Recientes estudios genéticos enriquecen más de tres décadas de estudio de esta especie

La sorprendente estructura poblacional de la **codorniz**

Los resultados de más de tres décadas de estudio y seguimiento de la codorniz por la Universidad de Barcelona han sido ampliados con recientes estudios genéticos en colaboración con la Estación Biológica de Doñana, lo que ha permitido detectar dos linajes de esta especie en España. Sus diferencias se reflejan no sólo en el plumaje, sino también en los hábitos migratorios.

• Texto y fotos: Inés Sánchez, Sara Ravagni, Irene Jiménez, Manel Puigcerver, José Domingo Rodríguez y Carles Vilà



12 · Quercus 439 Septiembre 2022

A día de hoy la codorniz común (Coturnix coturnix) sigue siendo una gran desconocida. A pesar de que más de un millón de individuos son cazados cada año en España, su vida transcurre oculta entre el cereal, donde cría durante la primavera y el verano, para luego migrar miles de kilómetros hasta el África subsahariana para invernar.

Aparte de estos movimientos migratorios, diversos estudios han mostrado que la movilidad de la especie durante la época de cría es enorme. Una hembra puede reproducirse en latitudes muy diferentes durante una temporada y los machos pueden moverse sobre una región muy extensa en busca de nuevas oportunidades de apareamiento y siguiendo la disponibilidad de hábitats. Como resultado de esta alta capacidad de dispersión y movilidad, normalmente se asume que todas las codornices de Europa occidental forman parte de una única población. Esta percepción parece confirmarse con las codornices anilladas que se han podido recuperar, las cuales prueban el dinamismo de la población.

Aunque el canto del macho de codorniz es muy fácil de reconocer, la observación directa de esta especie es difícil ya que raramente alza el vuelo o camina fuera del refugio que representan los cultivos o la vegetación ruderal. Como consecuencia de esto, las observaciones de su morfología y comportamiento en condiciones naturales son escasas y buena parte del conocimiento existente deriva de animales abatidos por cazadores.

Precisamente como consecuencia de este conocimiento cinegético, en 1875 el coronel Leonard Howard Loyd Irby, en su libro The Ornithology of the Straits of Gibraltar, hacía referencia a dos tipos de codornices en Andalucía, unas migradoras llamadas "criollas", más claras y pequeñas, y otras sedentarias llamadas "castellanas", más oscuras y grandes. Las más oscuras eran consideradas por Víctor López Seoane en 1861 como una especie diferente, Coturnix baldami, en su Catálogo de las Aves Observadas en Andalucía. Más tarde, a mediados del siglo XX, Reginald Ernest Moreau, presidente de la British Ornithologists' Union, exhortaba a Francisco Bernis y a José Antonio Valverde a profundizar en el estudio de estas codornices y comparar los dos linajes.

¿Por qué hay dos tipos de codornices?

El equipo de investigación dirigido por José Domingo Rodríguez Teijeiro y Manel Puigcerver en la Universidad de Barcelona ha estado estu-

La codorniz común suele criar en zonas con vegetación herbácea y cultivos de secano, lo que dificulta la observación directa de su comportamiento.



A la izquierda, dos machos de codorniz común capturados el mismo día en la misma localidad de Andalucía occidental. Se observa una notable variabilidad en el grado de pigmentación de estos ejemplares, en gran medida asociada a la inversión cromosómica detectada en la especie.



diando el comportamiento y la biología de poblaciones de la codorniz común en la Península Ibérica durante más de tres décadas y ha vuelto a incidir en esta diversidad morfológica. Como resultado de este esfuerzo de seguimiento, el análisis morfológico de cientos de codornices ha confirmado que hay grandes diferencias en su pigmentación, unas con gargantas más claras y otras más oscuras, y que estos dos tipos no se distribuyen al azar. Aunque ambos pueden coexistir en una misma localidad, las codornices más oscuras son especialmente abundantes por el sur y oeste ibéricos y en las Islas Canarias.

Esta distribución geográfica restringida resulta muy sorprendente, considerando la enorme capacidad de dispersión de las codornices. ¿Qué mecanismos hacen que un tipo de codorniz u otro predomine en ciertas regiones del área de distribución? Podríamos pensar que las más oscuras están mejor adaptadas a algunas características ambientales de las zonas donde predomina. Sin embargo, hay otras posibles explicaciones sobre la mesa.

Para comprender mejor el origen de esta variabilidad morfológica estudiamos el genoma de codornices de la Península Ibérica, Italia, Marruecos y algunas islas macaronésicas (Canarias, Madeira y Cabo Verde) utilizando varias decenas de miles de marcadores genéticos. Estos marcadores se distribuyen a lo largo de todo el genoma y permiten detectar si existe algún tipo de diferenciación entre poblaciones y cuál

Dos miembros del equipo investigador extienden una red sobre el cereal en crecimiento en un campo de la provincia de Huelva. En esta finca se han detectado machos de codorniz, a los que se intenta atraer a la red. De las codornices canturadas, como la de la fotografía de la página siguiente, se toman datos de morfología, coloración, plumas y sangre para su posterior

es su estructura geográfica. Así esperábamos identificar regiones del genoma –fragmentos de la cadena de ADN– que pudiesen mostrar variantes asociadas a la distribución espacial. Quizás estas regiones de genoma podrían contener genes involucrados en el proceso de adaptación. Sin embargo, los resultados fueron sorprendentes y totalmente inesperados.

Al comparar poblaciones donde predominaban codornices con diferente pigmentación, vimos que esta variabilidad estaba relacionada con una inversión enorme en uno de los cromosomas de la codorniz (1). La secuenciación del genoma completo de 16 codornices apoyó estos resultados y nos permitió evaluar mejor la divergencia entre codornices con esta inversión cromosómica y sin ella.

Una historia de varios millones de años

Nuestros resultados muestran que hace entre uno y tres millones de años un cromosoma de una codorniz se rompió y sufrió una gran inversión. Dos terceras partes de este cromosoma -ilo que significa algo más del 12% del genoma de la codorniz!- quedó insertado al revés en la cadena de ADN. Aunque los descendientes de esta codorniz siguen portando los mismos genes que otras y se pueden cruzar con ejemplares sin la inversión, dicho cambio en el genoma ha tenido un efecto espectacular en estas aves.

Cuando se forman los espermatozoides y los óvulos, los cromosomas del padre y de la madre se reorganizan mediante la llamada recombina-





Nuestros resultados muestran que hace entre uno y tres millones de años un cromosoma de una codorniz se rompió y sufrió una gran inversión.

ción genética, generando así nuevas combinaciones de alelos en las cadenas de ADN que harán que los caracteres en los hijos sean una mezcla de los caracteres de los progenitores. Sin embargo, en las codornices que heredan un cromosoma con inversión y otro sin inversión estos no se emparejan bien y la recombinación es prácticamente imposible. Es decir, los genes que se encuentran en esta región invertida del genoma quedan ligados y se heredan en bloque. De este modo, evolucionan de manera separada, sin mezclarse, en codornices con inversión cromosómica y sin ella. Como resultado, se producen dos linajes dentro de la misma población de codornices que evolucionan de manera independiente.

Cada linaje ha ido acumulando mutaciones y variabilidad genética durante más de un millón de años. Esto conlleva que se hayan ido acentuando las diferencias entre los dos linajes a medida que ha pasado el tiempo. Como referencia, recordemos que las poblaciones humanas evolucionaron de manera independiente en los diferentes continentes durante unas pocas decenas de miles de años y aún así acumularon importantes diferencias morfológicas entre continentes y dentro de ellos.

El enigma de la capacidad migradora

¿En qué afecta esa inversión a las codornices? En la zona invertida se encuentran más de 7.000 genes que regulan multitud de aspectos de la biología y la fisiología de la codorniz. Hemos comparado la morfología de un centenar de codornices sin ninguna o con una o dos copias de la inversión –la inversión puede encontrarse en el cromosoma procedente del padre y también en el homólogo procedente de la madre, sólo en uno de los dos o en ninguno de ellos– y hemos encontrado diferencias muy claras.

Los machos con la inversión cromosómica pesan un poco más que los que no la tienen y tienden a ser mucho más oscuros. Además, las codornices con una o dos copias de la inversión tienen las alas más redondeadas. En otras especies de aves se ha demostrado que la forma del ala está relacionada con la capacidad de migrar a largas distancias: alas más apuntadas son más eficientes que las redondeadas para mantener un vuelo sostenido. Por lo tanto, es de esperar que el vuelo de las codornices con la inversión cromosómica sea menos eficiente en cuanto a gasto energético que el de las codornices sin la inversión. Esperamos, pues, que las codornices con la inversión recorran distancias

Codorniz común Linajes en España



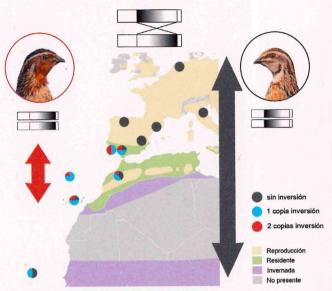
Es necesario que a la hora de diseñar planes de conservación para la codomiz se tenga en cuenta la estructura y dinámica de la población con relación a los linajes puestos en evidencia en este estudio. En la foto, macho de codomiz.

más cortas en su migración que las codornices sin ella. ¿Podrían incluso permanecer en las mismas zonas en las que crían?

Desde hace unas décadas se ha generalizado el análisis de isótopos estables. La composición isotópica nos informa de las características del lugar en el que una pluma se ha formado. Como la muda de las plumas en codornices se ve interrumpida por la migración, podemos identificar plumas formadas en el lugar de invernada y otras formadas en la zona de cría. Así, comparando la composición isotópica de las plumas de verano y de invierno podemos tener una idea de la magnitud de la migración en un determinado individuo.

Usamos los isótopos del deuterio y del carbono para resolver la incógnita de la capacidad
migradora de las codornices, ya que muestran
una gran variabilidad geográfica y pueden informarnos del lugar donde se encontraba el ave al
formar la pluma. Las codornices sin ninguna copia de la inversión mostraban grandes diferencias isotópicas entre las plumas de verano y de
invierno, como cabe esperar en las aves migradoras. En cambio, las codornices portadoras de

Cuadro ¿Cómo afecta a las codornices la inversión cromosómica?



Una inversión en el cromosoma 1 es responsable de grandes diferencias entre las codornices. Este cromosoma está representado en la figura como una barra blanca y gris debajo de los dibujos de las cabezas de las codornices. La inversión cromosómica puede encontrarse en el cromosoma procedente del padre y también en el homólogo procedente de la madre (dos copias), sólo en uno de los dos (una copia) o en ninguno de ellos. La frecuencia en las distintas poblaciones de los machos portadores de dos copias de la inversión está representada de color rojo en la figura. Estos machos tienen gargantas más oscuras, son de mayor tamaño y tienen movimientos migratorios más reducidos que las codornices que no tienen ninguna copia de la inversión (en gris oscuro). Los portadores de una sola copia (en azul) presentan una morfología intermedia, pero también tienen movimientos migratorios reducidos.

la inversión cromosómica no mostraban tales diferencias, como se esperaría de aves que no migran o con movimientos migratorios muy reducidos. Estos resultados se ven refrendados por el hecho de que las codornices con la inversión también acumulan mucha menos grasa, necesaria para proporcionar energía durante la migración.

Tras la formación de especies

Nuestros resultados muestran que la presencia de una inversión de gran tamaño en el cromosoma más grande de las codornices está asociada a una pigmentación oscura, tamaños mayores, alas más redondeadas y a una reducción o pérdida de la capacidad migradora. Este último factor explica que la inversión cromosómica se encuentre restringida a una pequeña parte del

área de distribución de la codorniz común, a pesar de la enorme movilidad que sabemos que presenta la especie.

Hemos seguido ampliando nuestro muestreo y hemos detectado codornices con inversión cromosómica en el suroeste ibérico, Marruecos, Islas Canarias, Madeira y Cabo Verde. En algunos de estos lugares cohabitan durante el periodo de cría con codornices sin inversión. Los dos linajes se aparean y tienen descendientes, como muestra la presencia de individuos que tienen un cromosoma con la inversión y otro sin ella.

El genoma de los dos linajes se recombina en cada nueva generación, excepto en la zona invertida, que queda intacta. De esta manera, las diferencias entre linajes persisten generación tras generación. Estas diferencias podrían seguir aumentando en el tiempo para llegar, incluso, a la formación de especies diferentes. De hecho, estudios genómicos recientes han mostrado que este tipo de reordenamientos en los cromosomas pueden jugar un papel crucial para explicar la diversidad que existe dentro de las especies y que incluso facilitaría la formación de otras nuevas en simpatría (cuando las áreas de distribución coinciden).

Así, por ejemplo, inversiones cromosómicas son responsables de grandes cambios en el diseño de las alas de una especie de mariposas, de la presencia de salmones migradores y residentes dentro de una misma población, que además tienen grandes diferencias de tamaño, o de diferencias en el sistema de apareamiento de los combatientes (*Philomachus pugnax*). Sin embargo, la inversión que hemos detectado en la codorniz común es mucho mayor que casi todas las inversiones descritas hasta ahora y es

de esperar que sus efectos sean mucho más extensos de lo que sabemos a día de hoy.

Al diseñar planes de conservación para esta especie deberían tenerse en cuenta la estructura y dinámica de la población con relación a los linajes que han sido puestos en evidencia en este estudio.



Irene Jiménez documenta la pigmentación de una codorniz recién capturada.



Manel Puigcerver (izquierda) y José Domingo Rodríguez Teijeiro en un muestreo de codornices en Marruecos, preparados para anillar varios ejemplares.

De izquierda a derecha, Carles Vilà, Sara Ravagni e Inés Sánchez durante una sesión de captura de codornices en la provincia de Huelva.



Bibliografía

 Sánchez-Donoso, I, y otros autores (2022). Massive genome inversion drives coexistence of divergent morphs in common quails. *Current Biology*, 32 (2), 462-469.

Autores

IRENE JIMÉNEZ BLASCO, MANEL PUIGCERVER OLIVÁN y JOSÉ DOMINGO RODRÍGUEZ TEJEIRO son investigadores del Departamento de Biología Evolutiva, Ecología y Ciencias Ambientales de la Universidad de Barcelona. Manel y José Domingo han estado estudiando la biología de poblaciones y la ecología de la codorniz común desde hace más de tres décadas. Irene es estudiante de doctorado en este grupo de investigación.

INÉS SÁNCHEZ DONOSO, SARA RAVAGNI y CARLES VILA ARBONÉS trabajan en la Estación Biológica de Doñana (CSIC). Inés es una investigadora postdoctoral que desarrolló su tesis sobre la biología de poblaciones de la codorniz común con el grupo de la Universidad de Barcelona. Sara es estudiante de doctorado y Carles es investigador del CSIC.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio es fruto de un proyecto financiado por el Ministerio de Ciencia e Innovación y liderado por Carles Vilà y José Domingo Rodríguez Teijeiro.

CORREO ELECTRÓNICO:

Inés Sánchez: inessanchez@ebd.csic.es