

PERFIL HISTORICO DE LOS ESTUDIOS DE BIOLOGIA DE LA REPRODUCCION DE AVES EN ESPAÑA

Jaime POTTI* y Juan MORENO**

Sin acudir a argumentos científicos, existen varias razones que contribuyen a explicar la atracción que siempre ha ejercido el estudio de la reproducción entre los ornitólogos. Las aves se reproducen en la época del año que, en términos evolutivos, confiere mayor probabilidad de éxito, es decir cuando la naturaleza aporta los recursos suficientes para sacar adelante una familia. Esta época, que en la mayoría de especies de nuestras latitudes coincide con la primavera, es una estación ideal para los ornitólogos anquilosados en las ciudades durante el largo y frío invierno: simplemente, *apetece* más salir al campo a airearse, y es imposible sustraerse entonces al encanto y atracción del espectáculo de las aves en su tareas reproductivas. De forma análoga, las aves son entonces mucho más fáciles de observar que durante el resto del año, al hacerse conspicuas (cantos, paradas territoriales) y estar asentadas temporalmente de forma fija en un espacio delimitado y concreto, generalmente centrado alrededor del nido. Ambos factores, de índole más lúdica que científica, sin duda han contribuido a la ingente cantidad de datos acumulados sobre reproducción de las aves gracias a las pacientes observaciones de profesionales y aficionados de la ornitología.

Entrando en consideraciones más conceptuales, la reproducción es un hecho clave en el ciclo vital de todo ser vivo. Esta obviedad adquiere un mayor sentido biológico desde el triunfo de la teoría de la evolución por selección natural tal como fue ampliamente bosquejada por Darwin (1859) y elaborada durante todo este siglo por multitud de teóricos y naturalistas (véanse buenos resúmenes en Maynard Smith, 1966; Futuyma, 1986; Ridley, 1993). La teoría (neo)darwinista enfatiza

la transmisión de las variantes más aptas a las siguientes generaciones mediante la reproducción y/o supervivencia *diferenciales* de los individuos con las variaciones (combinaciones de genes) más aptas en dicho momento para estos «fines» (Endler, 1986; las comillas quieren indicar la ausencia de un sentido teleológico o determinista en el proceso evolutivo). Desde la perspectiva evolucionista actual, el estudio de la reproducción en aves es un paso principal para cuantificar la *aptitud*, *adecuación* o *eficacia biológica*, traducciones del ubicuo *fitness* de los estudios ornitológicos en las últimas décadas. Idealmente, el término describe la contribución genética relativa de los diferentes individuos a las *generaciones futuras*: las aves que producen más prole que a su vez se reproduce con éxito son más aptas, y la aptitud de otros miembros de la población se mide en relación a aquéllas. Así, si el individuo *a* produce 10 descendientes supervivientes y el individuo *b* sólo 9, éste ha producido sólo 90 % respecto al primero, y está con una desventaja de aptitud del 10 %. Eso significa que los alelos representados en el genotipo del individuo *b* estarán infrarrepresentados en la generación siguiente un 10 %, comparados con los alelos del genotipo *a*. La aplicación de este concepto al campo de la reproducción de las aves, en la enorme variedad de temas que abarca, es obvia incluso aunque el conteo de los genotipos rara vez se consiga: al estudiar y cuantificar el éxito reproductivo (Clutton-Brock, 1989; Newton, 1989) en una u otra de sus múltiples vertientes o componentes de la aptitud (selección del hábitat apropiado, consecución de territorios y parejas, competencia por las fertilizaciones, optimización del tamaño de huevos y puestas y del número de

* Dpto. de Biología Animal. Univ. Alcalá de Henares. E-28871 Alcalá de Henares. Madrid.

** Dpto. Ecología Evolutiva. Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC. José Gutiérrez Abascal, 2. E-28006 Madrid.

pollos, cuidado parental, defensa contra parásitos, nidoparásitos y depredadores, etc.), los ornitólogos tratan de comprender la adaptación y la variación, así como el pasado y presente evolutivos. Con suerte y mucho trabajo, incluso el futuro de las poblaciones, al menos en cuanto a la variación de algunas de sus características, puede predecirse a partir de estimas trabajosamente conseguidas de variación y selección natural en poblaciones silvestres (Grant & Grant, 1995). Por otro lado, el estudio de los patrones demográficos y, especialmente, de la fecundidad permite evaluar tendencias poblacionales con un claro interés aplicado en el campo de la conservación (Meffe & Carroll, 1994). Otras aproximaciones al estudio de la variación y la adaptación implican otras metodologías (teoría de la optimización, estrategias evolutivamente estables, etc.; Krebs & Davies, 1993), pero los fines perseguidos en último término, los de una mejor comprensión de las *estrategias* (= variación individual) de las aves en la naturaleza, son los mismos.

Dada la inmensa cantidad de información acumulada sobre su biología reproductiva y la facilidad de estudio frente a otros grupos menos manejables (por ejemplo, mamíferos), no es extraño que las aves hayan dejado de ser un feudo de estudio de los ornitólogos para convertirse en organismos-modelo favoritos de ecólogos (Begon *et al.*, 1988; Newton, 1995), etólogos (Alcock, 1993; Carranza, 1994), demógrafos (Roff, 1993; Stearns, 1993), estudiosos de las interacciones entre organismos (Loye & Zuk, 1991) y evolucionistas en general (Endler, 1986; Andersson, 1994; Ridley, 1993). En realidad, nunca las aves estuvieron fuera de las teorías evolutivas, como atestiguan el trabajo del propio Darwin y de otros ilustres ornitólogos-evolucionistas que le siguieron (David Lack, Ernst Mayr, etc.), pero sí parece cierto que éstas se han incorporado con pujanza al panorama actual del estudio de la adaptación (véase Konishi *et al.*, 1989 para una revisión ilustrativa del importante papel desempeñado por las aves como sujetos de investigación biológica en general). Por ejemplo, las aves son el grupo zoológico donde mejor está documentada la existencia de compromisos (*trade-offs*) entre caracteres del ciclo vital (por ejemplo, el compromiso reproductivo entre sobrevivir o poner más

huevos derivado de los costes de la reproducción; Lindén & Møller, 1989; Roff, 1993; Stearns, 1993), la existencia de senescencia y los mecanismos fisiológicos y sucesos reproductivos que conducen a ella (Holmes & Austad, 1995) o, finalmente, y por citar uno de los campos con avances más rápidos, la acción de la selección sexual en la determinación de un sinnúmero de variaciones, patrones y procesos en morfología, ecología y comportamiento (Birkhead & Møller, 1993; Andersson, 1994; Møller, 1994). En todos los ejemplos mencionados es obvia la importancia potencial de los estudios centrados alrededor de la reproducción.

El propósito de esta nota de introducción a este número monográfico de *Ardeola* es conocer en qué medida la ornitología española, representada por su producción publicada en *Ardeola* y, en los últimos años sobre todo, en otras revistas internacionales de ornitología, se ha ocupado del estudio de la reproducción. Aunque nuestra pretensión no es la de hacer un estudio bibliométrico riguroso sobre tendencias y enfoques de este campo de la ornitología en España, revisamos someramente la producción y vías de difusión de estos estudios por investigadores radicados en España durante la última década, comparándola con la tendencias en otras partes del mundo con mayor tradición y peso, tanto en ciencia en general como en ornitología en particular.

Para realizar este trabajo hemos revisado cuatro de las principales revistas de ornitología, según el baremo de su difusión e índice de impacto en la comunidad científica ornitológica mundial (SCI 1994), desde 1986 hasta 1995 inclusive. Las revistas consideradas, que ocuparon los cuatro primeros puestos según dicho baremo, fueron *The Auk*, *The Condor*, *The Ibis* y *Ornis Scandinavica* (desde 1994, *Journal of Avian Biology*). Para *The Auk* sólo se revisó el período 1986-1994, al no estar disponibles los números de 1995. Se contabilizaron el total de artículos y notas breves publicados (excluyendo críticas y reseñas), y aquellos cuyo tema de estudio giraba en torno a la reproducción de aves. Esta se ha entendido en un sentido amplio, abarcando estudios realizados desde el establecimiento de los territorios de reproducción hasta el término del cuidado parental. Se excluyeron

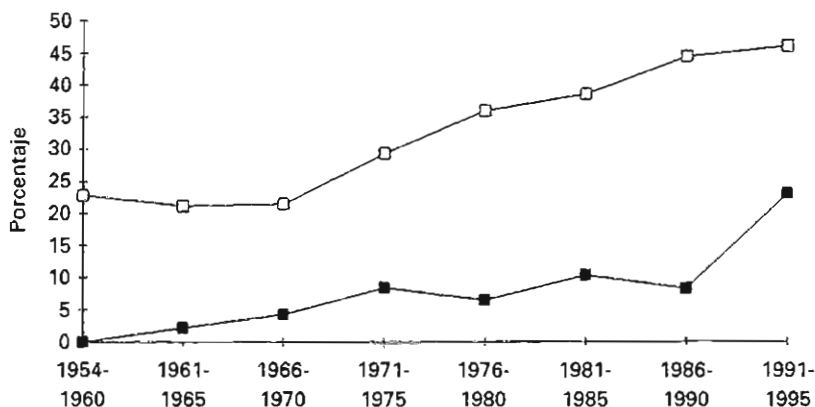


FIG 1.—Evolución temporal del porcentaje de artículos de reproducción en las revistas *The Ibis* (símbolos blancos) y *Ardeola* (símbolos negros) desde el año de creación de *Ardeola* hasta 1995. Cada punto representa el porcentaje para 5 años.

[Changes in the percentage of papers on reproduction in the journals *The Ibis* (open symbols) and *Ardeola* (filled symbols) from the year of foundation of *Ardeola* until 1995. Each symbol represents a five-year period.]

los estudios de vocalizaciones si el título del trabajo dejaba entrever poca conexión con hipótesis en torno a la reproducción (por ejemplo, estudios de bioacústica). También se excluyeron los estudios realizados desde una perspectiva de comunidades (en oposición a poblaciones), por lo que quedaron fuera numerosos trabajos sobre selección de hábitat (pero no del nido) realizados durante la época de reproducción. Por el contrario, un gran número de trabajos que examinaban o ponían a prueba hipótesis en ecología del comportamiento durante la reproducción se incluyeron.

Para examinar las tendencias de publicación de estudios centrados alrededor de la reproducción en un período más largo comparamos *Ardeola* con *Ibis* durante el período 1954-1995. Para *Ardeola* se ha considerado si los trabajos discutían o al menos mencionaban alguna hipótesis, modelo o teoría (en sus acepciones más amplias) en sus introducciones o discusiones, o si se trataba meramente de artículos descriptivos.

La figura 1 muestra las frecuencias de artículos sobre reproducción en *Ardeola* e *Ibis* durante el período de 42 años desde que apareció el primer volumen de *Ardeola*. Mientras *Ibis* ha dedicado un porcentaje bastante alto de sus contenidos anuales globales, entre 25-45 %, al estudio de la reproducción, este tema sólo muy recientemente ha alcanzado el

20 % de los contenidos totales de *Ardeola*. Puede observarse una tendencia temporal común en las proporciones de artículos dedicados a la reproducción en las dos revistas (coeficiente de correlación de Spearman, $r_s=0,81$, $P=0,032$). Las tendencias de aumento con el tiempo de la proporción que ocupan los temas de reproducción en ambas revistas son estadísticamente significativas (*Ardeola*: $r_s=0,88$, $P=0,020$; *Ibis*: $r_s=0,93$, $P=0,014$).

Como es fácilmente apreciable, la importancia cuantitativa relativa de los estudios de reproducción ha sido comparativamente escasa en España, aunque sí se ha notado una cierta tendencia a aumentar, especialmente durante la última década. Ello se puede deber a factores históricos ligados a los intereses científicos de los pioneros de la ornitología en España, más ligados al estudio de la migración y la distribución de las aves.

Del estudio pormenorizado de los artículos de *Ardeola* publicados desde el año de su fundación se deduce que los escasos estudios sobre reproducción realizados durante las primeras décadas eran estrictamente descriptivos, es decir no consideraban, discutían o siquiera mencionaban alguna hipótesis, modelo o teoría relacionada con la reproducción de las aves. El primer artículo que menciona alguna hipótesis en este contexto data

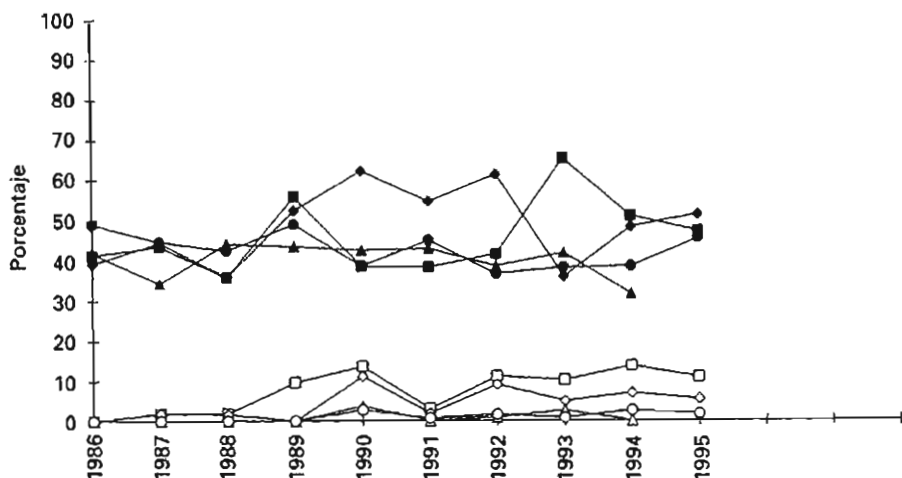


FIG. 2.—Evolución durante la última década de los porcentajes de artículos sobre reproducción (símbolos negros) o publicados por autores españoles (símbolos blancos) en las cuatro revistas ornitológicas más prestigiosas del mundo: *Ornis Scandinavica* (cuadrados), *The Ibis* (rombos), *The Auk* (triángulos) y *The Condor* (círculos).

[Changes during the last decade in the percentages of papers on reproduction (filled symbols) or written by Spanish authors (open symbols) in the four most prestigious ornithological journals: *Ornis Scandinavica* (squares), *The Ibis* (diamonds), *The Auk* (triangles) and *The Condor* (circles).]

de 1983 (Alonso, 1983), aunque autores previos habían comparado sus datos con los de otros estudios. El primer experimento de campo publicado en esta revista se encuentra, de hecho, en las páginas de este volumen (Moreno *et al.*, 1996) mientras que el primer modelo o trabajo teórico sobre reproducción es también muy reciente (Veiga, 1993). En resumen, los estudios españoles sobre biología reproductiva no han incorporado las ideas y los métodos imperantes en otros países hasta muy recientemente, si nos atenemos a las páginas de *Ardeola*.

Sin embargo, no toda la producción científica española en estos y otros temas se publica en *Ardeola*. De hecho, ha habido un aumento notable durante la última década en cuanto al número de artículos publicados por españoles en las cuatro mejores revistas ornitológicas del mundo, independientemente del tema de estudio (Fig. 2). Dada la dimensión relativamente pequeña de la comunidad ornitológica española, estos porcentajes son notables y comparativamente altos en relación con otros países de nuestro entorno, como Francia o Italia. Hay que tener en cuenta que aproximadamente la mitad de los artículos

publicados por españoles en estas revistas tratan sobre reproducción (51 % de los publicados en *Ornis Scand./J. Avian Biol.*, 57 % de los de *Ibis*, 62 % de los de *Auk*, 46 % de los de *Condor*), lo cual se corresponde muy bien con el porcentaje que alcanzan este tipo de trabajos en las revistas internacionales (Fig. 2).

El fuerte aumento de la publicación de trabajos ornitológicos realizados por españoles en revistas internacionales redactadas en inglés se puede deber a varios factores. Por un lado, en la última década se viene primando más como mérito curricular en la carrera investigadora la publicación de trabajos en revistas internacionales que en revistas españolas. Son especialmente tenidas en cuenta aquellas incluidas en el *Science Citation Index* (SCI). El SCI es un listado de revistas clasificadas sobre la base de la frecuencia con que sus artículos son citados en los años inmediatamente posteriores a su publicación, de lo que resulta un índice numérico llamado genéricamente *factor de impacto*. Lo que viene a indicar dicho factor es en qué medida los trabajos publicados en una determinada revista son leídos y utilizados en posteriores trabajos por miembros de la comunidad

científica internacional. La presión que determinada política selectiva dirigida por nuestras autoridades científicas ha ejercido sobre los foros de publicación de los investigadores españoles ha sido importante y probablemente sea la causa del abandono de las nacionales como potenciales foros de publicación de sus resultados científicos.

También hay que tener en cuenta que no todos los trabajos sobre biología reproductiva de aves se publican en revistas ornitológicas. Muchos son publicados en revistas de ecología, etología, biología evolutiva o ecofisiología. Ninguna persona con intenciones de dedicación seria a la ornitología científica puede prescindir hoy de un cúmulo de información en revistas generales que, pese a no estar centradas específicamente en aves, publican regularmente numerosos trabajos en los que, o bien éstas son sus protagonistas, o bien las ideas contenidas en ellos pueden ponerse a prueba con alguna especie de ave como organismo modelo. Las aves han irrumpido con fuerza en el estudio biológico en general y, aunque con retraso, los ornitólogos españoles se han incorporado de forma gradual, pero intensa, a esta tarea.

En conclusión, los trabajos sobre reproducción de aves realizados por ornitólogos españoles han empezado a adquirir una mayor importancia numérica en los últimos años, pero una buena parte de ellos ha sido publicada en revistas internacionales de ornitología o de otras disciplinas. La mayor parte de ellos ha sido publicada en inglés. Dicha tendencia, y la tendencia al aumento de trabajos que discuten hipótesis o las comprueban mediante experimentos de campo es positiva y se entronca con las tendencias más actuales de la ornitología mundial. El presente número pretende representar dichas tendencias y estimular a la realización de más trabajos sobre un aspecto tan fundamental en el estudio de las aves como es su reproducción.

BIBLIOGRAFÍA

- ALCOCK, J. 1993. *Animal Behavior*. Sinauer Ass. Sunderland, Mass.
- ALONSO, J. C. 1983. Estudio comparado de los principales parámetros reproductivos de *Passer hispaniolensis* y *Passer domesticus* en España Centro-Occidental. *Ardeola*, 30: 3-21.
- ANDERSSON, M. 1994. *Sexual Selection*. Princeton Univ. Press. Princeton.
- BEGON, M., HARPER, J. L. & TOWNSEND, C. R. 1988. *Ecología. Individuos, poblaciones y comunidades*. Omega. Barcelona.
- BIRKHEAD, T. R. & MØLLER, A. P. 1992. *Sperm competition in Birds: Evolutionary Causes and Consequences*. Academic Press. Londres.
- CARBALLADA, R., HERNÁNDEZ MUNAIN, C. & SUNÉ NEGRE, C. 1996. Endangered Spanish science. *Nature*, 380: 16.
- CARRANZA, J. 1994 (Ed.). *Etología. Introducción a la ciencia del comportamiento*. Univ. Extremadura. Cáceres.
- CLUTTON-BROCK, T. H. 1989. *Reproductive success*. Univ. Chicago Press. Chicago.
- DARWIN, C. 1859 (trad. española, 1985). *El origen de las especies*. EDAF. Madrid.
- ENDLER, J. A. 1986. *Natural selection in the wild*. Princeton Univ. Press. Princeton.
- FUTUYMA, D. J. 1986. *Evolutionary Biology*. Sinauer Ass. Sunderland, Mass.
- GRANT, P. R. & GRANT, B. R. 1995. Predicting microevolutionary responses to directional selection on heritable variation. *Evolution*, 49: 241-251.
- HOLMES, D. J. & AUSTAD, S. N. 1995. The evolution of avian senescence patterns: Implications for understanding primary aging processes. *American Zoologist*, 35: 307-317.
- KONISHI, M., EMLEN, S. T., RICKLEFS, R. E. & WINGFIELD, J. C. 1989. Contributions of bird studies to biology. *Science, N. York*, 351: 465-472.
- KREBS, J. R. & DAVIES, N. B. 1991. *Behavioural Ecology. An evolutionary approach*. Blackwell, Oxford.
- LINDÉN, M. & MØLLER, A. P. 1989. Costs of reproduction and covariation of life history traits in birds. *Trends in Ecology and Evolution*, 4: 367-371.
- LOYE, J. E. & ZUK, M. 1991. *Bird-parasite interactions. Ecology, Evolution and Behaviour*. Oxford Univ. Press.
- MEFFE, G. K. & CARROLL, C. R. 1994. *Principles of conservation biology*. Sinauer Ass. Sunderland, Mass.
- MØLLER, A. P. 1994. *Sexual selection and the barn swallow*. Oxford Univ. Press. Oxford.
- MAYNARD SMITH, J. 1966. *Teoría de la evolución*. Ed. Fundamentos. Madrid.
- MORENO, J., CARRASCAL, L. M., FARGALLO, J. A. & SOTO-LARGO, E. 1996. Determination of clutch size in the Blue Tit *Parus caeruleus* in Central Spain: field experiments. *Ardeola*, 43.
- NEWTON, I. 1989 (Ed.). *Lifetime reproduction in birds*. Academic Press. London.
- NEWTON, I. 1995. The contribution of some recent research on birds to ecological understanding. *Journal of Animal Ecology*, 64: 675-696.

- RIDLEY, M. 1993. *Evolution*. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- ROFF, D. A. 1993. *The evolution of life histories*. Chapman & Hall. New York.
- STEARNS, S. C. 1993. *The evolution of life histories*. Oxford Univ. Press. Oxford.
- VEIGA, J. P. 1993. Does brood heat loss influence seasonal patterns of brood size and hatching asynchrony in the House Sparrow ? *Ardeola*, 40: 163-168.