

DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA ANIMAL  
SECCION DE ZOOLOGIA (VERTEBRADOS)  
FACULTAD DE BIOLOGIA  
UNIVERSIDAD DE BARCELONA

CONTRIBUCION AL CONOCIMIENTO DE LA BIOLOGIA Y ECOETOLOGIA DE LA  
CODORNIZ (Coturnix coturnix)

Memoria redactada para optar al grado de Doctor en Ciencias Biológicas presentada por el licenciado Manuel Puigcerver Oliván.

Conforme, el Director Dr. D. José Domingo Rodríguez-Teijeiro, Profesor Titular del Departamento de Biología Animal (sección de Zoología-Vertebrados) de la Facultad de Biología de la Universidad de Barcelona.

Barcelona, a            de

  
de 1990

### 3.13.- Análisis demográfico por clases de edad

#### 3.13.1.- Introducción

Las periódicas capturas efectuadas en las localidades de estudio permitieron efectuar un análisis de la composición por edades de las poblaciones de codorniz durante los años de muestreo.

De esta forma, pudo obtenerse más información acerca de la estructura demográfica de las poblaciones, al tiempo que se pudo establecer el momento de aparición de individuos jóvenes en cada localidad de muestreo; ello presenta su importancia principalmente por dos razones:

a) De acuerdo con la hipótesis expuesta en capítulos anteriores, diversos investigadores creen en la posibilidad de que individuos jóvenes nacidos en el continente africano se reproduzcan en la misma temporada de cría en Europa. Conociendo el momento medio de reproducción en las zonas de estudio, se posee un criterio para determinar si los jóvenes que se capturan han podido nacer en ellas o no.

b) Cabe preguntarse si, al igual que ocurría con el momento medio de estancia y con el momento medio de eclosión de los huevos, se da una relación entre el momento medio en que se capturan individuos jóvenes y la altitud de la localidad de estudio.

En el presente capítulo se exponen y discuten los resultados obtenidos, que aportan nueva y complementaria información acerca

de la productividad de la especie, lo que da pie a profundizar en el estudio de la estrategia ecológica seguida por la misma (de la "r" o de la "k"); asimismo, también se introducen nuevos elementos que permiten incidir en el estudio de la adaptación de la codorniz frente a un medio cambiante.

### 3.13.2.- Material y métodos

Mediante el método de captura ya expuesto en el apartado de metodología general, se pudo obtener una muestra relativamente elevada del total de machos detectados en cada día de muestreo (véase capítulo 3.7.). Los ejemplares capturados se categorizaron en dos clases de edad, jóvenes y adultos, siguiendo los criterios ya expuestos y discutidos en los capítulos 3.1. y 3.5..

De esta forma se pudo determinar el número total de individuos capturados anualmente y la composición de los mismos por clases de edad. Para poder establecer las oportunas comparaciones interanuales, se relativizó el número de individuos capturados anualmente (ya fueran jóvenes, adultos o el total de los mismos) dividiéndolo por el número de días de muestreo.

Por otra parte, se pudo determinar el momento medio en el que aparecían los individuos jóvenes en cada localidad de muestreo, lo que permitió a su vez el estudio de las relaciones entre esta variable y la latitud y altitud de las localidades muestreadas, así como su comparación con el momento medio en el que se verifica la eclosión de los huevos en cada localidad, ya determinada en el

capítulo 3.2.. Este momento medio de aparición de los jóvenes, expresado en días transcurridos desde el 1 de enero, se calculó ponderándolo con el número de ejemplares jóvenes capturados en cada día de muestreo.

### 3.13.3.- Resultados y discusión

#### 3.13.3.1.- Composición de las capturas por clases de edad

El análisis del promedio anual de capturas por clases de edad durante los años 1983 a 1989 (figura 178 a) mostró un perfil muy similar al obtenido entre el índice de abundancia anual durante el mismo período (véase capítulo 3.6.); ello no resulta sorprendente si se tiene en cuenta que existe una relación entre el número de ejemplares capturados y el número de ejemplares detectados (véase capítulo 3.7.). Puede apreciarse que claramente el año 1988 presenta una gran diferencia con respecto a la práctica totalidad del resto de años muestreados, en el sentido de que el número de capturas se incrementa de forma espectacular. De esta forma se evidencia de nuevo que los efectivos de machos de codorniz pueden variar extraordinariamente de un año a otro.

Analizando la composición anual por clases de edad del total de capturas (figuras 178 b y c), puede apreciarse que este fuerte incremento de efectivos correspondiente al año 1988 se nutre de un incremento lineal en el número de adultos y de un incremento no lineal en el número de jóvenes; los datos obtenidos sugieren que

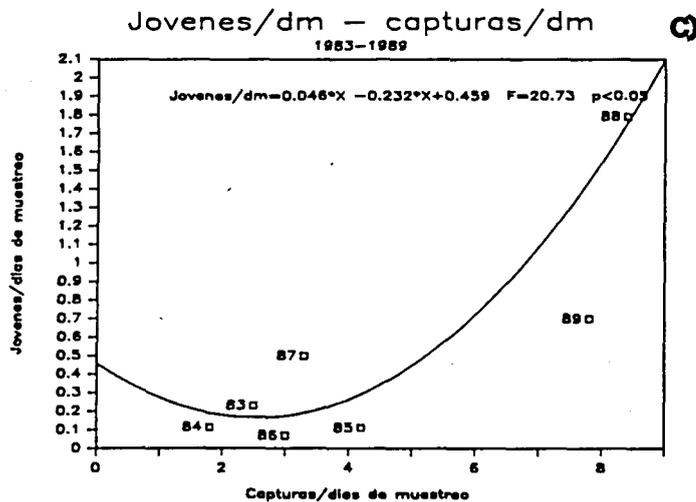
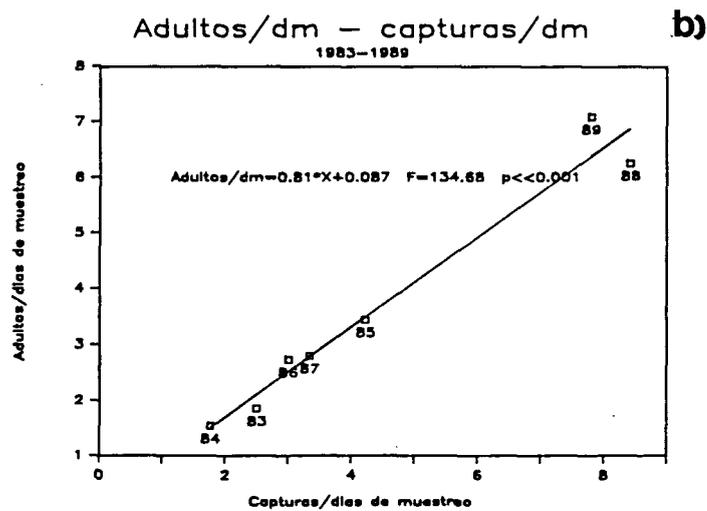
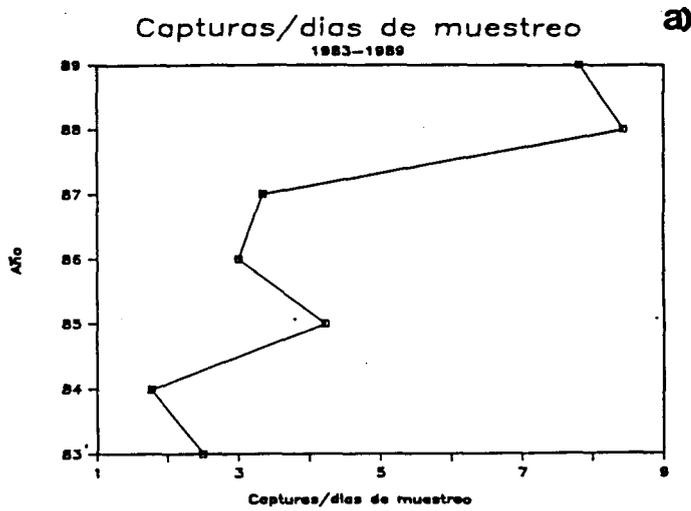


Figura 178.- Número de ejemplares capturados y proporciones por clases de edad durante los años 1983 a 1989. a) Número de capturas por día de muestreo (Cap/dm). b) Número de adultos capturados por día de muestreo (Ad/dm) versus Cap/dm. c) Número de jóvenes capturados por día de muestreo (Jov/dm) versus Cap/dm.

este último aporte sigue una función cuadrática en los años estudiados. Por tanto, puede afirmarse que, en los años caracterizados por una explosión demográfica, la fracción de individuos jóvenes es proporcionalmente superior a la fracción de los mismos en años considerados como de abundancia normal. En suma, que, en proporción, hay más individuos jóvenes en los años de gran abundancia de codorniz que en los años de abundancia escasa o mediana, como también se pone de manifiesto en la figura 179. Ello puede explicarse de forma satisfactoria si se tiene en cuenta que, como se ha puesto de manifiesto reiteradas veces en la presente memoria, las codornices se reproducen en el Norte de Africa (Sahara, Marruecos, Túnez y Argelia) en su viaje primaveral hacia Europa; por tanto, si las condiciones ambientales en el Magreb permiten un éxito de reproducción elevado, resulta lógico pensar que llegarán a nuestras latitudes un mayor número de ejemplares, con gran abundancia de jóvenes.

#### 3.13.3.2.- Momento medio de aparición de los jóvenes

El momento medio de aparición de individuos jóvenes estimado a partir de las capturas realizadas sobre las poblaciones de machos muestra una notable constancia por localidades y años, como queda recogido en la tabla 148. Las figuras 180 a 190 muestran la composición por edades de los individuos capturados a lo largo de la temporada de cría (expresada en días transcurridos desde el 1 de enero) en los años y localidades más intensamente muestreados.

## Composicion anual por edades

1983-1989

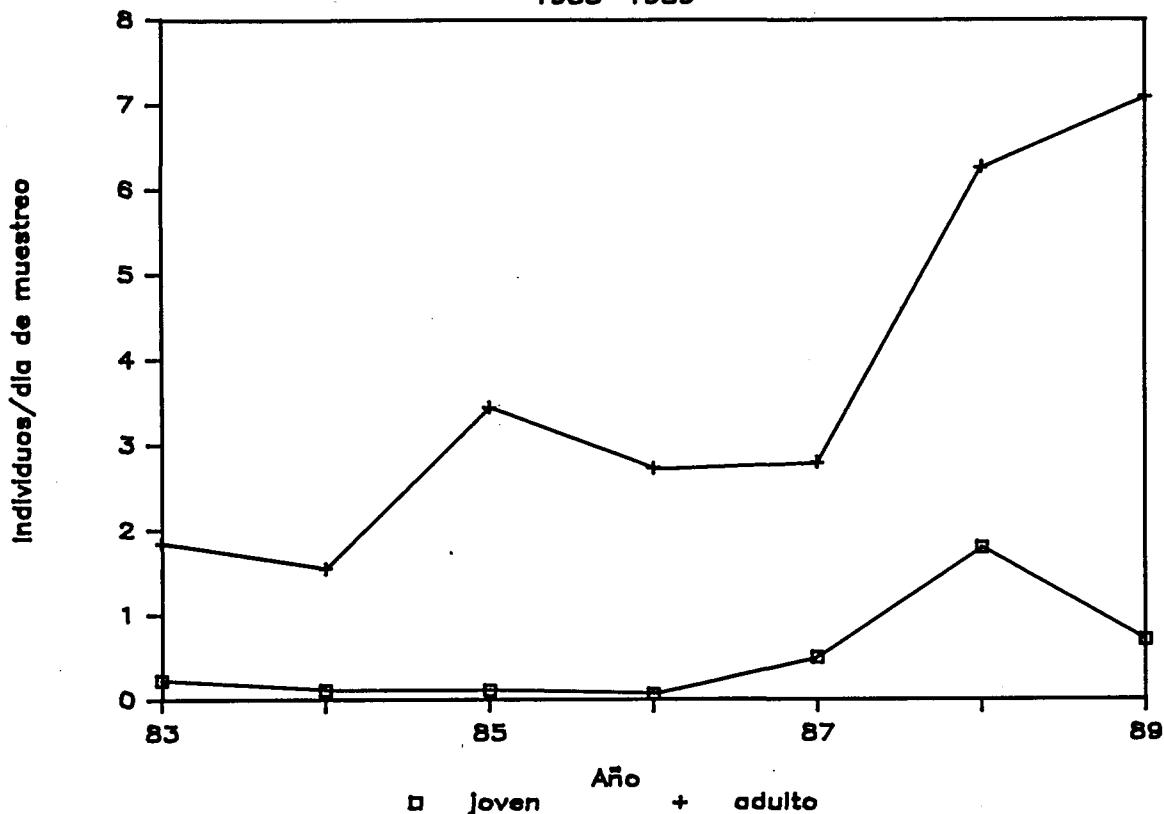


Figura 179.- Composición por edades del valor promedio anual de ejemplares capturados durante el período 1983-1989.

Puede apreciarse que, en general, los jóvenes aparecen por oleadas al final del período de estancia, llegando incluso a superar numéricamente a los adultos, como se recoge en las figuras 191 a 201. Ello se explica porque ya se ha verificado la reproducción, por lo que resulta normal que predominen en número los jóvenes sobre los adultos.

A partir de la estima promedio del momento de aparición de jóvenes calculada en cada localidad, se ha podido confirmar que existe una relación entre esta variable y la altitud de la zona muestreada; sin embargo, no se observa relación con la latitud

TABLA 148.- Momento medio en que se produce la aparición de machos jóvenes, por años, en las localidades más intensamente prospectadas. Las fechas se expresan en días transcurridos desde el 1 de enero.

AÑO	LOCALIDAD				
	PLA	SANT BOI	MAS ESPLUGUES	SANT MAGI	ALP
1983	---	178	---	---	195
1984	129.5	175	---	---	207
1985	141.8	174.1	---	---	192
1986	---	180.9	159	---	192
1987	---	---	164.4	176.7	---
1988	147.5	---	164.6	187	190
1989	124	173	---	164.5	180
<b>MEDIA</b>	<b>135.7</b>	<b>176.2</b>	<b>162.7</b>	<b>176.1</b>	<b>192.7</b>

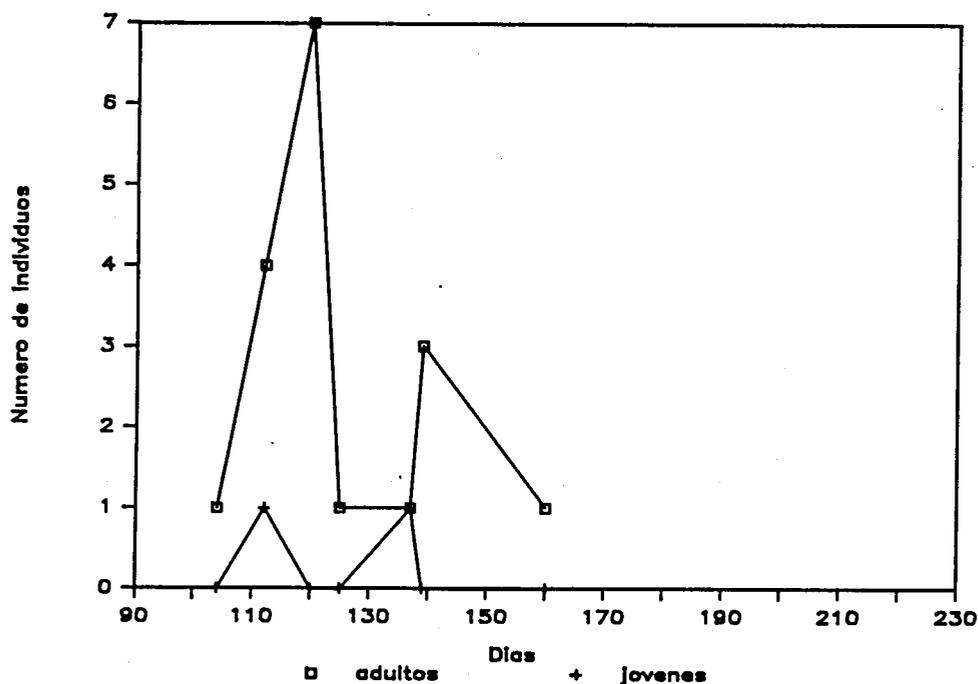


Figura 180.- Número de jóvenes y adultos capturados en el Pla de Santa María durante 1984.

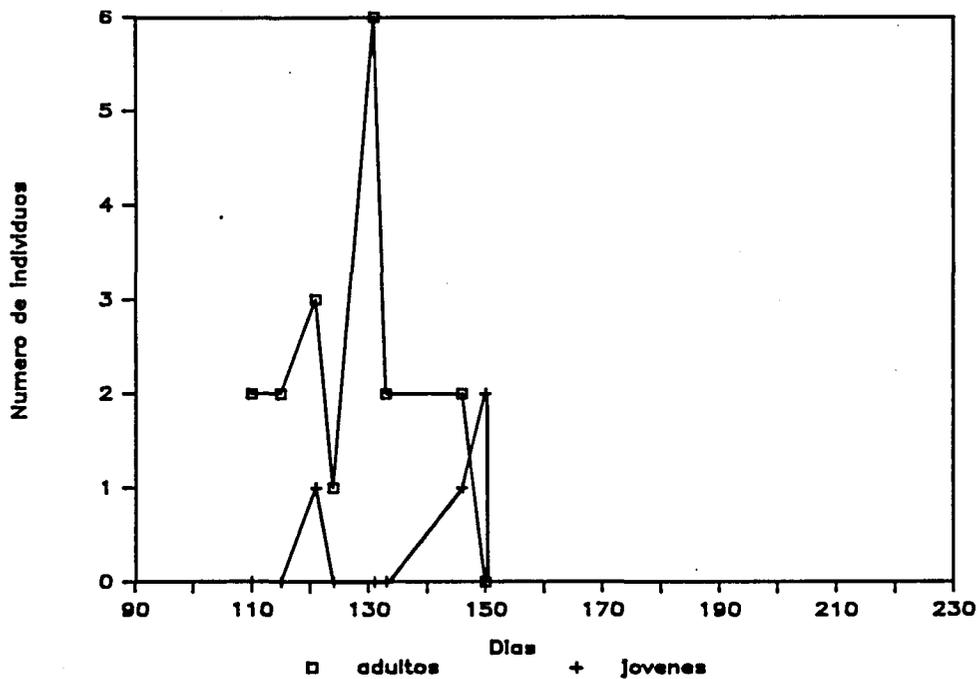


Figura 181.- Número de jóvenes y adultos capturados en el Pla de Santa María durante 1985

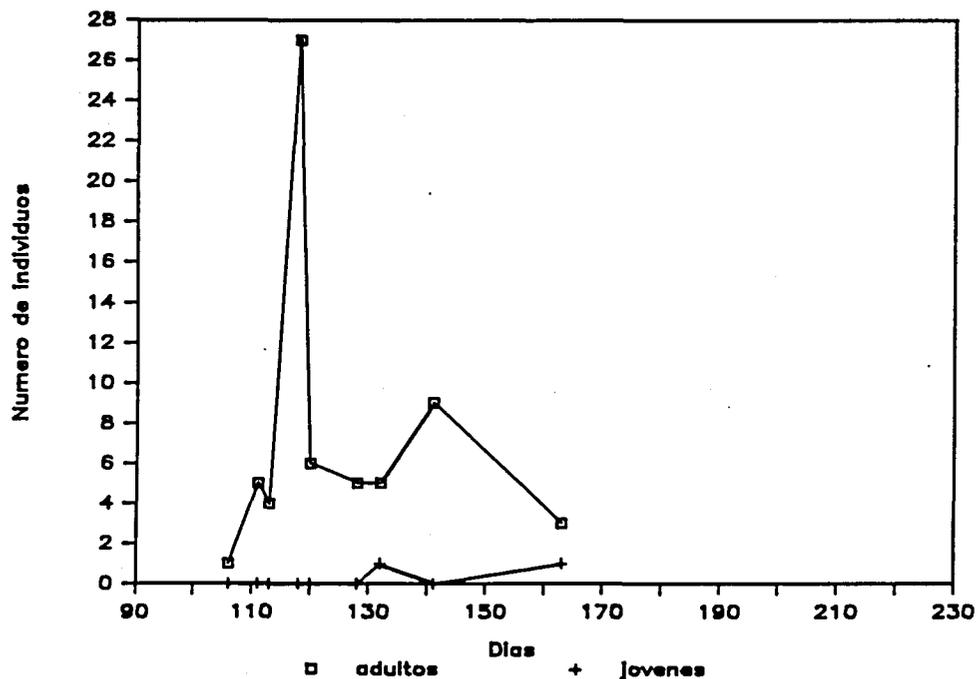


Figura 182.- Número de jóvenes y adultos capturados en el Pla de Santa María durante 1988.

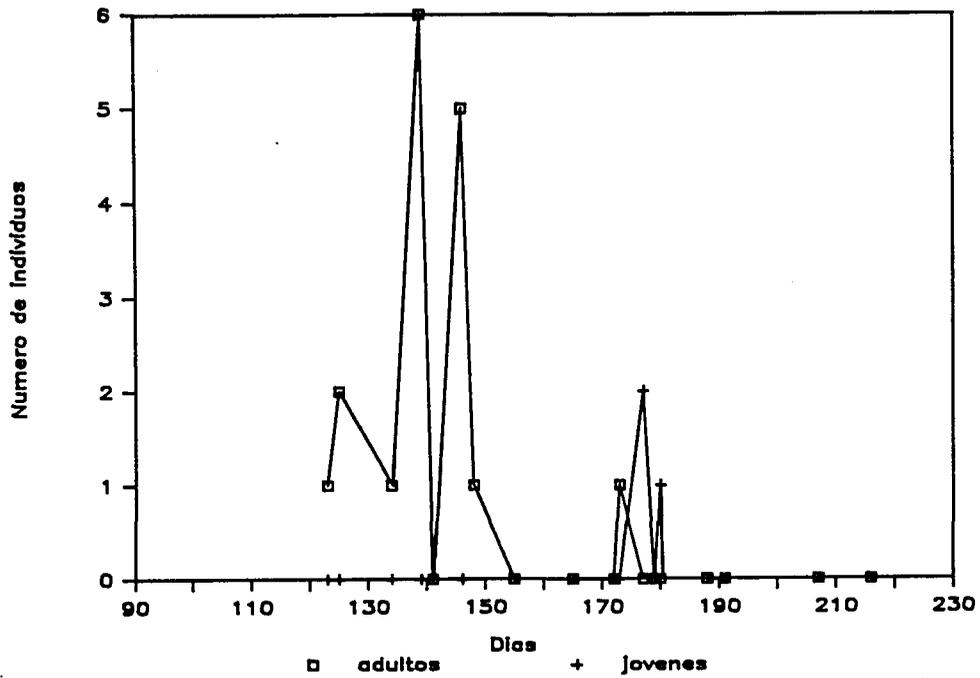


Figura 183.- Número de jóvenes y adultos capturados en Sant Boi de Lluçanés durante 1983.

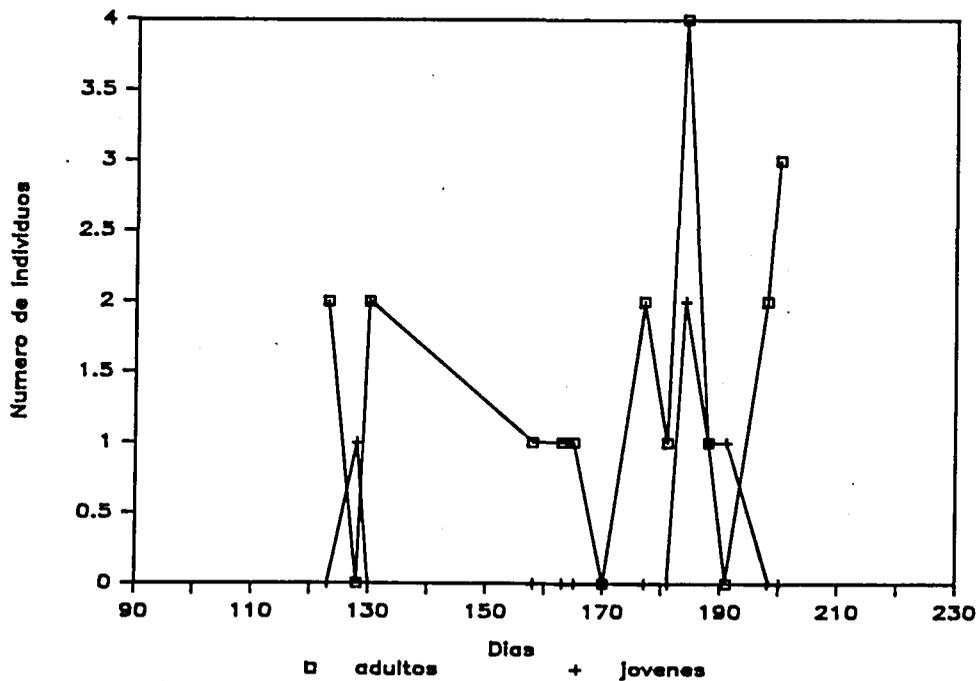


Figura 184.- Número de jóvenes y adultos capturados en Sant Boi de Lluçanés durante 1984.

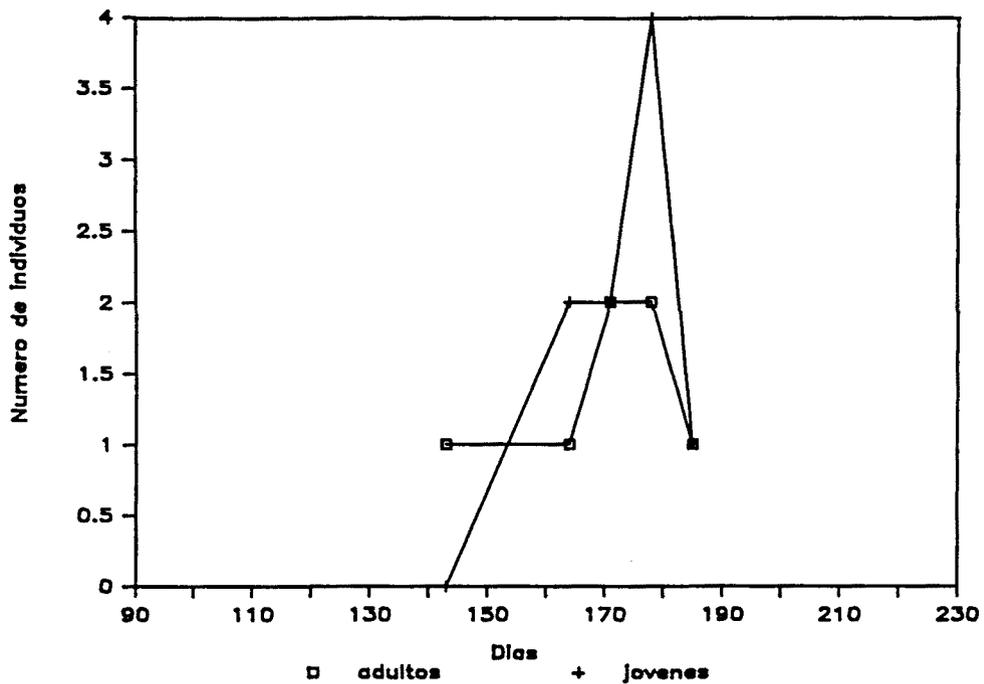


Figura 185.- Número de jóvenes y adultos capturados en Sant Boi de Lluçanés durante 1985.

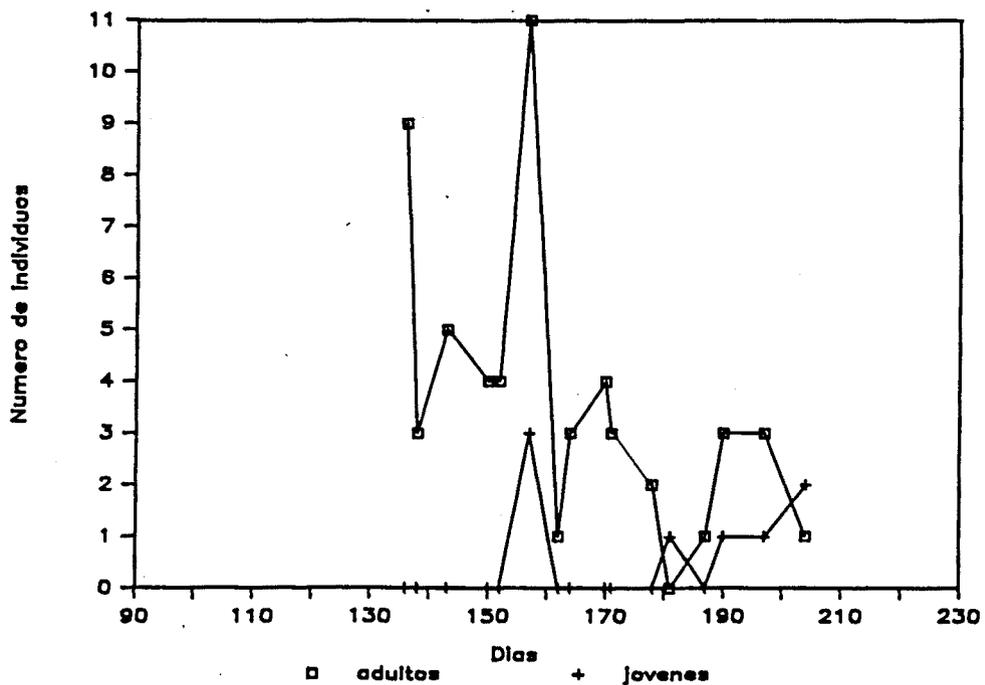


Figura 186.- Número de jóvenes y adultos capturados en Sant Boi de Lluçanés durante 1986.

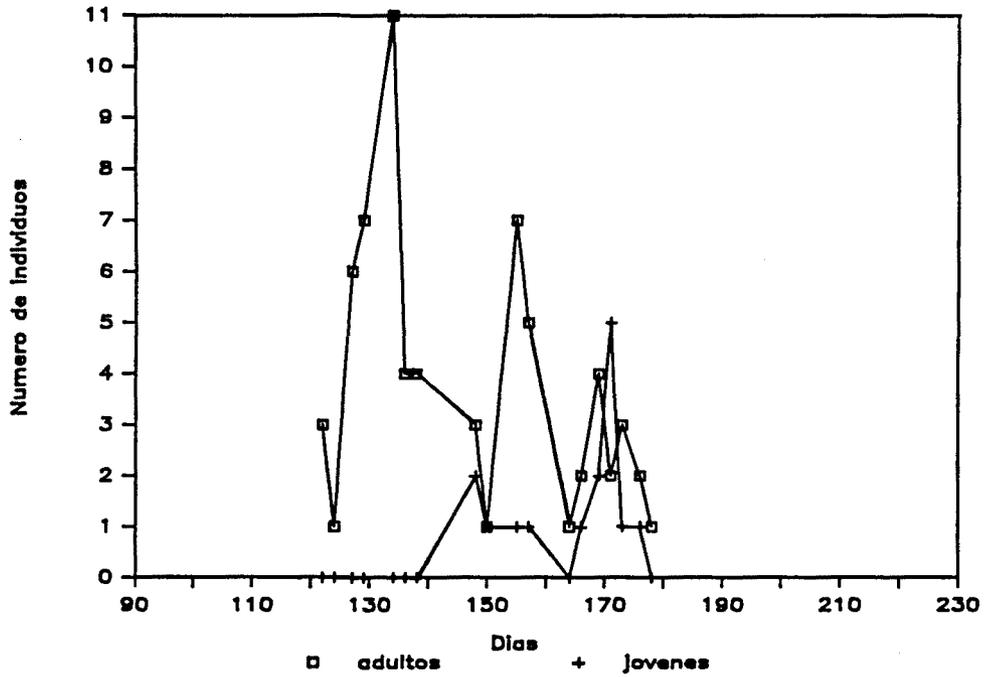


Figura 187.- Número de jóvenes y adultos capturados en Mas Esplugues durante 1987.

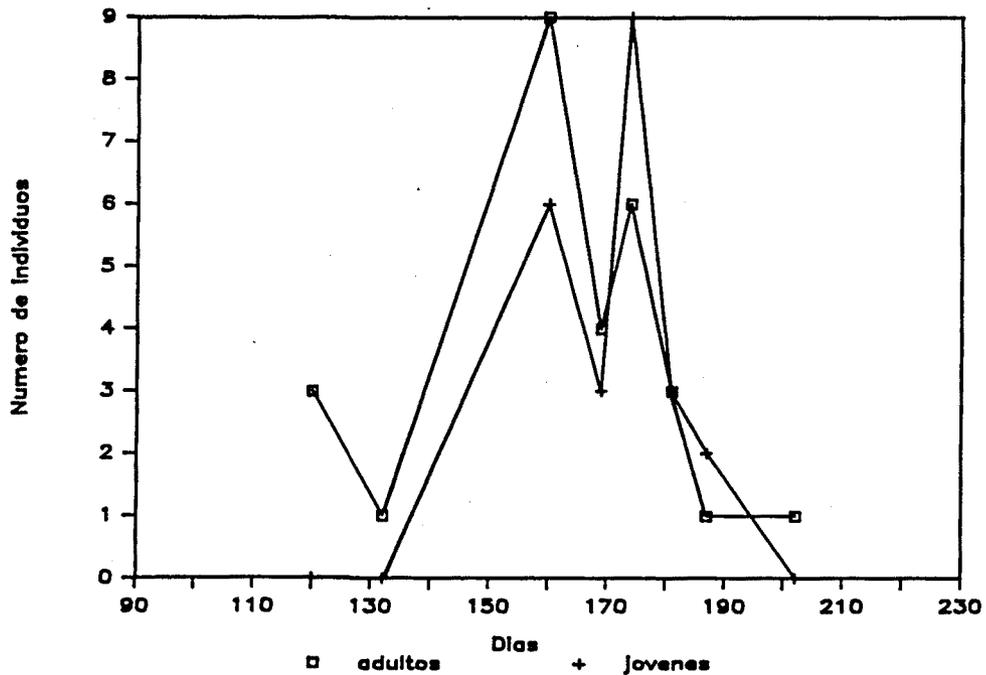


Figura 188.- Número de jóvenes y adultos capturados en Mas Esplugues durante 1988.

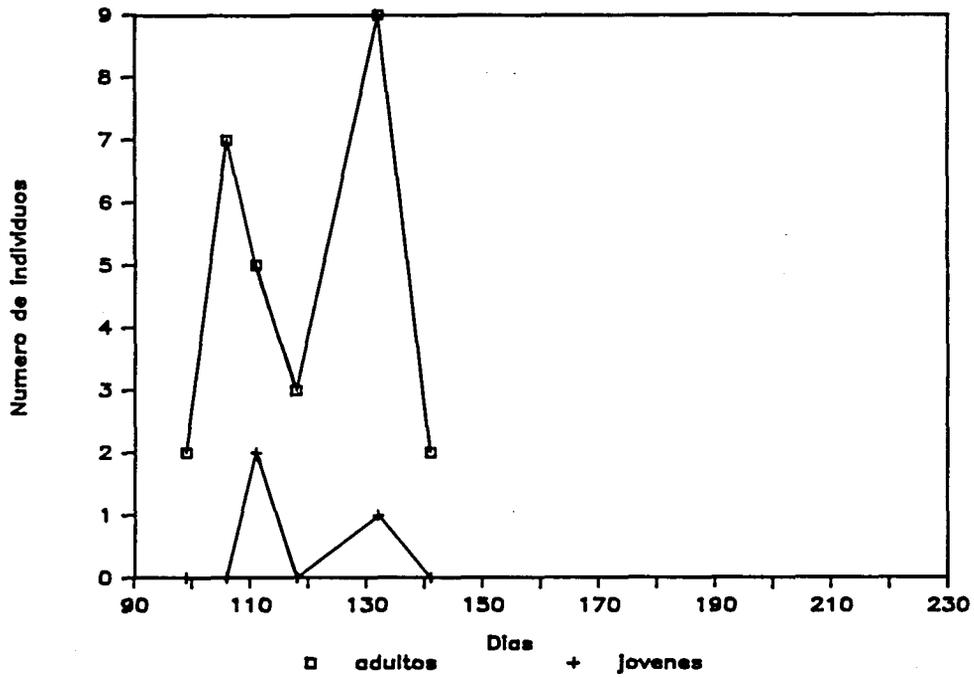


Figura 189.- Número de jóvenes y adultos capturados en Figuerola del Camp durante 1988.

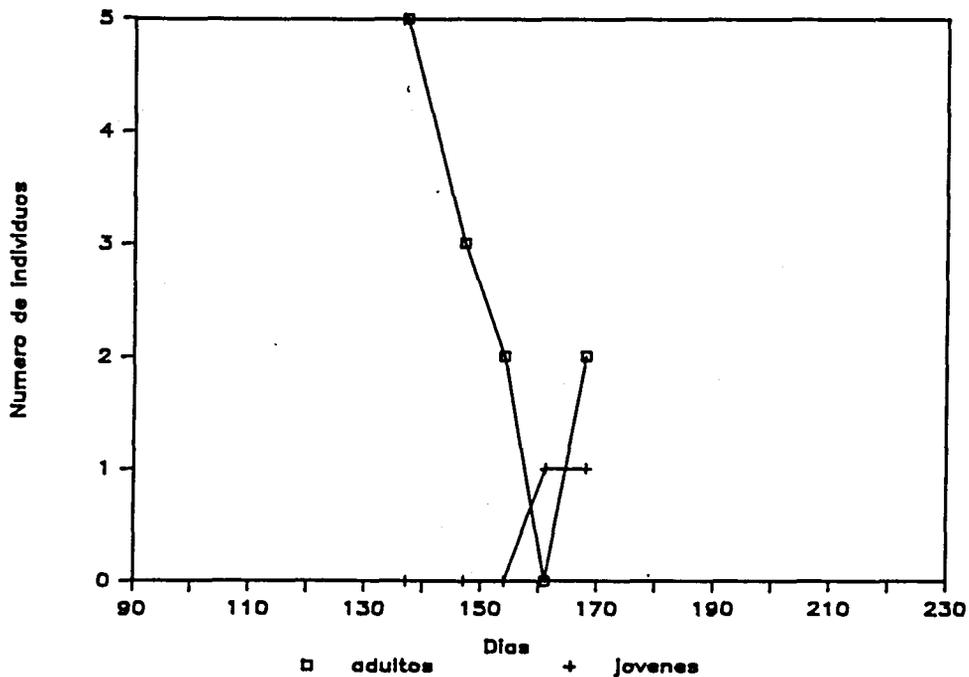


Figura 190.- Número de jóvenes y adultos capturados en Sant Magí de Brufaganya durante 1989.

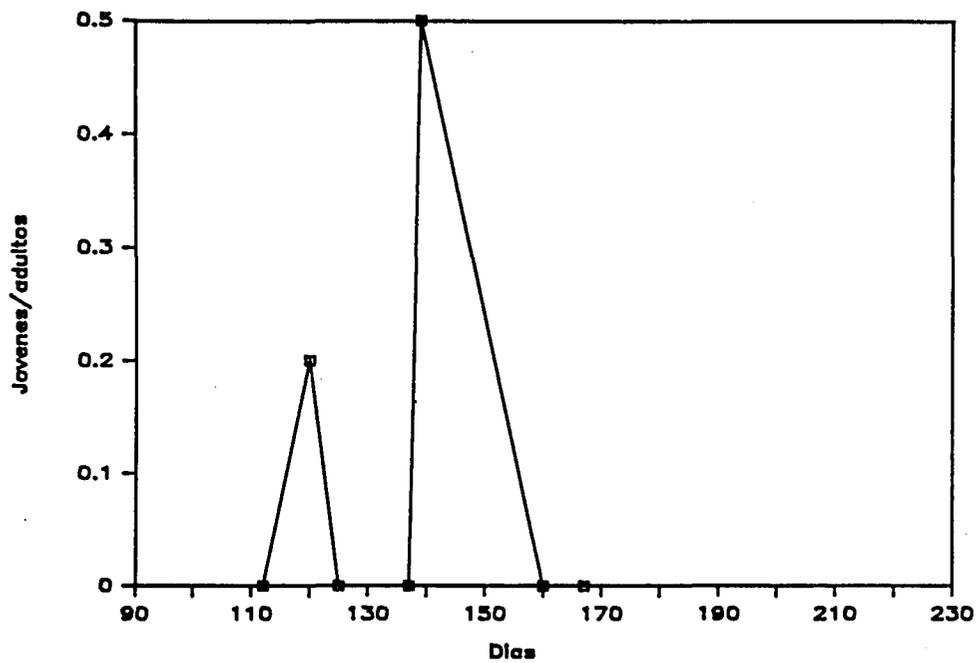


Figura 191.- Relación de jóvenes/adultos capturados en Pla de Santa María durante 1984.

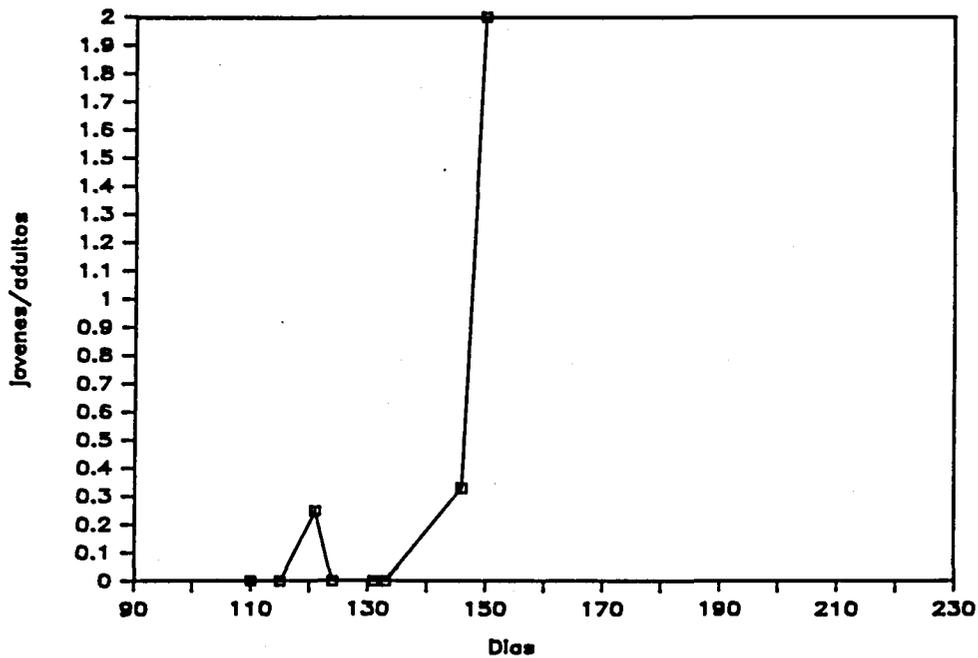


Figura 192.- Relación de jóvenes/adultos capturados en Pla de Santa María durante 1985.

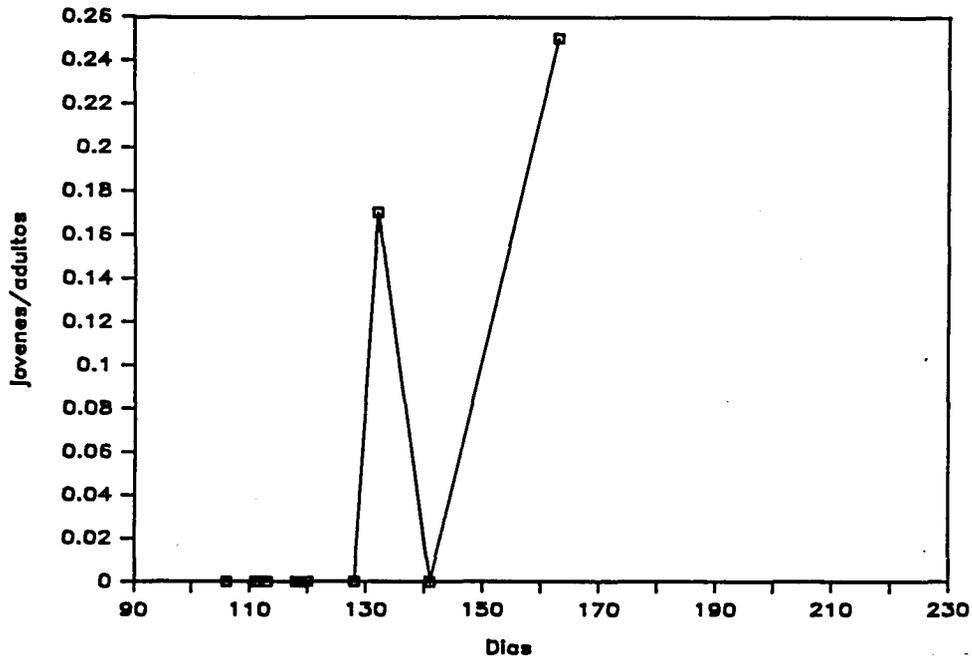


Figura 193.- Relación de jóvenes/adultos capturados en Pla de Santa María durante 1988.

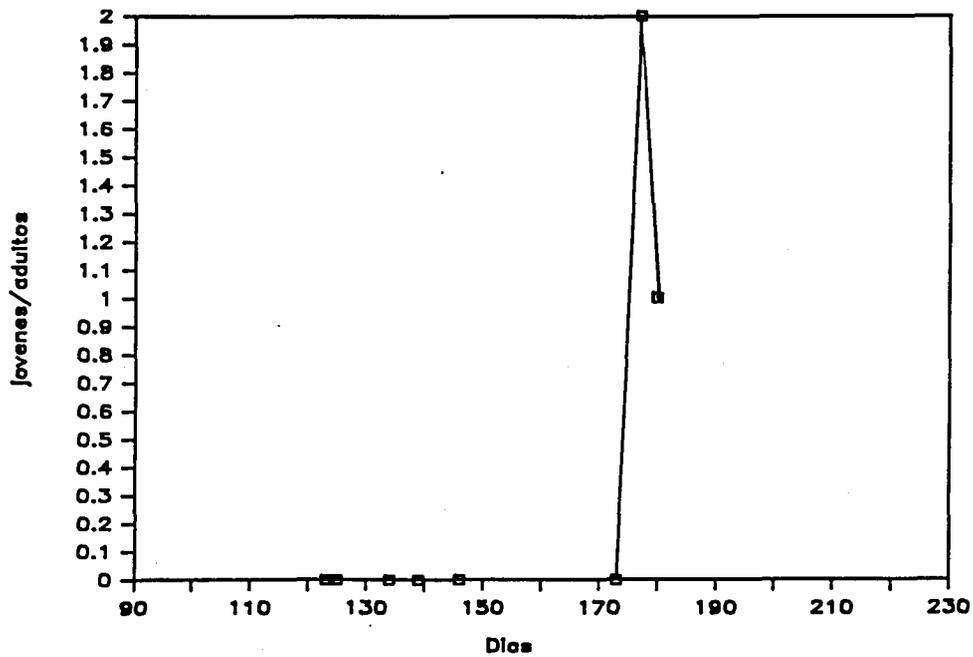


Figura 194.- Relación de jóvenes/adultos capturados en Sant Boi de Lluçanés durante 1983.

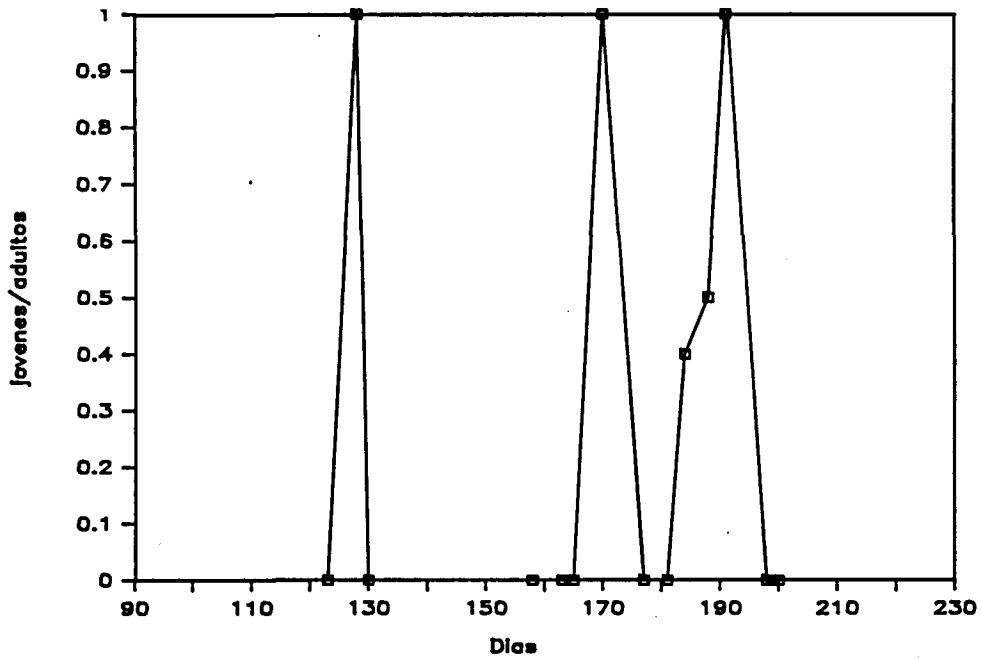


Figura 195.- Relación de jóvenes/adultos capturados en Sant Boi de Lluçanés durante 1984.

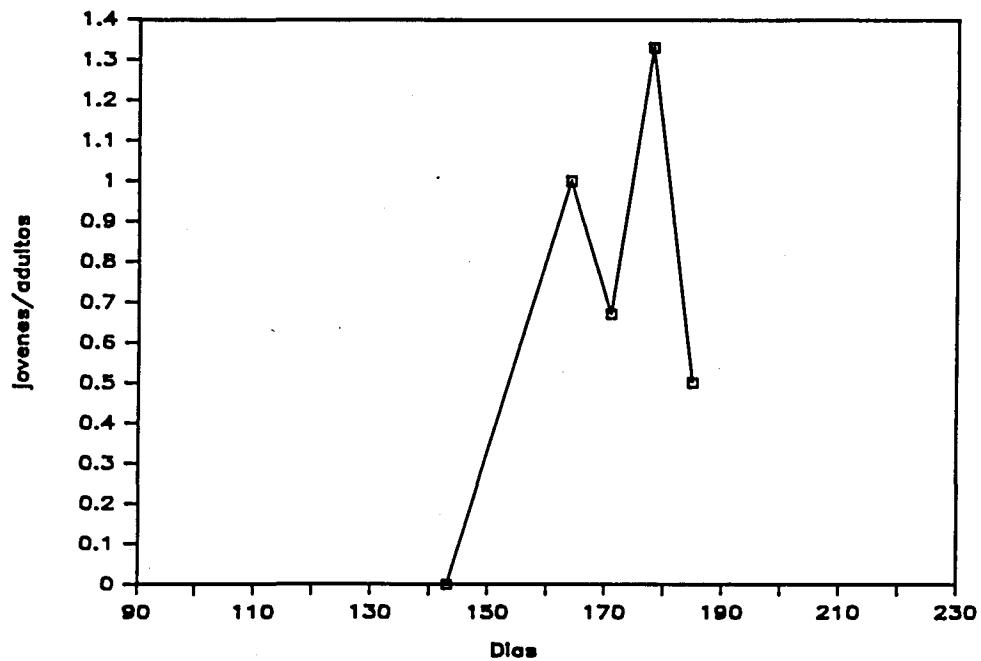


Figura 196.- Relación de jóvenes/adultos capturados en Sant Boi de Lluçanés durante 1985.

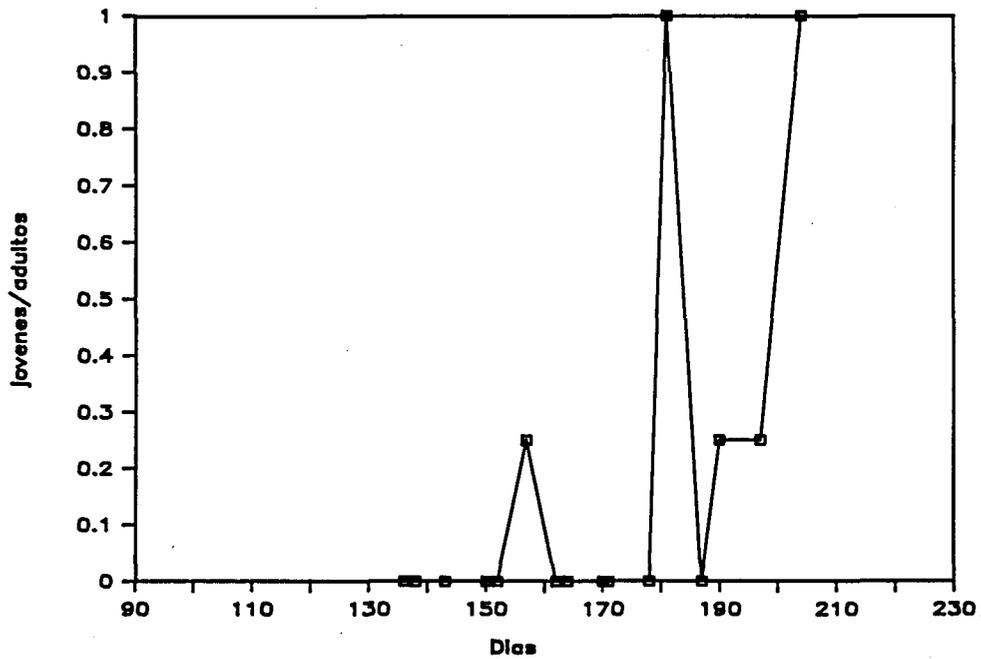


Figura 197.- Relación de jóvenes/adultos capturados en Sant Boi de Lluçanés durante 1986.

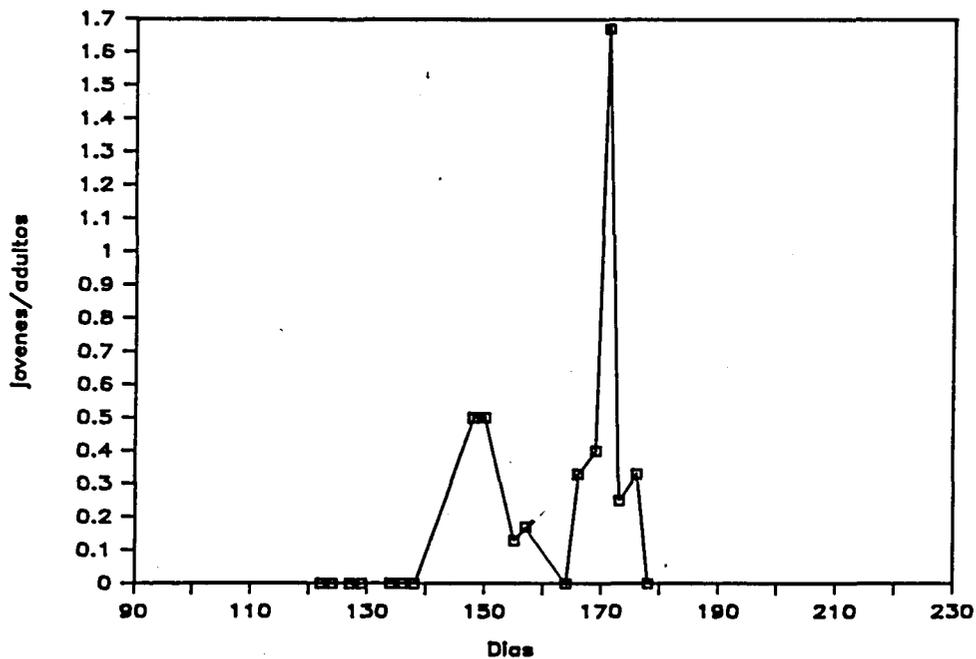


Figura 198.- Relación de jóvenes/adultos capturados en Mas Esplugues durante 1987.

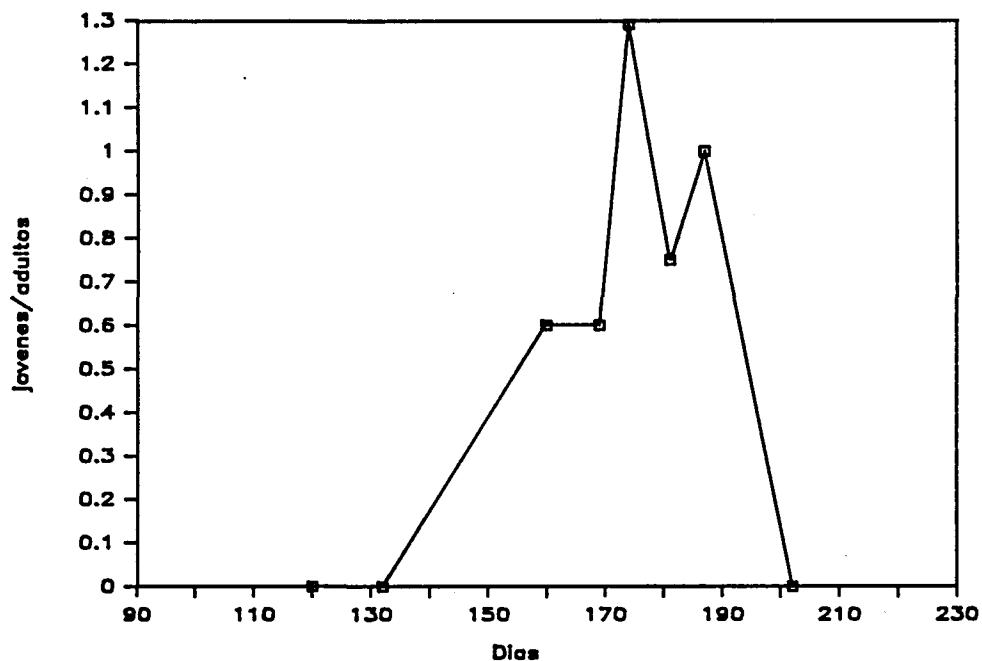


Figura 199.- Relación de jóvenes/adultos capturados en Mas Esplugues durante 1988.

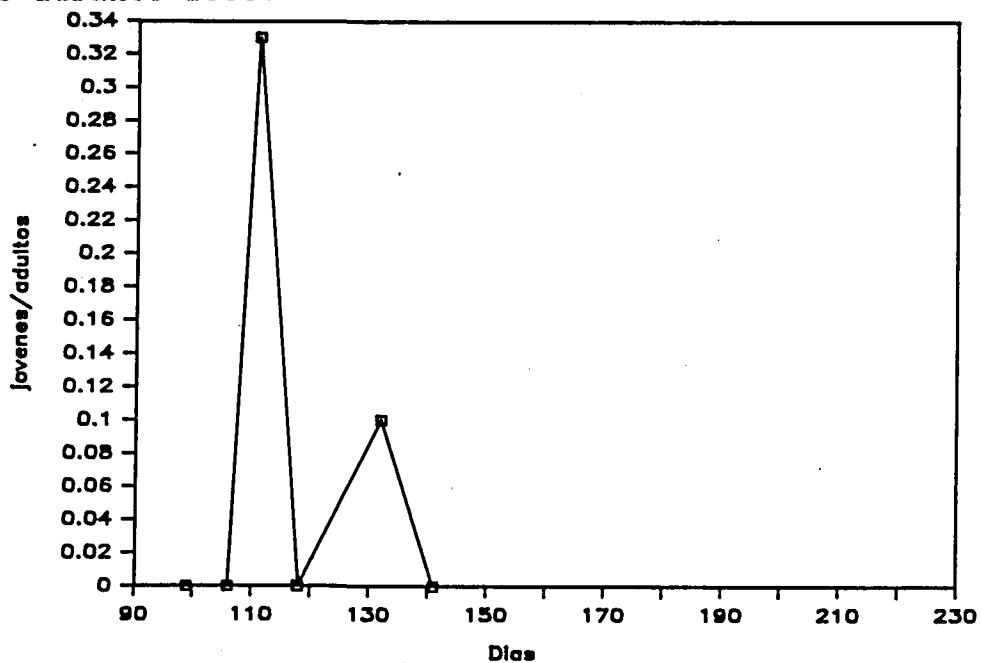


Figura 200.- Relación de jóvenes/adultos capturados en Figuerola del Camp durante 1988.

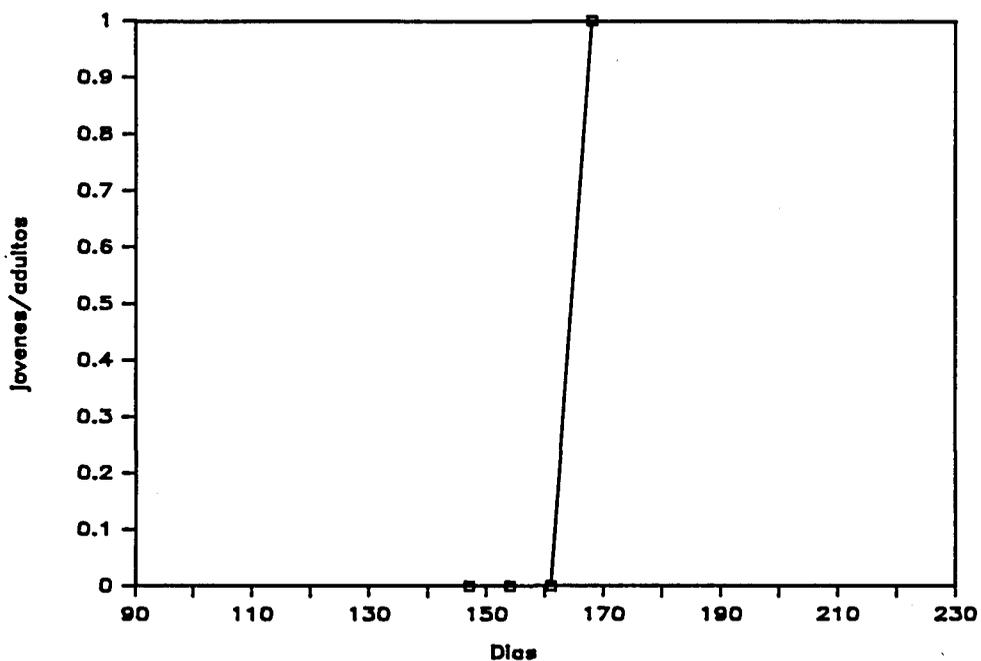


Figura 201.- Relación de jóvenes/adultos capturados en Sant Magí de Brufaganya durante 1989.

(tabla 149). De esta forma, se confirma nuevamente la importancia de la altitud de las localidades con respecto al ciclo biológico de la codorniz, ya que esta nueva relación encontrada se une a las ya descritas con respecto al momento medio de estancia (véase capítulo 3.6.) y con respecto al momento medio de eclosión de los huevos (véase capítulo 3.2.).

Ahora bien, comparando las pendientes y las ordenadas en el origen de las relaciones encontradas entre el momento medio de eclosión de los huevos y el momento medio de aparición de individuos jóvenes con respecto a la altitud (figura 202), puede

TABLA 149.- Análisis de regresión efectuados entre el momento medio en que se produce la aparición de individuos jóvenes (MMJ) (expresado en días transcurridos a partir del 1 de enero) en cinco localidades catalanas (Pla de Santa María, Sant Boi de Lluçanés, Mas Esplugues, Sant Magí de Brufaganya y Alp) en relación con la latitud (L) y la altitud (A).  $R^2$ =coeficiente de determinación; GL=grados de libertad; P=probabilidad de error (NS=no significativo; \*= $p < 0.05$ ).

ANALISIS	COEF. DE REGRESION	ORDENADA EN EL ORIGEN	T	$R^2$	F	GL	P
MMJ-L				7.23	4	0.115	NS
MMJ-A	0.0713	115.93	5.27	0.90	27.83	4	0.013*

apreciarse que ambas son prácticamente iguales. Ello implica necesariamente el hecho de que los jóvenes capturados en las distintas localidades de estudio no proceden de la reproducción que se ha llevado a cabo en las mismas; resulta imposible que en las fechas en las que eclosionan los huevos, los individuos nacidos en la zona tengan una edad estimada (véase capítulo 3.4.) de dos meses.

Se confirma así la posibilidad apuntada por diversos investigadores (HUGHES 1935, MOREAU 1951, VALVERDE 1957, TOSCHI 1959, HEIM DE BALSAC & MAYAUD 1962) según la cual los jóvenes nacidos en el Norte de Africa pueden reproducirse el mismo año en Europa. En este sentido, cabe recordar los resultados expuestos en el capítulo de desarrollo y que mostraban que en los frotis testiculares realizados sobre individuos jóvenes se detectaba la presencia de espermatozoides; además, los jóvenes y los adultos no se diferenciaban entre sí al comparar la producción o no producción de espuma por parte de la glándula cloacal. También cabe recordar

## Relaciones MME, MEC, MJO—ALTITUD

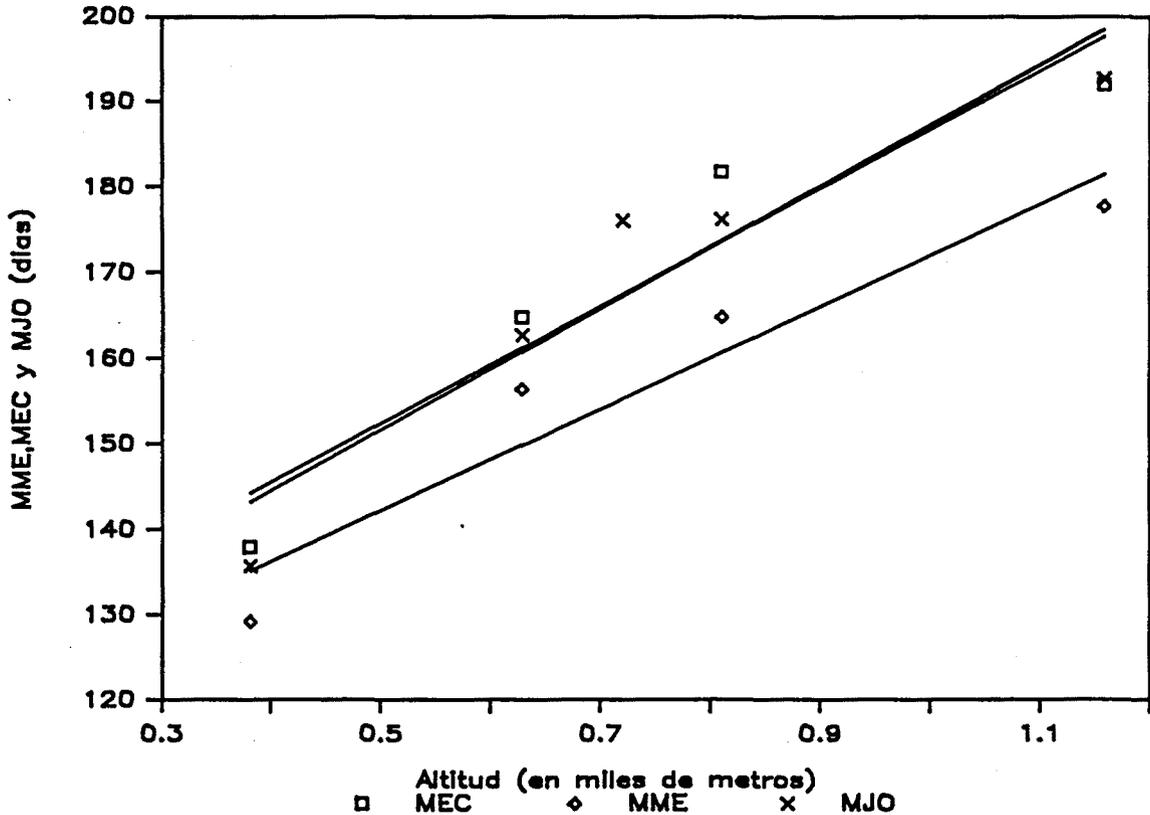


Figura 202.- Relaciones entre la altura sobre el nivel del mar (abscisas) con respecto a: 1) el momento medio de estancia de los machos (MME) 2) el momento medio de eclosión de los huevos (MEC) 3) el momento medio en que se capturan jóvenes del año (MJO). En el eje de ordenadas se expresa el número de días transcurridos desde el 1 de enero.

los resultados obtenidos por GHIGI et al. (1935), comentados en el capítulo de movimientos, según los cuales el período decreciente del paso primaveral en Italia se caracteriza por la llegada de hembras con placas incubatrices y de ejemplares jóvenes.

Por tanto, una vez demostrada la madurez sexual de estos individuos jóvenes que no han nacido en las localidades muestreadas y el movimiento de los mismos de Africa a Europa, nada se opone a la aceptación de la teoría anteriormente expuesta de que un

individuo nacido en Africa pueda reproducirse posteriormente en Europa; únicamente sí cabría matizar que entra dentro de lo posible que ocurriera lo mismo con individuos nacidos en el Sur de la Península Ibérica. Debe tenerse presente que, de los jóvenes capturados en el presente estudio, se sabe que no han nacido en las localidades muestreadas, pero se desconoce totalmente su procedencia, por lo que no debe descartarse tal posibilidad.

Se confirma, por tanto, la estrategia ecológica seguida por la codorniz, claramente estratega de la r al poseer una corta esperanza de vida y una baja tasa de supervivencia (véase capítulo 3.12.), pero una alta productividad.

Finalmente, cabe resaltar de nuevo la importancia de la altitud de las localidades de estudio sobre el ciclo biológico de la codorniz. Ante los resultados obtenidos en el capítulo 3.6., en el capítulo 3.11. y los obtenidos en el presente capítulo, puede sumarse que el potencial reproductor de la especie, seriado en el espacio y en el tiempo, está perfectamente acoplado a un medio cambiante que depende de la actividad agrícola. De esta manera, la codorniz alcanza los biotopos a medida que éstos presentan las condiciones idóneas de crecimiento para desarrollar la cría, abandonándolos cuando las condiciones resultan desfavorables.

---

4.-DISCUSSION GENERAL

---

#### 4.1.- ¿Está justificada la aceptación de subespecies en Coturnix coturnix?

A la vista de los resultados expuestos y discutidos en el capítulo de morfometría y subespeciación, podemos afirmar que en la actualidad no está justificada la aceptación de subespecies en Coturnix coturnix.

Debe tenerse presente que la situación actual, con seis subespecies admitidas, constituye un cierto atavismo que se ha mantenido desde que a principios de siglo, e incluso antes, se describieran dichas subespecies; no obstante, no se ha tenido en cuenta que el propio concepto de subespecie ha ido evolucionando con el tiempo, desde su nacimiento hasta la actualidad, lo que ha contribuido a crear no pocas situaciones confusas.

Así, el término subespecie nace con la definición de variedad o raza geográfica, siempre que fuese biométricamente distinta de la especie típica; este aspecto ha ido variando y enriqueciéndose, pero es el que ha prevalecido en Zoología (MAYR 1982) y, probablemente, a ello se deba la enorme proliferación de subespecies en esta ciencia, lo que a su vez ha comportado una progresiva pérdida de funcionalidad.

A finales del siglo pasado empiezan a considerarse dos vertientes en el concepto de subespecie:

a) la darwinista, que apunta hacia un estado incipiente de diferenciación y de especiación, lo que implica que la subespecie no es sólo una unidad taxonómica, sino también evolutiva.

b) la propuesta por diversos ecólogos, que consideran que las modificaciones fenotípicas son una respuesta adaptativa de la especie frente a las condiciones ambientales. Es entonces cuando surgen las reglas ecológicas de Allen, Bergman, Gloger, etc.

Posteriormente, desde que Huxley descubre las clinas en 1939, no se admite que las poblaciones integradas en una clina puedan ostentar el rango de subespecies distintas (MAYR 1963, 1969, ZUSI 1982, WILSON & BROWN 1953), por muy distintas que puedan ser las poblaciones que las integran, si entre ellas existe toda una gradación de poblaciones con rasgos intermedios.

Llegado el momento actual, y sintetizando las definiciones de diversos investigadores, puede definirse el término subespecie (CIRER 1987) como "aquella categoría colectiva formada por varias poblaciones locales, todas ellas con ligeras diferencias genéticas y fenotípicas entre sí, pero con características comunes que sirven de diagnóstico inequívoco frente a las demás subespecies de la misma especie. Estas características definitorias, relacionadas con el hábitat que ocupan las poblaciones, determinan en gran parte la distribución de la subespecie. Para definirla, no pueden utilizarse ni los caracteres individuales ni aquéllos que varían entre las poblaciones gradacionalmente, formando clinas".

Por lo tanto, actualmente se comprende el concepto de subespecie únicamente como una unidad taxonómica, y no como una unidad de evolución (O'NEILL 1982). Por otra parte, el diagnóstico inequívoco, aspecto éste primordial, comporta que por lo menos el 75 % de los individuos deben ser identificados con los caracteres

propios de la subespecie (MAYR 1969, SIMPSON 1961), si bien hay quien llega a defender la cota del 95 % de identificación inequívoca (O'NEILL 1982).

Ante esta visión actualizada del concepto de subespecie, cabe señalar que en el presente estudio el análisis discriminante efectuado en el capítulo 3.1., en el que se incluyeron variables biométricas y de coloración, sí mostró diferencias significativas en las distintas subespecies, concretamente en la longitud de la primera primaria; ahora bien, el porcentaje de clasificaciones demostró una escasa eficiencia, ya que clasificaba correctamente únicamente al 55.9 % del total de los casos analizados, porcentaje éste muy inferior al 75 % - 95 % exigido en la actualidad.

Además debe tenerse en cuenta la tendencia clinal que se ha hallado y que muestra una diferenciación creciente en latitud de la longitud del ala, aunque las subespecies insulares parecen estar parcialmente desligadas de esta clina.

En definitiva, cabría señalar que la nomenclatura trinomial en Coturnix coturnix basada en los criterios de distribución geográfica, coloración y tamaño del individuo, no está lo suficientemente sustentada como para justificar su aceptación actual, siendo más aconsejable abogar por una gran variación individual y clinal.

#### 4.2.- ¿Es territorial la codorniz? ¿Qué sistema de apareamiento sigue la especie?

Tal y como se hace constar en la introducción de la presente memoria, el sistema de apareamiento constituye uno de los mayores enigmas de la especie estudiada, variando, según diversos investigadores, desde la monogamia (INGOLD 1921, MOREAU 1951) hasta la promiscuidad (HEINROTH & HEINROTH 1928, DEMENT'EV & GLADKOV 1952); incluso hay investigadores que consideran que las codornices se encuentran en un estado de transición entre la poligamia y la monogamia (KOVACH 1974). Por su parte, CRAMP & SIMMONS (1980) apuntan que la naturaleza de la formación de la pareja es probablemente variable, dependiendo parcial o localmente de la tasa de sexos.

A lo largo de los capítulos de resultados expuestos en la presente memoria se aportan toda una serie de elementos que, convenientemente estructurados, permiten realizar una aportación propia, basada en una discusión en profundidad sobre el tema; observaciones cualitativas puntuales en la pajarera y las experiencias de campo descritas en el apartado de metodología general permiten complementar y reforzar puntualmente algunos aspectos de la información que se ha conseguido disponer.

Haciendo una recopilación sintética de la información recogida en el presente estudio, así como de la información bibliográfica ya existente, puede hacerse una reconstrucción acerca del cómo y por qué del sistema de apareamiento de la codorniz en las

localidades de cría estudiadas. Posteriormente se procederá a discutir el tipo de apareamiento con el que se corresponde siguiendo las clasificaciones sugeridas por diversos investigadores, esgrimiendo los argumentos a favor o en contra propios de todo proceso de discusión.

Primeramente, cabe señalar el hecho de que, tal y como se pone de manifiesto en el capítulo 3.6., la mayor parte de los individuos que llegan primero a nuestras latitudes son machos (GHIGI et al. 1935). Ello dió pie a que De Bond (en MOREAU 1951) afirmara la territorialidad de los machos, todavía admitida en la actualidad (CRAMP & SIMMONS 1980) e incluso cuantificada al delimitar los tamaños de los territorios (KING, en CRAMP & SIMMONS 1980); según las observaciones de De Bond, los machos que llegan primero intentan establecer territorios, las fronteras de los cuales fluctúan de día en día; cuando llegan las hembras, éstas no hacen caso de los machos, sino que proceden a seleccionar un lugar donde construir el nido. Siempre según De Bond, cuando lo han hecho, la hembra canta; los machos de los alrededores que la pueden oír responden y ella se aparea con el propietario del territorio en el que se ha establecido o con su vencedor.

A este respecto, hay que tener presente que los resultados obtenidos van totalmente en contra de este esquema de territorialidad, entendida como "área defendida" (LEHNER 1979, HEYMER 1982). Como puede apreciarse en el capítulo 3.11., la mayor parte de los machos de una zona se caracterizan por su gran movilidad, renovándose la casi totalidad del "stock" de machos que

ocupan una zona en un breve período de tiempo no superior a los dos días. Probablemente, la errónea idea de territorialidad (defensa de un área durante un período de tiempo más o menos largo) venga dada por el hecho de que una misma parcela de terreno pueda estar permanentemente ocupada, si bien por machos distintos y de forma sucesiva; ello ha dado pie a hablar de "sitios privilegiados de codorniz" (OBERTHUR 1954, GUYOMARC'H et al. 1984, observaciones personales).

Por experiencias llevadas a cabo con ejemplares aislados visualmente pero no acústicamente en jaulas individuales (véase el capítulo de metodología general), así como con las experiencias llevadas a cabo en el campo con hembras embragadas, y por observaciones en la pajarera, pudo establecerse que es la hembra la que selecciona a los machos; así, se pudo apreciar en el primer caso cómo tres machos cantaban incesantemente en sus jaulas pero únicamente uno de ellos obtuvo respuesta por parte de la hembra. Las experiencias llevadas a cabo en el campo con hembras embragadas y las observaciones de la pajarera confirmaron el resultado anterior.

Ello se muestra de acuerdo con las tímidas afirmaciones de CRAMP & SIMMONS (1980), en el sentido de que la llamada de anuncio de los machos (canto) puede tener como función principal la de atraer a las hembras, más que la de expresar una territorialidad; en concordancia con ello, hay evidencias que sugieren que los machos que se encuentran apareados cantan con una menor frecuencia o no cantan (MOREAU 1951, observaciones personales).

Por tanto, puede cambiarse el inicial enfoque de De Bond por este otro: los machos, que llegan antes a las localidades de cría, emiten su canto de anuncio con la esperanza de ser seleccionados por las posibles hembras que se pudieran encontrar no apareadas en la zona. Durante el día siguiente al de su llegada, exploran si las condiciones de hábitat y de apareamiento son favorables; caso de que lo sean, es decir, de que el macho sea seleccionado por una hembra tras un breve cortejo más acústico que visual, se establecerá en la zona e iniciará los vínculos de unión con la hembra. Durante este período de unión, el macho no defiende ningún tipo de territorio frente a otros machos, pero sí defiende a la hembra frente a eventuales intentos de cópula por parte de otros machos, tal y como se ha podido observar en la pajarera y en las experiencias llevadas a cabo en el campo con hembras embragadas (véase capítulo de metodología general). Un comportamiento similar de defensa de la hembra más que de un territorio se ha podido encontrar en el Ictérico Molothrus ater (DARLEY 1982). Este tipo de observaciones también van totalmente en contra de la presunta territorialidad de la especie.

En el caso de que el macho no fuera seleccionado por ninguna hembra, proseguiría sus movimientos nomádicos para continuar anunciándose en otras localidades con la esperanza de ser finalmente seleccionado por una hembra.

Volviendo al afortunado macho que, tras una breve "conversación" y un más breve y sencillo cortejo visual, ha sido seleccionado por una hembra, establecerá vínculos de unión con

ella, permaneciendo juntos durante unos pocos días. Los datos de recuperaciones locales de anillas expuestos en el capítulo 3.11. indican períodos que oscilan entre 2 y 44 días, con un valor promedio de 11.58 días; observaciones en la pajarera muestran que la duración de los vínculos de unión oscilan entre los 10 y los 38 días aproximadamente, con un valor promedio de 15. Estos vínculos se rompen con el inicio de la incubación; entonces, la hembra se dedica ella sola a realizar toda la tarea de incubación y cría de los pollos, sin recibir la más mínima ayuda por parte del macho (MOREAU 1951, CRAMP & SIMMONS 1980, observaciones personales), quien vuelve a recuperar su independencia, por lo que puede desaparecer de la zona e iniciar de nuevo la búsqueda de nuevas hembras. La primera, en cambio, se queda retenida en la zona con el proceso de incubación y cría de la pollada.

Este modelo de sistema de apareamiento (descrito en PUIGSERVER et al. 1984 y, parcialmente, en SCHLEIDT 1983), presenta algunos interrogantes, tales como ¿por qué existe un nomadismo tan acusado en términos cuantitativos por parte de los machos? ¿Por qué la mayor parte de los machos son célibes?

La respuesta se encuentra en el hecho de que, durante el período de cría en las localidades muestreadas, la razón de sexos se encuentra muy descompensada en favor de los machos (casi cinco machos por cada hembra), tal y como se expone detalladamente en el capítulo 3.9.. La discusión acerca del por qué de esta tasa de sexos tan descompensada se encuentra detallada pormenorizadamente en el citado capítulo, y hace alusión a una cría paulatina y

asincrónica, que se inicia en el Norte de Africa y que provoca la retención de la hembra por la incubación y cría de los pollos, pero no la del macho que, desvinculado de su pareja, efectuará movimientos hacia Europa a la búsqueda de condiciones ambientales favorables y de hembras libres. Esta situación se irá sucediendo de forma análoga en el Sur de la Península Ibérica, por lo que la razón de sexos se irá descompensando gradual y progresivamente a medida que se ascienda al norte, pese a que exista en realidad el mismo número aproximado de machos (la mayor parte célibes) que de hembras (la mayor parte ocupadas en sus tareas de cuidado parental).

Desde un punto de vista sociobiológico, probablemente debe haber competencia por el esperma entre diferentes machos; ello explicaría la duración de los vínculos de unión de la pareja, que de hecho consistiría en un comportamiento de vigilancia de la hembra por parte del macho frente a posibles cópulas extramaritales de otros machos (PARKER 1979, BEECHER & BEECHER 1979, BIRKHEAD 1979); en experimentos realizados en el campo con una hembra embragada se pudo poner de manifiesto que, tras seleccionar a un macho, acudieron varios más que intentaban copular con aquélla. El macho apareado no defendió territorio alguno, pero sí defendió la hembra frente a los acosos de los que fue objeto por parte del resto de machos; ahora bien, esta defensa de la hembra no siempre tuvo un éxito total, dado que en ciertas ocasiones, mientras el macho apareado con la hembra expulsaba a otro lejos de las proximidades de la misma, otro oportunísimo macho aprovechaba la

ocasión para tener una breve cópula con la hembra. Cabe destacar, no obstante, lo forzado y artificioso de la situación, creada mediante el uso del reclamo para atraer el mayor número posible de machos cerca de la hembra embragada.

Siguiendo con el enfoque sociobiológico, una vez se ha producido la puesta de huevos, y frente a un medio no restringido de alimento que asegura la supervivencia de la prole con el cuidado de un solo progenitor, a los machos les es más beneficioso, desde un punto de vista de eficacia biológica, romper sus vínculos y localizar nuevas hembras con las que aparearse. Las hembras son víctimas de su mayor aporte energético a la reproducción y del hecho de ser las últimas en responsabilizarse de los huevos.

Una vez descrito el sistema de apareamiento seguido por la codorniz, el siguiente paso sería procurar encajarlo dentro de las clasificaciones de sistemas de apareamiento existentes en la actualidad. Para ello se va a analizar la posibilidad de que encaje primeramente en un sistema monogámico o en un sistema poligámico.

Según WILSON (1980), existen una serie de condiciones que favorecen la monogamia, mientras que otras favorecen la poligamia; por otra parte, de la lectura de los trabajos de SELANDER (1972), BRADBURY (1981), ORING (1982), HÖGLUND (1989), GILLIARD (1963), BRADBURY et al. (1986) y EMLÉN & ORING (1977), se desprenden una serie de características que acompañan a la monogamia y a la poligamia y, dentro de esta última, al apareamiento tipo lek o al apareamiento tipo polibraquigínico, que serían los que, a priori, se podrían ajustar mejor al modelo propuesto anteriormente.

Primeramente, se va a establecer una comparación entre monogamia y poligamia, atendiendo a las condiciones que las favorecen y a las características que las definen, sumariadas en la tabla 150.

Con respecto a la monogamia, puede apreciarse claramente que las codornices no se asientan en territorios con recursos escasos y valiosos, ni se encuentran en un ambiente físico difícil (véase capítulo 3.6.). En lo tocante a la reproducción temprana en el tiempo, es posible que se produzca de forma ocasional, pero no únicamente, ni mucho menos de forma general.

Los lazos de pareja sí pueden tomarse como de duración considerable, atendiendo a la clasificación propuesta por SELANDER (1972). Más difícil resulta creer en una relación exclusiva entre un macho y una hembra, puesto que mientras que ésta queda retenida con la incubación y cría de la prole, el macho desaparece de la zona y se reintegra en la fracción de machos célibes que buscan pareja. Por otra parte, claramente se ha establecido la falta de cuidado parental por parte del macho, ya que la elección de la ubicación y la construcción del nido corren únicamente a cargo de la hembra (VERHEYEN 1950, MOREAU 1951), quien también se encarga de la incubación de los huevos y de la cría de los pollos (CRAMP & SIMMONS 1980, observaciones personales).

La nidificación sincrónica favorecería la monogamia; si todas las hembras se reprodujeran al tiempo, los machos no encontrarían nuevas hembras libres y dispuestas para aparearse. Ahora bien, los resultados obtenidos en el capítulo 3.2. mostraron la existencia

TABLA 150.- Cuadro sinóptico que recoge las condiciones que favorecen la monogamia y la poligamia, así como sus características definitorias

---

SISTEMAS DE APAREAMIENTO

---

1.- Monogamia

- Condiciones que la favorecen:
  - a) Territorio con recursos escasos y valiosos
  - b) Ambiente físico difícil
  - c) Reproducción temprana, que es ventajosa
- Características:
  - a) Lazos de pareja de duración considerable
  - b) Relación exclusiva entre un macho y una hembra
  - c) En general, cuidado parental de los dos padres
  - d) Nidificación sincrónica
  - e) Razón de sexos no sesgada

2.- Poligamia

- Condiciones que la favorecen:
    - a) Anisogamia
    - b) Superabundancia de alimento local o estacional
    - c) Lugares de nidificación restringidos
    - d) Predación poco intensa
    - e) Precocidad de los jóvenes
    - f) Gran longevidad
  - Características:
    - a) Lazos de pareja de duración considerable
    - b) Un individuo se aparea con dos ó más hembras
    - c) El macho no realiza cuidado parental
    - d) El período de máximo desarrollo testicular se alarga, para incluir toda la estación de cría
    - e) La razón de sexos está descompensada
    - f) Nidificación asincrónica
-

de una notable asincronía en la nidificación, lo que favorece en cambio la poligamia. La rápida maduración de las gónadas, expuesta en el capítulo 3.5., también favorece la aparición de puestas asincrónicas. Finalmente, el hecho de que la tasa de sexos, con ser más o menos equilibrada en su conjunto, se presente altamente sesgada en favor de los machos en las localidades de cría estudiadas, constituye otro argumento en contra de la monogamia.

Globalmente, por tanto, puede rechazarse una posible monogamia como sistema de apareamiento, por todas las razones aducidas anteriormente.

Con respecto a la poligamia, las condiciones que la favorecen se muestran acordes con el sistema de apareamiento descrito, ya que hay anisogamia, puede considerarse que existe una superabundancia de alimento local o estacional (véase capítulo 3.6.) y los jóvenes son altamente precoces en su desarrollo (véanse capítulos 3.1. y 3.5.). No se conocen datos acerca de si la predación sufrida por la especie es poco intensa; por otra parte, parece poco probable que los lugares de nidificación sean restringidos, y, por contra, se conoce con certeza que la longevidad de la codorniz no es elevada (véase capítulo 3.12.).

Las características de la poligamia sí se ajustan en su totalidad al sistema de apareamiento descrito, ya que se establecen lazos de pareja de duración considerable, un individuo (el macho) puede potencialmente aparearse de forma seriada en el tiempo con dos o más hembras, el macho no realiza cuidado parental alguno, el período de máximo desarrollo testicular se alarga para incluir toda

la estación de cría (véase capítulo 3.2.), la razón de sexos está descompensada en las áreas de cría estudiadas y se produce una notable asincronía de las puestas, tal y como se ha comentado con anterioridad.

Puede concluirse, por tanto, que la codorniz es poligámica en las zonas de estudio elegidas, puesto que cumple con la mayor parte de los requisitos que entraña este sistema de apareamiento.

Una vez aceptada la poligamia en esta especie, se ha pasado a efectuar un estudio comparativo entre las características del lek, sistema de apareamiento propio de la mayor parte de Phasianidae, y las características de la polibraquignia, sistema de apareamiento que se da en ciertas Tetraonidae y Phasianidae. Estas características se encuentran sumariadas en la tabla 151.

Como puede apreciarse, en un sistema de apareamiento tipo lek hay una agregación de machos que se reúnen para efectuar una ostentación en las llamadas arenas. Por tanto, el patrón de dispersión espacial de los machos sigue una distribución de contagio; esta distribución puede hallarse dispersa en el espacio, con los machos separados visualmente pero dentro del alcance auditivo, formando los leks "explotados" ("exploded leks") (GILLIARD 1969). Tal y como se ha comentado en ocasiones anteriores, existen agrupaciones de machos de codorniz en "sitios tradicionales", lo que parece ir en cumplimiento de esta primera condición.

TABLA 151.- Cuadro sinóptico que recoge las características definitorias del sistema de apareamiento en lek, así como de la polibraquiginia.

---

SISTEMAS DE APAREAMIENTO POLIGAMICO

---

1.- Lek

- Características:

- a) Hay agregación de machos para la ostentación (arena); por tanto, el patrón de dispersión espacial de los machos sigue una distribución de contagio.
- b) La arena no es utilizada por los machos para otras actividades, tales como alimentación, espulgamiento, etc.
- c) La arena no contiene recursos significativos para la hembra (alimento, agua, lugares apropiados para la nidificación, etc.) excepto los propios machos.
- d) Cada macho defiende su corte.
- e) Las cortes son relativamente estables.
- f) Los jóvenes son criados por las hembras, apartados de los lugares de ostentación.
- g) La hembra selecciona a los machos, pero no por la calidad de su territorio, sino por su edad, grado de dominancia, etc.
- h) No hay cuidado parental en los machos.
- i) Los machos no defienden recursos ni hembras.

2.- Polibraquiginia

- Características:

- a) No hay lazos de pareja, o duran muy poco.
  - b) Un macho realiza apareamientos múltiples con varias hembras de forma sucesiva. No se dan al azar.
  - c) Hay una persistente búsqueda de hembras por parte de los machos.
  - d) La hembra selecciona a los machos más viejos y/o dominantes.
  - e) No hay cuidado parental en los machos.
-

La siguiente característica es que la arena no es utilizada por los machos para otras actividades que no sean de ostentación, como por ejemplo actividades de alimentación, espulgamiento, etc. En este caso, las observaciones personales llevadas a cabo indican que la codorniz no se ajusta a esta condición, puesto que el lugar en el que canta es el lugar en el que desarrolla el resto de actividades.

Otra condición del lek es que la arena no contiene recursos significativos para la hembra (alimento, agua, lugares apropiados para la nidificación, etc) con la excepción de los propios machos. Nuevamente, la codorniz incumple esta condición, ya que se ha podido comprobar con la ayuda de perros de muestra cómo la hembra cría en la zona donde se aparea con el macho (su arena), sin moverse de ella presumiblemente porque la zona ya presenta suficientes recursos tróficos e hídricos.

La siguiente condición del lek consiste en que cada macho defiende un pequeño territorio o corte; como ya se ha puesto de manifiesto anteriormente al discutir el tema de la territorialidad, este comportamiento no es seguido en absoluto por la codorniz, que en todo caso defiende a su hembra de otros machos. Por observaciones y experiencias en el campo, se ha podido verificar que el macho permanece impasible ante la llegada de otro macho o al oír su canto de anuncio, siempre y cuando no esté con hembra.

Lógicamente, las cortes no son estables en el tiempo, puesto que no son defendidas, y puesto que son ocupadas únicamente por espacio de un día en la mayoría de los casos (véase capítulo

3.11.). Análogamente, la codorniz incumple la característica del lek según la cual los jóvenes son criados por las hembras fuera de los lugares de ostentación. Por observaciones personales efectuadas con perro de muestra, se ha podido comprobar que los pollos son criados en los mismos lugares donde los machos emitían sus cantos de anuncio.

La siguiente característica de lek consiste en que la selección sexual corre a cargo de la hembra, pero ésta no atiende a la calidad del territorio del macho, sino a su edad, dominancia, etc. En el caso de la codorniz, puede suscribirse que tampoco efectúa la selección atendiendo al territorio, pero se ignoran los criterios de elección que utiliza.

Otra condición definitoria de lek es que no hay cuidado parental por parte del macho, lo que sí se cumple en la codorniz.

Finalmente, la última característica de un lek es que los machos no defienden recursos ni las hembras; como ya se ha señalado reiteradamente con anterioridad, se tienen observaciones personales que demuestran la defensa de la hembra por parte del macho de codorniz apareado con ella, por lo que nuevamente se incumple tal condición.

En definitiva, haciendo un balance, puede descartarse con casi total certeza que el sistema de apareamiento seguido por la codorniz sea un lek, pese a la amplia, plástica y elástica definición que del mismo presenta HÖGLUND (1989).

Con respecto a la polibraquiginia, el sistema de apareamiento seguido por la codorniz se ajusta parcialmente puesto que:

a) Contrariamente a la primera condición de polibraquiginia, sí hay lazos de pareja, que duran más de los escasos minutos u horas propuestos por SELANDER (1972).

b) Probable y potencialmente, un macho realiza apareamientos múltiples con varias hembras, de forma sucesiva y no azarosa.

c) Hay una persistente búsqueda de hembras por parte de los machos.

d) No hay cuidado parental por parte de los machos.

e) Se ignora si las hembras seleccionan a los machos más viejos y/o dominantes, por lo que no se puede afirmar ni negar tal condición.

Como puede apreciarse, el sistema de apareamiento de la codorniz se ajusta perfectamente a un sistema polibraquigínico salvo por la primera de las condiciones citadas. Ahora bien, si se toma la definición de polibraquiginia dada por PIANKA (1982), se abre una puerta para salvar el problema, cuando afirma que "un macho presenta cortos y sucesivos vínculos con distintas hembras de manera secuencial" y que "típicamente, cada uno de estos vínculos sólo dura el tiempo necesario para la culminación de la cópula e inseminación". Por tanto, se abre la posibilidad de que, de una forma atípica, la duración de los vínculos de unión sea más larga.

En definitiva, a la vista de todo lo anteriormente expuesto, se considera que el sistema de apareamiento polibraquigínico es el que mejor se ajusta al sistema de apareamiento observado en la codorniz; no obstante, se participa del criterio de HUNTINGFORD

(1984) cuando afirma que "como todas las clasificaciones de fenómenos biológicos, los esquemas propuestos no son perfectos, y hay muchos ejemplos que no se ajustan perfectamente a lo descrito anteriormente".

4.3.- ¿Qué adaptaciones ecológicas presenta la codorniz frente a su medio? ¿Es realmente la codorniz una especie migradora?

A la vista de los resultados obtenidos principalmente en los capítulos dedicados a la biología de la reproducción, ecoetología, movimientos y demografía, cabe plantearse la estrategia ecológica seguida por la codorniz, especie altamente ligada a un medio humanizado y cambiante como son los cultivos cerealistas.

Primeramente cabe comentar la enorme importancia que juega la altitud sobre el ciclo biológico de la especie. Así, se ha podido comprobar que existen una serie de relaciones directas entre esta variable y:

a) El momento promedio en que se verifican las primeras llegadas.

b) El momento promedio de estancia y el momento modal de actividad de los machos.

c) El momento promedio en que se verifica la reproducción.

d) El momento promedio en que finaliza la actividad vocal de los machos.

e) El momento promedio en que se produce la aparición de jóvenes nacidos en otras zonas (probablemente más sureñas).

Habida cuenta de que existe una relación entre el momento medio de maduración de los cereales con la altitud, así como con la mayoría de las variables antes citadas, puede deducirse que existe un acoplamiento entre el ciclo biológico de la codorniz y el ciclo biológico de los cereales, más retrasado en las zonas más

altas. En este sentido, la codorniz explotaría seriadamente en el espacio (en altitud) y en el tiempo su hábitat (principalmente los cultivos cerealistas), ensamblando su llegada, reproducción y estancia en las zonas con el ritmo de maduración de los cereales.

Esta adaptación frente a un medio cambiante y de duración efímera, que depende de la actividad agrícola, se da no solamente en altitud (como se ha podido comprobar), sino que también se da en latitud para rangos más amplios que los conformados por el área de estudio; GLUTZ et al. (1973) señalan ya un retraso latitudinal en el momento modal de cría.

Se perfila así una tendencia de esta especie a ser oportunista en su más puro sentido ecológico, es decir, a moverse hacia los hábitats más adecuados y responder a las condiciones ambientales favorables con una alta tasa de renovación. WILSON (1980) señala que una especie adaptada a vivir en un hábitat de vida corta tendrá más éxito si puede hacer bien tres cosas:

a) Descubrir el hábitat con rapidez

b) Reproducirse con presteza para utilizar los recursos antes de que otra especie competidora explote el hábitat o que éste desaparezca.

c) Dispersarse en la búsqueda de otros hábitats a medida que el actual se haga más inhóspito.

Estas tres características se ajustan a la codorniz; también señala WILSON (1980) algunas de las correlaciones (modificadas de PIANKA 1970) encontradas entre determinadas variables y el hecho de ser un estratega de la r, que se recogen en la tabla 152 con la

finalidad de facilitar el subsiguiente análisis de cumplimiento de dichas correlaciones por parte de la codorniz.

A la vista de dichas correlaciones, puede apreciarse que la codorniz es una especie que se ajusta perfectamente a la estrategia de la r. Dentro de los aspectos estudiados en la investigación llevada a cabo, cabe destacar los siguientes:

a) Tal y como se detalla en el capítulo 3.12., se ha obtenido una estima francamente baja de la tasa de supervivencia, que oscila entre un 33 y un 37.5 %; esta supervivencia se ajusta claramente al modelo III de NEEL (en WILSON 1980), ya que la frecuencia de organismos supervivientes disminuye exponencialmente con la edad de los mismos. Ello supone que en el plazo de tres o cuatro años se produce la total renovación de los individuos de la población ("turnover rate") (véase capítulo 3.12.).

b) El índice de abundancia estimado de las poblaciones, como se ha puesto de relieve en el capítulo 3.6., es altamente variable en el tiempo, tanto dentro de la temporada de cría como entre años. Asimismo, hay indicios de que se halla muy por debajo de la capacidad de soporte del ambiente, como también se ha discutido en dicho capítulo. Ello se muestra además de acuerdo con los resultados obtenidos por TELLERIA et al. (1988) en un estudio realizado sobre aves de los medios urbanos y agrícolas de las mesetas españolas; en dicho estudio, que incluía la codorniz dentro de las especies investigadas, se puso de manifiesto que la distribución de densidades y de intensidades de usos durante la estación reproductora parece estar desligada de la abundancia de

TABLA 152.- Cuadro sinóptico que recoge las principales correlaciones entre determinadas variables y el hecho de adoptar una estrategia de la r (WILSON 1980, modificado de PIANKA 1970).

CORRELACION	ESTRATEGIA R
Clima	Variable y/o impredecible:incierto.
Mortalidad	A menudo catastrófica; indirecta, independiente de la densidad.
Supervivencia	A menudo del tipo III
Tamaño de la población	Variable en el tiempo; sin equilibrio; usualmente muy por debajo de la capacidad de soporte del ambiente. Comunidades no saturadas. Recolonización cada año.
Competencia inter e intraespecífica	Variable; a menudo laxa.
Abundancia relativa	A menudo no se ajusta al modelo del palo roto de Mac Arthur.
Atributos favorecidos por la selección natural	a) Rápido desarrollo b) r máxima c) Reproducción precoz d) Pequeño tamaño corporal e) Semelparidad
Longitud de vida	Corta, normalmente inferior a un año.
Enfasis en la utilización de la energía	Productividad
Capacidad colonizadora	Grande
Comportamiento social	Débil; en su mayor parte cardúmenes, manadas, agregaciones.

recursos, tanto animales como vegetales, de manera que no existe ninguna correlación, ni comunitaria ni específica, entre ambos grupos de variables. Esta falta de correlación fue interpretada por dichos investigadores como que existe un nivel suficiente de alimento en todos los sustratos.

c) Los atributos favorecidos por la selección natural recogidos en la tabla 152 se ajustan casi en su totalidad a la codorniz, puesto que presenta un rápido desarrollo y una reproducción precoz (véase capítulo 3.5.), además de ser la Galliforme paleártica de menor tamaño; únicamente cabría cuestionar en este apartado la semelparidad, en favor de una iteroparidad (ver WILSON 1980).

d) La longitud de vida estimada de la codorniz, tal y como se recoge en el capítulo 3.12. es muy corta, entre 0.9 y 1.2 años.

e) El énfasis en la utilización de la energía se basa claramente en la productividad. Así, a la alta relación ponderal peso de la puesta/peso de hembra adulta (79 %) calculada por LEBRETON (1982), cabe recordar la prácticamente segura reproducción de individuos jóvenes en el mismo año de su nacimiento (véase capítulos 3.5. y 3.13.). También cabe recordar (véase capítulo 3.2.) la posibilidad que tiene la codorniz de reproducirse potencialmente varias veces a lo largo de la temporada de cría, bien mediante desplazamientos latitudinales, altitudinales, e incluso sin desplazarse, permaneciendo en una misma localidad. Los estudios llevados a cabo en condiciones de semicautividad apuntan también la posibilidad de que la especie se reproduzca siempre que

las condiciones ambientales (cobertura vegetal, temperatura ambiental, disponibilidad de alimento, etc.) le sean propicias. En el capítulo dedicado a la incubación se pone de relieve la importancia de la temperatura ambiental para poder llevar a buen término la incubación; se ha podido apreciar que la hembra, si bien actúa ante los huevos como un termostato, su capacidad de tamponamiento de la temperatura ambiente disminuye notablemente por la noche, con las bajas temperaturas.

f) La capacidad colonizadora de la codorniz es grande, como ya se ha puesto de manifiesto en el inicio de este subapartado de la discusión general. Esta capacidad se da tanto en latitud como en altitud; cabe recordar aquí nuevamente las observaciones de VALVERDE (1957) y HEIM DE BALSAC & MAYAUD (1962), según las cuales la nidificación precoz en el borde septentrional del Sahara es seguida por el abandono de los territorios por parte de adultos y jóvenes, después de la siega en el mes de abril; seguidamente, se dirigen hacia las montañas del Atlas, donde crían hasta que se produce la desecación de la zona. Por su parte, previamente a su viaje hacia Europa, la codorniz cría en el Norte de Africa (Marruecos, Túnez y Argelia) (GLUTZ et al. 1973). También cabe recordar que en años con condiciones desfavorables, especialmente en años de gran sequía, las codornices pueden desocupar los territorios de cría más meridionales, en los que no llueve, colonizando zonas más septentrionales y húmedas (HÜE, en MOREAU 1951, GROTE 1940).

Por todo lo anteriormente expuesto, cabe considerar a la

codorniz como una especie estratega de la r, oportunista y por ello altamente nomádica o "invasora", al decir de KIPP (1956).

En este contexto, tiene también cabida el considerar si una especie con las características anteriormente señaladas puede mantenerse en el status de ave migradora. Los movimientos supuestamente migradores de la codorniz pueden ser de hecho respuestas adaptativas de los individuos frente a un medio (los campos de cultivo), que es altamente efímero y cambiante, por la labor de recogida efectuada por el hombre. En definitiva, se postula que el viaje supuestamente migratorio del Norte de Africa a Europa podría estar motivado por la progresiva y seriada destrucción de los hábitats utilizados por la codorniz, siguiendo un gradiente tanto latitudinal como altitudinal.

Ello explicaría algunos hechos de difícil explicación en el contexto de la migración clásica, tales como:

a) El dilatado período de paso primaveral, equivalente prácticamente al período de actividad vocal en las localidades de estudio. La estrategia nomádica frente a la migradora explicaría este hecho, puesto que, como se detalla en el capítulo 3.11., en la misma latitud, en las zonas más altas la reproducción se verifica más tardíamente; si se parte del Norte de Africa, en donde la desecación de las zonas altas va precedida de la desecación de las zonas más bajas, ello comportará la producción de sucesivas oleadas de codornices que se dirigirán hacia hábitats más adecuados (el Sur de la Península Ibérica) tras la destrucción de los que ocupaban al recolectarse los cereales. Por tanto, se producirán

movimientos nomádicos, posiblemente acoplados con los migratorios.

b) Tal y como señalan CRAMP & SIMMONS (1980) y ZUCKERBROT et al. (1980), los presuntos migrantes presentan depósitos de grasa muy escasos, lo que es extraño en un ave migradora pero no tiene nada de particular en un ave nomádica.

c) El sedentarismo de codornices observado por DELIBES (1972) en los algodones extremeños; ello se debe probablemente a que los campos de algodón cubren todas las necesidades vitales de la codorniz, que no necesita entonces efectuar desplazamientos migratorios a la búsqueda de condiciones de vida más favorables. En este sentido puede entroncarse también el hecho expuesto en el capítulo 3.10. de que existe una relación entre la abundancia de codornices cazadas en una zona durante la época de media veda y la cantidad de precipitaciones caídas en los meses previos; si éstas han sido abundantes, la cobertura vegetal herbácea y de los márgenes de los campos será más tupida, y permitirá albergar un mayor número de codornices que en condiciones de sequía.

En definitiva, a partir de los resultados obtenidos, sintetizados y discutidos, se aboga por definir a la codorniz como una estrategia de la r, oportunista, que efectúa unos movimientos nomádicos muy selectivos, siempre a la búsqueda de los hábitats más adecuados a su modo de vida. Si bien no se dispone de suficientes elementos de juicio como para negar la migratoriedad de la codorniz, sí puede afirmarse que el nomadismo hallado en las zonas de cría y los movimientos migratorios se hallan estrechamente imbricados.

---

**5.- CONCLUSIONES**

---

1.- De la caracterización morfométrica efectuada sobre las poblaciones de codorniz que visitan las localidades muestreadas, así como de su posterior comparación con ejemplares del resto de subespecies descritas en Coturnix coturnix, y teniendo presente la evolución del concepto de subespecie, se desprende que la actual nomenclatura trinomial de la especie, con seis subespecies descritas en base a criterios de coloración, tamaño y distribución geográfica, no puede considerarse correcta al no alcanzar el mínimo porcentaje de diagnóstico inequívoco exigible. Por esta razón, se aboga por una variabilidad individual y clinal, sin que ello justifique el uso del trinomio.

2.- Se confirma la posibilidad de que la codorniz efectúe dos puestas a lo largo de la temporada de cría, no solamente gracias a movimientos latitudinales, sino también altitudinales e incluso sin necesidad de ellos en una misma localidad de cría.

3.- Se constata la potencial capacidad de adopción de pollos por parte de la hembra de codorniz. Este sorprendente hecho, máxima expresión de cuidado alop parental, puede explicarse por el efecto de dilución del eventual peligro de depredación de los pollos propios, o bien porque las hembras vecinas estén emparentadas.

4.- El comportamiento de incubación de la codorniz, equivalente a un termostato, muestra que la hembra tiene durante

el día una gran capacidad de tamponamiento de la temperatura ambiental, jugando para ello con el número de salidas del nido y con la duración de las mismas. De esta forma, la estrategia seguida por la especie consiste en cubrir los huevos cuando las temperaturas son bajas (especialmente por la noche), aprovechando las temperaturas más altas del mediodía para realizar salidas prolongadas. Así, puede optimizar la atención al nido y obtener el alimento necesario para sus requerimientos metabólicos. En las condiciones de semicautividad descritas en la presente memoria, y con comida y bebida "ad libitum", el período de incubación se acortó de 18 a 16 días. De ello se concluye que, en tales condiciones, la hembra de codorniz optimiza la incubación, dedicando más tiempo a la misma, lo que comporta asimismo la reducción del riesgo potencial de depredación del nido.

5.- Si bien la presencia de motas en el pecho y el patrón de las plumas de los flancos con bandas transversales son sin duda caracteres juveniles en los individuos machos, estos caracteres resultan poco fiables en comparación con el criterio de coloración de las gargantas, blanco sin ancla o con inicio de la misma en los individuos jóvenes. Por tanto, en función de este último carácter pueden definirse dos clases de edad: jóvenes y adultos. La definición de joven se extiende en este caso a todos aquellos individuos maduros sexualmente pero que no han completado su crecimiento testicular.

6.- Las grandes variaciones intra e interanuales observadas en el índice de abundancia no dependen de las variables meteorológicas en las localidades de muestreo. Las variaciones interanuales tampoco dependen de la mayor o menor productividad de los cultivos cerealistas. El mayor o menor éxito reproductor en el Norte de Africa probablemente es el causante del mayor o menor índice de abundancia en Europa. Cabe también la posibilidad de una distribución no uniforme en el índice de abundancia intraanual por zonas; ello podría ser debido a la desigual humedad o grado de desecación de las mismas.

7.- La presión cinegética ejercida sobre la codorniz durante la época de apertura de la media veda se centra principalmente sobre ejemplares jóvenes; también se centra sobre una fracción de pollos que es cuantitativamente variable en función de la altitud de la localidad. Una gestión racional de la caza de la codorniz exigiría ajustar el calendario de apertura de la media veda a la altitud de las zonas, con el fin de minimizar la muerte de los pollos, directa o indirectamente inducida por la muerte de la madre.

8.- El momento medio de aparición en las localidades de estudio de individuos jóvenes, que coincide con el momento medio de eclosión de los huevos, implica necesariamente que dichos jóvenes no proceden de la reproducción que se ha llevado a cabo en estas zonas. Por tanto, puede afirmarse la antigua hipótesis

emitida por diversos investigadores según la cual los jóvenes nacidos en el Norte de Africa pueden reproducirse en el mismo año en Europa, una vez demostrada la madurez sexual de estos jóvenes y demostrado el movimiento de los mismos de Africa a Europa (GHIGI et al. 1935). Cabría elucubrar que pudiera ocurrir lo mismo con individuos nacidos tempranamente en el Sur de la Península Ibérica.

9.- La gran movilidad mostrada por los machos de codorniz célibes durante la época de cría, que provoca una constante renovación de los mismos en las localidades de muestreo, la naturaleza de su canto (de anuncio a las hembras), así como la falta de defensa de un área por parte de los machos apareados (que sí defienden a sus hembras), constituyen evidencias suficientes para negar la presunta y actualmente admitida territorialidad de la especie.

10.- El sistema de apareamiento de la codorniz en las localidades de cría muestreadas en el presente estudio se ajusta prácticamente a una polibraquiginia, siempre que se interprete de una forma laxa la duración de los vínculos de pareja. Según este sistema de apareamiento los machos, que llegan mayoritariamente antes a las zonas de cría, emiten su característico canto de anuncio con la esperanza de ser seleccionados por una hembra. Caso de no serlo, abandonan la zona en un breve período de tiempo no superior a dos días, prosiguiendo sus movimientos en búsqueda de hembras y de hábitats adecuados.

Caso de ser seleccionado, se inicia un brevísimo cortejo donde las señales acústicas prevalecen sobre las visuales, se establecen en la zona y, durante el tiempo que duren los vínculos de unión (unos 12 días en promedio), el macho defenderá a la hembra frente a los intentos de cópula de otros machos. Los vínculos de pareja se romperán con el inicio de la incubación; entonces la hembra quedará retenida en la zona, dedicándose por sí sola a realizar todas las tareas de incubación y cría de los pollos, mientras que el macho recupera su independencia para volver a la búsqueda de nuevas hembras. Sociobiológicamente puede interpretarse que los vínculos de unión de la pareja consistirían de hecho en un comportamiento de vigilancia de la hembra por parte del macho, ante la muy probable competencia por el esperma que pueda darse.

11.-La diferenciada y descompensada razón de sexos encontrada en las localidades de muestreo durante la temporada de cría (casi cinco machos por cada hembra), unida al hecho de que durante la época de paso primaveral y el retorno otoñal sí se encuentra prácticamente equilibrada, se explica por dos hechos:

a) La codorniz cría en el Norte de Africa (Sahara, Marruecos, Túnez y Argelia) previamente a su llegada a Europa.

b) Como ya se ha expuesto en la conclusión 10.-, las hembras se ocupan solas de la incubación y cría de los pollos, lo que las obliga a quedar retenidas del orden de 35-45 días en las zonas donde han criado.

Como consecuencia de ello, a medida que se asciende en latitud, mayor será el número de hembras que hayan ido quedando retenidas por la cría y, consiguientemente, menor el número de hembras célibes. Ello provoca la aludida descompensación en la razón de sexos, progresivamente mayor en latitud, y a su vez provoca el movimiento de búsqueda de hembras a otras zonas por parte de los machos célibes.

12.- Existe un acoplamiento entre el ciclo biológico de la codorniz y el ciclo biológico de los cereales, más retrasado en las localidades situadas a mayor altitud. Ello implica que la codorniz explota seriadamente en el espacio (en altitud) y en el tiempo su hábitat (principalmente los cultivos cerealistas), ensamblando su llegada, estancia, actividad vocal y reproducción en las zonas con el ritmo de maduración de los cereales, y ensamblando asimismo el abandono de las mismas con la siega de los cultivos cerealistas.

13.- La codorniz es una especie oportunista en el más estricto sentido ecológico, moviéndose tanto latitudinal como altitudinalmente hacia los hábitats más adecuados, respondiendo a las condiciones ambientales favorables con una alta tasa de renovación. Por tanto, es una especie estratega de la r, con una baja tasa de supervivencia (33-37.5 %), una gran variabilidad en el tamaño de las poblaciones, un desarrollo rápido y una

reproducción precoz, una esperanza media de vida corta (0.9-1.2 años), una gran capacidad colonizadora y una elevada productividad.

14.- Los movimientos supuestamente migradores de la codorniz efectuados desde el Norte de Africa a Europa pueden estar ligados de hecho a respuestas adaptativas de los individuos frente a un medio que, progresiva y seriadamente, va siendo destruído por las labores de siega y recogida de los cereales, siguiendo un gradiente tanto altitudinal como latitudinal. Una explicación nomádica de estos movimientos frente a la explicación de la migración clásica permite comprender:

a) El dilatado período de paso primaveral, prácticamente equivalente al período de actividad vocal de los machos en las localidades estudiadas.

b) Que los presuntos migrantes presenten depósitos de grasa muy escasos.

c) Algunos episodios de sedentarismo, como el descrito por DELIBES (1972) en los algodonaes extremeños.

15.- Admitiendo la posibilidad de que existan movimientos migratorios, bien que estrechamente imbricados a movimientos nomádicos altamente especializados, los primeros no siguen el patrón de migración en lazo como actualmente se acepta, según se desprende de los análisis de estadística circular efectuados sobre las recuperaciones consignadas por DUSE (1935) y sobre las

recuperaciones recientes en España, que muestran una clara bidireccionalidad.

---

6.- BIBLIOGRAFIA

---

- Afton, A.D. 1980. Factors affecting incubation rhythms of Northern Shovelers. Condor 82:132-137.
- Agostini, A. 1936. Analisi sperimentale del dimorfismo sessuale del piumaggio della Quaglia (Coturnix coturnix coturnix). Arch. Zool. 22:123-133.
- Anthony, N.B., Nestor, K.E. & W.L. Bacon. 1986. Growth curves of japanese quail as modified by divergent selection for 4-week body weight. Poultry Science 65:1825-1833.
- Araus, J.L., Cuenca, M. & M.O. Serret. 1983. Efectes de l'epoca i lloc de sembra sobre diversos factors de la producció en el blat. Arxius de l'Escola Superior d'Agricultura 5:49-66.
- Austin, O.L. Jr. and N. Kuroda. 1953. The birds of Japan, their status and distribution. Bull. Mus. Comp. Zool., 109:175-637.
- Bailly, J.B. 1854. Ornithologie de la Savoie. Paris.
- Balcells, R. 1961. Sobre épocas de migración y transhumancia de aves en el NE español. Ardeola 7:5-58.
- Bannermann, D.A. 1963. Birds of the British Isles. Vol. 12. Oliver & Boyd. Edinburgh.
- Barrett, R.T. 1980. Temperature of Kittiwake Rissa tridactyla eggs and nests during incubation. Ornis Scand. 11:50-59.
- Batschelet, E. 1981. Circular Statistics in Biology. Academic Press. London-New York.
- Bea, A. 1979. Método rápido de preparación de testículos en anfibios y reptiles. P. Dept. Zool. 6:69-70.

- Beecher, M.D. & I.M. Beecher. 1979. Sociobiology of Bank Swallows: reproductive strategy of the male. *Science* 205:1282-1285.
- Beer, C.G. 1961. Incubation and nest building behaviour of Black-headed Gulls. I: Incubation behaviour in the incubation period. *Behaviour* 18:62-106.
- Benson, C.W. & M.P.S. Irwin. 1966. The Common Quail Coturnix coturnix in the Ethiopian and Malagasy Regions. *Arnoldia* 13 (2):1-14.
- Bernis, F. 1966. Aves migradoras ibéricas. Publicaciones de la Sociedad Española de Ornitología. Madrid.
- Birkhead, T.R. 1979. Mate guarding in the Magpie Pica pica. *Anim. Behav.* 26:321-331.
- Bradbury, J.W. 1981. The evolution of leks. In: Alexander, R.D. & D.W. Tinkle (eds.). *Natural Selection and Social Behaviour*. Chiron, New York.
- Bradbury, J., Gibson, R. & I.M. Tsai. 1986. Hotspots and the dispersion of leks. *Anim. Behav.* 34:1694-1709.
- Brisbin, I.L., Jr. & L.J. Tally. 1973. Age-specific changes in the major body components and caloric value of growing japanese quail. *The Auk* 90:624-635.
- Brownie, C., Anderson, D.R., Burnham, K.P. and D.S. Robson. 1985. *Statistical inference from band recovery data - a handbook*. U.S. Fish Wildl. Serv., Resource Publ., 156, 2<sup>nd</sup> ed.
- Buckland, S.T. 1980. A modified analysis of the Jolly-Seber capture-recapture model. *Biometrics* 36:419-435.

- Buckland, S.T. 1982. A mark-recapture survival analysis. *J. Animal Ecology* 51:833-847.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., White, G.C., Brownie, C. & K.H. Pollock. 1987. Design and Analysis Methods for Fish Survival Experiments Based on Release-Recapture. American Fisheries Society Monograph 5. Bethesda, Maryland.
- Calder, W.A. 1974. Consequences of body size for avian energetics. In: R.A. Paynter (ed.), *Avian Energetics*. Nuttall Ornithol. Club Publ. 15.
- Cartar, R.V. and R.D. Montgomerie. 1985. The influence of weather on incubation scheduling of the White-rumped Sandpiper (Calidris fuscicollis): a uniparental incubator in a cold environment. *Behaviour* 15:261-289.
- Cavazza, F. 1911. Studio di sistematica sperimentale sulle variazioni della Coturnix coturnix. *Arch. Zool.* 5:29-40.
- Cavazza, F. 1912. Su alcuni esemplari di due speciali forme di Coturnix coturnix. *Riv. Ital. Ornit.* 1(3):157-158.
- Chacón, G., Fernández, J. y F. Martínez. 1985. Descubrimiento de una población nidificante de guión de codornices (Crex crex, Linn.) en España. *Alytes* 3 (3):180-182.
- Cheng, K.M., Hickman, A.R. & C.R. Nichols. 1989a. Role of the proctodeal gland foam of male Japanese Quail in natural copulations. *Auk* 106:279-285.
- Cheng, K.M., McIntyre, R.F. & A.R. Hickman. 1989b. Proctodeal gland foam enhances competitive fertilization in domestic Japanese Quail. *Auk* 106:286-291.

- Cirer, A.M. 1987. Revisión taxonómica de las subespecies del lacértido Podarcis pityusensis, BOSCA, 1883. Tesis doctoral. Universidad de Barcelona.

- Clobert, J., Lebreton, J.D. and D. Allaine. 1987. A general approach to survival rate estimation by recaptures or resightings of marked birds. *Ardea* 75:133-142.

- Cody, M.L. 1971. Ecological aspects of reproduction. In: *Avian Biology (I)* (Farner, D.S. and J.R. King, eds.). Academic Press. New York.

- Cordero-Tapia, P. 1983. Las aves del Maresme. Catálogo, status y fenología. Publicacions i edicions de la Universitat de Barcelona. Barcelona.

- Courtenay-Latimer, M. & P.A. Clancey. 1960. The occurrence of migratory palaeartic quail in South Africa. *Ostrich* 31:169-172.

- Cramp, S. & Simmons, K.E.L. 1980. Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The Birds of the Western Palearctic. Vol. II (Hawks to Bustards). Oxford University Press. Oxford.

- Curry-Lindahl, K. 1981. Bird migration in Africa. Academic Press. London.

- D'Almeida, F.P. 1956. Sobre aves que anidan en el norte de Portugal. *Ardeola* 3 (1):51-52.

- Davis, J. 1960. Nesting behavior of the Rufous-sided Towhee in coastal California. *Condor* 62:434-456.

- Davis, P., Erard, C., Preuss, N.O., Tekke, M. et J. Tricot. 1966. Invasion de cailles (Coturnix coturnix) en Europe, durant l'annee 1964. Aves (3) 4-5:65-97.
- Davis, S.D., Williams, J.B., Adams, W.J. and S.L. Brown. 1984. The effect of egg temperature on attentiveness in the Belding's Savannah Sparrow. Auk 101:556-566.
- Darley, J.A. 1982. Territoriality and mating behavior of the male brown-headed Cowbird. Condor 84:15-21.
- Dawkins, R. & M. Dawkins. 1973. Decisions and the uncertainly of behaviour. Behaviour 45 (1-2):83-103.
- Dechambre, E. 1936. Observations sur la migration des Cailles. Bull. Mus. Hist. Nat. Paris 8:483-489.
- Delay, P. 1947. Quelques notes sur les Cailles nicheuses en 1947. Nos Oiseaux 19:148-150.
- Delibes, M. 1972. La caza en España. Alianza Editorial. Madrid.
- Dementev, J.P. & H. A. Gladkov. 1952. Birds of the Soviet Union. Vol. 4. Jerusalem, Israel Program for Sci. Transl.
- Dixon, W.T. 1983. BMDP. Statistical Software. Univ. California Press. Berkeley.
- Dobson, A.P. 1987. A comparison of seasonal and annual mortality for both sexes of fifteen species of common British birds. Ornis Scand. 18:122-128.
- Duse, A. 1935. Contributo allo studio della migrazione della Quaglia (Coturnix c. coturnix) nella Valle Padana. Ric. Zool. Appl. Caccia 9:3-32.

- Drent, R.H. 1970. Functional aspects of incubation in the Herring Gull. Behaviour, Suppl. 17:1-132.
- Drent, R.H. 1975. Incubation. In: Farner, D.S. & R.J. King (eds.). Avian Biology V. Academic Press, New-York.
- Drent, R.H., Tinbergen, J.H. and H. Biebach. 1985. Incubation in the Starling, Sturnus vulgaris: resolution of the conflict between egg care and foraging. Nether. Jour. Zool. 35 (1-2):103-123.
- Emlen, S.T. & L.W. Oring. 1977. Ecology, Sexual Selection and the Evolution of Mating Systems. Science 197:215-223.
- España, J. 1969. La codorniz y otras aves afines. Su biología y caza. Ed. Pulide. Barcelona.
- Fautin, R.W. 1941. Incubation studies of the Yellow-headed Blackbird. Wilson Bull. 53:107-122.
- Friend, D.J.C. 1960. The control of chlorophyll accumulation in leaves of Marquis wheat by temperature and light intensity. I. The rate of chlorophyll accumulation and maximal absolute chlorophyll contents. Physiologia Plantarum 13:776-783.
- Frost, P.G.H. & W. R. Siegfried. 1977. The cooling rate of eggs of Moorhen Gallinula chloropus in single and multi-egg clutches. Ibis 119:77-80.
- Gallego, S., Puigcerver, M. & J.D. Rodríguez-Teijeiro. 1987. On decoy attraction of quail chicks (Coturnix c. coturnix). P. Dept. Zool. Barcelona 13:103-104.

- George, F.W., Noble, J.F. & J.D. Wilson. 1978. Female feathering in sebright cocks is due to conversion of testosterone to stradiol in skin. *Science* 213:557-559.
- Ghigi, F., Agostini, A. & M. Rotondi. 1934. La "rosciola", fase adulta della quaglia comune. *Rassegna Faunistica* 1:4-20.
- Ghigi, F., Agostini, A. & M. Rotondi. 1935. Studi sulla migrazione della Quaglia (Coturnix c. coturnix) compiuti dalla Stazione Ornitologica di Castelfusano. *Ric. Zool. Appl. Caccia* 9:33-99.
- Giesen, K.M. & C.E. Braun. 1979. Nesting behavior of female White-tailed Ptarmigan in Colorado. *Condor* 81:215-217.
- Gilliard, E.T. 1963. The evolution of Bowebirds. *Sci. Am.* 209:38-46.
- Gilliard, E.T. 1969. Birds of paradise and bowebirds. Weindenfeld & Nicholson. London.
- Glutz Von Blotzheim, U.N., K. Bauer & E. Hand-Bezzel. 1973. *Handbuch der Vogel Mitteleuropas* (4). Frankfurt am Main.
- Grote, H. 1940. Zeitweilige Massen-Umsiedlungen von Wachteln (Coturnix coturnix). *Vogelzug* 11:85-86.
- Guyomarc'h, J.C. & E. Thibout. 1969. Rythmes et cycles dans l'emission du chant chez la caille japonaise (Coturnix c. j.). *Rev. Comp. Animal* 3 (3):37-49.
- Guyomarc'h, J.C., Hemon, Y.A., Guyomarc'h, C. & R. Michel. 1984. Le mode de dispersion des males de Caille des Blés Coturnix c. coturnix en phase de reproduction. *C.R. Acad. Sci. Paris*, t. 299 (III), 19:805-808.

- Guyomarc'h, J.C. et M. Saint-Jalme. 1986. La reproduction chez la Caille des blés (Coturnix c. coturnix): (II). Croissance et développement sexuel des jeunes. Gibier Faune Sauvage 3:281-295.
- Guyomarc'h, J.C., Saint-Jalme, M. et Y.A. Hemon. 1987. Sauver la caille des blés? C'est possible. Bull. mens. O.N.C. 114:13-18.
- Guyomarc'h, J.C., Guyomarc'h, C. & M. Saint-Jalme. 1989. Analyse démographique des populations de cailles des blés en Castille. Bull. Mens. O.N.C. 138:34-36.
- Haftorn, S. 1978. Egg-laying and regulation of egg temperature during incubation in the Goldcrest Regulus regulus. Ornis Scand. 9:2-21.
- Haftorn, S. 1979. Incubation and regulation of egg temperature in the Willow Tit Parus montanus. Ornis Scand. 10:220-234.
- Haftorn, S. 1981. Incubation during the egg-laying period in relation to clutch size and other aspects of reproduction in the Great Tit Parus major. Ornis Scand. 12:169-185.
- Haftorn, S. 1985. Recent research in titice in Norway. Acta XVIII Congr. Int. Orn., Moscow. Vol. I:137-155.
- Haftorn, S. 1988. Incubating female passerines do not let the egg temperature fall below the 'physiological zero temperature' during their absences from the nest. Ornis Scand. 19:97-110.
- Haftorn, S. & R.E. Reinertsen. 1985. The effect of temperature and clutch size on the energetic cost of incubation in a free-living Blue Tit (Parus caeruleus). Auk 102:470-478.

- Hardy, J.W. 1963. Epigamic and reproductive behavior in the Orange-fronted Parakeet. *Condor* 65:169-199.
- Hayne, D.W. 1949. Two methods for estimating populations for trapping records. *Journal of Mammalogy* 30:399-411.
- Heim de Balsac, H. et N. Mayaud. 1962. Les oiseaux du Nord-Ouest de l'Afrique. P. Chevalier eds. Paris.
- Heinroth, O. & M. Heinroth. 1928. Die Vogel Mitteleuropas (3). Hugo Bermuher, Berlin.
- Hemon, Y.A., Saint-Jalme, M. & J.C. Guyomarc'h. 1988. Structure et fonctionnement des populations reproductrices "françaises" de cailles des blés. *Bull. Mens. O.N.C.* 127:29-32.
- Heyl, C.W. 1988. Growth patterns and age estimation of the Cape Francolin. *S. Afr. J. Wildl. Res.* 18 (1):15-21.
- Heymer, A. 1982. *Diccionario etológico*. Ed. Omega. Barcelona.
- Hickey, J.J. 1955. Some American population research on gallinaceous birds. In: *Recent studies in avian biology* (A. Wolfson, ed.). Univ. of Illinois Press, Urbana.
- Höglund, J. 1989. Size and plumage dimorphism in lek-breeding birds: a comparative analysis. *The American Naturalist* 134 (1):72-87.
- Honda, H., Tanaka, T., Minamino, T. & T. Konishi. 1982. Control of contour feather growth of Japanese Quail. *The Journal of Experimental Zoology* 220:311-319.
- Howard, R. & A. Moores. 1980. *A complete checklist of the Birds of the World*. Oxford University Press. Oxford.

- Howell, T.R. & G.A. Bartholomew. 1962. Temperature regulation in the Sooty Tern. Ibis 104:98-105.
- Hoyt, D.F. 1979. Practical method of estimating volume and fresh weight of bird eggs. Auk 96:73-77.
- Huggins, R.A. 1941. Egg temperatures of wild birds under natural conditions. Ecology 22:148-157.
- Hughes, A. 1935. Des questions sur les cailles. Alauda 7:516-521.
- Hunt, R. 1982. Plant growth curves. The functional approach to plant growth analysis. Arnold Ltd. London.
- Huntingford, F. 1984. The Study of Animal Behaviour. Chapman and Hall. London.
- Ingold, R. 1921. Zerstörte Rebhuhn-und Wachtelgelege während der Heuernte. Orn. Beob. 18:49-53 und 68-71.
- Irby, L.H. 1895. Ornithology of the Straits of Gibraltar. London.
- Jenkins, G.M. & G. Watts. 1968. Spectral analysis and its applications. Holden-day, San Francisco.
- Johnsgard, P.A. 1988. The Quails, Partridges, and Francolins of the World. Oxford University Press. Oxford.
- Jolly, G.M. 1965. Explicit estimates from capture-recapture data with both death and inmigration stochastic model. Biometrika 52 (1/2):225-247.
- Jones, J.E. & B.L. Hughes. 1978. Comparison of growth rate, body weight, and feed conversion between Coturnix D<sup>1</sup> Quail and Bobwhite Quail. Poultry Science 57:1471-1472.

- Kendeigh, S.C. 1952. Parental care and its evolution in birds. Illinois Biol. Monogr. 22:1-356.
- Kessler, F. 1962. Measurement of nest attentiveness in the Ring-necked Pheasant. Auk 79:702-705.
- Keve, A., Zsak, Z. and Z. Kaszab. 1953. The agricultural significance of the quail. Mag. Nem. Mus. Ann. Hist. Nat. Mus. Hung. 4:197-209.
- Kipp, F.A. 1956. Die Gattung Coturnix - eine Invasionsvogel-Gruppe. Die Vogelwarte 18 (3):160-164.
- Kovach, J.K. 1974. The behaviour of Japanese Quail: review of literature from a bioethological perspective. Applied Animal Ethology, 1:77-102.
- Krebs, J.R. & N.B. Davies. 1981. An introduction to Behavioural Ecology. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- Kubik, J. 1982. Variabilité morphologique de la caille des blés Coturnix coturnix. Ann. Univ. Mariae Curie-Sklodowska. 37(4):51-57.
- Lake, P.E. 1984. Male genital organs. In: King, A.S. & McLelland, J. (eds.). Form and function in birds. Vol. 1. Academic Press. London.
- Larsson, K. 1968. Förekomsten av vaktel (Coturnix coturnix) och Kornknarr (Crex crex) i Närke. Vår Fågelvärd 27:122-135.
- Lavaunden, L. 1924. Voyage de M. Guy Babault en Tunisie. Résultats scientifiques. Oiseaux. Paris.
- Lawrence, L.K. 1953. Nesting life and behaviour of the Red-eyed Vireo. Canadian Field. Nat. 67:47-77.

- Lebreton, P. 1982. Quelques remarques d'ordre écologique et biologique formulées a propos des Gallinacés Européens. *Alauda* 50 (4):260-277.
- Lehner, P.N. 1979. Handbook of ethological methods. Garland STPM Press. New-York & London.
- Lennersted, I. 1966. Egg temperature and incubation rhythm of a capercaillie (Tetrao urogallus L.) in Swedish Lapland. *Oikos* 17:169-174.
- Lynes, M. 1909. Observations on the migration of birds in the Mediterranean. *British Birds* 3:99-104.
- Lyon, D. 1962. Comparative growth and plumage development in Coturnix and Bobwhite. *The Wilson Bull.* 74(1):4-27.
- Macworth-Praed, C.W. & C.H.B. Grant. 1957. Birds of Eastern and North Eastern Africa. Longman, Green and Co. London.
- Madarasz, I. 1896. Die Baldamus Watchel (Coturnix baldami, Chr. L. Brehm). *Aquila* 3:206-208.
- Maluquer, J. 1952. Notas para el estudio de las aves de Lérida. *Pirineos* 25:421-470.
- Margalef, R. 1986. Ecología. Ed. Omega. Barcelona.
- Martin, T.E. 1987. Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18:453-487.
- Mayr, E. 1963. *Animal Species and Evolution*. Harvard Univ. Press. Cambridge.
- Mayr, E. 1969. *Principles of Systematic Zoology*. McGraw-Hill. New York.

- Mayr, E. 1982. Of what use are subspecies? *The Auk* 99 (3):593-595.
- Meise, W. 1954. Uber Zucht, Eintritt der Geschlechtsreife, Zwischen-und Weiterzug der Watchel. *Vogelwarte* 17:211-215.
- Mestre, P. 1980. Ocells del Penedès (segona part). Ocells nidificants. Museu de Vilafranca. Vilafranca del Penedès.
- Moll, J. 1957. Las aves de Menorca. Estudio General Luliano. Palma de Mallorca.
- Moller, A.P. & J. Erritzoe. 1988. Badge, body and testes in House Sparrows *Passer domesticus*. *Ornis Scand.* 19:72-73.
- Moreau, R.E. 1927. Quail. *Zool. Soc. Egypt. Bull.* 1:6-13.
- Moreau, R.E. 1951. The British status of the quail and some problems of its biology. *Brit. Birds* 44:257-276.
- Moreau, R.E. 1953. Migration in the Mediterranean area. *Ibis* 95:329-364.
- Moreau, R.E. 1954. Notas otoñales sobre aves de Levante e islas Pityusas. *Ardeola* 1:97-98.
- Moreau, R.E. 1956. Quail in the British Isles, 1950-53. *British Birds* 49 (5):161-166.
- Moreau, R.E. 1961. Problems of Mediterranean-Saharan Migration. *Ibis* 103a:373-427.
- Moreau, R.E. & Wayre, P. 1968. On the Palaeartic quails. *Ardea* 56:209-227.
- Moreno, J.M. 1988. Guía de las aves de las Islas Canarias. Ed. Interinsular canaria. Sta. Cruz de Tenerife.

- Mukherjee, A.K. 1963. An analysis of the food of the Grey Quail Coturnix coturnix (Linnaeus) in Western Rajasthan (India). Pavo 1 (1):32-34.

- Naylor, B.J., Szuba, K.J. and J.F Bendell. 1988. Nest cooling and recess length of incubating Spruce Grouse. The Condor 90:489-492.

- Newton, I. 1981. The role of food in limiting bird numbers. Ardea 68:11-30.

- Nichols, J.D., Lynne Stokes, S., Hines, J.E. & M.J. Conroy. 1982. Additional comments on the assumption of homogeneous survival rates in modern bird banding estimation models. J. Wildl. Manage. 46 (4):953-962.

- Noval, F. 1975. El libro de la fauna ibérica. Ed. Naranco. Oviedo.

- Oberthur, J. 1954. Du Héron aux Perdrix, de la Grive aux Rapaces, le monde merveilleux des bêtes. Plon. Paris.

- O'Neill, J.P. 1982. The subspecies concept in the 1980's. The Auk 99 (3):609-612.

- Oring, L.W. 1982. Avian Mating Systems. In: D. Farner, J. King & K. Parker (eds.). Avian Biology (vol. VII). Academic Press. New York.

- Parker, G.A. 1970. Sperm competition and its evolutionary consequences in the insect. Biol. Rev. 45:525-567.

- Pianka, E.R. 1970. On r- and K- selection. American Naturalist 104 (940):592-597.

- Pianka, E.R. 1982. Ecología evolutiva. Ed. Omega. Barcelona.

- Pollock, K.H., Moore, C.T., Davidson, W.R., Kellogg, F.E. & G.L. Doster. 1989. Survival rates of Bobwhite Quail based on band recovery analyses. *J. Wildl. Manage.* 53 (1):1-6.

- Puigcerver, M., Gallego, S. & J.D. Rodríguez-Teijeiro. 1984. Quelques aspects de la territorialité de la caille des blés Coturnix c. coturnix. En: *Processus d'acquisition précoce. Les communications.* (A. de Haro et X. Espadaler, eds.). Publ. Universitat Autònoma de Barcelona et Societé Française pour l'étude du Comportement Animal:463-470.

- Puigcerver, M., Uribe, F., Gallego, S. & I. Hernández. 1985. Some aspects of the variability of the Quail's song. Abstracts 19th International Ethological Conference. Toulouse:64.

- Puigcerver, M., Gallego, S. & J.D. Rodríguez-Teijeiro. 1986. Relaciones espacio-temporales de los machos de codorniz (Coturnix c. coturnix) en el área de cría. Libro de resúmenes del I Congreso Nacional de Etología. Córdoba:68.

- Puigcerver, M., Rodríguez-Teijeiro, J.D. & S. Gallego. 1988. Approche démographique et éthologique de la Caille des blés, Coturnix coturnix coturnix en Catalogne, Espagne. *Bull. Mens. O.N.C.* 127:37-39.

- Puigcerver, M., Rodríguez-Teijeiro, J.D. et S. Gallego. 1989. La Caille des blés en Catalogne (Espagne). Quelques données sur sa biologie et son comportement. *Bull. Mens. O.N.C.* 138:37-39.

- Puigcerver, M., Rodríguez-Teijeiro, J.D. & S. Gallego. ¿Migración y/o nomadismo en la codorniz Coturnix c. coturnix? *Etología* (en prensa).

- Pulliainen, E. 1971. Behaviour of a nesting capercaillie (Tetrao urogallus) in north-eastern Lapland. Ann. Zool. Fennici 8:456-462.

- Pulliainen, E. 1978. Behaviour of a Willow Grouse Lagopus lagopus at the nest. Ornis Fennica 55:141-148.

- Ricklefs, R.E. 1967. A graphical method of fitting equations to growth curves. Ecology 48 (6):978-983.

- Ricklefs, R.E. 1968. Patterns of growth in birds. The Ibis 110 (4):423-451.

- Ricklefs, R.E. 1973. Patterns of growth in birds. II. Growth rate and mode of development. The Ibis 115 (2):177-201.

- Ricklefs, R.E. 1979a. Patterns of growth in birds. V. A comparative study of development in the starling, common tern, and japanese quail. The Auk 96:10-30.

- Ricklefs, R.E. 1979b. Adaptation, constraint, and compromise in avian postnatal development. Biol. Rev. 54:269-290.

- Riedman, M.L. 1982. The evolution of alloparental care and adaption in mammals and birds. The Quarterly Review of Biology 57(4):405-435.

- Ringelman, J.K., J.R. Longcore & R.B. Owen, Jr. 1982. Nest and brood attentiveness in female black ducks. The Condor 84:110-116.

- Rodríguez-Teijeiro, J. D. 1980. Contribución al conocimiento de la biología y etología del vencejo común, Apus apus. Tesis doctoral. Universidad de Barcelona.

- Sachs, B.D. 1967. Photoperiodic Control of the Cloacal Gland of the Japanese Quail. Science 157:201-203.
- Schifferli, A. 1951. Aus dem Leben der Wachtel. Freunde-Ber. 1950 Schweitz. Vogelwarte Sempach:2-15.
- Schifferli, A. 1960. Ringfundmeldungen lassem Schleifenzug beider mitteleuropäischen Wachtel, Coturnix coturnix, vermuten. Proc. XIIth Int. Ornithol. Congress. Helsinki:651-656.
- Schleidt, W.M. 1983. Spatial and Temporal Pattern of Calling Sites in Coturnix Quails. Nat. Geograph. Soc. Res. Rep. 15:573-576.
- Schleidt, W.M. & M.D. Shalter. 1972. Cloacal foam gland in the Quail Coturnix coturnix. Ibis 114:558.
- Sears, H.F. 1978. Nesting behavior of the Gull-billed Tern. Bird-banding 49 (1):1-6.
- Seber, G.A.F. 1965. A note on the multiple-recapture census. Biometrika 52 (1/2):249-259.
- Selander, R.K. 1972. Sexual Selection and Dimorphism in Birds. In: B. Campbell (ed.). Sexual Selection and the Descent of Man, 1871-1971. Aldine Publishing Co. Chicago.
- Semenov-Tjan-Sanskij, O. 1960. Ekologija teterevinyh ptits. Trudy Laplandskogo Gosudarstvennogo Zapovednika 5:1-318.
- Settler, I. 1947. Caza menor. Madrid.
- Shalleberger, R.J., Whittow, G.C. and R.M. Smith. 1974. Body temperature of the nesting Red-footed Booby (Sula sula). Condor 76:476-478.
- Siegfried, W.R., A.E. Burger & P.J. Caldwell. 1976. Incubation behavior of Ruddy and Maccoa Ducks. Condor 78:512-517.

- Simpson, C.G., Roe, A. & R.C. Lewontin. 1960. Quantitative Zoology. Harcourt, Brace & World. New York.
- Simpson, C.G. 1961. Principles of Animal Taxonomy. Columbia Univ. Press. New York.
- Skutch, A.F. 1962. The constancy of incubation. Wilson Bull. 74:115-152.
- Skutch, A.F. 1976. Parental birds and their youngs. University of Texas Press. Austin & London.
- Stenger, B.M. 1955. Die Watchtel. Ein Beitrag zu ihrer Lebensgeschichte. Nachr. Naturw. Mus. Aschnffenburg 48:1-23.
- Stevens, V.C. 1961. Experimental study of nesting by Coturnix Quail. J. Wildl. Manage. 25:99-101.
- Summer, R.W. 1988. The use of linear measurements when comparing masses. Bird Study 36:77-79.
- Svensson, L. 1984. Identification guide to european Passerines. Naturhistoriska Riksmuseet. Stockholm.
- Tellería, J.L. 1986. Manual para el censo de los vertebrados terrestres. Ed. Raíces. Madrid.
- Tellería, J.L., Santos, T., Alvarez, G. y C. Sáez-Royuela. 1988. Aves de los medios urbano y agrícola en las mesetas españolas. En: F. Bernis (ed.). Avifauna de los campos de cereales del interior de España. Monografías 2. S.E.O. Madrid.
- Toschi, A. 1956. Esperienze sul comportamento di quaglie a migrazione interrotta. (Coturnix coturnix coturnix (L.)). Ric. Zool. Appl. Caccia 27:1-275.

- Toschi, A. 1959. La Quaglia. Vita-Caccia-Allevamento. Supp. Ric. Zool. appl. Caccia 3:1-167.

- Trouvilliez, J., Gaillard, J.M., Allaine, D. et D. Pontier. 1988. Stratégies démographiques et gestion des populations chez les oiseaux: particularité des Galliformes. Gibier Faune Sauvage 5:27-41.

- Tserveni-Gousi, A.S. 1987. Relationship between parental age, egg weight and hatching weight of japanese quail. British Poultry Science 28:749-752.

- Uljanin, N. 1941. Materials on ecology of the quail in north Kasahstan. Arch. Mus. Zool., Moscow. 6:153-166.

- Valanne, K. 1966. Incubation behaviour and temperature of capercaillie (Tetrao urogallus) and Willow Grouse (Lagopus lagopus). Suomen Riista 19:30-41.

- Valverde, J.A. 1957. Aves del Sahara Español. CSIC. Madrid.

- Vaurie, C. 1965. The birds of the Palearctic fauna. Non Passeriformes. H.F. & G. Witherby Ltd. London.

- Verheyen, R. 1950. Les Colombidés et les Gallinacés. Inst. Roy. Sci. Nat. Belg., Bruxelles.

- Vleck, C.M. 1981. Energetic cost of incubation in the Zebra Finch. Condor 83:229-237.

- Walsberg, G.E. 1983. Avian ecological energetics. In: Avian biology, Vol. VII. (D.S. Farner, J.R. King and K.C. Parkes, Eds.). New York, Academic Press.

- Walsberg, G.E. & J.R. King. 1978. The energetic consequences of incubation for two passerine species. Auk 95:644-655.

- Warga, K. 1931. Masze von Coturnix. Aquila 36/37:138-142.
- Weeden, J.S. 1966. Diurnal rhythm of attentiveness of incubating female tree sparrows (Spizella arborea) at a northern latitude. The Auk 83:368-388.
- Westerkov, K. 1947. Distribution and life-habits of the Quail (Coturnix c. coturnix) in Denmark. Dansk. Orn. Foren. Tidssk. 41:89-115.
- Wetherbee, D.K. 1961. Investigations in the life history of the Common Coturnix. The American Midland Naturalist, 65(1):168-186.
- Winkler, D.W. & J.R. Walters. 1983. The determination of clutch size in precocial birds. In: Current Ornithology. Vol. 1. (R.F. Johnston, ed.). Plenum Press, New York.
- White, F.N. and J.L. Kinney. 1974. Avian incubation. Science 186:107-137.
- White, G.C., Anderson, D.R., Burham, K.P. & D.L. Otis. 1982. Capture-recapture and Removal Methods for Sampling Closed Populations. Los Alamos. New Mexico.
- Wiens, J.A. 1976. Population responses to patchy environments. Annual Review of Ecology and Systematics 7:81-120.
- Williams, R.F. 1964. The quantitative description of growth. In: Grasses and Grasslands. Ed. C. Barnard. MacMillan. London.
- Wilson, E.O. & W.L. Brown. 1953. The subspecies concept and its taxonomic application. Systematic Zool. 2:97-111.
- Wilson, E.O. 1980. Sociobiología. La nueva síntesis. Ed. Omega. Barcelona.

- Witherby, H.F., Jourdain, F.C.R., Ticehurst, N. F. and B.W. Tucker. 1941. The handbook of British birds. Vol. 5. Witherby, London.
- Wyatt, C.W. 1870. Notes on the birds of the Peninsula of Sinai. The Ibis, 1870:1-18.
- Wynne-Edwards, V.C. 1962. Animal dispersion in relation to social behaviour. Oliver & Boyd. Edinburgh.
- Yeatman, L.J. 1976. Atlas des oiseaux nicheurs de France. Societé Ornithologique de France. Paris.
- Yom-Tov, Y., Ar, A. and H. Mendelsohn. 1978. Incubation behavior of the Dead sea Sparrow. Condor 80:340-343.
- Zedlit, C. 1912. Von Suez zum sankt katharinene-kloster. Journ. Ornithol., 60:325-364.
- Zerba, E. & M.L. Morton. 1983. Dynamics of incubation in Mountain White-crowned Sparrows. Condor 85:1-11.
- Zuckerbrot, Y.D., Safriel, U.N. & U. Paz. 1980. Autumm migration of quail (Coturnix conturnix) at the north coast of the Sinai Peninsula. Ibis 122 (1):1-22.
- Zusi, R.L. 1982. Infraespecific geographic variation and the subspecies concept. The Auk 99 (3):606-608.



UNIVERSIDAD DE BARCELONA

En esta Memoria el día 29 de  
Octubre de 1910 en la Facultad de

ciencias de la vida y de la Tierra

AL

VO. OS.

*Francisco Sanjaume*

*Arce*

*Andrés de Navas*

*Pérez*

fue calificada de "excelent" "cum laude" por una mayoría



UNIVERSITAT DE BARCELONA  
Divisió de Ciències Experimentals  
i Matemàtiques  
Facultat de Biologia



