad reproductora de ardeidas coloniales de la Albufera de Valencia, durante su alimen-

* Estació Ornitològica de l'Albufera. Avda. Los Pinares, 106. E-46012 El Saler, Valencia. E-mail: jandrom@crv.es.

tación en los arrozales que circundan la laguna litoral, dentro del marco de su posible función adaptativa en el reparto de los recursos alimenticios. Hasta la fecha los estudios relacionados con garzas en la zona de estudio se han centrado en la descripción de las dietas, parámetros reproductores y dinámica de las poblaciones (Prosper, 1990; Guillén *et al.*, 1994; Prosper, 1996), sin apenas abordar el estudio del comportamiento de búsqueda de alimento de estas especies. En el arco mediterráneo los referentes más representativos de esta última línea de estudio son los trabajos de Hafner *et al.* (1982), Fasola (1983), Fasola (1986) y Fasola (1987).

MATERIAL Y MÉTODOS

La comunidad estudiada está compuesta por seis especies: Garceta Común (*Egretta garzetta*), con 1420 parejas reproductoras en 1995; Garcilla Bueyera (*Bubulcus ibis*), con 3302 parejas; Garcilla Cangrejera (*Ardeola ralloides*), con 380 parejas; Garza Imperial (*Ardea purpurea*), con 27 parejas; Garza Real (*Ardea cinerea*), con 574 parejas; y Martinete Común (*Nycticorax nycticorax*), con 320 parejas. Los datos censales corresponden a 1995 al no existir un censo completo de garzas para 1996 (EOA, 1995).

Para la detección de los grupos de garzas alimentándose en los arrozales que rodean las colonias de cría se realizaron seis itinerarios en automóvil, entre el 30 de mayo y el 16 de junio de 1996. Los recorridos se realizaron alrededor del mediodía en cada uno de los diferentes sectores en los que la red local de caminos y carreteras divide las 14.500 hectáreas de arrozal comprendidas dentro del Parque Natural de la Albufera de Valencia. Los seis itinerarios sumaron un total de 137 km, distribuidos a razón de un esfuerzo medio de 22,8±8,3 km/día (rango 12-30 Km). Se anotaron sólo las agrupaciones mono o pluriespecíficas de garzas compuestas por más de 5 individuos comprendidos en un área aproximada y no superior a 2.500 m² (cuadrados de 50 × 50m), lo que habitualmente se tradujo en distancias entre aves inferiores a 20 m. Este criterio es una adaptación de la distancia adoptada por Hafner *et al.* (1982) para incluir dos aves dentro del mismo grupo de alimentación, atendiendo especialmente a la detectabilidad de la agrupación.

Las fechas de censo se centraron en el periodo óptimo para la observación de las garzas en el arrozal. Semanas antes el arrozal no es apenas utilizado por las garzas al estar iniciando el desarrollo de su potencial trófico (la inundación se realiza de finales de abril a primeros de mayo), y semanas después la planta de arroz está tan crecida que hace inviable primero la obtención de datos fiables y posteriormente la propia obtención de alimento por parte de las aves (González-Solís, 1996). Las fechas se hicieron también coincidir con el periodo inmediatamente anterior a una breve desecación forzada de los campos y a la aplicación de pesticidas organofosforados para el control del barrenador del arroz *Chilo suppressalis*. Una descripción completa del área de estudio se puede hallar en Roselló (1995).

Para la determinación del tipo de distribución espacial de la población se calculó la razón entre la varianza y la media o Índice de Dispersión ($I=S^2/x$) del número de grupos detectados por kilómetro recorrido. Si ambos estadísticos son iguales la distribución se considera al azar, uniforme si la varianza es mayor que la media, contagiosa en caso contrario (Tellería, 1986). La significación de estas diferencias se obtuvo mediante el estadístico $d=\sqrt{2\chi^2 - \sqrt{2\chi^2(N-1)-1}}$ ($\chi^2=I(N-1)$) para $N>31$; véase Tellería (1986).

El coeficiente de asociación interespecífica empleado es el propuesto por Cole (1949):

$$CA = (ad-bc)/(a+b)(b+d) \text{ si } ad \geq bc$$

$$CA = (ad-bc)/(a+b)(a+c) \text{ si } bc > ad \text{ y } d \geq a$$

$$CA = (ad-bc)/(b+d)(c+d) \text{ si } bc > ad \text{ y } a > d$$

Los parámetros a, b, c y d corresponden al número de grupos en los que ambas especies A y B están presentes (a), sólo la especie A está presente (b), sólo está presente la especie B (c), ninguna de los dos especies está presente (d). CA=+1 indica una asociación completa, mientras que CA=-1 indica completa evitación (Cole, 1949).

Los niveles de significación del CA fueron estimados mediante la prueba

$$\chi^2 = (ad-bc)^2 * n / (a+b)(a+c)(c+d)(b+d) \\ \text{ con g.l} = 1 \text{ (Cole, 1949)}$$

consultando los valores críticos en las tablas de Sokal & Rohlf (1986).

RESULTADOS

La media de grupos detectados por kilómetro recorrido fue de $1,13 \pm 0,15$ (media \pm desviación típica; $n=160$ grupos). Estos grupos se distribuyeron de modo contagioso en el arrozal ($I=3,19$; $\chi^2=506,5$; $d=14$). De las seis especies de ardeidas coloniales presentes, todas se encontraron formando parte de grupos mixtos con una o más especies excepto el Martinete Común, probablemente debido a su actividad trófica preferentemente nocturna en el área de estudio. No obstante, el 70,1% de los grupos mixtos estuvieron constituidos por tan sólo dos especies: Garceta Común y Garcilla Bueyera (Tabla 1).

La tabla 2 muestra que las únicas asociaciones interespecíficas significativas fueron las formadas por Garceta Común-Garcilla Bueyera, Garceta Común-Garza Imperial, Garza

Real-Garza Imperial y Garcilla Bueyera-Garza Imperial. Los signos del Coeficiente de Asociación indican que tan sólo las asociaciones Garceta Común-Garcilla Bueyera y Garza Real-Garza Imperial fueron de no evitación, aunque con magnitudes de asociación bastante bajas.

El tamaño medio de los grupos mono-específicos de Garceta Común fue de $7,9 \pm 3,4$ ($n=35$), de $7,6 \pm 2,5$ ($n=43$) para la Garcilla Bueyera y de $9,1 \pm 4,3$, para los grupos mixtos de ambas especies ($n=44$). El tamaño medio de grupo para las restantes especies no fue calculado dada su reducida representación muestral.

La contribución numérica de las garcillas y garcetas a los grupos mixtos no difirió significativamente, siendo la media de las garcetas de 3,7 aves por grupo y de 4,6 la de las Garcillas Bueyeras ($t=-1,6458$; $n=33$; $p>0,005$).

TABLA 1

Combinaciones de pares de especies presentes en los grupos de más de cinco garzas observados alimentándose en el arrozal de la Albufera de Valencia. Se incluyen también los grupos mono-específicos.

[Combinations of pairs of heron species present in the foraging groups observed in the Albufera paddy fields. Groups have at least five birds. Single-species groups are also shown.]

	<i>E. garzetta</i>	<i>B. ibis</i>	<i>A. ralloides</i>	<i>A. cinerea</i>	<i>A. purpurea</i>
<i>Egretta garzetta</i>	43				
<i>Bubulcus ibis</i>	50	52			
<i>Ardeola ralloides</i>	6	—	—		
<i>Ardea cinerea</i>	4	—	1	1	
<i>Ardea purpurea</i>	2	1	1	5	1

TABLA 2

Coeficiente de Asociación Interspecífica de Cole y significación estadística (test de χ^2 con un grado de libertad) de las asociaciones interespecíficas detectadas. Véase el texto para detalles.

[Cole's Coefficient of Interspecific Association and statistical significance (Chi-square test, d.f. = 1) for registered interspecific associations. After Cole (1949).]

ASOCIACION	χ^2	P	C.A
<i>Egretta garzetta</i> - <i>Bubulcus ibis</i>	23,65	0,005	+0,29
<i>Egretta garzetta</i> - <i>Ardeola ralloides</i>	0,53	n.s	—
<i>Egretta garzetta</i> - <i>Ardea cinerea</i>	3,55	n.s	—
<i>Egretta garzetta</i> - <i>Ardea purpurea</i>	8,38	0,005	-0,86
<i>Ardea cinerea</i> - <i>Ardea purpurea</i>	32,58	0,005	+0,43
<i>Bubulcus ibis</i> - <i>Ardea purpurea</i>	19,91	0,005	-0,85
<i>Ardeola ralloides</i> - <i>Ardea purpurea</i>	0,02	n.s	—
<i>Ardeola ralloides</i> - <i>Ardea cinerea</i>	0,00	n.s	—

DISCUSIÓN

La distribución espacial contagiosa de los grupos en el arrozal podría ser reflejo de una distribución igualmente agrupada de los recursos tróficos en el área de estudio, debido a los desfases temporales en el cultivo de los distintos campos de arroz (González-Solís, 1996). Si esto es así, este resultado apoyaría la hipótesis defendida, entre otros, por Clark & Mangel (1984) según la cual la formación de bandos durante la búsqueda de alimento sería una estrategia ventajosa en medios con recursos desigualmente repartidos.

Del número de grupos observados, así como del análisis de los valores arrojados por el Coeficiente de Asociación (Tablas 1 y 2), parece deducirse que la agrupación trófica más estable en el arrozal sería la constituida por grupos monoespecíficos de Garcilla Bueyera y Garceta Común y por individuos aislados de las demás especies, seguida de las agrupaciones inestables (ya que las asociaciones, aún siendo positivas, son débiles) Garceta Común-Garcilla Bueyera y Garza Real-Garza Imperial. El resto de las agrupaciones observadas parecen tener más que ver con coincidencias casuales de individuos en una misma área de alimentación. Los fuertes patrones de evitación observados entre la Garza Imperial y las dos especies de garzas pequeñas podrían ser debidos a la incompatibilidad de las estrategias de captura de alimento en estas especies (persecución activa en las dos garzas pequeñas, frente a acecho). Estas diferencias podrían imposibilitar la asociación debido a la aparición de interacciones de interferencia (véase Barbosa, 1995, para un caso similar con asociaciones de limfólicas).

Las asociaciones no significativas entre especies de garzas con estrategia de pesca al acecho (Garcilla Cangrejera con Garza Imperial o Garza Real) pueden deberse a la explotación de zonas muy distintas en el arrozal, que las mantengan mutuamente alejadas (por ejemplo, las Garcillas Cangrejas suelen detectarse más frecuentemente en las orillas de los campos, mientras que las Garzas Real e Imperial tienden a situarse en zonas más centrales; M. Giménez, com.pers.). Según Prosper (1990), las dietas que garcillas y garzas obtienen en sus zonas de alimentación son notablemente diferentes, ya que las Garcillas Cangrejas capturan prin-

cipalmente alevines de carpa, gambusias, ranas, insectos acuáticos y reptiles, mientras que las garzas del género *Ardea* capturan carpas adultas, micromamíferos y crustáceos. Sin embargo, la segregación de estas especies no puede atribuirse directamente a las diferencias en tipo o tamaño de presa ya que los diferentes caracteres morfológicos de estas especies bien podrían posibilitar una repartición del nicho sin segregación espacial (Barbosa, com.pers.).

En conclusión, la opción trófica aparentemente más estable consistiría en la formación de bandos monoespecíficos para las especies de pesca activa y la caza en solitario o en grupos laxos para las de pesca a la espera, de manera que sólo las especies para las que se da cierta superposición de nicho trófico (entendido principalmente como tipo de estrategia de pesca) mostrarían asociaciones interespecíficas positivas (véase Eguchi *et al.*, 1993 para un caso similar con bandos de aves insectívoras tropicales). Así, la Garcilla Bueyera y la Garceta Común formarían agrupaciones mixtas al ser ambas pescadoras activas, si bien sus dietas son considerablemente distintas: alevines de carpa y gambusia en el caso de la Garceta, e invertebrados artrópodos y no artrópodos en el caso de la Garcilla (Prosper, 1990). Análogamente, la Garza Real y la Imperial, ambas cazadoras al acecho, presentan un coeficiente de asociación positivo, constituyendo sin embargo diferentes morfotipos ecológicos (González-Martín *et al.*, 1992).

Tales asociaciones interespecíficas estarían a su vez permitidas por las características de superabundancia local de recursos en el arrozal. Según Fasola (1986), los arrozales permiten una alta superposición de nicho al ofrecer periodos de superabundancia de recursos, mientras que los hábitat húmedos no agrícolas no permiten un solapamiento de igual magnitud. No obstante, el análisis de la disponibilidad de presas para la avifauna acuática realizado por González-Solís *et al.* (1996) en el Delta del Ebro señala un mínimo durante la primavera (abril-julio), al estar iniciándose la sucesión secundaria tras la inundación de los campos de arroz en abril-mayo. Este mínimo coincide con nuestro periodo de estudio y con la época de reproducción de las ardeidas. Asumiendo dicho patrón de abundancia de recursos para el arrozal de la Albufera, cabría sugerir por tanto que el gregarismo se daría en parches localizados

de superabundancia de recursos, dentro un marco global de escasez, condiciones que Clark & Mangel (1984) consideran idóneas para que la formación de grupos tróficos sea una estrategia ventajosa.

El hecho de que los tamaños grupales medios de garcillas y garcetas, tanto en bandos mixtos como monoespecíficos, se sitúen en torno a los ocho individuos podría interpretarse como un tamaño óptimo (Clark & Mangel, 1984), a partir del cual ocurrieran fenómenos de competición por interferencia, incluso entre conespecíficos (Ruxton *et al.*, 1995), resultando mayores los perjuicios que las ventajas del asociacionismo. Asimismo, el que la contribución a los grupos mixtos de garcetas-garcillas sea de igual magnitud por parte de ambas especies demuestra que no es posible distinguir, en nuestro caso, entre una especie «nuclear» y otra «acompañante», en los términos de Davis (1946), lo cual es consistente dentro del esquema de preferencia por las agrupaciones conespecíficas por parte de ambas especies.

AGRADECIMIENTOS.—Los Drs. Xavier Ruiz y Andrés Barbosa, pusieron los borradores del trabajo en su justo sitio. El Dr. Antonio Guillén hizo sugerencias fundamentales sobre la línea a seguir. Mario Giménez y el Dr. Hafner me proporcionaron gran parte de la bibliografía. La colaboración de Miguel Macías con la hoja de cálculo fue inestimable. A todos ellos mi más sincero agradecimiento. Este trabajo se realizó dentro del marco de unos servicios de asistencia técnica a la Conselleria de Medio Ambiente de la Generalitat Valenciana.

BIBLIOGRAFÍA

- BARBOSA, A. 1995. Foraging strategies and their influence on scanning and flocking behaviour of waders. *Journal of Avian Biology*, 26: 182-186.
- CLARK, C. & MANGEL, M. 1984. Foraging and flocking strategies: information in an uncertain environment. *American Naturalist*, 123:626-641.
- BEGON, M. & MORTIMER, M. 1986. *Population Ecology: A unified study of animals and plants*. Blackwell Scientific Publications. Boston.
- COLE, L. 1949. The measurement of interspecific association. *Ecology*, 30: 411-424.
- DAVIS, D. E. 1946. A seasonal analysis of mixed flocks of birds in Brazil. *Ecology*, 27: 168-181.
- EGUCHI, Z., YAMAGISHI, S. & RANDRIANASOLO, V. 1993. The composition and foraging behaviour of mixed-species flocks of forest-living birds in Madagascar. *Ibis*, 135: 91-96.
- E.O.A. 1995. *Censos de aves acuáticas de la Comunidad Valenciana*. Conselleria de Medio Ambiente. Generalitat Valenciana.
- GONZÁLEZ-MARTÍN, M., RUIZ, X. & LLORENTE, G. A. 1992. Breeding parameters, feeding habits and nestling growth in a recovering population of Purple Herons from the Ebro Delta, Spain. *Miscel.lània Zoològica*, 16:147-160.
- GONZÁLEZ-SOLÍS, J., BERNADI, X. & RUIZ, X. 1996. Seasonal variation of waterbird prey in the Ebro Delta rice fields. *Colonial Waterbirds*, 19 (Special Publication, 1): 135-142.
- GUILLEN, A., PROSPER, J. & ECHEVARRÍAS, J. L. 1994. Estimación de la dieta de la Garcilla Bueyera a partir del análisis de regurgitaciones de pollos: problemas debidos a la digestión diferencial de las presas. *Doñana, Acta Vertebrata*, 24: 204-212.
- FASOLA, M. 1983. Use of feeding habitat by breeding Night Heron and Little Egret. *Avocetta*, 7: 29-36.
- FASOLA, M. 1986. Resource use of foraging herons in agricultural and nonagricultural habitats in Italy. *Colonial Waterbirds*, 9: 139-147.
- FASOLA, M. 1987. Preliminary report on the feeding ecology of herons in the Ebro Delta. *Butlletí del Parc Natural del Delta de l'Ebre*, 2: 30-31.
- GIRALDEAU, L. 1984. Group foraging: The skill pool effect and frequency-dependent learning. *American Naturalist*, 124: 72-79.
- HAFNER, H., BOY, V. & GORY, G. 1982. Feeding methods, flock size and feeding success in the Little Egret *Egretta garzetta* and the Squaco Heron *Ardeola ralloides* in Camargue, Southern France. *Ardea*, 70: 45-54.
- PROSPER, J. 1990. Algunos datos sobre reproducción, evolución de las poblaciones y alimentación de las ardeidas coloniales del Parque Natural de l'Albufera. *Medi Natural*, 1: 61-68.
- PROSPER, J. 1996. Breeding aspects of the colonial Ardeidae in the Albufera de Valencia, Spain: Population changes, phenology and reproductive success of the three most abundant species. *Colonial Waterbirds*, 19 (Special Publication 1): 98-107.
- RANTA, E., HANNU, R. & LINDSTRÖM, K. 1993. Competition versus cooperation: success of individuals foraging alone or in groups. *American Naturalist*, 142: 42-58.
- ROSELLO, V. 1995. *L'Albufera de Valencia*. Publicacions de l'Abadia de Monserrat. Barcelona.
- RUXTON, G. D., HALL, S. J. & GURNEY, W. S. C. 1995. Attraction to conspecifics when food patches are exhaustible. *American Naturalist*, 145: 653-660.
- SOKAL, R. & ROHLF, F. 1986. *Introducción a la Bioestadística*. Editorial Reverté. Barcelona.

- TELLERÍA, J. L. 1986. *Manual para el censo de los vertebrados terrestres*. Ed. Raíces. Madrid.
- THOMPSON, W. A., VERTINSKY, I. & KREBS, J. R. 1974. The survival value of flocking in birds: a simulation model. *Journal of Animal Ecology*, 43: 785-803.
- WARD, P. & ZAHAVI, A. 1973. The importance of certain assemblages of birds as information-centres for food-finding. *Ibis*, 115: 517-534.

[Recibido: 3-9-97]

[Aceptado: 2-4-98]