



Origen de la migració dels ocells. Patrons migratològics de Catalunya

Raquel Ponti ^{1,2,3} , Àngel Arcones ^{1,2,3} , David Vieites ¹ , Xavier Ferrer ^{2,3} 

¹ Departamento de Biogeografía y Cambio Global, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, Madrid

² Departament de Biologia Evolutiva, Ecologia i Ciències Ambientals, Facultat de Biologia, Universitat de Barcelona

³ Institut de Recerca de la Biodiversitat (IRBio), Universitat de Barcelona

Resum: El comportament migratori és molt comú en el regne animal i fa referència a moviments regulars entre diferents àrees. En les aus, les migracions esdevenen en un cicle anual, on els ocells viatgen entre els quaters de cria i hivernada. En aquest treball s'exposen les diverses hipòtesis sobre l'origen del comportament migratori, els probables factors implicats i les alteracions vinculades als canvis climàtics. L'aparició del comportament migratori en ocells pot relacionar-se amb alguns factors com l'augment de recursos en els quaters de cria durant la primavera o altres factors ecològics com la depredació, el parasitisme i la competència, tots ells en disminució conforme s'augmenta en latitud. Amb referència als canvis climàtics, durant el darrer màxim glacial, la coberta de gel a l'hemisferi nord va afectar majoritàriament les àrees de reproducció que podrien concloure en una disminució de la seva distància migratòria. Tanmateix, en l'actualitat, el canvi climàtic provoca una nova amenaça per a les espècies migratòries, obligades a adaptar ràpidament les seves estratègies migratòries, en el temps i en l'espai, per sobreviure en les noves condicions canviants. El treball aporta també resultats de tres patrons generals de la migració d'ocells a Europa, com la migració en front ampli, dels ocells batejadors amb la guatlla com exemple de migradors a moltes zones costaneres en el mar balear a la primavera. També les direccions preferencials dels ocells que passen o hivernen a Catalunya i que majoritàriament provenen del NE (80%). Finalment les migracions altitudinals amb exemples de la cotxa fumada, el pela-roques, i el pardal d'ala blanca el qual a més a més manté metapoblacions entre els Alps, i els Pirineus.

Summary: THE ORIGIN OF BIRD MIGRATION. MIGRATORY PATTERNS IN CATALONIA. – Migratory behaviour involving regular movements between different areas is very common in the animal kingdom. In birds, migration between the breeding and wintering grounds normally takes place in an annual cycle. This article presents the various hypotheses regarding the origin of migratory behaviour, the factors that are probably involved in it and the alterations linked to climate change. The appearance of migratory behaviour in birds could be related to factors such as the increase in resources in the breeding ranges in spring or other ecological factors such as predation, parasitism and competition, all of which diminish at increasing latitude. Regarding climate change, during the Last Glacial Maximum the ice coverage in the Northern Hemisphere affected mostly the breeding areas, possibly resulting in a decrease in the migratory distance. In current times, however, climate change presents a new threat for migratory species, which need to quickly adapt their migratory strategies in both time and space in order to survive under the changing conditions. The article also presents results from three general patterns of migration in Europe: the broad-front migration of flapping birds such as the quail to many coastal areas in the Balearic Sea in spring; the preferential directions of birds coming mainly from the north-east that pass through or winter in Catalonia; and the altitudinal migrations of the black redstart, the wallcreeper and the white-winged snowfinch, which also maintains metapopulations between the Alps and the Pyrenees.

Introducció a la migració

Precedents de les evidències de la migració d'ocells

És conegut popularment el fenomen de les migracions dels ocells, el rècord dels quals és

el del xatrac àrtic, capaç de migrar a l'Antàrtida i tornar a l'hemisferi nord amb més de 20.000 km cada any (Egevang et al., 2010). Els precedents de migracions d'ocells més antics coneguts són a diversos llibres de l'Antic Testament tal com Job (cigonya blanca), Levític (tòrtora comú), Jeremies, Exode, etc. En el llibre dels Números 11, 31 diu:

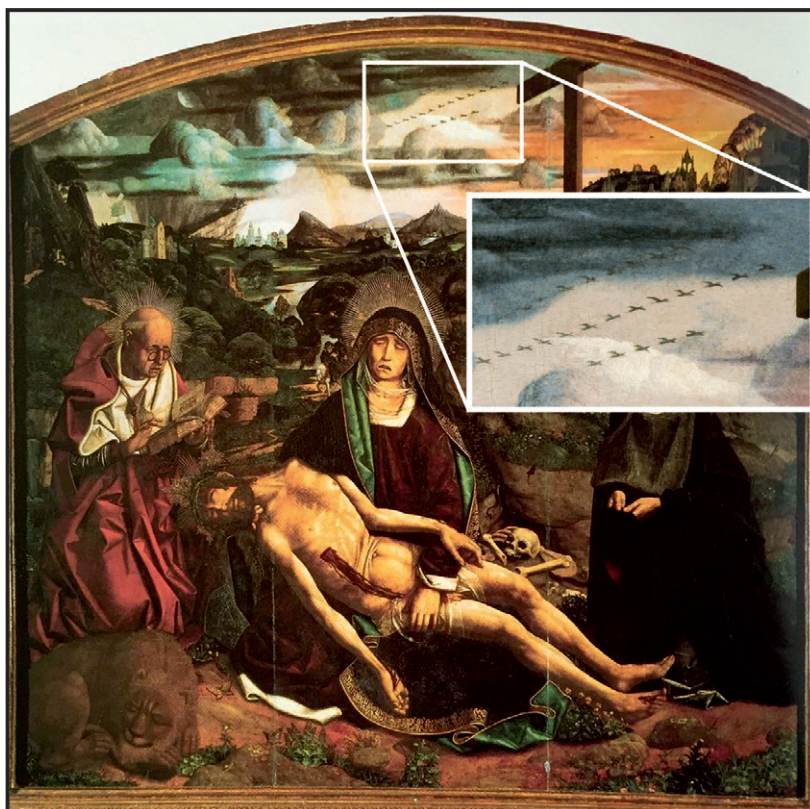


Figura 1. En el quadre de 1490 La Pietat Desplà en l'actualitat al museu de la catedral de Barcelona, Bartolomé Bermejo de l'escola flamenca, treballà als territoris de l'antiga corona catalanoaragonesa, i pintà un estol de grues en vol, una de les representacions d'ocells en migració més antigues a les nostres terres (Garnatje *et al.* 2017).

“El Senyor aixecà un vent de mar i arrossegà estols de guatlles i les va fer caure prop del campament, voleiant a 1 m del terra en un radi d'una jornada de camí”. La descripció és molt real ja que les arribades de les guatlles migradores sobre el mar, van sempre molt properes a les onades.

En el cas ibèric, Pero López de Ayala, en el “Libro de la caza de las aves” del 1385 diu: “*Otrosí, yendo el rey Don Pedro por la mar, (...) travesando del cabo de Martin á Iviza, (...), ví que en la galea de un caballero, (...) bien á seis leguas [30 km] de tierra, cayó una codorniz, non sé si iban otras, pero dicen que pasan la mar*”: Gairebé un segle més tard, apareix Bartolomé Bermejo un excel·lent dibuixant, pintor i descriptor de la natura bàsicament mediterrània atès que el pintor va viure i treballar bàsicament en els territoris de l'antiga corona catalanoaragonesa. Pertanyent a l'escola flamenca, Bermejo va pintar el 1490 la taula la Pietat Desplà, present al museu de la catedral de Barcelona, on entre d'altres animals es representa un estol de grues en migració (Garnatje *et al.*, 2017) (fig. 1).

Entrant ja en l'ornitologia moderna com evidència de la migració d'ocells, l'exemple més conegut fou la cigonya blanca caçada el 21 de maig de 1822 a l'estat de Bothmer, a Klütz, Mecklenburg, Alemanya. Arribà de la migració amb una llança africana al coll i fou morta i dissecada com evidència dels viatges de les cigonyes

en migració a l'Àfrica. En l'actualitat aquesta cigonya reposa a la col·lecció zoològica de la universitat de Rostok (Alemanya) (Newton, 2010). En el cas espanyol, una de les recuperacions modernes més antigues d'un ocell marcat és el del volander de cigonya blanca de Berka/Werra (Alemanya) on un empleat de correus li posà una placa de metall gravada penjada al coll amb un filferro (Homeyer, 1881: 413). El 20 d'agost de 1880 sortí del niu, volà 1.140 km en quatre dies, i a Fornells de la Selva (Empordà) va ser tirotejada i va caure ferida de la torre de l'església (Homeyer, 1881); aplicació concreta de la dita catalana del “ocell que vola a la cassola” encara que calgués disparar a la torre de l'església...

Què entenem per migració dels ocells?

La migració és un fenomen biogeogràfic interessant que implica força grups. Molts són terrestres (ocells, insectes, mamífers grans herbívors com zebres, elefants, antílops; ratpenats com *Miniopterus*, i d'altres d'aigües continentals com salmons o anguilles, i finalment marins (tortugues, taurons, balenes, dofins, tonyines, etc).

La paraula migració en el context de la història natural té significats molt variats segons l'especialitat. Així els botànics entenen el terme com l'expansió de poblacions al llarg de segles o mil-

lennis mentre que en zoologia varien les definicions segons els grups animals, diferent quan és parla d'insectes o de vertebrats. En general però, hi ha una referència a moviments regulars amb retorn a la zona d'origen. Les migracions d'ocells tracten sobre moviments periòdics, estacionals i habitualment anuals, amb un comportament migrador fet sense distracció (l'animal en migració no respon als *imputs* sensorials dels recursos als quals respondria en altres circumstàncies).

Els ocells tendeixen a seguir determinades rutes establertes de l'hemisferi nord a l'hemisferi sud i a l'inrevés, on s'enfronten a barreres importants tal com deserts, muntanyes i grans masses d'aigua. Al món hi ha vuit *flyways* globals, grans rutes per migradors terrestres i aquàtics no marins, de les quals les dues de la connexió Europa-Àfrica passen pel nostre territori (<https://www.birdlife.org/worldwide/programme-additional-info/migratory-birds-and-flyways>). En el cas concret dels ocells migradors ibèrics, hi ha un ambiciós programa de seguiment d'exemplars marcats amb geolocalitzadors que està permetent determinar les rutes concretes dels ocells ibèrics quan transiten entre l'àrea de cria i les d'hivern (<http://www.migraciondeaves.org/>).

Origen i evolució de la migració

La migració en ocells és un comportament que ha evolucionat múltiples vegades de forma independent (Zink, 2011), apareixent i desapareixent en diferents famílies i gèneres d'ocells en diversos episodis al llarg de la seva història evolutiva. No obstant això, sí que va existir un primer origen, en el qual, un determinat grup d'ocells començaren a desplaçar-se cada vegada més lluny alhora que retornaren al seu punt d'origen. Tot i que no hi ha evidència de com s'inicià aquest comportament migratori, hi ha diferents teories que intenten explicar l'origen de la migració. Dins de les més importants, hi ha la hipòtesi d'origen en l'hemisferi sud i la hipòtesi d'origen en l'hemisferi nord. La primera sosté que el punt de partida és a l'hemisferi sud, i que a causa de la competència entre individus de la mateixa o diferent espècie per l'hàbitat i pels recursos a la zona tropical, part de la població s'aventurà cap a territoris buits (Berthold, 2001). Aquest desplaçament continuat principalment cap al nord, permetria la colonització de nous territoris en àrees temperades o fredes, que no obstant això, part de l'any presenten condicions adverses i amb pocs recursos alimentaris. A causa dels migrats recursos, els ocells colonitzadors dels nous territoris, es veurien obligats a retornar al seu punt d'origen a l'hivern.

La teoria d'origen en l'hemisferi nord, però, assumeix el nord com distribució original dels ocells en un temps preglacial. A causa dels canvis climàtics, que inclouen períodes glacials i interglacials, es van veure obligades a bellugar cap a terres de l'hemisferi sud durant l'hivern, atès que es veuria

dificultada la supervivència al nord durant tot l'any (Rappole, 1995; Salewski i Bruderer, 2007).

També hi ha diverses teories sobre la constitució del primer ocell migrador de llarga distància. S'ha proposat com a pas obligat dins de l'evolució de la migració el comportament parcialment migratori en origen. Aquest comportament implica que dins d'una mateixa espècie, algunes poblacions comencen a migrar mentre que altres romanen sedentàries, fins que totes les poblacions esdevenen migradores amb el pas de les generacions (Berthold, 1999). No obstant això, també s'ha vist que l'evolució de la migració pot fer-se molt ràpidament i que possiblement no calgui un pas intermediari en el trànsit de sedentari a migratori o a l'inrevés (Kondo i Omland, 2007).

Factors que influeixen en la migració

Una de les preguntes més importants en el tema de l'evolució de la migració, és quin factor o factors van influir i influeixen més en l'origen del comportament migratori al llarg de la història evolutiva dels ocells. Aquest tema s'ha discutit àmpliament i s'han proposat diferents factors ecològics, ambientals i comportamentals com els més importants. Cox (1968) proposà que el principal motor de l'evolució de la migració en ocells és la competència específica i intraespecífica pels recursos tant alimentaris com territorials durant la cria. La menor càrrega de paràsits (Piersma, 1997), l'increment en les hores de llum durant la primavera i estiu (Schekkerman *et al.*, 2003) i un menor risc de depredació (McKinnon *et al.*, 2010) en l'hemisferi nord, s'han contemplat també com a factors importants relacionats amb la migració.

Un dels debats actuals és si el clima és el principal motor dels moviments entre les àrees de reproducció i els d'hivernada. El plomatge en capes superposades dels ocells (borrissol i diferents plomes cobertores) és un eficacíssim aïllant. Els ocells poden sobreviure a temperatures de l'ordre d'algunes desenes sota zero sempre i quan disposin de menjar, com succeí en experiments fets en gàbies a l'exterior, o en un gradient menor, com passa a Europa Central amb les menjadores hivernals de jardins per ocells silvestres d'Anglaterra, Holanda o Alemanya per exemple. Certament els ocells abandonen els quarters de cria quan les condicions esdevenen adverses, però, l'habitual és que les aus no empaitin unes condicions climàtiques concretes i coincidents entre els quarters de nidificació i hivernada (Martínez-Meyer *et al.*, 2004; Nakazawa *et al.*, 2004). Espècies d'ocells nidificants a les zones àrtiques poden migrar fent distàncies tant grans com petites, i trobar diferents tipus d'hàbitats i climes entre els quarters de cria i hivernada (fig. 2). Els ocells per tant poden suportar variacions grans de temperatura i precipitació. De fet, en un estudi nostre sobre 357 ocells migradors d'Àfrica i Europa, el 94% de les espècies presenten diferències significatives en el clima entre les àrees de cria i d'hivernada (fig. 3).

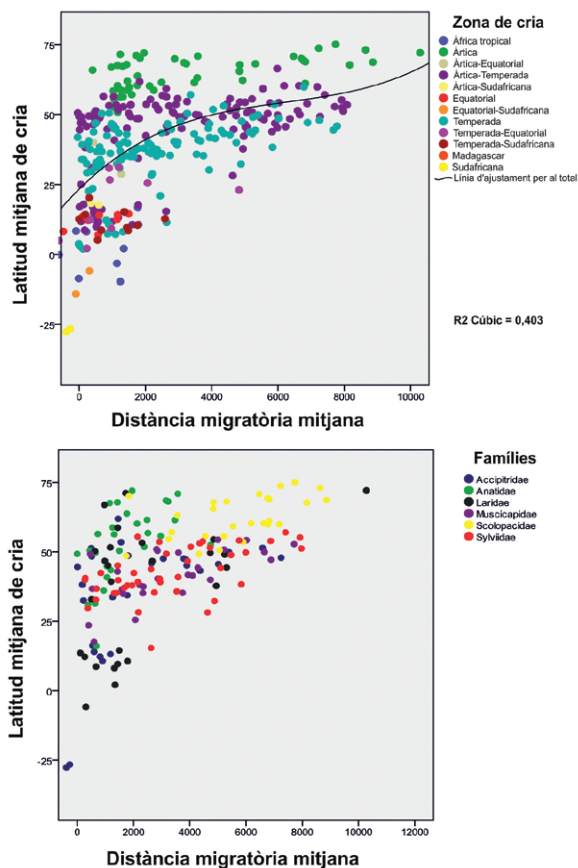


Figura 2. A d'alt: relació entre la distància migratòria mitjana en km i la latitud mitjana de la zona de cria. Les agrupacions formades es refereixen al que abasta aproximadament la zona de cria des de la seva latitud màxima fins a la mínima; àrtica: 70-40°, àrtica-equatorial: 70-0°; àrtica-temperada: 70-20°; equatorial: 10-(-10°); equatorial-sudafricana: 0-(-40°); sudafricana: (-20)-(-40°); Àfrica tropical: (-10)-(-20°), Madagascar. A baix: Relació entre la distància migratòria mitjana en km i la latitud mitjana de la zona de cria, a partir de les famílies (Original de Raquel Ponti el 2013).

En una nova aproximació dels darrers anys, aprofitant la potència i amplitud de les dades ambientals que arreplegen els satèl·lits, s'ha vist que els moviments dels ocells entre les àrees de cria i d'hivern s'associen amb la productivitat, és a dir, amb l'aliment disponible. Estudis amb ràdio tracking han permès entrellucar que els ocells belluguen compassats amb l'increment de productivitat de les zones de destí (La Sorte *et al.*, 2014; Aharon-Rotman *et al.*, 2016; Thorup *et al.*, 2017). D'altra banda, s'ha assumit que les àrees tropicals són molt productives durant tot l'any i que a les zones temperades/fredes hi ha un pic de productivitat primaveral encara que possiblement sense parió amb les tropicals. No obstant això, s'ha vist que aquest pic de productivitat pot superar àmpliament els nivells de les zones tropicals durant aquests mesos (Ponti *et al.*, 2018; fig. 4). De fet, en el

cas del tallarol de casquet (*Sylvia atricapilla*) i tallarol gros (*Sylvia borin*) es veu com els pics de productivitat en les zones de cria just quan les espècies nidifica, aconsegueix superar la productivitat corresponent de les àrees tropicals en aquest període (fig. 4A i B). Per tant, els migra-

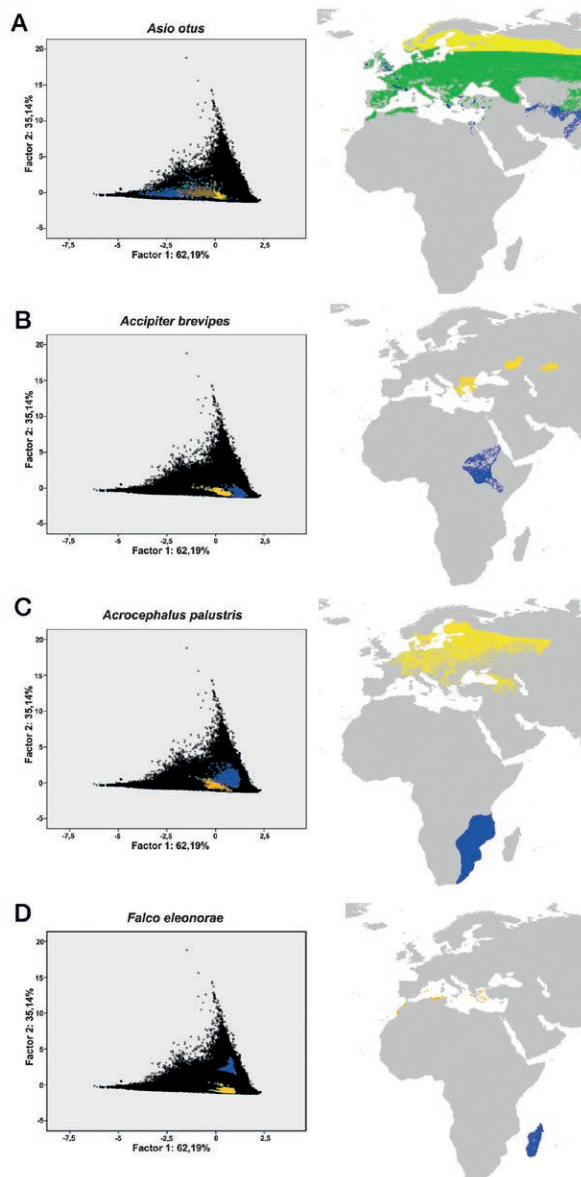


Figura 3. Anàlisi de components principals (PCA) que procedeixen del treball de Raquel Ponti el 2013 realitzat amb dades climàtiques de temperatura i precipitació, amb núvols de color groc per a la zona de cria i blau per a la d'hivernada. El núvol negre constitueix el marc climàtic de cria-hivernada de totes les espècies migradores d'Àfrica i Europa. Els mapes representen en groc la zona de cria i en blau la d'hivernada. Exemples: A, *Asio otus*; B, *Accipiter brevipes*; C, *Acrocephalus palustris*; D, *Acrocephalus paludicola*. Un solapament entre els núvols grocs i blaus implica un nínxol climàtic similar entre zones, i un solapament nul entre elles que el clima és diferent en els quaters de cria i hivernada.

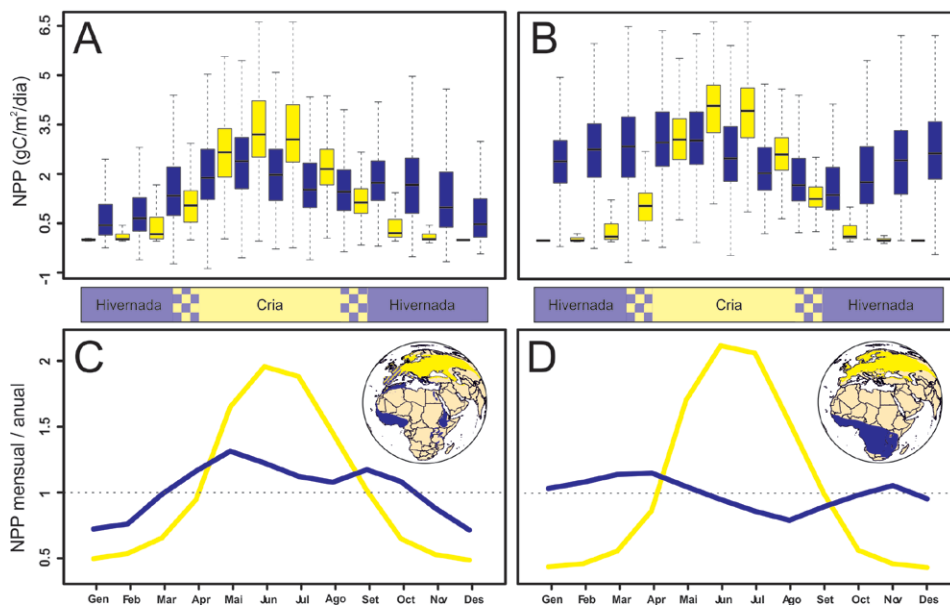


Figura 4. Representació de la variació anual en productivitat primària neta (NPP) en quarts de cria (groc) i d'hivernada (blau) de dues espècies migradores del gènere *Sylvia*. A i B representen box plots de la variabilitat anual de NPP amb presència de tallarol de casquet (*Sylvia atricapilla*) (A) o de tallarol mosquiter (*Sylvia borin*) (B). La línia central representa els mesos en què estan criant (en groc) o hivernant (en blau). Les seccions C i D representen la desviació mitjana de NPP cada mes comparat amb la mitjana anual de NPP (la línia discontinua). Els mapes són de la cria i la hivernada de les dues espècies. Figura modificada de Ponti *et al.* (2018) (número de llicència per a la reproducció de la figura 4457581094472).

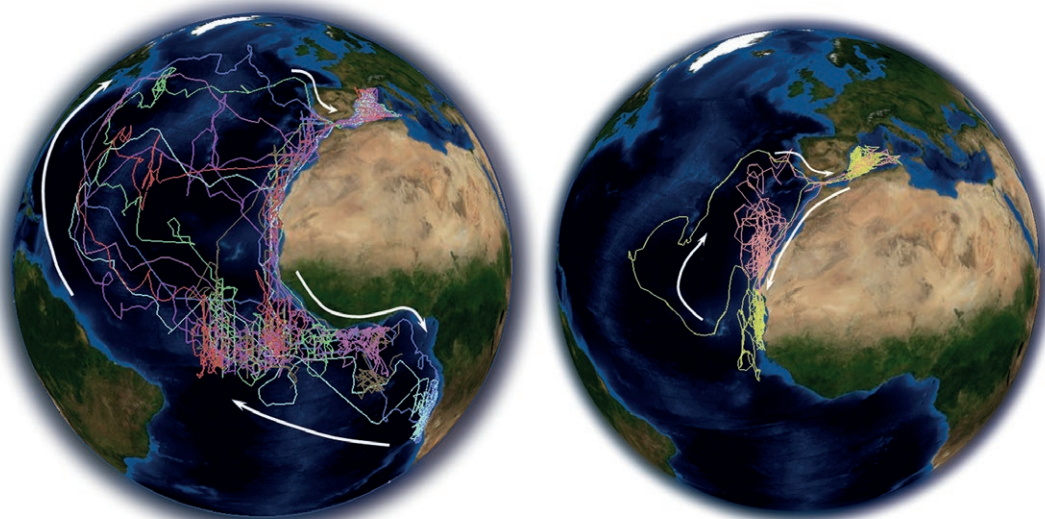


Figura 5. Representació d'alguns viatges migratoris d'exemplars de baldriga cendrosa (*Calonectris diomedea*) instrumentats amb geolocalitzadors a Balears que hivernaren en el golf de Guinea i costes d'Angola i Namíbia (a l'esquerra) i en el corrent de Canàries (a la dreta). L'aflorament d'Àfrica Occidental és un de les quatre majors regions d'alta productivitat marina en el món, i els sectors principals estan a Namíbia i al corrent de Canàries. Font: Reyes *et al.* (2017).

dors disposarien d'avantatge a l'hora de criar en zones temperades/fredes, on la competència és menor i sobretot, abunda la disponibilitat de recursos. Aquesta relació entre els moviments ornitològics i els pics de productivitat ens orienta sobre els possibles factors implicats en l'evolució

ció de la migració, possiblement amb la disponibilitat d'aliment com a un dels principals motors (Ponti *et al.*, 2018). En el cas dels ocells marins també els recursos alimentaris semblen estar en l'origen de les seves migracions ja que es desplacen cap als indrets d'aflorament (*upwelling*),

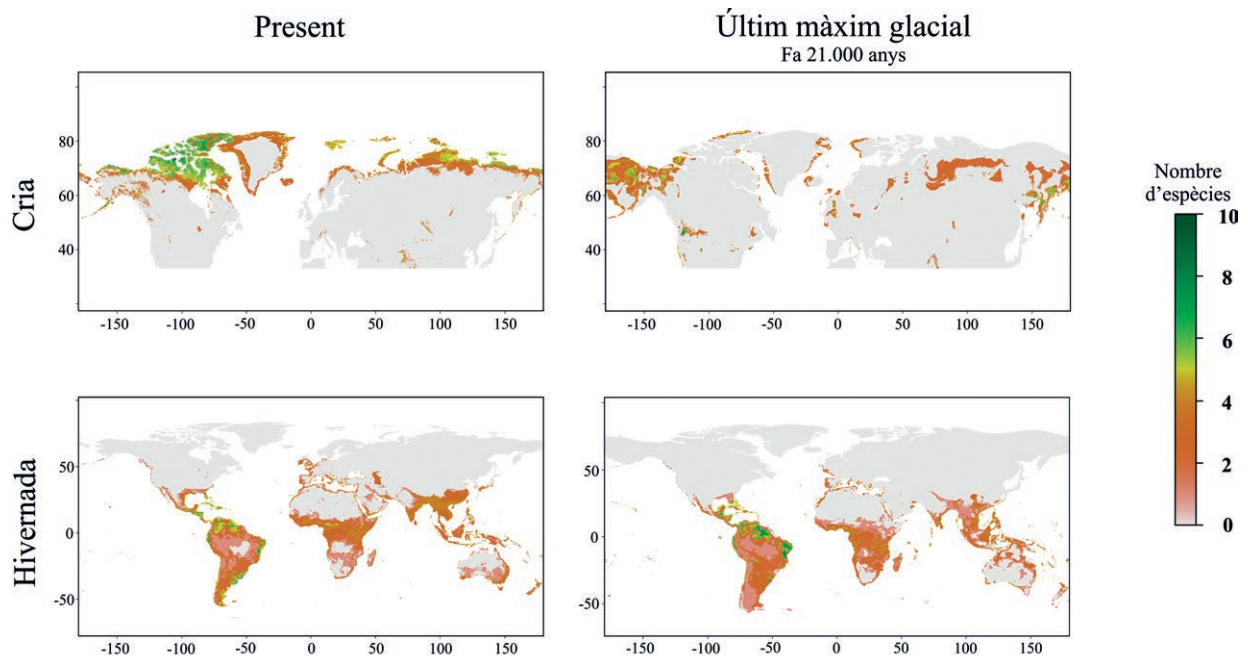


Figura 6. Diferències en la riquesa d'espècies àrtiques de tèrrits, gènere *Calidris* (14 en total), entre el present (esquerra) i l'últim màxim glacial (dreta) fa 21.000 anys, en les seves temporades de cria (superior) i hivernada (inferior).

com és el cas demostrat dels llargs viatges migratoris de les baldrigues cendroses balears (Reyes-González *et al.*, 2017), en la figura 5.

Canvis en el comportament migratori lligats a canvis climàtics

Durant els darrers 2,5 milions d'anys, el clima del planeta s'ha caracteritzat per l'alternança entre períodes glacials i interglacials. Aquests períodes glacials, que arribaven a durar uns 100.000 anys, van tenir uns efectes importants sobre la fauna i la flora. A l'hemisferi nord, el territori cobert per gel es va estendre notablement cap al sud, i va compactar les grans formacions vegetals (taigà, estepa, bosc caducifoli, bosc mediterrani...) provocant que moltes espècies fossin desplaçades a determinats indrets que actuaven com a refugis (Taberlet i Cheddadi, 2002; Provan i Bennett, 2008; Bennett i Provan, 2008). En el cas dels ocells migradors, aquest procés afectà especialment els quaters de cria i les seves rutes migratòries. Amb l'avançament de les geleres i el refredament del clima en els continents, l'àrea de distribució de molts ocells migradors es fragmentà, i originà poblacions reproductores aïllades entre si (fig. 6). Si bé les poblacions en cada interglacial experimentaren de nou una expansió de la seva àrea, les poblacions aïllades continuaren actuant de forma relativament independent durant aquests períodes (Jones *et al.*, 2005; Buehler i Baker, 2005; Li *et al.*, 2016; Leblanc *et al.*, 2017). Aquest aïllament no era solament una qüestió de grups locals, sinó també el fet que els patrons climàtics i de desglaç haurien condicionat les vies d'expansió cap al nord, determinant final-

ment les rutes migratòries fins als quaters actuals (Buehler *et al.*, 2006). L'expansió de l'àrea coberta per gel, especialment a Amèrica del Nord, va poder ocasionar que algunes espècies de zones temperades deixessin de migrar temporalment o definitiva (Zink i Gardner, 2017). No obstant això, la major part dels ocells migradors de llarga distància disposaren d'àrees de cria disponibles a l'hemisferi nord que, com en el cas dels tèrrits àrtics del gènere *Calidris*, (fig. 6) permeteren mantenir activa l'estratègia migratòria durant les glaciacions.

Un cop finalitzat el darrer període glacial (aproximadament fa uns 12.000 anys), la Terra entrà en un període interglacial. L'existència de l'actual canvi climàtic suposa, però, una alteració molt més forta del que passaria de forma natural. A conseqüència d'aquest canvi climàtic molts ocells han vist afectada la seva estratègia migratòria. L'increment de temperatura està ocasionant un desplaçament de les espècies cap a regions més septentrionals en la seva àrea de distribució (Huntley *et al.*, 2008; Virkkala i Lehtikoinen, 2017). Aquest desplaçament suposa un greu risc per a les espècies de les regions àrtiques, així com per a les espècies de més altitud en els gradients ambientals de les muntanyes. També l'augment de la temperatura provoca un avançament de l'inici de la primavera i de la disponibilitat d'aliment. La conseqüència d'aquesta pressió és que moltes espècies han de modificar la seva fenologia, ciència que estudia els esdeveniments naturals recurrents; dates de floració, fructificació, nidificació, etc. (Both *et al.*, 2004; Huntley *et al.*, 2008; Nadal *et al.*, 2018). La conseqüència del canvi climàtic comporta també

avançar o accelerar les migracions dels ocells davant el risc de no poder aprofitar el període crucial de disponibilitat d'aliment a les àrees de reproducció (Møller *et al.*, 2008). Els ocells migradors han proporcionat un bon suport de les evidències del canvi climàtic amb la fenologia de les primeres arribades o partides dels migradors (Gordo, 2015). En concret a l'Espanya peninsular hi ha sèries històriques llargues de fenologia de migradors (Gordo *et al.*, 2005; Rodríguez Tejeiro *et al.*, 2005; Gordo, 2015), que mostren resultats amb variacions específiques però amb alguns patrons en especial a la migració primavera quan els ocells retornen a criar a Europa procedents dels quaters d'hivern africans. Des d'aproximadament 1975 fins al 2005 hi ha hagut un avançament de les primeres arribades de migradors a Ibèria, de set dies de mitjana i curiosament amb un comportament oscil·latori en orenetes i falciots ja que les dades actuals són similars a les dels anys 40 del s. XX (Gordo, 2015). Igual que en molts fenòmens de la natura, hi ha també excepcions com el cas de la guatlla on en 22 anys (1983 a 2004) de mitjana cada any les guatlles arriben quasi un dia abans (Rodríguez Tejeiro *et al.*, 2005), o el rossinyol en què aparentment no ha variat les dates del primer cant des de 1945 fins 2004 (Gordo, 2015) amb coincidència amb una sèrie curta sense gaires variacions, d'11 anys del s. XX anteriors a 1914, a Sant Pol de Mar (Maresme). La migració primavera a Espanya està fortament controlada per la climatologia i així els anys secs a l'Àfrica arriben més tard (menys recursos alimentaris) mentre els anys calorosos a Espanya arriben abans (els territoris de reproducció estan disponibles abans) (Gordo, 2015). Quan a les migracions de tardor; moviments des d'Europa cap als quaters d'hivern africans, la data de partida d'Espanya ha fluctuat els darrers 60 anys i amb certa tendència a marxar abans, mentre l'efecte del clima en la migració de tardor és dèbil tot i que els anys calorosos a l'època de cria, les partides d'Espanya són més primerenques (Gordo, 2015).

En definitiva, el canvi climàtic suposa una greu amenaça per a les espècies migradores, que podrien veure delmades les seves poblacions davant la incapacitat d'assimilar els canvis geogràfics o temporals.

Patrons migratològics a Catalunya

Hi ha molts patrons migratològics tant espacials com temporals, per exemple la migració diferencial per sexes i edats; la migració en llaç; diferències migratòries en les poblacions; migració nocturna o diürna, etc. Dels diversos patrons migratològics dels ocells que es reproduïxen, transiten o hivernen a Catalunya, en presentarem tres de força generals; la migració en front ampli, les direccions preferencials, i les migracions altitudinals.

Migració en front ampli

La migració nocturna és la forma de migració més general en especial en els migradors transsaharians (llarg recorregut), i està present en molts grups sistemàtics com per exemple els ocells petitets (passeriformes), limícoles, ànecs, guatlles, etc. La major part d'aquests ocells migradors nocturns tenen un vol batut per contra dels migradors diürns que majoritàriament són de mida més grossa i conseqüentment planejadors. Els grans i mitjans planejadors com rapinyaires, voltors, o cigonyes es concentren en un patró de migració per corredors. En el cas de Catalunya, la Cerdanya, coll d'Ares, la Junquera, o la serralada litoral, són exemples de corredors de vent canalitzadors de la migració dels planejadors a la primavera i la tardor. El gran corredor però de l'Europa atlàntica és l'estret de Gibraltar, punt on la travessa del mar obert és mínima per aconseguir tocar el continent africà.

Per oposició, els ocells que es desplacen per vol batut i a la nit, presenten un patró migrador anomenat de front ampli, que vol dir que travessen la Mediterrània per gairebé qualsevol punt i que no es concentren en les penínsules Ibèrica o Itàlica per minimitzar l'espai marí a travessar. Així per exemple els migradors que atenyen les Balears a la tardor no ho fan per la propera costa cas-

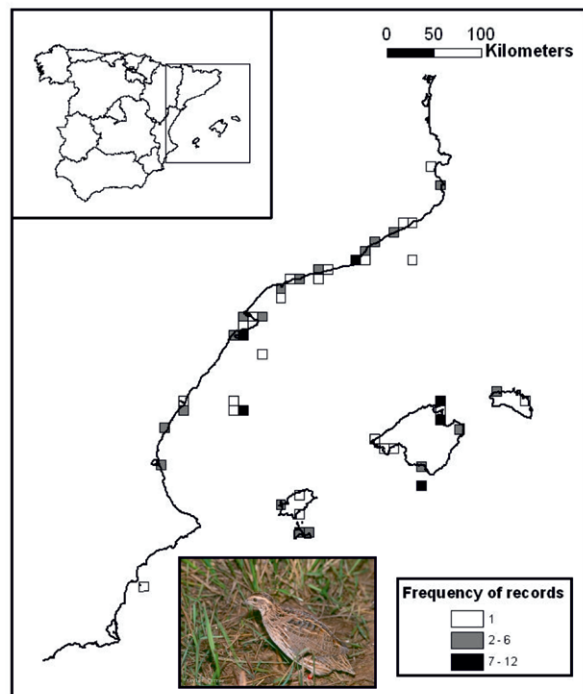


Figura 7. Quadrícules UTM de 10x10 km en el mar Balear i costes espanyoles des de Múrcia a la frontera, amb guatlles (*Coturnix coturnix*) en migració prenupcial des de 1959 a 2002. Són 101 citacions publicades i inèdites d'exemplars a mar obert, platges, i hàbitats costaners a menys de 200 m del mar (original de X. Ferrer i Francesc Sardà el 2006). Fotografia de guatlla autòctona, de Xavier Ferrer.

tellonenca, sinó via la conca del Roine, del nord cap el sud, travessant directament el golf de Lleó fins a les illes o Àfrica. La guatlla és un exemple notable i conegut de migració en front ampli. En les costes i en el mar Balear a la primavera, sobretot l'abril i el maig, és possible observar a punta de dia, guatlls que s'han deixat caure sobre la platja esgotades de la llarga travessa nocturna sobre el mar des d'Àfrica (fig. 7). Com mostra l'esmentada figura, les guatlls no es canalitzen per cap corredor sinó que apareixen a gairebé qualsevol punt de la costa.

Direccions preferencials de la migració a Catalunya

Un altre patró general europeu en relació a l'origen dels ocells migradors ja fou estructurat per Moreau (1972) que postulava la segregació de bandes migratòries paral·leles a partir de les àrees de procedència dins l'esquema general a l'Europa occidental de vols amb direccions NE-SW o a l'inrevés. Per tant els migradors que arriben a Catalunya tenen els estocs reproductors entre d'altres països a Àustria, Hongria, Txèquia, Eslovàquia, Polònia, Rússia Blanca, Països del Bàltic o Finlàndia. A la figura 8 amb 438 anelles d'ocells migradors, recollides amb anterioritat al

2004 al Baix Llobregat, predomina l'eix NE-SW (al voltant d'un 80%). També la figura 8 mostra l'existència en prop d'un 10% d'un flux NW-SE que en determinades ocasions aprofita la via de la conca de l'Ebre per connectar el Cantàbric amb la Mediterrània, i un altre 10% en els moviments entre l'Est i l'Oest. Les rutes reals que ara coneixem millor pels ocells marcats amb geolocalitzadors, són més complicades que no mostra el patró simplificat de la figura. Un cas conegut ja amb la metodologia de les anelles és el de la gavina capnegra (*Larus melanocephalus*) que procedent de les colònies de la mar Negra, passa l'hivern al golf de Sant Jordi. Aquesta gavina defuig la ruta directa, transita per l'Adriàtic, entra en el rerepaís per vorejar els Alps per l'oest, i torna a la Mediterrània via la conca del Roine.

Curiosament però, l'eix direccional NE-SW *inter* països, es manté també *intra* Ibèria fins al camp de Gibraltar, tal com indiquen les rutes d'alguns ocells, de migració nocturna, geomarcats a Alemanya. Per tant a la península Ibèrica, no solament les costes primàriament l'atlàntica, i també la mediterrània funcionarien com a línia conductora de migradors nocturns sinó que per al centre d'Ibèria a la tardor passa un poderós flux migratori nocturn NE-SW (Alejandro Onrubia com. pers.). Aquest corredor tardoral més o menys per

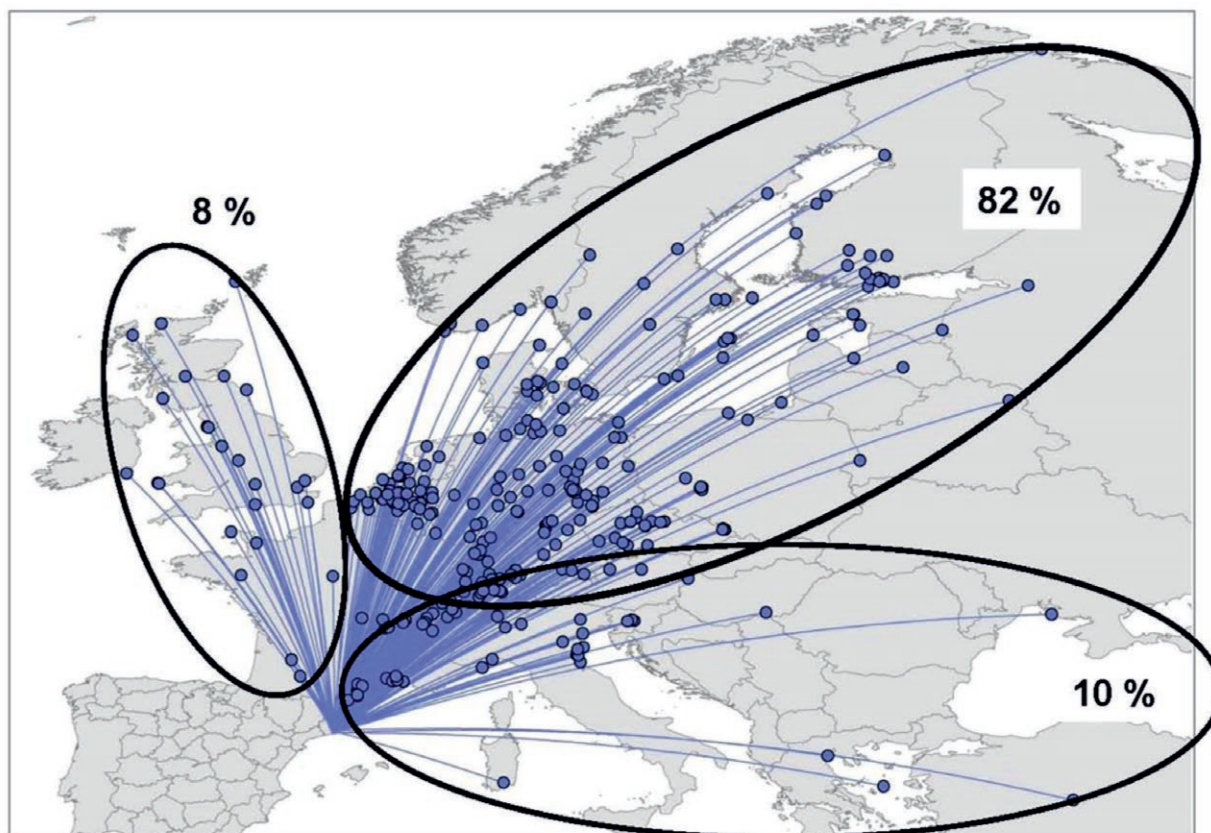


Figura 8. Sectors principals d'origen dels migradors en pas o d'hivernada a Catalunya, que mostra amb claredat el predomini de les localitats de cria en direcció NE. Basat en una mostra de 438 recuperacions d'anelles d'ocells estrangers anteriors a 2004 a la comarca del Baix Llobregat (original de X. Ferrer i Isadora Jiménez el 2009).



Figura 9. Adult de pardal d'ala blanca (*Montifringilla nivalis*) dels Alps que a més de fer migracions altitudinals davallant a la tardor cap a terra baixa, fa migracions latitudinals als Pirineus orientals d'entre 500 a 1000 km de distància de les seves localitats de cria. Fotografia de Jaime Resano-Mayor.

el centre d'Espanya per alguns exemplars travessa els Pirineus Centrals, però sembla que majoritàriament entraria per les costes de l'Empordà i viraria posteriorment cap al sud-oest. El fet que es tracti de migració nocturna fa difícil disposar de material i per tant les anteriors afirmacions són suposicions basades en unes poques dades indicadores.

Migració altitudinal

En una muntanya pujar 100 m implica un descens d'aproximadament 0,6°C. Per tant en el trànsit cap a l'estació hivernal, les condicions climàtiques i en conseqüència bona part dels recursos alimentaris raregen o desapareixen completament a les zones altes. Un patró habitual és l'existència de migracions altitudinals quan a la tardor des de les zones altes de cria els ocells davallen a terra baixa per a passar l'hivern. Així, les migracions altitudinals són generals a tot el món i impliquen a una proporció important d'avifauna local. A Catalunya un exemple bonic és el de la cotxa fumada (*Phoenicurus ochruros*) el mapa de la qual a l'hivern (baixes altituds) sembla el negatiu del de l'àrea de cria (terres altes). El pela-roques (*Tichodroma muraria*) és un altre exemple d'habitant dels estatges més alts dels Pirineus i Alps que migra a hivernar a penya-segats i rocams d'altitud baixa i mitjana com Montserrat, o fins i tot cingles cos-

taners com Cap de Creus o el Garraf. Els ocells d'alta muntanya, a més de les habituals migracions altitudinals també fan migracions latitudinals com altres migradors. Aquest és el cas d'algunes espècies reproductores a l'Himàlaia que hivernen molt al sud, en les *highlands* de Sri-Lanka. Amb el pardal d'ala blanca (*Montifringilla nivalis*) (fig. 9) que cria als Pirineus i fa migracions altitudinals a casa nostra, s'ha demostrat genèticament i amb anellaments que als Pirineus orientals (Toses) hivernen exemplars nascuts als Alps que fan entre 500 i 1000 km per atènyer el seu quarter d'hivern (Resano-Mayor *et al.* 2017) No obstant això, es desconeix en quina mida la població reproductora als Alps porta a terme una migració parcial, així com quins són els condicionants.

Agraïments

Alguns materials originals del present article s'han pogut bastir per la col·laboració de Jaime Resano-Mayor, Isadora Christel Jiménez, Francesc Sardà-Palomera, Òscar Gordo, Albert Cama, José Manuel de los Reyes i l'Institut Català d'Ornitologia. També agraïm el treball dels diversos observadors d'ocells que proporcionaren dades originals sobre l'arribada de guatilles a les platges o les costes del mar balear, els més destacats dels quals foren; David Bigas, Pep Arcos, Pere Mestre, Daniel Burgas, i Xavier Larruy. Agraïm a

John Wiley & Sons pel permís proporcionat per a la reproducció de la figura 4 amb el número de llicència 4457581094472 i a Marco Sannolo pels seus comentaris.

Referències

- Aharon-Rotman, Y., Gosbell, K., Minton, C. i Klaassen, M. 2016. Why fly the extra mile? Latitudinal trend in migratory fuel deposition rate as driver of trans-equatorial long-distance migration. *Ecology and Evolution*, 6(18): 6616-6624.
<https://doi.org/10.1002/ece3.2388>
- Bennett, K.D. i Provan, J. 2008. What do we mean by "refugia"? *Quaternary Science Reviews*, 27(27-28): 2449-2455.
<https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2008.08.019>
- Berthold, P. 1999. A comprehensive theory for the evolution, control and adaptability of avian migration. *Ostrich*, 70(1): 1-11.
<https://doi.org/10.1080/00306525.1999.9639744>
- Berthold, P. 2001. *Bird migration: a general survey*. 2nd edn. Oxford University Press, New York.
- Both, C., Artemyev, A.V., Blaauw, B., Cowie, R.J., Dekhuijzen, A.J., Eeva, T., Enemar, A., Gustafsson, L., Ivankina, E.V., Järvinen, A., Metcalfe, N.B., Nyholm, N.E.I., Potti, J., Ravussin, P., Sanz, J.J., Silverin, B., Slater, F.M., Sokolov, L.V., Török, J., Winkel, W., Wright, J., Zang, H. i Visser, M.E. 2004. Large-scale geographical variation confirms that climate change causes birds to lay earlier. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 271(1549): 1657-1662.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2770>
- Buehler, D.M. i Baker, A.J. 2005. Population divergence times and historical demography in Red Knots and Dunlins. *Condor*, 107(3): 497-513.
[https://doi.org/10.1650/0010-5422\(2005\)107\[0497:pdtahd\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1650/0010-5422(2005)107[0497:pdtahd]2.0.co;2)
- Buehler, D.M., Baker, A.J. i Piersma, T. 2006. Reconstructing palaeoflyways of the Late Pleistocene and Early Holocene Red Knot (*Calidris canutus*). *Ardea*, 94(3): 485-498.
- Cox, G.W. 1968. The role of competition in the evolution of migration. *Evolution*, 22(1): 180-192.
<https://doi.org/10.2307/2406662>
- Egevang, C., Stenhouse, I.J., Phillips, R.A., Petersen, A., Fox, J.W. i Silk, J.R.D. 2010. Tracking of arctic terns *Sterna paradisaea* reveals longest animal migration. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107(5): 2078-2081.
<https://doi.org/10.1073/pnas.0909493107>
- Kondo, B. i Omland, K. 2007. Ancestral state reconstruction of migration: multistate analysis reveals rapid changes in New World orioles (*Icterus* spp.). *The Auk*, 124(2): 410-419.
[https://doi.org/10.1642/0004-8038\(2007\)124\[410:ASR OMM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1642/0004-8038(2007)124[410:ASR OMM]2.0.CO;2)
- Garnatje, T., Ferrer, X., Franch, M., Vigo, J. i Vallès, J. 2017. Identificació de la flora i la fauna. In: *Pietat Desplà: el procés de restauració de l'obra mestra de Bartolomé Bermejo*, pp. 86-89. Fundació Banc Sabadell i Edicions de l'Exemple, Barcelona.
- Gordo, O. 2015. Impactos del cambio climático en la migración de las aves ibéricas. In: *Los bosques y la biodiversidad frente al cambio climático: Impactos, vulnerabilidad y adaptación en España*, pp 153-161. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente, Madrid.
- Gordo, O., Brotons, Ll., Ferrer, X. i Comas, P. 2005. Do changes in climate patterns in wintering areas affect the timing of the spring arrival of trans-Saharan migrant birds? *Global Change Biology*, 11: 12-21.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2004.00875.x>
- Homeyer, E.F. von. 1881. *Die Wanderungen der Vögel mit Rücksicht auf die Züge der Säugethiere, Fische und Insecten*. Th. Grieben's Verlag, Leipzig, 415 pp.
- Huntley, B., Collingham, Y.C., Willis, S.G. i Green R.E. 2008. Potential Impacts of Climatic Change on European Breeding Birds. *PLoS ONE*, 3(1): e1439.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0001439>
- Jones, K.L., Krapu, G.L., Brandt D.A. i Ashley M.V. 2005. Population Genetic Structure in Migratory Sandhill Cranes and the Role of Pleistocene Glaciations. *Molecular Ecology*, 14(9): 2645-2657.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02622.x>
- Leblanc, N.M., Stewart D.T., Pálsson S., Elderkin M.F., Mittelhauser G., Mockford S., Paquet J, Robertson, G.J., Summers, R.W., Tudor, L. i Mallory M.L. 2017. Population structure of purple sandpipers (*Calidris maritima*) as revealed by mitochondrial DNA and Microsatellites. *Ecology and Evolution*, 7: 3225-3242.
<https://doi.org/10.1002/ece3.2927>
- Li, X., Dong, F., Lei, F., Alström, P., Zhang, R., Ödeen, A., Fjeldså, J., Ericson, P.G.P., Zou, F. i Yang, F. 2016. Shaped by uneven Pleistocene climate: Mitochondrial phylogeographic pattern and population history of white wagtail *Motacilla alba* (Aves: Passeriformes). *Journal of Avian Biology*, 47(2): 263-274.
<https://doi.org/10.1111/jav.00826>
- Martínez-Meyer, E., Peterson, A.T. i Navarro-Sigüenza, A.G. 2004. Evolution of seasonal ecological niches in the Passerina buntings (Aves: Cardinalidae). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 271(1544): 1151-1157.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2564>
- McKinnon, L., Smith, P.A., Nol, E., Martin, J.L., Doyle, F.I., Abraham, K.F., Gilchrist, H.G., Morrison, R.I.G. i Bêty, J. 2010. Lower predation risk for migratory birds at high latitudes. *Science*, 327(5963): 326-327.
<https://doi.org/10.1126/science.1183010>
- Møller, A.P., Rubolini, D. i Lehikoinen, E. 2008. Populations of migratory bird species that did not show a phenological response to climate change are declining. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(42): 16195-16200.
<https://doi.org/10.1073/pnas.0803825105>
- Moreau, R.E. 1972. *The Palaearctic-African Bird Migration Systems*. Academic Press, London and New York.
- Nadal, J., Ponz, C. i Margalida, A. 2018. Synchronizing biological cycles as key to survival under a scenario of global change: the common quail (*Coturnix coturnix*) strategy. *Science of the Total Environment*, 613-614: 1295-1301.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.09.168>
- Nakazawa, Y., Peterson, A., Martínez-Meyer, E. i Navarro-Sigüenza, A.G. 2004. Seasonal niches of Nearctic-Neotropical migratory birds: implications for the evolution of migration. *The Auk*, 121(2): 610-618.
[https://doi.org/10.1642/0004-8038\(2004\)121](https://doi.org/10.1642/0004-8038(2004)121)
- Newton, I. 2010. *The migration ecology of birds*. Academic Press.
- Piersma, T. 1997. Do global patterns of habitat use and migration strategies co-evolve with relative investments in immunocompetence due to spatial variation in parasite pressure? *Oikos*, 80(3): 623-631.
<https://doi.org/10.2307/3546640>
- Ponti, R., Arcones, A., Ferrer, X. i Veites, D.R. 2018. Productivity as the main factor correlating with migratory behaviour in the evolutionary history of warblers. *Journal of Zoology*, 306(3): 197-206.
<https://doi.org/10.1111/jzo.12598>
- Provan, J. i Bennett K.D. 2008. Phylogeographic insights into cryptic glacial refugia. *Trends in Ecology and Evo-*

- lution, 23(10): 564-571.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.06.010>
- Rappole, J. 1995. *The ecology of migrant birds: a Neotropical perspective*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- Resano-Mayor, J., Fernández-Martín, Á., Hernández-Gómez, S., Toranzo, I., España, A., Gil, J. A., de Gabriel, M., Roa-Álvarez, I., Strinella, E., Hobson, K., Heckel, G. i Arlettaz, R. 2017. Integrating genetic and stable isotope analyses to infer the population structure of the White-winged Snowfinch *Montifringilla nivalis* in Western Europe. *Journal of Ornithology*, 158(2): 395-405.
<https://doi.org/10.1007/s10336-016-1413-8>
- Reyes-González, J.M., Zajková, Z., Morera-Pujol, V., De Felipe, F., Militão, T., Dell'Ariccia, G., Ramos, R., Igual, J.M., Arcos, J.M. i González-Solís, J. 2017. *Migración y ecología espacial de las poblaciones españolas de pardela cenicienta*. Monografía nº 3 del programa MIGRA. SEO/Birdlife, Madrid.
- Rodríguez Tejeiro, J.D., Gordo, O., Puigcerver, M., Gallego, S., Vinyoles, D. i Ferrer, X. 2005. African climate warming advances spring arrival of the common quail *Coturnix coturnix*. *Ardeola*, 52(1): 159-162.
- Salewski, V. i Bruderer, B. 2007. The evolution of bird migration — a synthesis. *Naturwissenschaften*, 94: 268-279.
<https://doi.org/10.1007/s00114-006-0186-y>
- Schekkerman, H., Tulp, I., Piersma, T. i Visser, G.H. 2003. Mechanisms promoting higher growth rate in arctic than in temperate shorebirds. *Oecologia*, 134(3): 332-342.
<https://doi.org/10.1007/s00442-002-1124-0>
- La Sorte, F.A., Fink, D., Hochachka, W.M., Farnsworth, A., Rodewald, A.D., Rosenberg, K.V., Sullivan, B.L., Winkler, D.W., Wood, C. i Kelling, S. 2014. The role of atmospheric conditions in the seasonal dynamics of North American migration flyways. *Journal of Biogeography*, 41(9): 1685-1696.
<https://doi.org/10.1111/jbi.12328>
- Taberlet, P. i Cheddadi, R. 2002. Quaternary refugia and persistence of biodiversity. *Science*, 297(5589): 2009-2010.
<https://doi.org/10.1126/science.297.5589.2009>
- Thorup, K., Tøttrup, A.P., Willemoes, M., Klaassen, R.H.G., Strandberg, R., Vega, M.L., Dasari, H.P. i Araújo, M.B. 2017. Resource tracking within and across continents in long-distance bird migrants. *Science Advances*, 3(1): e1601360.
<https://doi.org/10.1126/sciadv.1601360>
- Virkkala, R. i Lehikoinen, A. 2017. Birds on the move in the face of climate change: High Species Turnover in Northern Europe. *Ecology and Evolution*, 7(20): 8201-8209.
<https://doi.org/10.1002/ece3.3328>
- Zink, R.M. 2011. The evolution of avian migration. *Biological Journal of the Linnean Society*, 104(2): 237-250.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2011.01752.x>
- Zink, R.M. i Gardner, A.S. 2017. Glaciation as a migratory switch. *Science Advances*, 3: e1603133.
<https://doi.org/10.1126/sciadv.1603133>