

TEORÍA DE OPTIMIZACIÓN DE LA MIGRACIÓN DE LAS AVES

Javier PÉREZ-TRIS

LAS aves son capaces de explorar los ambientes más adecuados en cada momento de su ciclo vital, por muy alejados que éstos se encuentren. La reproducción en áreas estacionalmente muy productivas les permite aumentar su fecundidad, mientras que la invernada en zonas de clima benigno y producción elevada les facilita su supervivencia. Sin embargo, la migración no es la panacea: tanto la ocupación de áreas desconocidas como el hecho de desplazarse les supone un coste a las aves, en términos de supervivencia o éxito reproductor, que debe ser compensado de algún modo. La teoría de la optimización de la migración pretende establecer de qué manera consiguen las aves resolver este balance entre costes y beneficios. En última instancia, persigue desentrañar bajo qué circunstancias la migración aparece como una estrategia más beneficiosa que el sedentarismo, y qué procesos subyacen a la evolución y el mantenimiento de los patrones migratorios de las aves, altamente variables tanto a nivel interespecífico como intraespecífico (Alerstam y Hedenström 1998; Pérez-Tris 2001).

¿POR QUÉ ES COSTOSA LA MIGRACIÓN?

Mientras que los beneficios de la migración son obvios —una vida que transcurre siempre en las mejores condiciones posibles—, sus costes no siempre resultan tan intuitivos. De un modo bastante sintético, pueden establecerse tres componentes principales de los costes de la migración: el consumo de energía, el tiempo empleado en los desplazamientos y el aumento del riesgo de depredación (Alerstam y Lindström 1990).

En términos energéticos, la migración es una actividad muy costosa. En primer lugar, supone la realización de vuelos de larga distancia, lo cual en sí mismo implica un gasto energético importante. Además, la necesidad de acumular grasa (como combustible a utilizar durante tales desplazamientos) implica un incremento considerable del peso corporal, lo cual aumenta considerablemente los costes de transporte que afrontan las aves migradoras (Alerstam y Lindström 1990).

El tiempo empleado en la migración es también importante. Los individuos más lentos en sus

migraciones se verán obligados a ocupar los peores sitios en sus cuarteles de invierno o en sus áreas de cría, pagando con una menor supervivencia o un menor éxito reproductor, respectivamente (las aves sedentarias cuentan aquí con la clara ventaja de la residencia; Sherry y Holmes 1996; Verboven y Visser 1998; Pérez-Tris y Tellería 2002a). Además, el tiempo dedicado a la migración supone un coste en la medida en que no puede dedicarse a otras actividades del ciclo vital. Como resultado, las aves migradoras disponen de menos tiempo para realizar otras funciones de alta demanda energética, como la reproducción o la muda, lo cual supone una concentración de esfuerzo y, como consecuencia, una penalización en términos de supervivencia (Roff 1992).

Por último, la mortalidad por depredación es mayor durante las migraciones que en otros momentos de la vida de las aves. El mayor impacto de los depredadores tiene lugar sobre los individuos jóvenes, que en muchos casos se enfrentan a la ocupación de ambientes totalmente desconocidos sin ninguna experiencia previa. Por otro lado,



Concentración premigratoria de un bando de Cigüeña Blanca en Madrigalejo (Cáceres).

la migración en sí también aumenta el riesgo de depredación a que se ven sometidos los individuos. En primer lugar, las aves invierten mucho menos tiempo en vigilar durante la preparación de la migración, cuando gran parte de su tiempo se dedica a la alimentación (Moore 1994). Además, la acumulación de grandes depósitos de grasa implica una considerable pérdida de maniobrabilidad durante el vuelo, y por tanto una mayor exposición a los ataques de los depredadores (Kullberg *et al.* 1996). Por último, el mismo desgaste físico debido a la migración puede convertir a las aves en presas fáciles (Rudebeck 1950).

ESTACIONALIDAD AMBIENTAL, CICLOS VITALES Y EVOLUCIÓN DE LA MIGRACIÓN

La migración sólo puede mantenerse cuando sus beneficios repro-

ductivos compensan los costes del desplazamiento entre áreas de cría e invernada. Esto significa que la necesidad de abandonar zonas de inviernos duros no explica por sí sola el fenómeno migratorio; antes, las aves debieron encontrar algo en esas regiones que les incitase a desplazarse hasta allí para criar. En la zona templada, la estacionalidad ambiental aumenta con la latitud. A medida que nos aproximamos a los polos, la producción primaria primaveral es mayor y más concentrada en el tiempo, mientras que los inviernos se hacen más largos y duros. Esta variación latitudinal se relaciona con cambios en el comportamiento migrador de las aves. En el Paleártico, por ejemplo, muchas especies de aves presentan poblaciones totalmente migradoras en las regiones más norteñas y poblaciones sedentarias en las zonas meridionales, mostrando todos los

grados posibles de migración parcial en latitudes medias (Berthold 1999).

La teoría de la migración de las aves propone que el comportamiento migrador evolucionó con la ocupación de ambientes estacionales (Rappole 1995). La única manera de explotar con éxito esos ambientes implicaría su abandono durante el crudo invierno. Sin embargo, la reproducción en esas zonas tan productivas reportaría beneficios suficientes para compensar la mortalidad asociada con la migración. Una predicción central de esta hipótesis es la covariación entre intensidad del comportamiento migrador, fecundidad y mortalidad entre poblaciones de aves que ocupan áreas con diferentes regímenes de estacionalidad. A mayor estacionalidad, las aves deberían mostrar un comportamiento migrador más acentuado, una mayor fecundidad y una menor supervivencia (Pérez-Tris y Tellería 2002b). Este patrón constituye la base de todas las hipótesis existentes sobre la evolución del comportamiento migrador (Alerstam y Hedenström 1998; Berthold 1999; Pérez-Tris 2001).

LA REDUCCIÓN DE LOS COSTES DE LA MIGRACIÓN Y LA APARICIÓN DE NUEVOS BALANCES

Hasta ahora hemos visto que la migración es una actividad muy beneficiosa, pero a la vez muy costosa. La selección natural ha favorecido toda una serie de adaptaciones morfológicas, fisiológicas y comportamentales que ayudan a

las aves a conseguir un balance óptimo entre costes y beneficios de la migración.

Las aves migradoras presentan notables diferencias morfológicas con respecto a las sedentarias. En general, tanto a nivel interespecífico como intraespecífico, las aves migradoras tienen alas más largas y puntiagudas, así como un menor tamaño corporal que las sedentarias. El alargamiento y apuntamiento alar favorece la reducción de los costes de la migración mediante una disminución del gasto energético y un aumento de la velocidad de vuelo, mientras que el menor tamaño significa una disminución de los costes de transporte a través de la reducción del peso corporal (Norberg 1995). Sin embargo, las aves migradoras pagan caras estas especializaciones. Las alas largas y apuntadas conllevan una menor maniobrabilidad, lo cual implica una mayor exposición a los ataques de los depredadores (véase una discusión en Pérez-Tris y Tellería 2001). Por otro lado, un menor tamaño corporal puede suponer una desventaja desde el punto de vista de la competencia intraespecífica, dado que las aves grandes suelen ser más dominantes. Esto podría disminuir la supervivencia invernal de las aves migradoras con respecto a la de las sedentarias, si recursos como el refugio o el alimento son limitados en esa época (Marra 2000; Pérez-Tris y Tellería 2002a).

Entre las adaptaciones fisiológicas que manifiestan las aves, destacan la acumulación de grasa y las reorganizaciones orgánicas.

La grasa es el mejor combustible durante las migraciones, dado su bajo coste de movilización y su alto rendimiento energético (Jenni y Jenni-Eiermann 1998). Por ello, ya durante la preparación de la migración las aves experimentan ajustes fisiológicos que favorecen la acumulación y el consumo de grasa (hiperfagia y modificaciones metabólicas; Jenni y Jenni-Eiermann 1998). Por otra parte, muchas especies de aves exhiben una gran flexibilidad en el tamaño de sus órganos internos, potenciando los que son más importantes durante la migración (como la musculatura pectoral) a expensas de aquellos que pierden relevancia durante los vuelos migratorios (como el aparato digestivo; Piersma 1998).

Por último, y desde la perspectiva del comportamiento, una organización adecuada del viaje es fundamental para poder completar la migración con éxito. Teniendo en cuenta que las aves están presionadas para reducir el gasto energético, el tiempo invertido y el riesgo de depredación durante la migración, cabe preguntarse si es mejor realizar un sólo vuelo largo o varios cortos, y si en este caso conviene que estos sean de igual o diferente distancia. Los estudios sobre ecología de la sedimentación de las aves han contribuido a comprender los procesos implicados en el establecimiento de los programas migratorios de diferentes especies o poblaciones, que incluyen no sólo la organización espacio-temporal de las paradas durante el viaje, sino también las tasas de engorde y tiempos de



Figura 1. La migración sólo es posible cuando sus costes (requerimiento energético, tiempo dedicado, exposición a los depredadores, etc.) son compensados por beneficios relacionados con la explotación de ambientes favorables. Los costes de la migración se pueden reducir mediante una serie de adaptaciones fisiológicas (acumulación de grasa, flexibilidad fenotípica, etc.), morfológicas (alargamiento y apuntamiento alar, reducción del tamaño corporal, etc.) o comportamentales (distribución y duración de las paradas a lo largo de la ruta migratoria, etc.). Sin embargo, la reducción de un tipo de costes suele suponer el aumento de otros. A grandes rasgos, las diferentes estrategias migradoras que observamos entre las aves han sido modeladas por la selección natural como diferentes soluciones a un mismo problema (la compensación mutua de los costes y beneficios de la migración). La existencia de estos complicados balances (que no obstante cada vez entendemos mejor) explica las diferentes estrategias migradoras observadas en distintas fracciones poblacionales (como los sexos o las clases de edad, que pueden afrontar diferentes tipos de costes u obtener diferentes beneficios de la migración), la existencia de poblaciones migradoras y sedentarias de la misma especie en diferentes regiones, o la variación interespecífica del comportamiento migrador independiente de las relaciones de parentesco entre distintas especies.

estancia en cada una de ellas (Alerstam y Lindström 1990; Alerstam y Hedenström 1998).

En última instancia, la eficacia con que se desarrolla la migración de cada especie, cada población o cada individuo (entendida en términos de supervivencia y desgaste fisiológico que, posteriormente, podría afectar al éxito reproductor) vendrá condicionada por la combinación de todos estos factores y sus múltiples interacciones. No es fácil determinar cuál puede ser la solución óptima para los balances existentes (figura 1), pero en cualquier caso a los anilladores nos corresponde generar información que pueda ayudar a esclarecer estos interesantes aspectos de la vida de las aves. Y esto se puede conseguir a través del mantenimiento de programas de anillamiento estandarizado a lo largo de las diferentes rutas migratorias.

BIBLIOGRAFÍA

- Alerstam, T. y Hedenström, A. 1998. The development of bird migration theory. *Journal of Avian Biology*, 29: 343-369.
- Alerstam, T. y Lindström, Å. 1990. Optimal bird migration: the relative importance of time, energy and safety. En: Gwinner, E. (ed.). *Bird Migration: the Physiology and Ecophysiology*: 331-351. Springer. Berlín-Heidelberg-New York.
- Berthold, P. 1999. A comprehensive theory for the evolution, control and adaptability of avian migration. *Ostrich*, 70: 1-11.
- Jenni, L. y Jenni-Eiermann, S. 1998. Fuel supply and metabolic constraints in migrating birds. *Journal of Avian Biology*, 29: 521-528.
- Kullberg, C.; Fransson, T. y Jakobsson, S. 1996. Impaired predator evasion in fat blackcaps. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 263: 1671-1675.
- Marra, P.P. 2000. The role of behavioural dominance in structuring patterns of habitat occupancy in a migrant bird during the nonbreeding season. *Behavioural Ecology*, 11: 299-308.
- Moore, F.R. 1994. Resumption of feeding under risk of predation: effect of migratory condition. *Animal Behaviour*, 48: 975-977.
- Norberg, U.M. 1995. How a long tail and changes in mass and wing shape affect the costs for flight in animals. *Functional Ecology*, 9: 48-54.
- Pérez-Tris, J. 2001. *Migración y sedentarismo en los passeriformes forestales ibéricos: perspectivas ecológicas y evolutivas*. Tesis doctoral. Universidad Complutense. Madrid.
- Pérez-Tris, J. y Tellería, J.L. 2001. Age-related variation in wing shape of migratory and sedentary Blackcaps *Sylvia atricapilla*. *Journal of Avian Biology*, 32: 207-213.
- Pérez-Tris, J. y Tellería, J.L. 2002a. Migratory and sedentary blackcaps in sympatric non-breeding grounds: implications for the evolution of avian migration. *Journal of Animal Ecology*, 71: en prensa.
- Pérez-Tris, J. y Tellería, J.L. 2002b. Regional variation in seasonality affects migratory behaviour and life-history traits of two Mediterranean passerines. *Acta Oecologica*, 23: 13-21.
- Piersma, T. 1998. Phenotypic flexibility during migration: optimization of organ size contingent on the risks and rewards of fueling and flight? *Journal of Avian Biology*, 29: 529-535.
- Sherry, T.W. y Holmes, R.T. 1996. Winter habitat quality, population limitation, and conservation of Neotropical-Nearctic migrant birds. *Ecology*, 77: 36-48.
- Rappole, J.H. 1995. *The Ecology of Migrant Birds: A Neotropical Perspective*. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C.
- Roff, D.A. 1992. *The evolution of life histories. Theory and analysis*. Chapman and Hall. New York.
- Rudebeck, G. 1950. The choice of prey and modes of hunting of predatory birds with special reference to their selective effect. *Oikos*, 2: 65-88.
- Verboven, N. y Visser, M.E. 1998. Seasonal variation in local recruitment of Great Tits: the importance of being early. *Oikos*, 81: 511-524.