

INTERACCIÓN SOCIAL Y SUS EFECTOS EN LA PRODUCCIÓN DE HORMONAS
SEXUALES EN AVES

Beatriz Barragán Serrano

Tesis de grado para optar al título de Magíster en Psicología con énfasis en
Análisis del Comportamiento

Dirigido por Germán Gutiérrez

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias Humanas
Departamento de Psicología

Bogotá D. C., noviembre de 2006

TABLA DE CONTENIDO

	Pg.
RESUMEN	4
ABSTRACT	5
INTRODUCCIÓN	6
La endocrinología conductual	7
Las hormonas	8
Hormonas y comportamiento sexual	10
Los genes y la diferenciación sexual	13
Regulación neuroendocrina del comportamiento sexual	19
Fotoperiodo, hormonas y respuesta sexual	23
Estímulos sociales y comportamiento sexual	29
MÉTODO GENERAL	40
Procedimiento general	42
Sujetos	45
EXPERIMENTO 1a	48
Método	48
Resultados	48
Discusión	54
EXPERIMENTO 1b	60
Método	60
Resultados	60
Discusión	63
EXPERIMENTO 2	67
Método	68
Resultados	69
Discusión	71
EXPERIMENTO 3	75
Método	76
Resultados	77
Discusión	80
EXPERIMENTO 4	86
Método	87
Resultados	88
Discusión	90
EXPERIMENTO 5	94
Método	95
Resultados	96
Discusión	99
DISCUSIÓN GENERAL	104
REFERENCIAS	112

TABLA DE FIGURAS

		Pg.
FIGURA 1:	Cascada de reacción hormonal 12
FIGURA 2:	Reacción neuroendocrina de la respuesta sexual del macho 16
FIGURA 3:	Reacción neuroendocrina de la respuesta sexual de la hembra 18
FIGURA 4:	Respuesta neuroendocrina frente al fotoperiodo no estimuladorio 25
FIGURA 5:	Respuesta hormonal en aves frente al fotoperiodo 28
FIGURA 6:	Ubicación geográfica de los países donde se realizan estudios de fotoperiodo 37
FIGURA 7:	Distribución del espacio físico utilizado como ambiente experimental 43
FIGURA 8:	Imágenes de la apertura y glándula cloacal 46
FIGURA 9:	Medidas semanales en línea de base y regresión en hembras: experimento 1a 51
FIGURA 10:	Medidas semanales en línea de base y regresión en machos: experimento 1a 51
FIGURA 11:	Tamaño cloacal de hembras a lo largo del experimento 1a 53
FIGURA 12:	Tamaño cloacal de machos a lo largo del experimento 1a 53
FIGURA 13:	Medidas semanales de hembras: experimento 1b 62
FIGURA 14:	Medidas semanales de machos: experimento 1b 62
FIGURA 15:	Comparación de las medidas cloacales de machos en grupos diferentes de interacción social durante el periodo de transición: experimento 2 70
FIGURA 16:	Comparación de las medidas cloacales de machos en grupos diferentes de interacción social y con hembras estímulo en diferentes condiciones de actividad sexual: experimento 3 79
FIGURA 17:	Comparación de las medidas cloacales de hembras en grupos diferentes de interacción social durante el período de transición: experimento 4 89
FIGURA 18:	Comparación de las medidas cloacales de hembras en grupos diferentes de interacción social: experimento 5 98

RESUMEN

Tradicionalmente, los estudios científicos han investigado los efectos hormonales sobre el comportamiento del individuo, pero es poco lo que se conoce sobre los efectos del ambiente y la interacción social sobre la producción de hormonas. Este estudio hace un aporte al área de la endocrinología conductual al explorar más a fondo la importante influencia que tienen los factores ambientales y conductuales sobre el funcionamiento endocrino en aves, específicamente en lo relacionado con la producción de hormonas gonadales que tienen un efecto directo sobre la respuesta sexual. En primer lugar, fue necesario estudiar las condiciones fotoperiódicas ideales para lograr la regresión gonadal de la codorniz japonesa en la zona tropical (experimento 1a y 1b). Se encontró que en esta zona geográfica se requieren cambios grandes en el fotoperiodo con una reducción de luz y un período de tiempo muy superior al reportado en la literatura de estudios en zonas templadas, para lograr niveles adecuados de regresión. En segundo lugar, se buscó determinar si diferentes tipos de contacto social con coespecíficos del sexo opuesto favorece la producción de hormonas sexuales en los machos (experimento 2), encontrando que la convivencia con una hembra favorece significativamente los niveles de producción hormonal. La condición reproductiva de la hembra estímulo también fue una variable relevante sobre la producción hormonal del macho (experimento 3). Finalmente, se buscó determinar si diferentes tipos de contacto social con el macho favorece la producción de hormonas sexuales en las hembras (experimentos 4 y 5), encontrando que aunque los datos no son significativos a nivel estadístico, los gráficos presentan una tendencia positiva interesante a favor del contacto permanente con un macho sexualmente activo sobre la producción de hormonas sexuales en las hembras.

Palabras clave: hormonas sexuales, interacción social, fotoperiodo, regresión gonadal, recrudescencia gonadal, codorniz japonesa.

ABSTRACT

Traditionally, scientific studies investigate the hormonal effects on individual behavior, but they have provided little information about the effect of the environment and social interaction on the hormonal production. The present series of studies make a contribution to behavioral endocrinology, exploring the important influence that environmental and behavioral factors have over the endocrinological physiology of birds, specifically in terms of gonadal hormone production and its effects on sexual behavior. In the first place, it was necessary to study the ideal photoperiodic conditions to reach the gonadal regression of the Japanese quail in the tropical region (experiments 1a and 1b). In this geographical region big changes in the photoperiod are needed to obtain an adequate gonadal regression; this effect was only observed with a bigger reduction of light and a longer regression time than that reported in the literature of studies done in seasonal regions. In the second place, it was explored whether different types of social contact with a conspecific of the opposite sex contribute to the level of sexual hormones production in males (experiment 2). Living together with a female has a significant positive effect on the sexual hormonal production of males. The reproductive condition of the females is also an important variable over the sexual hormones production of the male (experiment 3). Finally, the effects of different types of social contact with a conspecific of the opposite sex on the sexual hormones production in females was studied (experiments 3 and 4). Although data were not significant in statistical terms, the graphical tendency shows an interesting effect towards a positive effect of living together with a sexually active male on the sexual hormonal production in females.

Key words: sexual hormones, social contact, photoperiod, gonadal regression, gonadal recrudescence, Japanese quail.

INTRODUCCIÓN

La conducta sexual en la mayoría de especies animales implica la interacción entre coespecíficos de diferente sexo y consta de cuatro estadios sucesivos: atracción sexual que permite el acercamiento; conducta apetitiva que ayuda a establecer y mantener la interacción sexual; conducta copulatoria que comprende comportamientos estereotipados según la especie para lograr el intercambio genético y conducta post-copulatoria acompañada de un período refractario en el cual disminuye la actividad sexual (Rosenzweig & Leiman, 1992). Esta conducta sexual está determinada por características genéticas, hormonales y ambientales. Por lo tanto, la respuesta sexual se da como resultado de la interacción de una gran cantidad de factores y variables que van desde lo biológico hasta lo social.

Tradicionalmente en los estudios científicos se han manipulado las condiciones hormonales para observar cambios a nivel fisiológico y en algunos casos conductual de los individuos, logrando el desarrollo de terapias efectivas para las patologías humanas relacionadas con alteraciones hormonales. Sin embargo, pocos estudios se han desarrollado desde la psicología en el sentido inverso tratando de mostrar el efecto de la conducta y el medio ambiente sobre la producción de hormonas sexuales, lo cual es de gran relevancia a nivel psicológico y científico para lograr una mayor comprensión y explicación de la relación bidireccional biología-ambiente que influye sobre el comportamiento sexual. El área del conocimiento que ha favorecido este tipo de estudios involucrando todas las variables relacionadas de forma bidireccional es la endocrinología conductual, la cual se ha interesado por comprender los aspectos genéticos, hormonales, bioquímicos y ambientales para poder conocer de forma más completa y amplia una respuesta tan compleja como la sexual.

Los experimentos de este trabajo investigativo buscan ampliar el conocimiento sobre la influencia que tiene el comportamiento y las situaciones medio ambientales sobre los niveles hormonales, específicamente describir y determinar el efecto de diferentes tipos de interacciones sociales entre miembros de una misma especie sobre los niveles de producción de hormonas gonadales, con el fin de orientar investigaciones futuras en este sentido en otras especies incluida la humana, aportar una guía metodológica que facilite el control experimental en sujetos humanos y potencialmente contribuir a la comprensión y manejo de problemas reproductivos en diversas especies.

La Endocrinología Conductual

En 1849 el científico sueco A. A. Berthold observó cambios en el comportamiento de un gallo después de haberle extraído quirúrgicamente los testículos. El gallo dejó de cacarear y no mostraba conductas sexuales ni agresivas, pero al reimplantar los testículos estas conductas volvieron a aparecer de forma normal. Como el reimplante de los testículos no implicó ningún procedimiento de conexión con el sistema nervioso, Berthold concluyó que algún químico producido por los testículos y liberado en el torrente sanguíneo influía sobre el comportamiento del gallo. Este estudio de Berthold es considerado como el primer experimento de endocrinología conductual (Becker y cols., 1992).

La endocrinología conductual o psicoendocrinología es la unión entre la neurociencia, la endocrinología y la psicología para comprender cómo los cambios en el sistema endocrino influyen sobre el cerebro y la conducta de los individuos (Becker y cols., 1992). Es un estudio interdisciplinario donde métodos y técnicas de una disciplina científica han sido adoptados y perfeccionados por investigadores de otras áreas. Anatomistas, psicólogos, entomólogos, zoólogos, fisiólogos, endocrinólogos y psiquiatras han contribuido a la comprensión de las interacciones hormonas-conductas.

Los estudios en endocrinología formaban parte del ámbito médico o biológico, donde el interés principal estaba en los efectos de la manipulación hormonal sobre los cambios específicos a nivel fisiológico en estructuras cerebrales o corporales y en algunos casos se analizaban los posibles cambios conductuales que presentaran los individuos como efectos secundarios. Por lo tanto, estos estudios permiten el manejo de patologías humanas y no humanas relacionadas con alteraciones hormonales, pero no aportan información realmente válida sobre los fenómenos conductuales relacionados con los factores hormonales. La unión de grandes áreas científicas en la endocrinología conductual ha permitido un estudio más amplio y más comprensivo no sólo de cómo las hormonas afectan el comportamiento, sino también de cómo el comportamiento y las situaciones medio ambientales afectan los niveles hormonales.

Las Hormonas

Dentro de la endocrinología conductual el estudio de las hormonas en relación con el comportamiento es de interés central. Las hormonas son mensajeros químicos orgánicos producidos y liberados por glándulas especializadas llamadas glándulas endocrinas. Éstas liberan las hormonas al torrente sanguíneo en el cual pueden a continuación actuar sobre órganos diana a cierta distancia de su origen, logrando la coordinación fisiológica y conductual de un animal mediante la regulación, la integración y el control de su función corporal (Nelson, 1996). Dependiendo de su estructura molecular, las hormonas pueden dividirse en dos grandes grupos: hormonas peptídicas-glicoproteínas y esteroides.

Las hormonas peptídicas están conformadas químicamente por cadenas de aminoácidos que en algunos casos tienen un procesamiento adicional en el órgano de Golgi para adicionarle un grupo sacárido y formar una glicoproteína. Las hormonas esteroides son sintetizadas a partir del colesterol, un tipo de molécula grasa, en el retículo endoplásmico liso y

mitocondrias celulares (Becker y cols, 1992). Esta estructura molecular de las hormonas es importante en el momento de actuar sobre una célula diana. Las hormonas peptídicas y glicoproteínas no atraviesan la membrana celular sino que se unen a receptores específicos en la superficie de la membrana de la célula diana y producen la liberación de un segundo mensajero. El segundo mensajero más común es el adenosín monofosfato cíclico (AMPC), que potencia o amplifica el efecto de la hormona e inicia procesos que conducen a cambios en el potencial eléctrico de la membrana celular. Por otro lado los esteroides pasan a través de la membrana de la célula diana y se unen a proteínas específicas del citoplasma. Este complejo proteína-esteroide entra en el núcleo e interactúa con el genoma para iniciar la transcripción de genes específicos que inducen la síntesis de proteínas (Rosenzweig & Leiman, 1992).

El cerebro es uno de los órganos diana que recibe gran cantidad de hormonas que intervienen en su funcionamiento debido al efecto de éstas, pero también es el órgano central para la regulación de la secreción hormonal. Dentro del cerebro, el hipotálamo es el sitio de mayor interés para la endocrinología conductual. En los vertebrados, el hipotálamo es el centro de control neural del sistema endocrino; los núcleos que lo conforman se encargan de la regulación e integración entre las funciones fisiológicas y endocrinas con el comportamiento (Becker y cols., 1992).

El hipotálamo recibe información sobre las condiciones ambientales externas al individuo de forma permanente a través de conexiones nerviosas con otras zonas del cerebro tales como el tálamo y la corteza que a su vez reciben información de diferentes canales sensoriales. Esta información es la base para el control hipotalámico sobre la hipófisis, una glándula endocrina importante que es estimulada en su porción anterior (adenohipófisis) por medio de factores liberadores del hipotálamo que viajan por vía sanguínea y la posterior (neurohipófisis) por medio de axones

de células neurosecretoras hipotalámicas. La hipófisis a su vez produce hormonas que son liberadas en el torrente sanguíneo y que actuarán sobre glándulas endocrinas periféricas como la tiroides, suprarrenales, gónadas o páncreas entre otras para estimular o inhibir la liberación de hormonas que resultará en cambios fisiológicos y conductuales del individuo. Estas hormonas liberadas por las glándulas endocrinas a nivel periférico retroalimentan al hipotálamo y a la hipófisis, de tal forma que la producción y los niveles hormonales están constantemente monitoreados y regulados por el cerebro.

Hormonas y Comportamiento Sexual

Dentro de la endocrinología conductual el comportamiento sexual ha sido blanco de múltiples estudios tanto en animales como en humanos, los cuales han permitido avances importantes en algunos casos para comprender la complejidad de este tipo de respuesta y en otros han abierto las puertas a interrogantes que requieren investigación con el fin de lograr un mayor nivel de comprensión y de esta forma aportar a las técnicas psicológicas para el manejo terapéutico de los problemas sexuales en humanos.

Se ha estudiado ampliamente la relación entre hormonas sexuales y comportamiento, manipulando la producción hormonal para observar los efectos en la conducta sexual. Conocemos que la conducta sexual está mediada por la influencia de hormonas tanto en animales como en humanos. Las hormonas tienen dos tipos de influencia sobre la conducta sexual: diferenciación de las estructuras corporales durante el desarrollo, denominado papel organizador y el papel activador que se refiere a la actividad moduladora o evocadora de la respuesta sexual durante la etapa reproductiva.

El comportamiento sexual depende de una cascada de reacciones hormonales que comienza en el hipotálamo con la producción de la hormona liberadora de gonadotropina (GnRH) que viaja por el sistema portal hipotálamo hipofisiario a la hipófisis anterior donde se producen las gonadotropinas Foliculoestimulante (FSH) y Luteinizante (LH). Estas gonadotropinas van a actuar sobre las gónadas, los testículos masculinos y los ovarios femeninos, cuya principal función es la producción de espermatozoides y óvulos respectivamente. La acción de la FSH y la LH sobre las gónadas permite la maduración de éstas para que produzcan y liberen hormonas (Figura 1). Las dos principales clases de hormonas gonadales son los andrógenos, producidos especialmente por los testículos y los estrógenos, producidos especialmente por los ovarios. La testosterona es el andrógeno más común y el estradiol el estrógeno más común; la primera actúa principalmente en machos y los estrógenos en hembras. Las gónadas también producen progestinas de las cuales la progesterona es la más importante; actúa en las hembras para preparar el útero y las mamas durante el embarazo (Pinel, 2001).

Durante los períodos de actividad reproductiva uno de los mecanismos que regulan la secreción hipofisiaria de FSH y LH es el sistema de feedback de las hormonas gonádicas. En los machos, los andrógenos testiculares (especialmente la testosterona) actúan sobre el eje hipotálamo hipofisiario inhibiendo la secreción de ambas gonadotropinas. En las hembras, un sistema de feedback similar utiliza estrógenos y progestinas para mantener bajo control las concentraciones de FSH y LH. Durante los períodos no reproductivos el mecanismo para inhibir la secreción de gonadotropinas consiste en un aumento de la sensibilidad (menor umbral) del eje hipotálamo-hipofisiario a los efectos de feedback negativo de los esteroides gonádicos (Nelson, 1996).

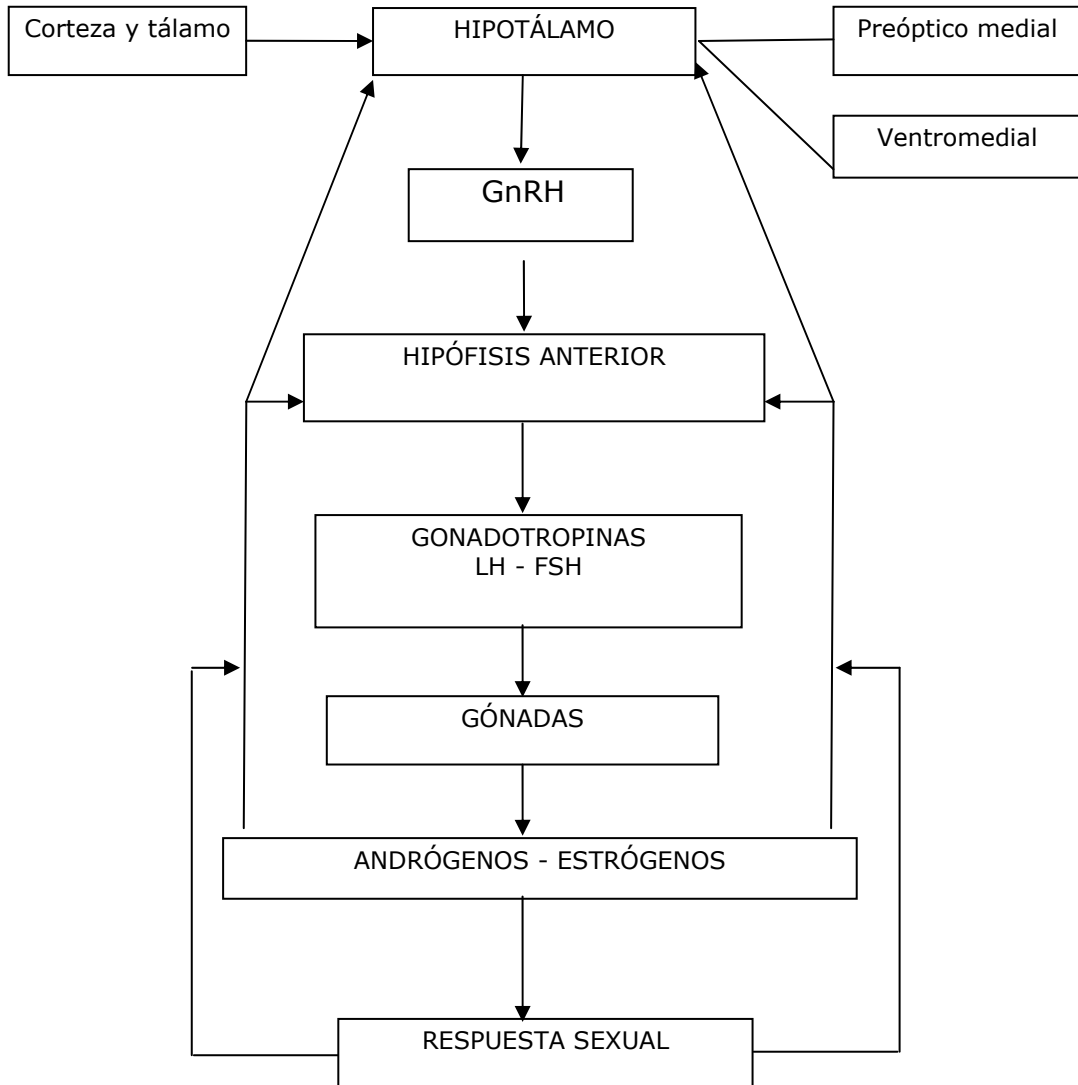


Figura 1: Cascada de reacción hormonal que determina la respuesta sexual del individuo.

Los Genes y la Diferenciación Sexual

En los organismos donde se encuentra dimorfismo sexual, se observa que en etapas tempranas del desarrollo fetal no hay características ni femeninas ni masculinas. En mamíferos, primates y humanos, el sexo cromosómico se establece por el aporte de un cromosoma X o Y por parte del espermatozoide; el cromosoma Y hace que las células precursoras presentes en las gónadas indiferenciadas hasta ese momento crítico del desarrollo, se diferencien hacia células de Sertoli que son características del testículo en lugar de hacerlo hacia células foliculares características de los ovarios. El gen *región del cromosoma Y determinante del sexo (SRY)* determina si la gónada indiferenciada se convertirá en un ovario o en un testículo (Kandel, 1997). En aves, los machos tienen el patrón cromosómico ZZ y las hembras el WZ (equivalente al patrón cromosómico XY de los machos mamíferos), por lo tanto son los genes de las hembras en este caso los que determinan la diferenciación de las gónadas (Gutiérrez, 1999).

En el cerebro en desarrollo, las hormonas esteroideas crean una impronta específica de género que será expresada a través de comportamientos sexuales en la edad adulta. La hormona que determina el patrón encefálico masculino es el estrógeno, al cual están expuestos los fetos de ambos sexos debido a los niveles altos de circulación de esta hormona en la sangre materna. Adicionalmente, la testosterona producida por los testículos en formación es capturada por células diana del proceso de diferenciación sexual del cerebro que transforman la testosterona en estrógenos por medio de la actividad enzimática (Kandel y cols, 1997). Por otra parte, el colesterol materno es metabolizado en la placenta para convertirse en progesterona la cual es transportada a la glándula adrenal y al hígado fetal para ser transformada por la activación de la TDF (Testes Determining Factor) en andrógenos incluyendo la testosterona, la cual será convertida en estrógenos por vía de una aromatasa.

Cuando el estrógeno se une con receptores especiales dentro de las células diana de diferenciación, el complejo receptor-hormona entra en el núcleo e interactúa con los cromosomas logrando influenciar la actividad de algunos genes que favorezcan la masculinización cerebral. Este proceso de masculinización genera por ejemplo, más receptores de testosterona en la amígdala medial, la cual al activarse produce comportamientos agresivos y de cópula en el macho adulto (Becker y cols., 1992).

Cuando se tiene un feto XX (en el caso de los mamíferos), el hígado fetal sintetiza la α -fetoproteína que se encuentra en la sangre y en el líquido cefalorraquídeo para unirse a los estrógenos y prevenir que entren en las células diana e interfieran en la expresión genética, logrando que no se dé la masculinización (Becker y cols., 1992). En humanos, por ejemplo, ciertas neuronas como las del hipotálamo, el área preóptica, el septum y la amígdala, son ricas en receptores, entonces se observa una mayor concentración de hormonas sexuales en estas zonas durante el período de diferenciación y por lo tanto estas zonas cerebrales tendrán gran influencia sobre el comportamiento sexual futuro del individuo.

Adicionalmente, estas diferencias morfológicas y hormonales en los humanos tendrán en la adultez implicaciones diferenciales sobre ciertas funciones cognitivas en hombres y mujeres. En hombres, la FSH tiene una correlación negativa con la ejecución en tareas de tipo espacial mientras que la LH correlaciona positivamente con la ejecución verbal y espacial; en mujeres la FSH tiene relación negativa con la ejecución en tareas espaciales y positiva con la fluencia verbal, al igual que niveles altos de LH los cuales correlacionan con el aspecto verbal (Gordon & Lee, 1983-1996; citados por Halari y cols., 2005).

Existe un núcleo en el área preóptica medial (APO) del hipotálamo de la rata, que es más grande en los machos que en las hembras. Este núcleo

fue llamado el núcleo sexualmente dimórfico (Gorski, 1978; citado por Pinel, 2001). En el momento del nacimiento los núcleos sexualmente dimórficos de los machos y de las hembras de rata son del mismo tamaño, pero a los pocos días del nacimiento los núcleos de los machos crecen a un ritmo acelerado mientras que los de las hembras permanecen pequeños. Este crecimiento en los machos se dispara por la acción del estradiol aromatizado a partir de la testosterona. El desarrollo de neuronas en el APO logra un tamaño 6 veces mayor que en las hembras (Rosenzweig & Leiman, 1992). Esta área se activa normalmente con la cercanía de hembras y mejora la conducta sexual en machos poco activos al inyectarles testosterona en esta región (Figura 2). La lesión bilateral del APO hace desaparecer la conducta copulatoria en ratas, gatos, perros y monos macho, mientras que la estimulación eléctrica de esta región estimula el comportamiento copulatorio en las ratas (Pinel, 2001).

Al parecer la motivación sexual del macho incrementa con mayores niveles de testosterona. En estudios con animales no humanos se ha encontrado un vínculo causal entre la conducta sexual y los niveles de testosterona; incluso se ha observado que estímulos condicionados a la presentación de hembras receptivas, son capaces de producir un cambio hormonal anticipatorio. En un estudio realizado por Domínguez y colaboradores (2003), se tomó un grupo de ratas hembra jóvenes a las cuales se les practicó una ovariectomía (extirpación de los ovarios) y fueron estimuladas intracranealmente en el área preóptica medial. Posteriormente fueron tratadas por varios días con propionato de testosterona, encontrando en las hembras una facilitación de la conducta sexual típica de los machos.

En las ratas hembras se ha observado que las lesiones del hipotálamo anterior provocan la eliminación de la conducta sexual, mientras que en hamsters este efecto se observa con la lesión del hipotálamo ventromedial. Esta región contiene circuitos que son esenciales para el

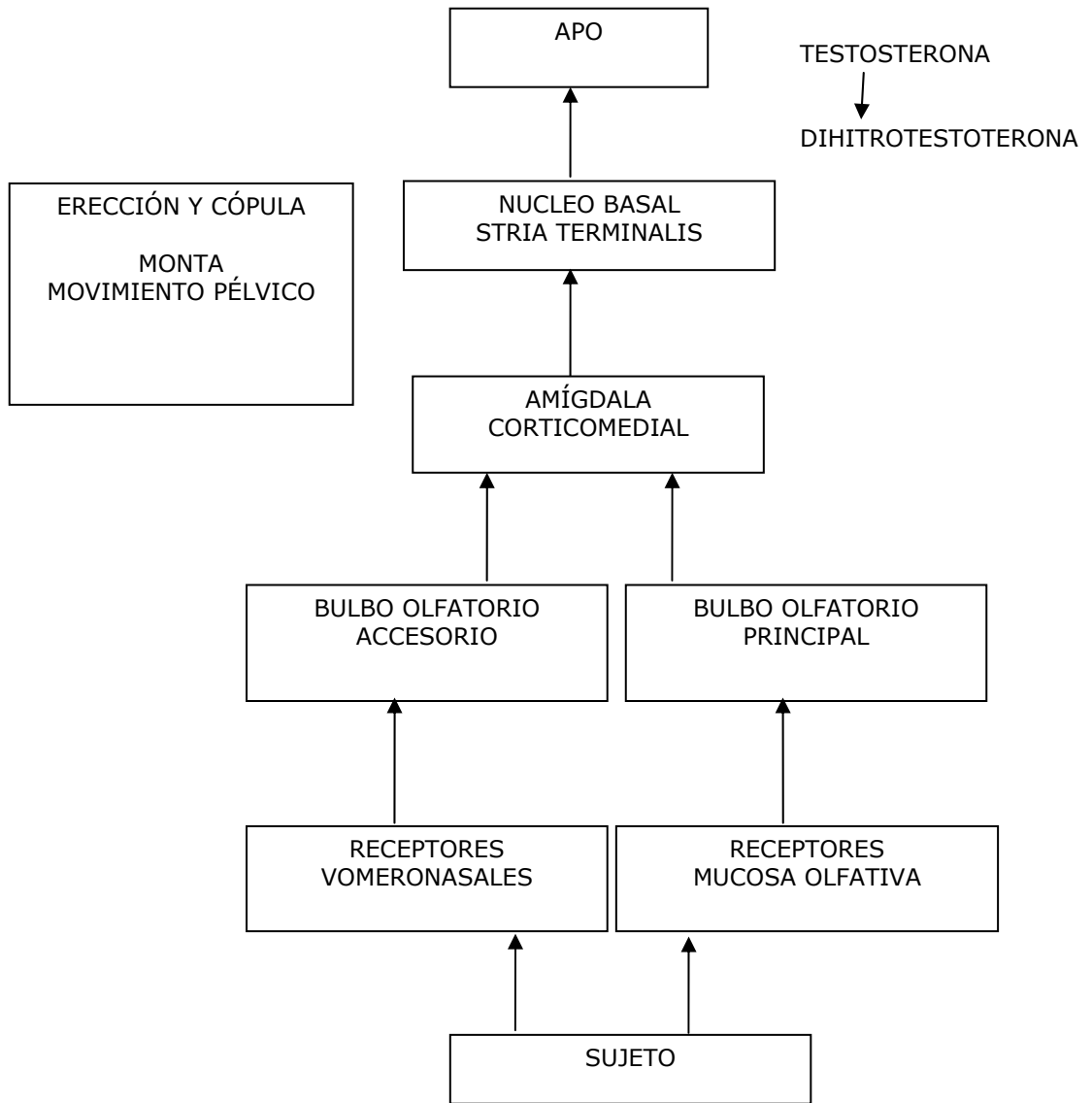


Figura 2: Reacción neuroendocrina de la respuesta sexual del macho, en mamíferos.

comportamiento sexual femenino, de tal forma que la estimulación eléctrica de esta región facilita el comportamiento sexual de la hembra mientras que la lesión lo reduce (Figura 3). Las ratas hembra con lesiones bilaterales del núcleo ventromedial no muestran lordosis y son más propensas a atacar a los machos que se acercan con conductas de cortejo (Pinel, 2001). El núcleo ventromedial del hipotálamo ha demostrado tener relación con las vocalizaciones que emiten las ratas machos para llamar la atención de una hembra y con las respuestas de marcaje por medio del olor de la orina. En machos con lesión de este núcleo hay un menor desarrollo a nivel vocal y emiten menor cantidad de conductas de marcaje de olor, lo cual afecta su condición reproductiva frente a la hembra (Harding y McGinnis, 2005).

Las lesiones en regiones hipotalámicas posteriores al área preóptica producen disminución de respuesta sexual en hembras mamíferas, mientras que los implantes hormonales en el área preóptica medial facilitan las respuestas apetitivas y copulatorias. En las hembras no humanas es conocido que los estrógenos juegan un papel muy importante en la motivación y el comportamiento sexual. En estas hembras, hay un incremento en el nivel hormonal cercano al momento de la ovulación; durante este período la hembra produce sustancias olfativas que atraen al macho pero además es en este momento en el que la hembra es más receptiva favoreciendo la cópula (Leger, 1992). El tratamiento con estradiol en monos Rhesus hembra, ha mostrado un incremento en la motivación sexual de sujetos con ovariectomía y un incremento en la interacción macho-hembra en períodos no reproductivos (Zehr y cols., 1998).

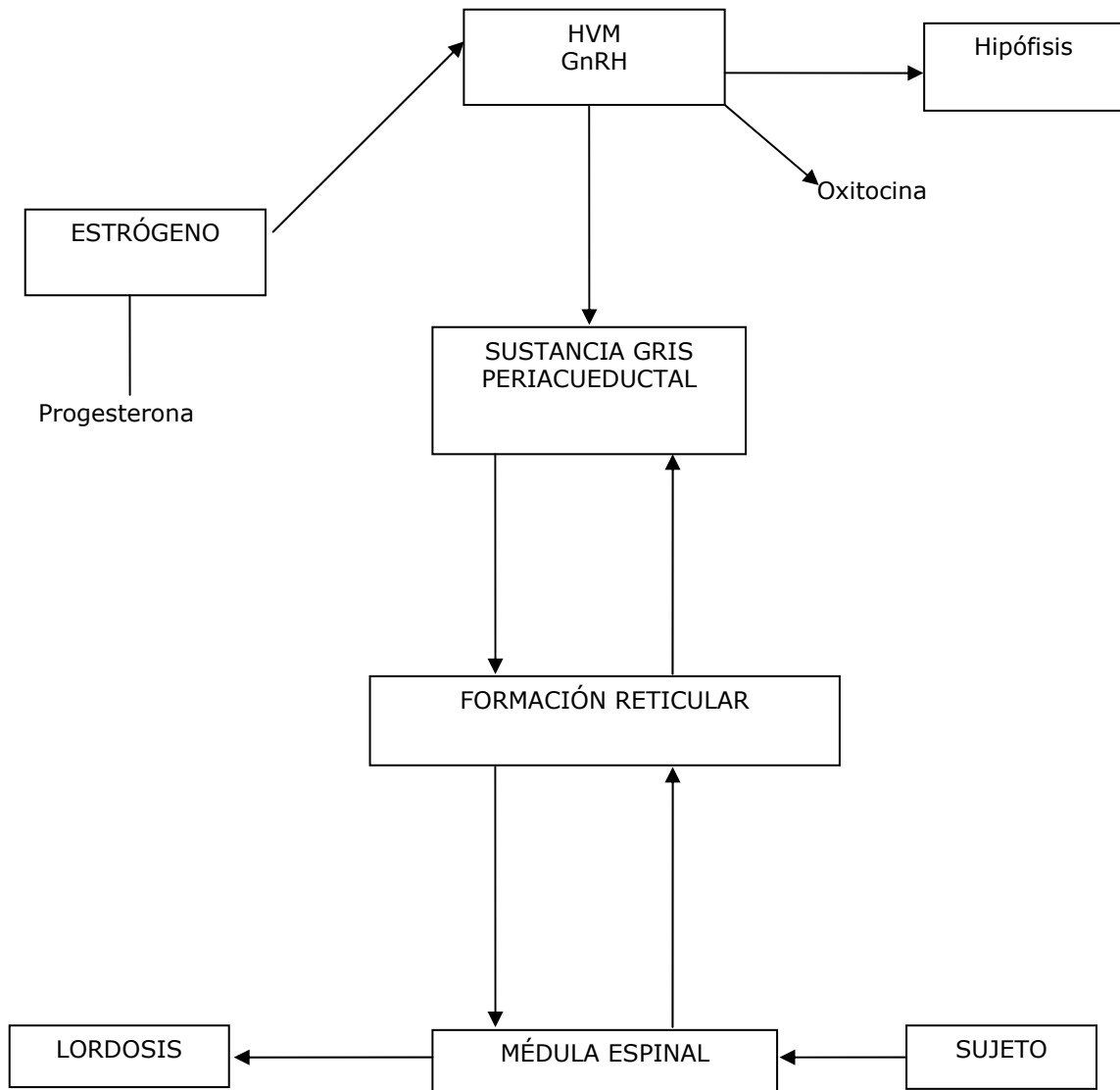


Figura 3: Reacción neuroendocrina de la respuesta sexual de la hembra, en mamíferos.

Regulación Neuroendocrina del Comportamiento Sexual

Dependiendo de los niveles plasmáticos de hormonas gonadales, el individuo emitirá conductas relacionadas con la respuesta sexual específicas de su especie. Los altos niveles de hormonas gonadales en sangre ejercen un efecto sobre el hipotálamo y la hipófisis y esta retroalimentación va a influir sobre la subsiguiente liberación de hormonas y por lo tanto sobre la regulación de la conducta sexual. Una vez se alcanza la madurez sexual, la conducta del individuo es influenciada por los niveles hormonales especialmente en tres características: 1. Atractivo, ya que los cambios hormonales afectan qué tan atractivo puede parecer el sujeto para un coespecífico del sexo opuesto; 2. Proceptividad, entendida como la atracción que siente el individuo por otro del sexo opuesto a partir de cambios hormonales, y 3. Receptividad que se refiere al grado en el que el individuo tolera y facilita la copulación (Beach, 1976). Por ejemplo, el estro en las hembras mamíferas se relaciona con el incremento en el nivel de estrógenos cerca al momento de la ovulación, este incremento en los niveles hormonales se relaciona con un mayor atractivo de la hembra, mayor atracción de la hembra hacia el macho y mayor receptividad por parte de ésta para la cópula. Es probable que la regulación de muchas conductas por parte de esteroides gonádicos haya evolucionado por la necesidad de una asociación temporal estrecha entre la fertilidad y las conductas relacionadas directa o indirectamente con la reproducción.

Otras hormonas relacionadas con el comportamiento reproductivo son la arginina vasopresina y la oxitocina. La oxitocina es una hormona básicamente femenina y se relaciona con las conductas de acicalar, lamer y amamantar (ALA) a las crías y con otros comportamientos pro sociales; la presencia de esta hormona es fundamental para la relación de vínculo madre-hijo (Leger, 1992). Esta hormona se encuentra en machos de especies donde son éstos los encargados de cuidar a las crías; también se encuentra un incremento de oxitocina en machos durante la eyaculación y

después de la cópula, ya que interviene en el final de la respuesta sexual y en el placer. Al inyectar oxitocina en el hipocampo de ratas macho experimentales se han observado erecciones espontáneas. En general, la actividad sexual de los machos promueve la producción de oxitocina que en niveles elevados disminuye la agresión (Leger, 1992). En humanos se ha encontrado que los niveles de oxitocina aumentan en personas comprometidas emocionalmente en una relación de pareja, específicamente cuando hay demostraciones conductuales de amor romántico por parte de la pareja o frente a claves ambientales de afiliación o romance (Gonzaga y cols, 2006).

Por otro lado la arginina vasopresina se encuentra especialmente en los machos y su producción se relaciona con la persistencia sexual, la territorialidad y la agresión intermacho. En peces cíclidos que se encuentran en fase de transición entre la condición no reproductiva hacia la reproductiva, esta hormona facilita el crecimiento de las gónadas y la activación de las emisiones vocales que atraen a las hembras (Alcock, 2005). En las hembras se observan niveles altos de esta hormona cuando se produce un ataque a sus crías.

También se ha propuesto que cambios recíprocos en dopamina y serotonina liberadas en diferentes áreas del cerebro pueden promover la respuesta de cópula y la saciedad sexual respectivamente (Hull y cols, 1999). La estimulación provocada por una hembra receptiva y la cópula producen en el macho una liberación de dopamina en el sistema nigro-estriado, que se relaciona con la actividad somato-motora, en el sistema mesolímbico implicado con la motivación en general y en el área preóptica medial que permite que el sujeto centre la atención en blancos sexuales, incrementa la frecuencia y eficacia copulatoria y coordina los reflejos sexuales facilitando la respuesta sexual. Por su parte, la serotonina cumple un papel inhibitorio de la conducta sexual. Se ha encontrado liberación de

serotonina durante la eyaculación y al incrementar la cantidad de ésta en el hipotálamo por medio de micro inyecciones, se observa un incremento en la latencia para iniciar la cópula, indicando un decremento en la motivación sexual (Hull y cols, 1999). En codornices japonesas macho existe un efecto de interacción entre la producción de monoaminas en el área preóptica anterior y el mesencéfalo con los niveles de hormonas sexuales y el comportamiento sexual. Los niveles de serotonina y dopamina incrementan con la inyección de estradiol en el macho y este mismo efecto cerebral se logra con el contacto sexual sin necesidad de la aplicación de hormonas (Cornil y cols, 2005).

Existen condiciones hormonales que afectan la producción de gonadotropinas y por lo tanto la respuesta sexual del individuo. La glándula Pineal produce melatonina durante los períodos de oscuridad; los niveles de melatonina afectan la sensibilidad del eje hipotálamo hipofisiario al feedback de hormonas gonádicas. Fibras retinianas logran una conexión directa con el núcleo supraquiasmático del hipotálamo el cual a su vez tiene conexión con la glándula Pineal y a través de esta vía controla los ritmos circadianos de la producción de melatonina, para que coincida con los períodos de luz-oscuridad. Como los pulsos de melatonina aumentan durante la oscuridad, durante las épocas estacionarias de poca luz los niveles de esta hormona aumentan y esto correlaciona negativamente con las condiciones reproductivas del individuo. En hamsters pinealectomizados a los cuales se les aplica una infusión de corta duración de melatonina, se observa una condición sexual activa que se mantiene en el tiempo independientemente de los ciclos de luz a los cuales está expuesto; mientras que a los sujetos en las mismas condiciones a los cuales se les aplican dosis superiores de melatonina durante tiempos prolongados, presentan regresión de las gónadas y menos respuestas de tipo sexual (Becker y cols, 1992).

En las situaciones de estrés ocurren efectos nerviosos y endocrinos que afectan la respuesta sexual. Durante un evento estresante se liberan especialmente glucocorticoides y adrenalina y hay una activación del sistema nervioso autónomo, específicamente de las vías simpáticas. Esta descarga hormonal durante el estrés afecta la secreción de hormona liberadora de gonadotropinas en el hipotálamo y al mismo tiempo genera un efecto sobre la respuesta de la hipófisis ante la GnRH, lo cual impide la liberación de FSH y LH. Los glucocorticoides también actúan sobre los ovarios impidiendo la respuesta de estos frente a la LH, dando como resultado una disminución en hormonas sexuales circulantes y su respectivo efecto sobre la conducta sexual de la hembra. En los machos los glucocorticoides también actúan sobre los testículos inhibiendo la respuesta endocrina frente a la LH y por lo tanto se genera una disminución en la producción de testosterona y en la producción de espermatozoides (Becker, 1992). Adicionalmente la activación simpática impide la erección, ya que esta respuesta está bajo control parasimpático, ocasionando gran dificultad para lograr la cópula.

Esta relación entre hormonas y comportamiento ha sido estudiada a partir de aspectos netamente biológicos y en algunos casos etológicos, pero pocos estudios se han desarrollado desde la psicología en el sentido inverso, tratando de mostrar el efecto de la conducta y el medio ambiente sobre la producción de hormonas sexuales.

Los pocos estudios en este sentido se han realizado principalmente sobre el comportamiento sexual en aves. Las investigaciones con aves han permitido hallazgos importantes para la endocrinología conductual debido a su sensibilidad hormonal y conductual a los períodos de luz-oscuridad. El sistema nervioso fue relacionado con el control de la hipófisis anterior tras los estudios con pájaros; se observó que las variaciones estacionales de la luz y la oscuridad producían cambios relacionados con la reproducción y la

liberación hormonal. Si se invertían las condiciones de luminosidad bajo las que vivían estos animales, las épocas de crianza también se invertían (Pinel, 2001). De alguna manera la entrada de señales visuales al sistema nervioso controla la liberación de hormonas desde la adenohipófisis. Este control se logra por medio del hipotálamo que tiene conexiones aferentes con centros cerebrales procesadores de información sensorial que favorece la producción de hormona liberadora de gonadotropinas que es transmitida a la hipófisis por medio de una compleja red de capilares hipotalámicos que alimentan las venas portales que llevan sangre por el tallo hipofisiario hacia otra red de capilares de la adenohipófisis.

La reproducción, la preparación para la emigración y otras actividades exigentes desde el punto de vista energético, han evolucionado para coincidir con la abundancia de recursos locales de comida u otras condiciones medioambientales que favorezcan la supervivencia (Nelson, 1996). Por lo tanto, la regulación temporal precisa de la conducta sexual es un rasgo fundamental del éxito reproductivo de un individuo y de su estado físico subsiguiente.

Fotoperiodo, Hormonas y Respuesta Sexual

La conducta reproductiva de las codornices, al igual que en muchas especies de aves, es sensible a los períodos de luz-oscuridad. Para las codornices el estímulo ambiental predominante en relación con la respuesta sexual es el fotoperiodo. Durante los períodos de mayor luminosidad hay niveles elevados de hormonas sexuales y por lo tanto es durante este momento que se dan respuestas reproductivas. Los machos muestran mayor conducta sexual, mayor frecuencia del canto, más acercamiento a las hembras y mayor actividad en general; las hembras son más receptivas y muestran menos agresividad hacia los machos. Por el contrario, en los períodos de menor cantidad de luz hay una disminución de hormonas sexuales circulantes y durante este período no hay respuesta sexual (Mills y

cols, 1995). Es claro que la detección de la luz que es una variable ambiental, tiene efecto sobre la producción hormonal y por lo tanto sobre la respuesta sexual (Figura 4), debido al efecto negativo sobre los mecanismos hipotalámicos que controlan la producción de hormonas hipofisarias y gonadales que en últimas, generan un bloqueo de la respuesta sexual. En hamsters se ha observado que aquellos que nacen durante períodos cortos de luz presentan en la adultez mayor cantidad de conductas ansiosas, el peso corporal alcanzado es menor y el peso de las gónadas también es inferior al de aquellos sujetos que nacen en períodos de alta fotoestimulación, lo cual afecta la condición reproductiva de aquellos con experiencia temprana en fotoperiodos cortos (Pyter & Nelson, 2006).

En las codornices macho se ha demostrado que el fotoperiodo no estimulador tiene efecto sobre la producción de hormonas sexuales, afectando el tamaño de la glándula cloacal y la respuesta social hacia una hembra estímulo; pero esta condición logra recuperarse al incrementar el período de luz o inyectar hormonas sexuales en los machos (Domjan, 1987).

Se ha observado que el volumen del encéfalo en general y del telencéfalo en particular, es mayor durante la temporada de recrudescencia gonadal y por lo tanto de actividad sexual, que en la temporada no reproductiva. Esta misma tendencia ha sido encontrada en condiciones de laboratorio al manipular el fotoperiodo al cual están expuestas las aves (Smulders, 2002). La fotoestimulación no tiene que darse a través de los ojos; en estudios con aves ciegas se ha encontrado un desarrollo sexual equivalente al de aquellas sin problemas sensoriales (Oishi 1973, citado por Mills y cols, 1995). Al parecer existen fotorreceptores profundos, probablemente en el hipotálamo, responsables de la activación de la conducta sexual en las aves (Gutiérrez, 1999).

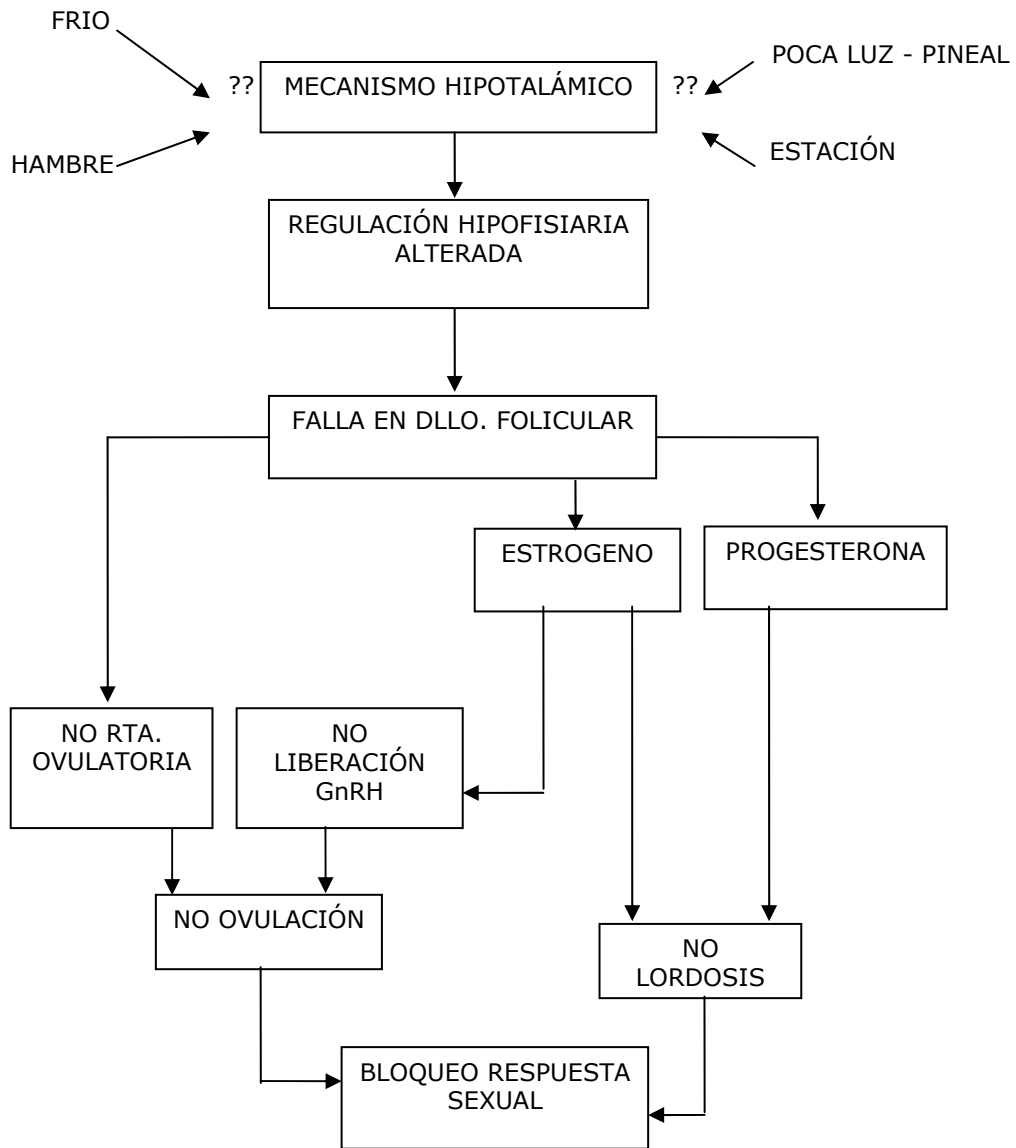


Figura 4: Respuesta neuroendocrina de la hembra, frente al fotoperiodo no estimulatorio.

El efecto neuroendocrino que resulta de un fotoperiodo largo es la producción de gonadotropinas. En codornices japonesas machos un cambio en el fotoperiodo de 8 horas de luz y 16 de oscuridad (8L:16O) a uno de 20L:4O produce un incremento en FSH y LH lo cual influye en el crecimiento de los testículos que logra un pico en 5 semanas (Gutiérrez, 1999). La duración del periodo de luz que sirve como largo o corto depende de la historia fotoperiódica del individuo. Una codorniz es más sensible a las propiedades estimuladoras de la luz si ha estado por mucho tiempo expuesta a días cortos, mientras que aquellas que han estado en días largos tendrán una regresión gonadal más fácilmente cuando el fotoperiodo se reduzca. En condiciones naturales en las zonas templadas las codornices empiezan el desarrollo sexual con 12 horas de luz diaria y la regresión inicia cuando la luz cae a 10 horas al día (Mills y cols, 1995). Los días de 9 horas de luz que se presentan durante el invierno producen la regresión gonadal de la codorniz en un periodo de 7 semanas, mientras que los días de 14 horas de luminosidad durante el verano, favorecen la recrudescencia gonadal en un periodo de 5 semanas (Figura 5).

La respuesta sexual de la codorniz japonesa macho inicia con el acercamiento a la hembra, luego se estira de tal forma que su pico, cabeza, cuello y cuerpo queden paralelos al suelo, expande las plumas del cuerpo y camina sobre sus dedos hacia la hembra. Si la hembra es receptiva el macho la monta y lleva su cloaca debajo de la hembra estableciendo un contacto cloacal y eyacula (Mills y cols, 1995). Estas conductas se observan cuando los niveles de andrógenos plasmáticos son suficientes, por tanto son respuestas sensibles al control hormonal relacionado con los fotoperiodos. El tratamiento de aves macho con testosterona simula ciertos efectos de la estación reproductiva natural: los machos cantan más, desarrollan otros comportamientos relacionados con cortejo y atracción hacia las hembras y sus núcleos del sistema de canto en el cerebro crecen en tamaño (Smulders, 2002). El desarrollo de la glándula cloacal, que produce una

espuma mucoide en machos sexualmente activos, es fuertemente dependiente de los andrógenos. Incluso, sirve como indicador del estado endocrino del ave (Sachs 1969, citado por Mills y cols, 1995), ya que en fotoestimulación restringida se observa regresión gonadal y disminución en el tamaño de la cloaca y en la producción de espuma.

Cornil y colaboradores (2005) encontraron que con pequeñas dosis de testosterona cambia el tamaño de la glándula cloacal en machos de 4.1 a 12.8 cm². La respuesta sexual y consumatoria del macho depende de la metabolización de la testosterona a 17 β -estradiol por medio de una aromatasas; la falta de estos metabolitos de testosterona inhiben la respuesta consumatoria del macho e incluso las respuestas sexuales apetitivas, las cuales son medidas con base en las aproximaciones sociales a una hembra sexualmente activa (Balthazart, 1995).

Los niveles circulantes de estas hormonas sexuales en la edad adulta serán determinantes para la aparición de respuestas sexuales y el aprendizaje de conductas relacionadas con la cópula. En las codornices japonesas se ha encontrado que para lograr que un macho aprenda una respuesta operante que le permita la aproximación social a una hembra en período reproductivo, es necesario que éste se encuentre en una condición sexual óptima que se genera a partir de niveles altos de hormonas sexuales circulantes. En los machos castrados no se logra el aprendizaje de este tipo de respuestas y es necesario el tratamiento con testosterona para lograr el aprendizaje (Balthazart, 1995).

14 hrs. 30 min. – Junio 21 (Recrudescencia)

9 hrs. 9 min. – Diciembre 21 (Regresión)

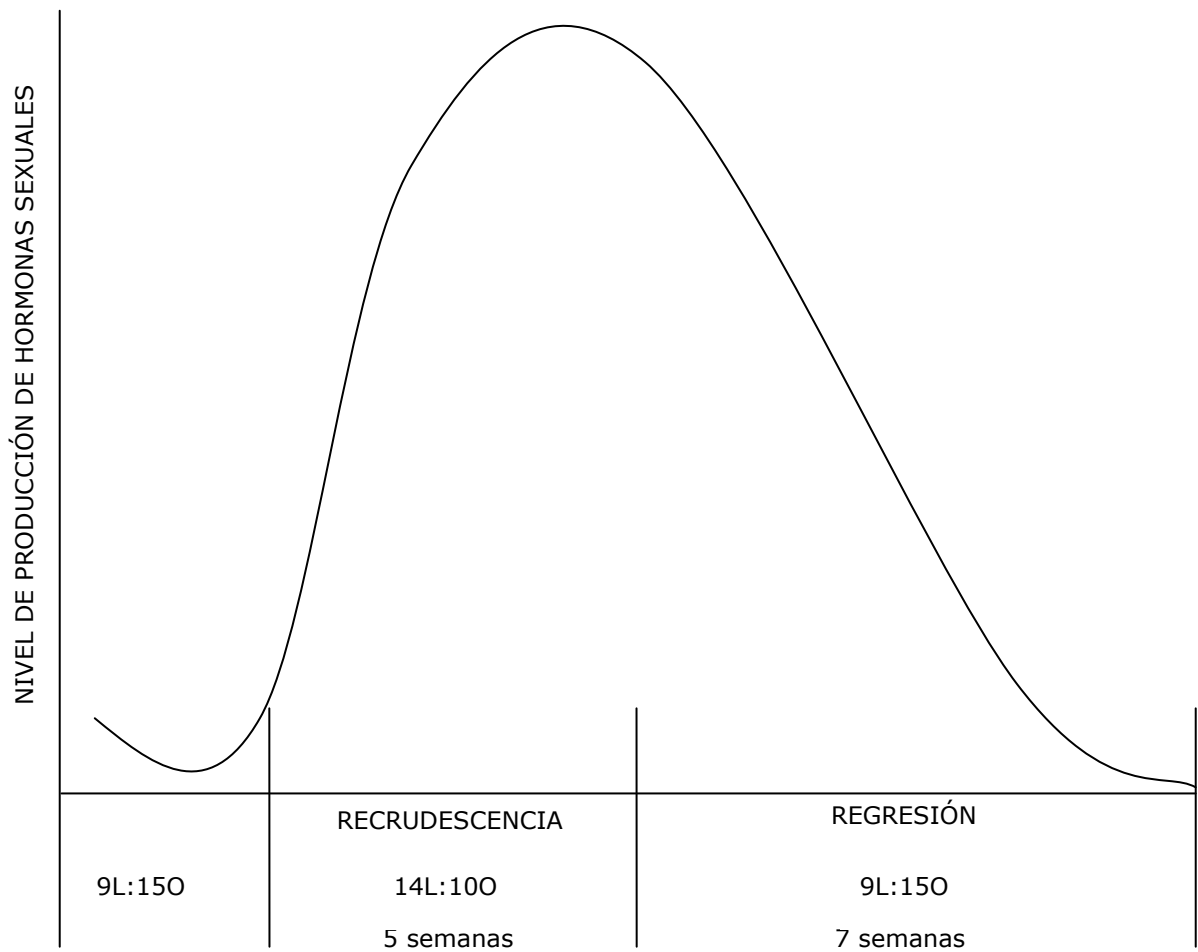


Figura 5: Producción de hormonas sexuales observada en aves sometidas a fotoperíodos no estimuladores (9L:150) y estimulador (14L:100).

La conducta sexual de las codornices japonesas hembras también está bajo el control hormonal y la fotoestimulación restringida lleva a una regresión de la actividad sexual. La hembra en regresión gonadal con bajos niveles de estrógenos escapa del macho o puede tornarse agresiva. Por el contrario la hembra receptiva se agacha cuando el macho la alcanza facilitando la monta. La manipulación experimental ha mostrado que la disminución de estrógeno plasmático hace que las hembras sean menos receptivas y las manipulaciones donde se ha aumentado el nivel hormonal hace que hembras no receptivas inicien conductas sexuales. El diámetro de la cloaca correlaciona directamente con la receptividad de la hembra y los niveles de estrógenos plasmáticos (Adkins, 1973, citada por Mills y cols, 1995). La mayor cantidad de estudios sobre el papel que juegan las hormonas sexuales femeninas sobre el comportamiento se ha realizado con mamíferos; los estudios sobre regulación del comportamiento sexual en aves, son escasos.

Se sabe que la construcción de nidos es un comportamiento que depende de los niveles de estrógenos circulantes en los canarios domésticos hembras, al igual que el estradiol influye en el comportamiento de cortejo en las aves. Estudios de laboratorio han mostrado que la reproducción del canto de un coespecífico del sexo opuesto produce respuestas desplegadas de solicitud de cópula en hembras silvestres preparadas con estradiol. Esta respuesta se ve retrasada en los canarios hembra a los que se les ha reducido el nivel de estrógenos artificialmente durante el inicio del ciclo reproductivo, enfatizando el rol crítico del estradiol en la solicitud sexual por parte de las hembras (Leboucher y cols, 2000).

Estímulos Sociales y Comportamiento Sexual

Como se indicó previamente, no sólo el fotoperiodo tiene efecto sobre los niveles hormonales; otras señales relacionadas con los coespecíficos también tienen efecto sobre el estado hormonal y el comportamiento. Las

ratas macho con lesión en el área preóptica anterior presentan impotencia, pero si son alojadas con otros machos y hembras con quienes interactúan y juegan se recuperan a pesar de la lesión. Aparentemente esto se debe al papel mediador de la amígdala y el hipocampo sobre la respuesta sexual.

La experiencia sexual puede afectar los niveles hormonales de algunas aves al inicio de la siguiente temporada reproductiva; los gallos y los pinzones cebra machos con experiencia muestran concentraciones más altas de testosterona que aquellos sin experiencia sexual previa (Gutiérrez, 1999). El comportamiento sexual de la pareja puede dar inicio a ciertos aspectos del comportamiento reproductivo; al parecer, el comportamiento de cortejo actúa como señal de la condición reproductiva del otro favoreciendo el propio desarrollo sexual. En 1970, Erickson (citado por Gutiérrez, 1999) encontró que palomas hembras expuestas al comportamiento de cortejo de machos en condiciones reproductivas, lograban un desarrollo completo de los ovarios, mientras que aquellas expuestas a machos castrados no tuvieron un efecto similar. En el gorrión cantor macho se encuentran altos niveles de LH y testosterona mantenidos en el tiempo si las hembras a las que están expuestos son tratadas con estrógenos y se mantienen receptivas y activas sexualmente (Moore, 1982, citado por Gutiérrez, 1999). En pinzones cebra machos que co-habitan con hembras se observan mayores niveles de testosterona plasmática que en aquellos que co-habitan con otros machos o solos (Sossinka y cols, 1980, citados por Gutiérrez, 1999).

Crawford y Gutiérrez (1997) realizaron un experimento con codornices japonesas donde se interesaron por saber si otro tipo de variables ambientales diferentes al fotoperiodo podían influir sobre la producción hormonal y estudiaron la relación social como variable independiente. Sometieron varios grupos de machos y hembras a situaciones sociales diferentes mientras cambiaba el período de luz-

oscuridad; estos periodos de cambio del fotoperiodo se conocen como periodos de transición ya que son el camino entre la regresión y la recrudescencia gonadal y por tanto es un momento ideal para evaluar cómo las condiciones sociales afectan la respuesta hormonal de las gónadas. Los resultados encontrados apoyan hallazgos previos como los de Erickson o Moore y además muestran diferencias de respuesta ante estímulos ambientales entre machos y hembras: en primer lugar encontraron que el contacto social de los machos con un coespecífico del sexo opuesto acelera la producción hormonal, es decir, que en las codornices estudiadas se observó que la producción de hormonas gonadales y por consiguiente las respuestas sexuales empiezan más temprano durante el periodo de transición; por lo tanto, el período de actividad sexual es más largo favoreciendo la efectividad reproductiva. Además, encontraron que los machos y las hembras responden de forma diferente ante estímulos visuales. Al parecer las hembras son más responsivas que los machos a estimulación visual de un individuo del sexo opuesto sexualmente activo pero en condiciones de interacción no copulatoria.

Este efecto social sobre el comportamiento hormonal también se ha visto en otras especies y situaciones. En los estudios de Von Holst (1985, citado por Leger, 1992) con comadrijas de árbol machos, se encontró que al introducir a un individuo en la jaula de otro, el residente atacaba al intruso hasta que este fuera sometido. Inmediatamente los machos intrusos disminuían su producción de gonadotropinas y consecuentemente de testosterona lo cual afecta su conducta sexual. Este y otros estudios han mostrado evidencia clara de que la pérdida de la dominancia tiene un efecto negativo sobre la producción de hormonas sexuales. La actividad del eje hipotálamo-hipófisis-adrenal involucrado en la producción de hormonas sexuales se ve disminuída en micos Tití hembras subordinadas. En estos sujetos no dominantes a nivel social se encuentran niveles de cortisol, progesterona y hormona luteinizante más bajos que en hembras castradas

quirúrgicamente, indicando el importante efecto que tiene la subordinación social sobre la producción de hormonas (Saltzman y cols., 1998).

En peces dominantes que pasan a ser subordinados se observa una disminución en el tamaño de las gónadas, no producen colores brillantes en el cuerpo y no presentan comportamientos de cortejo lo cual afecta su condición reproductiva. Cuando a estos peces se les presenta la oportunidad social de ser dominantes al retirar el macho que ha estado en esta posición, logran dominar el grupo en cuestión de minutos y se observa de inmediato un cambio en la coloración corporal y en el comportamiento. Este cambio está asociado a niveles superiores de GnRh en el núcleo preóptico anterior del hipotálamo debido a un aumento en la expresión del gen *GnRH1* (Burmeister y cols, 2005).

En humanos se ha encontrado que 15 minutos después de realizar una tarea deportiva en la que un grupo de hombres resulta ganador, hay un incremento en el nivel de testosterona mientras que en el caso de los perdedores se observa un decremento en los niveles de esta medida 15 minutos después de terminar el juego. Este aumento en el nivel de testosterona tiene un efecto químico en las personas tras una situación social de triunfo o fracaso, el cual al parecer afecta cognoscitivamente al individuo favoreciendo el aprendizaje implícito en aquellos con niveles hormonales superiores (Shultheiss y cols, 2005).

Los diferentes niveles y tipos de hormonas sexuales en los humanos tienen efecto sobre la corteza afectando tareas de tipo cognoscitivo de forma diferencial entre hombres y mujeres. Al parecer, las hormonas que intervienen en el proceso de maduración cerebral podrían tener efectos corticales que expliquen los hallazgos cognoscitivos relacionados con la mejor ejecución en tareas de precisión espacial en los hombres y el mejor

rendimiento en ejercicios de fluidez verbal en las mujeres (Halari y cols., 2005).

La experiencia social prepuberal con la madre y compañeros de juego parece ser esencial en el desarrollo de la conducta copulatoria normal en mamíferos. Ratas macho que crecieron en una incubadora sin la madre no copulaban con una hembra receptiva en la adultez; esta condición empeoraba cuando tampoco tenían contacto con otros coespecíficos (Gruendel y Arnold, 1969, citado por Leger 1992). La interacción social tardía, puede con el tiempo llevar a la recuperación de la conducta sexual normal. En ratones hembra la respuesta operante para tener acceso a un coespecífico de sexo opuesto está controlada en parte por la motivación social que se logra a partir de la experiencia previa. Las hembras que han estado en contacto social con los machos previamente, presentan un mayor número de respuestas operantes para acceder a un macho sexualmente activo que aquellas que han estado aisladas (Matthews, 2005).

La exposición al canto de apareamiento en ranas macho, produce un efecto sobre la respuesta de llamado y sobre los niveles de andrógenos plasmáticos. Este tipo de estimulación social produce un incremento en los andrógenos circulantes mientras que habitar por largos períodos en el laboratorio de forma aislada reduce los niveles hormonales en estos animales (Burmeister & Wilczynski, 2000). En estas ranas de árbol, los estímulos sociales de mayor relevancia son los auditivos y está claramente establecido que las vías auditivas actúan sobre zonas hipotalámicas encargadas de la producción de GnRH, lo cual origina un circuito sensorio endocrino altamente dependiente de las claves sociales en el contexto (Burmeister & Wilczynski, 2005). De igual forma se ha demostrado en aves que el canto del macho estimula varios aspectos del desarrollo endocrino de las hembras coespecíficas, resultando en un incremento en los niveles de LH circulantes (Wallen & Schneider, 2000).

La experiencia social previa del sujeto, el tipo de contacto con un coespecífico y la experiencia sexual que ha tenido la pareja son factores de importancia en la respuesta hormonal del individuo. En los hamsters macho la respuesta copulatoria tiene un alto grado de dependencia de la experiencia sexual previa de la hembra. Los hamsters macho sin experiencia sexual logran una mayor cantidad de montas cuando la hembra ha tenido experiencia sexual en comparación con aquellos que tienen como estímulo una hembra sin esta experiencia (Bradley y cols, 2005). Al parecer, esto se debe a que la experiencia sexual produce en las hembras una mayor producción de dopamina en el núcleo accumbens durante la cópula, lo cual favorece la receptividad de la hembra y por lo tanto facilita la respuesta sexual del macho a pesar de ser novato en este sentido. En humanos adolescentes se encontraron mayores niveles de testosterona en aquellos jóvenes que son populares dentro de su grupo de pares; esta condición les permite establecer de forma efectiva relaciones románticas con niñas de su edad. Pero estos niveles favorables de testosterona están asociados con una buena relación con la madre y relaciones cercanas con hermanas. Se encontraron niveles de testosterona más altos en jóvenes que interactúan con mujeres de su edad, cuando previamente han sostenido una relación cercana con una hermana, mientras que estos niveles de testosterona son inferiores cuando la relación con hermanas ha sido distante o cuando se tienen únicamente hermanos varones (Updegraff y cols., 2006).

En los machos, la exposición a una hembra puede causar un incremento en testosterona aún cuando la hembra no sea receptiva. Además, claves asociadas con la cópula pueden generar la liberación de hormonas sexuales previamente a la presentación de la hembra. Graham y Desjardins (1980, citados por Leger, 1992) presentaban a un grupo de ratas macho un olor durante 7 minutos antes de que tuvieran acceso a una

hembra receptiva. Después de 15 días de realizar este procedimiento, se encontró que el olor lograba incrementar los niveles de testosterona circulante en la sangre de forma muy similar a lo encontrado en machos a los que se les presentaba una hembra sexualmente activa, indicando que es posible el condicionamiento de la producción hormonal.

En un relato anecdótico, un individuo que vivía en una isla al cuidado de un faro y sólo viajaba a tierra firme para visitar a su novia, empezó a notar que su barba parecía más poblada antes de las visitas a su prometida, por lo que empezó a pesar los pelos de su barba después de afeitarse y encontró que su barba era más densa los días que tenía relaciones sexuales con ella (Nelson, 1996). Esta historia sugiere que la conducta sexual, así como su anticipación, provoca un aumento del nivel de testosterona en humanos, lo cual ya ha sido demostrado en otras especies.

Este tipo de hallazgos demuestra que el contacto social influye sobre las condiciones neuroendocrinas de un individuo, incluidos los seres humanos y por lo tanto los estudios en dirección ambiente – funciones endocrinas son de gran importancia e interés.

Con base en los antecedentes mencionados, este proyecto pretende hacer un aporte al área de la endocrinología conductual al explorar más a fondo las situaciones sociales que producen modificaciones en la producción de hormonas sexuales en aves y comparar las respuestas de machos y hembras en estas condiciones. Con este estudio de ciencia básica se pretendió ampliar el conocimiento que se tiene hasta hoy en día sobre la importante influencia que tienen los factores ambientales y conductuales sobre el funcionamiento endocrino, especialmente en lo relacionado con la producción de hormonas gonadales que tienen un efecto directo sobre las respuestas sexuales subsecuentes de los individuos.

En primer lugar, fue necesario establecer cuáles son las condiciones fotoperiódicas ideales para lograr la regresión gonadal en la codorniz japonesa en la zona tropical, teniendo en cuenta que esta especie es originaria de las zonas templadas donde se presentan estaciones y por lo tanto cambios importantes en el fotoperiodo a lo largo del año, pero ha sido domesticada en el trópico donde estos cambios de luz no son drásticos. Las investigaciones científicas sobre los efectos del fotoperiodo en aves que se han realizado para estudiar aspectos fisiológicos (neuroendocrinos), conductuales, sociales o con intereses sobre la producción de aves y huevos, se han realizado en países geográficamente ubicados en zonas templadas, pero muy pocos en países tropicales. En la revisión realizada para esta investigación se encontraron publicaciones científicas de estudios realizados en los siguientes países: Estados Unidos, 73; Inglaterra, 27; India, 18; Canadá, 7; Francia, 6; Japón, 3; Holanda, Israel, Bélgica, Suecia y Suiza, 2 en cada país; Grecia, Finlandia, Alemania, China, Nueva Zelanda, Sur África, Taiwán, Hungría, Irán, Escocia y Polonia, 1 en cada país. Todos estos países están ubicados sobre el Trópico de Cáncer o debajo del Trópico de Capricornio, los cuales limitan la zona Tórrida de las zonas Templadas Norte y Sur respectivamente (Figura 6). Estos estudios fueron realizados entre 1975 y 2006 y fueron utilizadas codornices japonesas como sujetos experimentales en el 29% de las investigaciones, en las restantes se utilizaron otras clases de aves.

Esta carencia de información sobre los efectos del fotoperiodo en aves que habitan en el trópico generó la necesidad de realizar experimentos básicos (experimentos 1a y 1b) para establecer las características fotoperiódicas necesarias para lograr la regresión gonadal, lo cual sería un requisito fundamental para el adecuado desarrollo de los experimentos siguientes (experimentos 2, 3, 4 y 5).



Figura 6: Ubicación geográfica en relación con el Trópico de Cáncer y Capricornio de los países en los que se realizan estudios sobre fotoperiodo en aves. Las líneas rojas resaltan los Trópicos y las estrellas los países de interés

En segundo lugar, se buscó replicar los resultados de Crawford y Gutiérrez (1997) para determinar si diferentes tipos de contacto social con coespecíficos del sexo opuesto durante un período de transición fotoperiódica hacia la recrudescencia gonadal favorece la prolongación del período de actividad reproductiva en machos, iniciando la producción de hormonas sexuales más rápido y manteniendo niveles hormonales superiores en el tiempo. A partir de los resultados de estos experimentos se continuó un paso más allá para determinar si la condición sexual de la pareja influye sobre la producción de hormonas sexuales en los machos y por lo tanto se incrementa el período de actividad reproductiva de estos sujetos.

Por otro lado, conociendo que son pocos los estudios y que los resultados son poco claros en lo relacionado con la producción de hormonas sexuales en aves hembra, se realizó un experimento para determinar si diferentes tipos de contacto social con coespecíficos del sexo opuesto durante un período de transición fotoperiódica hacia la recrudescencia gonadal favorece la prolongación del período de actividad reproductiva en las hembras, iniciando la producción de hormonas sexuales más rápido y manteniendo niveles hormonales superiores en el tiempo. Adicionalmente y con base en los resultados del experimento anterior, se buscó establecer si la cantidad de tiempo de convivencia de la hembra con un coespecífico del sexo opuesto durante un período de transición hacia la recrudescencia gonadal tiene algún tipo de efecto sobre la producción de hormonas sexuales en la hembra.

Por último, teniendo en cuenta que la respuesta sexual de machos y hembras es diferente tanto a nivel conductual como en el tipo de hormonas que influyen sobre la misma, se analizaron las diferencias existentes entre

las respuestas hormonales de codornices japonesas de ambos sexos frente a distintos tipos de interacción social y condición reproductiva de la pareja.

MÉTODO GENERAL

Este fue un estudio de múltiples experimentos con manipulación activa de las variables independientes, donde se tuvieron en cuenta unidades de medida sensibles al registrar el efecto de la variable independiente sobre la dependiente y con un alto grado de control sobre las variables extrañas.

La producción de hormonas sexuales en aves puede ser medida de forma directa o indirecta. La medida directa se logra mediante el análisis de una muestra de sangre del sujeto, donde es posible establecer la cantidad de hormona sexual circulante en el momento de la toma de la muestra; es necesario tener previamente un perfil hormonal de los sujetos que permita una comparación precisa de concentraciones y niveles hormonales sanguíneos para cada análisis bioquímico.

La medida indirecta consiste en la medición de una estructura morfológica que se haya probado que guarda una relación directa con la producción de hormonas sexuales y que sea sensible en su tamaño a los cambios en concentración sanguínea de dichas hormonas. La codorniz japonesa macho presenta una protuberancia cloacal altamente específica a los andrógenos, específicamente al nivel de testosterona en sangre, mientras que las hembras, presentan una apertura cloacal igualmente sensible a los niveles de estrógenos circulantes (Mills y cols, 1995; Seiwert y Adkins-Regan, 1998).

Existe amplia evidencia empírica desde hace más de 30 años (Adkins & Adler, 1972) que indica que la medida del área de la glándula cloacal en el caso de los machos y de la apertura cloacal en las hembras es un buen indicador indirecto del nivel de hormonas sexuales. Se ha encontrado que esta medida está regulada fotoperiódicamente; es decir, que cuando la codorniz está expuesta a períodos largos de luz el tamaño cloacal aumenta mostrando una recrudescencia gonadal que favorece la condición reproductiva, mientras

que al estar expuesta a períodos muy cortos de luz se presenta la regresión gonadal donde el tamaño de la cloaca disminuye indicando una condición no reproductiva (Sachs, 1967; Mills y cols, 1995).

En 1967, Benjamin Sachs en su estudio sobre el control fotoperiódico sobre la glándula cloacal en la codorniz japonesa planteó lo siguiente: *“Cambios en el fotoperiodo causan cambios correlacionados en las gónadas, glándula cloacal, espuma cloacal y conducta reproductiva en la codorniz japonesa macho. La protrusión gonadal puede servir como un índice androgénico externo conveniente, permitiendo medidas repetidas sin necesidad de operar ni matar el animal”.*

Esta medida indirecta ha sido avalada por diversos autores, quienes han realizado estudios sobre producción hormonal y comportamiento sexual en codornices japonesas utilizando la medida propuesta por Sachs. Por ejemplo, Elizabeth Adkins (1972) encontró que la glándula cloacal del macho variaba en tamaño de 18 a 8 milímetros en promedio a partir de los cambios fotoperiódicos y esta disminución en el tamaño correlacionaba positivamente con la frecuencia del canto y los comportamientos de cortejo y monta. En las codornices hembra observó un cambio en el tamaño de la apertura cloacal de 16 a 8 milímetros en promedio a partir de la disminución en el fotoperiodo; esta diferencia en tamaño a su vez correlacionaba positivamente con el peso del oviducto, el tamaño de los ovarios, la postura de huevos y la receptividad hacia el macho.

Adicionalmente, se han realizado estudios donde se ha probado que la castración quirúrgica o química ocasiona la disminución de hormonas sexuales circulantes y esto correlaciona con una medida cloacal disminuída, mientras que con la administración farmacológica de hormonas (estrógenos o testosterona) la medida cloacal aumenta (Domjan, 1987). El tamaño cloacal

correlaciona positivamente con el nivel de testosterona en sangre (Mohan y cols, 2002) y con la intensidad de la conducta sexual (Hutchison, 1978).

Está demostrado que el tamaño de la glándula cloacal en machos y apertura cloacal en hembras correlaciona positivamente con el peso de las gónadas, el peso corporal del sujeto y los niveles de tiroxina circulante, los cuales se ven afectados en conjunto por el fotoperiodo (Chaturvedi y cols, 1992).

En los experimentos de esta investigación se optó por utilizar la medida indirecta la cual se tomó con un calibrador milimétrico. De esta forma, se midió la apertura cloacal de las hembras, registrando la medida entre las comisuras de la apertura y en los machos la medida del ancho de la glándula y de la profundidad de la misma, para posteriormente calcular el área total. Estas medidas fueron tomadas 3 veces a la semana en todos los sujetos durante todas las fases experimentales.

Procedimiento general

Los sujetos fueron mantenidos en una sala experimental de 9 m² en la cual se tuvieron 2 jaulas con capacidad para 30 codornices en habitáculos individuales, distribuidas espacialmente como se muestra en la Figura 7. Las condiciones físicas de la sala permitían un control estricto de la luz ya que no contaba con ventanas ni orificios por los cuales pudiera entrar la luz día y por lo tanto se garantizó que los sujetos estuvieran expuestos únicamente a la luz artificial distribuida de forma homogénea por la sala y la cual estaba controlada por un temporizador.

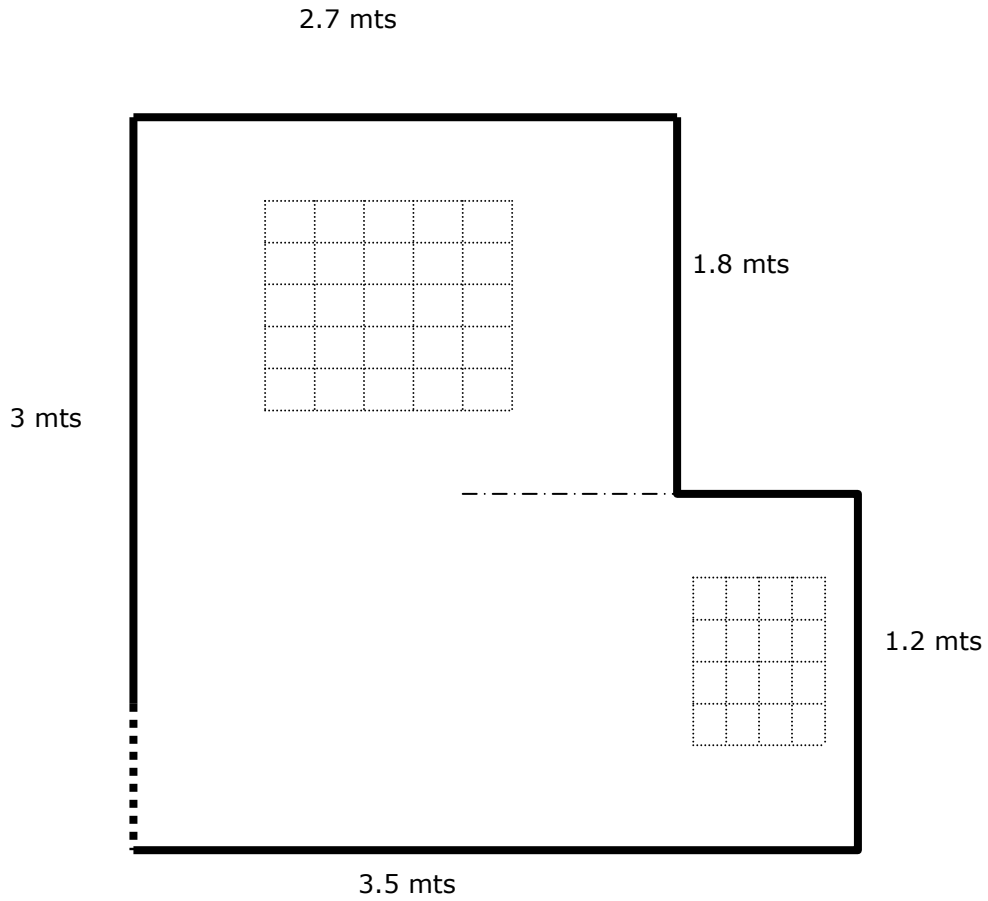


Figura 7: Distribución del espacio físico utilizado como ambiente experimental en esta investigación. Las cuadrículas representan la ubicación de las jaulas dentro de la habitación. La línea punteada representa una cortina oscura que impide la visibilidad entre las jaulas.

La temperatura de la sala se mantuvo en promedio a 18°C, oscilando de acuerdo con el clima externo entre los 17.2°C y los 19.5°C. La humedad registrada dentro de la sala fue del 51%. Tanto la temperatura como la humedad, concuerdan con las condiciones climáticas de la zona Tórrida (entre el Trópico de Cáncer y el Trópico de Capricornio) a nivel geográfico.

En los períodos de maduración sexual de los sujetos y durante las líneas de base de los diferentes experimentos, el fotoperiodo se mantuvo en 16L:8O.

Para lograr la regresión gonadal en el primer experimento se redujo el período de luz de forma gradual, mientras que en los demás experimentos la regresión se realizó cambiando el fotoperiodo súbitamente a 4L:20O hasta observar regresión gonadal en los sujetos, la cual se determinaba a partir de la medida del área de la glándula cloacal en los machos y la apertura cloacal y postura de huevos en las hembras.

Una vez alcanzada la regresión gonadal en los sujetos experimentales, estos eran asignados de forma aleatoria a los diferentes grupos de experimentación y se daba inicio a la fase de transición para lograr la recrudescencia gonadal. En esta fase experimental, el fotoperiodo que se encontraba en 4L:20O empezaba a cambiar en 20 minutos adicionales de luz diarios hasta llegar en un plazo de 42 días (6 semanas) a un fotoperiodo de 18L:6O, después de los cuales se tomaron medidas de estabilización bajo esta condición por dos semanas más y se daba por terminado el experimento.

El proyecto de investigación se desarrolló a partir de 5 experimentos. El experimento 1a se realizó con machos y hembras como sujetos experimentales, donde el fotoperiodo cambió progresivamente hasta lograr la regresión gonadal. El experimento 1b también se realizó con machos y hembras que fueron expuestos a un cambio súbito en el fotoperiodo con el fin de lograr la regresión gonadal.

En los experimentos 2 y 3 se utilizaron machos como sujetos experimentales y hembras como sujetos estímulo; los machos fueron expuestos a diferentes condiciones de interacción social durante la etapa de transición del fotoperiodo. En los experimentos 4 y 5 se utilizaron hembras como sujetos experimentales y machos como estímulos, en condiciones de interacción social diversas durante la etapa de transición fotoperiódica.

Sujetos

La codorniz japonesa ha sido ampliamente utilizada en el laboratorio para estudios en psicobiología, psicología comparada, etología, neuroendocrinología y genética debido a su pequeño tamaño, facilidad en el manejo, requerimientos ambientales y económicos mínimos, rápida maduración, gran adaptabilidad a una amplia gama de condiciones ambientales, fácil reproducción y ciclos reproductivos cortos entre otras características favorables para la investigación en el laboratorio.

Los sujetos utilizados en los experimentos de la presente investigación fueron codornices japonesas (*Coturnix japonica*), machos y hembras de edad adulta (mínimo tres meses de edad) en condiciones reproductivas y con experiencia sexual previa. La experiencia sexual se garantizó por medio de la convivencia en parejas de machos y hembras durante 2 semanas, previa a la iniciación de los experimentos. Estas codornices provenían de sitios especializados en la reproducción y crianza de estos animales para su comercialización.

Las codornices ingresaron al laboratorio de un mes de edad y fueron mantenidas en condiciones fotoperiódicas de 16 horas de luz y 8 horas de oscuridad (16L:8O) hasta alcanzar la madurez sexual la cual fue evaluada por medio de la medida del área de la glándula cloacal en los machos y el tamaño de la apertura cloacal y la postura de huevos en las hembras (Figura 8).

a.



b.



c.



d.



Figura 8: En la imagen *a* se observa la apertura cloacal de una hembra en regresión, en contraste con la imagen *b* que presenta la apertura cloacal de una hebra sexualmente activa. La imagen *c* presenta la glándula cloacal de un macho en regresión, en contraste con la imagen *d* en la que aparece la glándula cloacal de un macho sexualmente activo.

Para cada experimento fueron programados previamente la cantidad de sujetos a utilizar con base en la literatura; sin embargo, aquellos sujetos que no lograban las condiciones de producción hormonal idóneas fueron descartados, ya que podían representar una variable de error al analizar los datos; reemplazarlos no era posible teniendo en cuenta las condiciones de edad y de experiencia fotoperiódica que habían adquirido los del grupo original y por lo tanto incluir nuevos sujetos generaría grupos no comparables de sujetos. Adicionalmente, se presentó mortalidad experimental lo cual justifica que la cantidad de sujetos utilizados en los 5 experimentos no haya sido la misma y que en algunos casos el número de codornices entre los grupos experimentales presente una mínima diferencia.

Los sujetos fueron asignados de forma aleatoria a cada una de las condiciones experimentales en cada experimento.

EXPERIMENTO 1a. Regresión gonadal con cambio progresivo del fotoperíodo

En el primer experimento se buscó replicar el efecto del fotoperíodo sobre la producción de hormonas sexuales en codornices macho y hembra (Crawford & Gutiérrez, 1997) en la zona Tórrida, y establecer las condiciones para lograr la regresión en los sujetos experimentales en esta zona geográfica. Este primer estudio fue de gran importancia para el desarrollo de los experimentos posteriores, ya que este tipo de investigaciones han sido poco desarrolladas en el trópico, tal como se mencionó anteriormente. Por este motivo fue importante determinar si las condiciones para la regresión reportadas en la literatura, coincidían con aquellas necesarias para lograr este efecto con sujetos criados y mantenidos en la zona Tórrida.

Método

Se utilizó un grupo de 21 codornices hembra y 19 codornices macho adultos y con experiencia sexual, que estuvieron en el laboratorio bajo un fotoperíodo estimulador de 16L:8O por un período de 4 semanas. Una vez se alcanzó el tamaño cloacal que indica actividad reproductiva y la postura de huevos fue estable, las codornices fueron expuestas súbitamente a un fotoperíodo no estimulador de 8L:16O durante 15 semanas durante las cuales se tomaron medidas cloacales cada tercer día. Posteriormente el fotoperíodo fue reducido a 6L:18O durante 4 semanas en las que se continuó la medición bajo las mismas condiciones. Finalmente, el fotoperíodo se redujo a 4L:20O durante 6 semanas en las cuales se continuó con las mediciones respectivas.

Resultados

A medida que se avanzó en la reducción del fotoperíodo se observó una disminución en el tamaño y la apertura cloacal, indicando que los cambios de luz estaban presentando un efecto sobre la producción hormonal. Para verificar que estos cambios fueran significativos fueron comparados los promedios de

las medidas en línea de base con los promedios alcanzados en la fase de regresión con un fotoperíodo de 8L:16O, por medio de una prueba T. Posteriormente, se realizó la comparación entre la línea de base y las fases de regresión con fotoperíodos de 6L:18O y 4L:20O respectivamente, con el fin de establecer si el primer cambio en el fotoperíodo era suficiente para lograr la regresión o si la disminución adicional de los períodos de luz favorecían aun más esta condición.

Los resultados se presentan de forma independiente por sexo, ya que las medidas de la apertura cloacal en las hembras y de la glándula cloacal en los machos no son comparables dada la gran diferencia en tamaño que alcanzan unas y otras.

En las hembras se encontró que la diferencia entre la medida en línea de base y la medida en cada una de las 3 condiciones fotoperiódicas de regresión fue significativa con un α de 0,05, lo cual demuestra que el cambio de luz fue efectivo en las 3 condiciones (línea base - 8L:16O: $t=7,742$, gl 20, $p<0,05$; línea base - 6L:18O: $t=10,272$, gl 20, $p<0,05$; línea base - 4L:20O: $t=11,137$, gl 20, $p<0,05$). Sin embargo el valor t sigue aumentando a medida que el período de luz es más corto y por lo tanto la diferencia entre la línea de base y la condición de regresión es cada vez más grande en la medida en que se acorta el fotoperíodo.

El resultado de la prueba t indica que la producción hormonal es menor y se alcanzan índices de regresión más efectivos cuando el período de luz se restringe a sólo 4 horas. Sin embargo, al observar la gráfica de las medidas cloacales por semana (Figura 9) no parece existir una diferencia importante entre las medidas de las 3 condiciones de regresión.

Se analizaron a través de la misma prueba, las diferencias entre los 3 fotoperíodos para determinar si los cambios gráficos observados eran

significativos, encontrando que aunque el valor t es superior en el último fotoperíodo, estas diferencias no son significativas (8L:160 - 6L:180: $t=0,842$, gl 20, $p=0,410$; 8L:160 - 4L:200: $t=-0,335$ gl 20, $p=0,741$; 6L:180 - 4L:200: $t=1,635$, gl 20, $p=0,118$).

Al realizar el mismo análisis con los datos obtenidos en los machos, se encontró nuevamente que la diferencia entre la medida en línea de base y la medida en cada una de las 3 condiciones fotoperiódicas de regresión fue significativa con un α de 0,05, lo cual demuestra que el cambio de luz fue efectivo en las 3 condiciones (línea base - 8L:160: $t=4,308$, gl 18, $p<0,05$; línea base - 6L:180: $t=3,193$, gl 20, $p<0,05$; línea base - 4L:200: $t=8,362$, gl 20, $p<0,05$). Los datos arrojados por la prueba t y la ilustración gráfica (Figura 10) muestran claramente que la regresión es más efectiva durante el fotoperiodo 4L:200. Con el primer cambio de luz hacia 8L:160 se da una disminución importante en el tamaño de la glándula cloacal, pero este cambio no se mantiene sino que se presenta un ligero aumento en la medida al pasar a la condición 6L:180 que posteriormente se invierte al alcanzar las 4 horas de luz.

En el caso de los machos, las diferencias observadas entre las 3 condiciones fotoperiódicas fueron significativas (8L:160 - 6L:180: $t=-2,989$, gl 18, $p=0,008$; 8L:160 - 4L:200: $t=3,763$ gl 18, $p=0,001$; 6L:180 - 4L:200: $t=8,286$, gl 18, $p=0,00$), especialmente al comparar la condición de 4 horas de luz con las otras dos condiciones.

En resumen, los resultados del experimento 1a demostraron que la regresión gonadal tanto en machos como en hembras es más efectiva durante el fotoperiodo 4L:200 que en los fotoperíodos con 8 y 6 horas de luz.

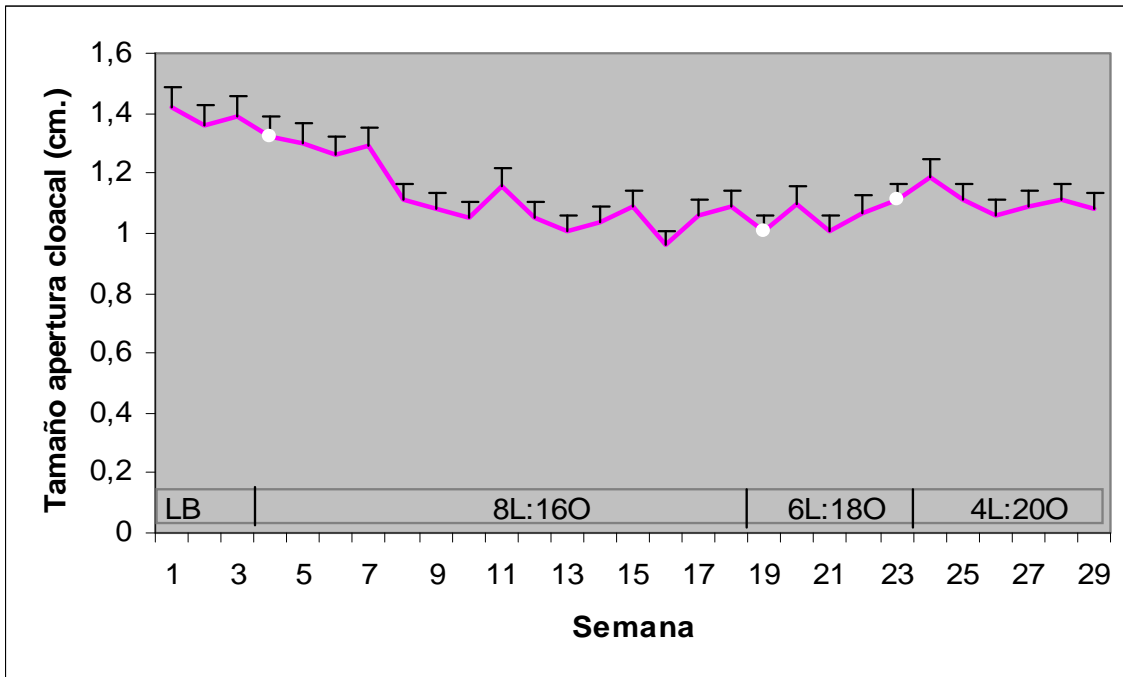


Figura 9: Medidas por semana a lo largo de la línea de base y fases de regresión. Los puntos blancos representan los cambios de luz 8L:16O, 6L:18O, 4L:20O en hembras.

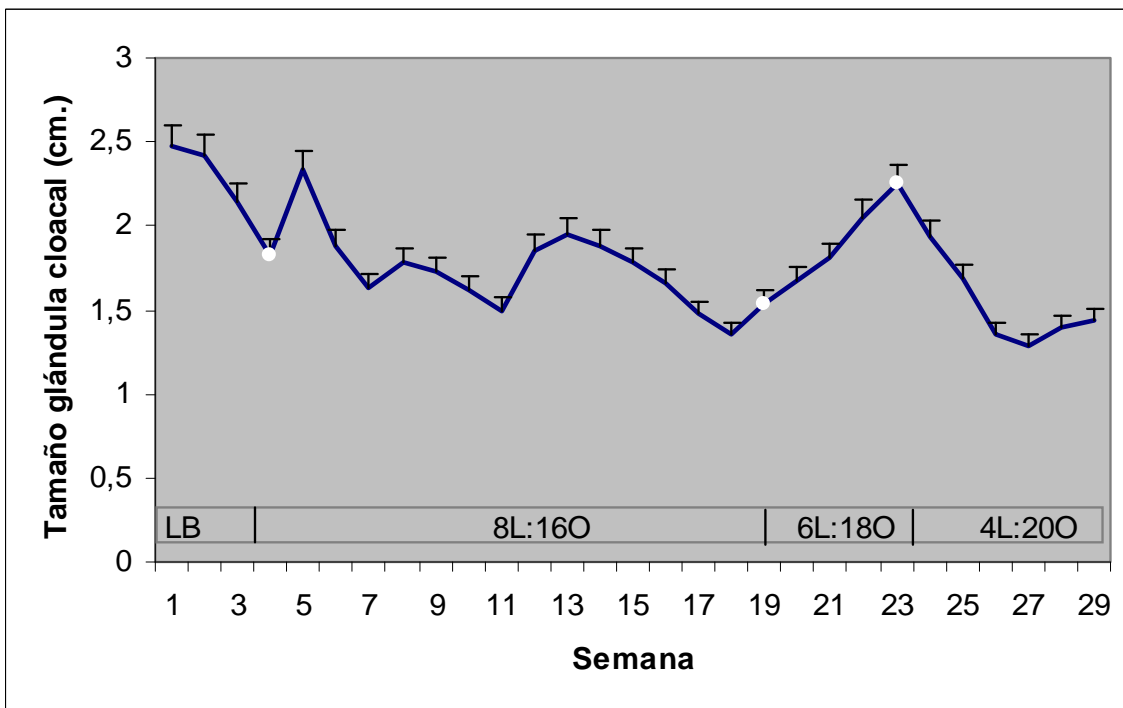


Figura 10: Medidas por semana a lo largo de la línea de base y fases de regresión. Los puntos blancos representan los cambios de luz 8L:16O, 6L:18O, 4L:20O en machos.

Por otro lado, se realizó un análisis gráfico (Figura 11 y 12) que permitiera observar la variación del tamaño cloacal para cada medición realizada, encontrando tanto en machos como en hembras un decremento a partir de la medida 15 pero acompañado de una posterior inestabilidad en las medidas, lo cual indica que no todos los sujetos presentaron los mismos niveles de regresión gonadal y los cambios significativos encontrados dependen de sólo algunos sujetos que lograron llegar a puntos mínimos de producción hormonal, pero simultáneamente varios de ellos continuaron con estabilidad en la producción e incluso, especialmente en el caso de los machos, los niveles hormonales tendieron a aumentar.

Al analizar la tabla de datos se encontró que en el fotoperiodo 8L:16O el 23,8% de las hembras y el 26,3% de los machos lograron niveles adecuados de regresión gonadal; en el fotoperiodo 6L:18O el 33,3% de las hembras y el 5,3% de los machos lograron estos niveles; y en el fotoperiodo 4L:20O el 42,9% de las hembras y el 37% de los machos lograron la regresión gonadal. Los sujetos restantes aunque muestran una disminución en la producción de hormonas sexuales, no logran niveles mínimos que garanticen la regresión gonadal completa, lo cual indica nuevamente que el fotoperiodo 4L:20O es el más efectivo para conseguir el efecto de regresión gonadal en los sujetos.

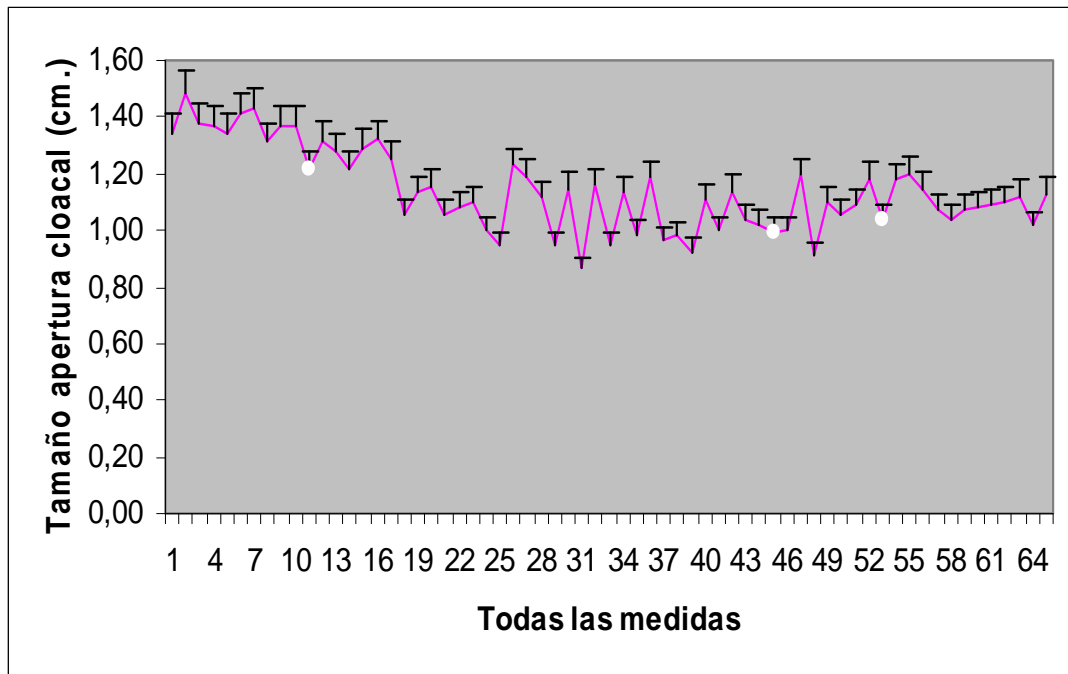


Figura 11: Tamaño cloacal en hembras a lo largo del experimento, se presentan todas las medidas. Los puntos representan los momentos en los cuales se presentaron los cambios de luz: línea de base a 8L:16O, 8L:16O a 6L:18O, 6L:18O a 4L:20O.

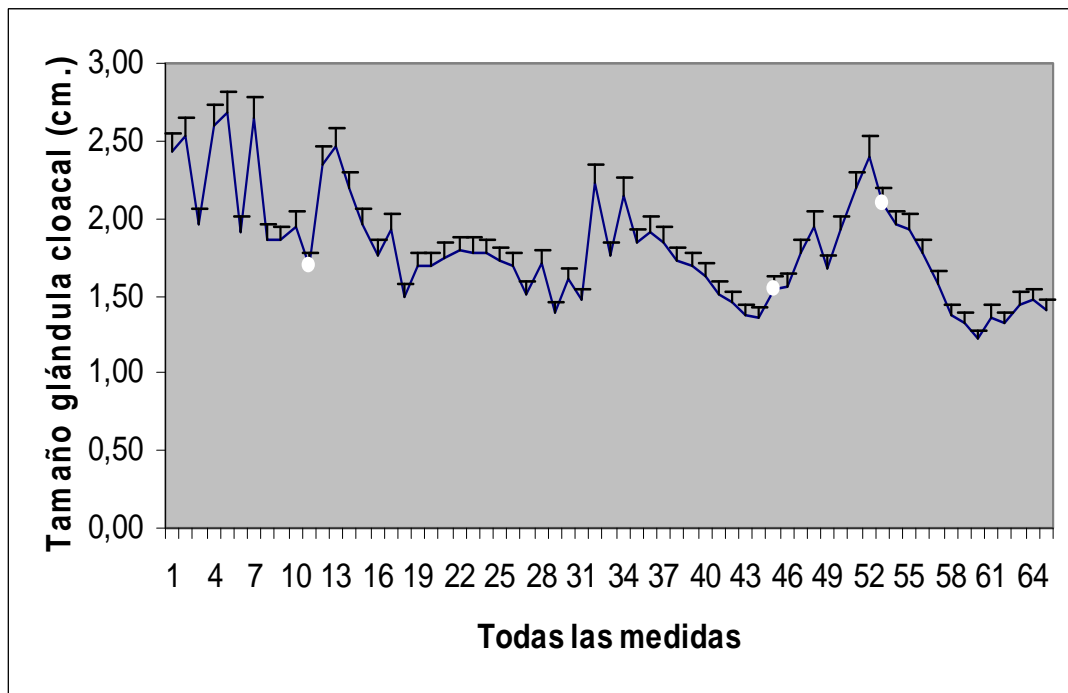


Figura 12: Tamaño cloacal en machos a lo largo del experimento, se presentan todas las medidas. Los puntos representan los momentos en los cuales se presentaron los cambios de luz: línea de base a 8L:16O, 8L:16O a 6L:18O, 6L:18O a 4L:20O.

Discusión

El primer dato interesante a partir de estos resultados fue encontrar que el comportamiento de regresión gonadal tanto en machos como en hembras no se presentó de la misma forma en que aparece reportado en la literatura. La mayoría de estudios realizados utilizando el fotoperiodo como variable independiente para observar su efecto sobre la conducta, han sido desarrollados en países de las zonas Templadas pero no en la zona Tórrida (e.g. Chaturvedi y cols, 1992; Chatuverdi y cols, 2006; Houdelier y cols, 2002; Kerlan y cols, 1988; King y cols, 1997; Moore y cols, 2000; Pang y cols, 1993; Péczely y cols, 1980). Esto genera un vacío en el conocimiento ya que es claro que el fotoperiodo tiene un efecto importante sobre la producción de hormonas sexuales y la conducta reproductiva de las aves (Gutiérrez, 1999), sin embargo estos cambios fotoperiódicos no son tan claros en la zona del trópico como en aquellas donde se presentan estaciones y por lo tanto el factor fotoperiódico no puede ser el único estímulo que intervenga sobre la condición reproductiva de los sujetos.

Tradicionalmente las investigaciones en las que se manipula el fotoperiodo utilizan ciclos entre 6L:18O y 9L:15O para lograr la regresión gonadal, siendo el fotoperiodo 8L:16O el más frecuentemente utilizado (e.g. Boon y cols, 2000; Chatuverdi y cols, 2006; Follet y cols, 1978; Foster y cols, 1988; King y cols, 1997; Kubokawa y cols, 1994; Moore y cols, 2000; Nicholls y cols, 1983; Pang y cols, 1993; Péczely y cols, 1980; Saarela y cols, 1987; Simpson y cols, 1983; Stein y cols, 1976; Underwood y cols, 1985; Wakabayashi y cols, 1992). Este fotoperiodo permite la regresión gonadal de los sujetos en aproximadamente 5 semanas; sin embargo, lo encontrado en este estudio es diferente. En primer lugar, el fotoperiodo con 8 horas de luz fue el menos efectivo, mostrando valores t inferiores a los obtenidos en fotoperiodos más cortos; el porcentaje de codornices machos y hembras que lograron la regresión, también fue inferior al porcentaje alcanzado en períodos de luz más cortos. Adicionalmente, los picos mínimos de producción hormonal

durante este tipo de fotoperiodo se observan en la semana 12 para las hembras y la semana 16 para los machos, mostrando una latencia muy superior (más de el doble en semanas) a la reportada para lograr el efecto de regresión gonadal en otras zonas geográficas.

Este resultado no sólo contradice lo observado en los experimentos mencionados, sino que también es contrario a los efectos de la experiencia fotoperiódica descritos por Gutiérrez (1999). Se ha encontrado que la experiencia afecta la responsividad hormonal a los cambios de luz y por lo tanto los sujetos que han estado expuestos a períodos de luz prolongados son más sensibles al cambio cuando son expuestos a un fotoperiodo corto, en contraste con aquellos que han estado en fotoperíodos cortos y con un cambio que incrementa aun más los períodos de oscuridad tienen una respuesta hormonal más lenta y menos clara hacia la regresión. Los sujetos utilizados en este experimento se desarrollaron y obtuvieron experiencia sexual en un fotoperiodo de 16L:8O lo cual conlleva una experiencia de aproximadamente 8 semanas bajo estas condiciones fotoperiódicas. Adicionalmente se tomaron medidas de línea de base durante 4 semanas adicionales en esta misma condición, dando como resultado una experiencia temprana de 3 meses bajo un fotoperiodo claramente estimulador lo cual hacía pensar que el cambio a 8L:16O permitiría una regresión gonadal rápida y contundente teniendo en cuenta que en condiciones naturales se empieza a observar la regresión con 10L:14O (Mills y cols, 1995) y que la experiencia previa facilitaría este fenómeno, lo cual definitivamente no ocurrió.

En resumen, el fotoperiodo 8L:16O no es efectivo para lograr la regresión gonadal en las codornices japonesas si estas habitan en el trópico. Este fotoperiodo corto disminuye la producción de hormonas sexuales, pero no de forma definitiva para lograr la regresión gonadal y no en todos los sujetos; por lo tanto deben existir claves o estímulos adicionales en el ambiente que co-

ayuden al fotoperiodo para lograr la regresión gonadal en aves con hábitat tropical.

Si este fotoperiodo 8L:16O no es suficiente para lograr la regresión gonadal total en los sujetos experimentales, se pensó que era posible lograr una mayor efectividad al incrementar los períodos de oscuridad. Como en el ambiente natural los cambios de luz no ocurren de manera drástica sino progresiva, se decidió utilizar la estrategia de progresión para disminuir gradualmente la cantidad de tiempo de luz. En un primer momento se disminuyó la luz a 6L:18O y posteriormente a 4L:20O, encontrando que efectivamente un fotoperiodo con sólo 4 horas de luz es más efectivo para lograr la regresión gonadal.

A pesar de lograr mayores niveles de regresión con estos nuevos cambios de luz, los datos no se mostraron en el tiempo directamente relacionados con los fotoperiodos. En hembras se observó apenas un pequeño descenso en las medidas durante el período 6L:18O y aunque posteriormente se observó el pico mínimo del tamaño cloacal durante el fotoperiodo 4L:20O, al final del experimento la medida se estabilizó por encima de este pico mínimo. Esto muestra que los niveles inferiores de producción de hormonas sexuales se logran durante un fotoperiodo muy corto pero sin embargo esta medida no fue significativamente diferente a la del fotoperiodo 8L:16O. Esta situación podría tener 2 explicaciones: la primera estaría relacionada nuevamente con el factor geográfico, indicando que definitivamente hacen falta otras variables (que aún no conocemos por la falta de investigaciones en el trópico) que deben estar presentes en unión con los períodos de luz – oscuridad para lograr una regresión gonadal total; la segunda podría estar relacionada con el factor experiencia que ha sido reportado previamente en la literatura. El fotoperiodo 8L:16O estuvo presente durante 15 semanas, tiempo de experiencia aún mayor que el que se tuvo en fotoperiodo estimulador previo al inicio del experimento; esta condición pudo ocasionar una menor sensibilidad hacia los

posteriores cambios de luz, ya que al ser graduales y con sólo 2 horas de diferencia, pueden no ser claramente detectados debido a un umbral fotoperiódico incrementado como resultado de la larga experiencia previa en fotoperiodo corto.

En machos los resultados son aún más interesantes. Al igual que en las hembras, los picos mínimos de producción hormonal se encontraron durante 4L:20O e incluso en este caso la diferencia en medida entre el primer fotoperiodo corto y el tercero fue significativa, pero al iniciar el cambio gradual de 8L:16O a 6L:18O lo que se encontró fue un aumento en el tamaño de la glándula cloacal. La prueba t utilizada para comparar los dos primeros cambios de fotoperiodo muestra un valor negativo, indicando que al pasar al segundo fotoperiodo que era aún más corto, la producción de hormonas aumentó en vez de disminuir como se esperaba; sin embargo esta situación se normaliza al entrar en un fotoperiodo no estimulador extremo con sólo 4 horas de luz.

Este resultado en los machos tiende a apoyar la explicación relacionada con la experiencia previa que se planteó para los resultados de las hembras. El incremento en la medida que se presentó en el fotoperiodo 6L:18O puede ser un efecto de la experiencia prolongada en fotoperiodo corto adquirida durante la fase 8L:16O, ya que un incremento en la producción hormonal en un fotoperiodo incluso más corto que el anterior no puede ser explicado por otra variable diferente a la experiencia y el efecto sobre el umbral fotoperiódico que esta genera, debido a que las demás variables ambientales y condiciones generales del experimento se mantuvieron intactas. Además al llegar a la fase 4L:20O que implica una condición fotoperiódica extrema (difícilmente ocurre en condiciones naturales) este efecto se invierte alcanzando picos mínimos de producción hormonal con diferencias significativas entre las medidas tanto en 6L:18O como en 8L:16O, tal como predicen estudios previos que establecen que con experiencias prolongadas en fotoperiodos cortos se hace necesario un

cambio drástico con tiempos mínimos de luminosidad para lograr el efecto de regresión (Gutiérrez, 1999).

Por último, es importante observar la inestabilidad de las medidas a lo largo del experimento tanto en hembras como en machos. Al analizar la gráfica que presenta todas las medidas tomadas (Figuras 11 y 12), se puede observar con claridad la inestabilidad de las mismas y que el rango en el que se mantienen los datos es bastante amplio. Al contrastar los resultados de esta gráfica con las medidas individuales de los sujetos se encontró que no todos lograban niveles de regresión similares durante los mismos fotoperiodos; es decir, que mientras en algunos sujetos se iniciaba el efecto de regresión durante el fotoperiodo 8L:16O, en otros este fenómeno no se iniciaba hasta que el fotoperiodo llegó a 4L:20O. Esto indica que el fotoperiodo 8L:16O sólo fue efectivo sobre algunos sujetos experimentales, logrando en un pequeño porcentaje de individuos la regresión total o por lo menos una disminución importante en el tamaño cloacal, mientras que en la mayoría de sujetos el efecto no se dio o fue mínimo.

Por otra parte el efecto de regresión se logró totalmente en un número mayor de sujetos durante el fotoperiodo 4L:20O y en aquellos en los cuales no se observó la regresión completa, sí se encontraron cambios importantes en la medida, mostrando aunque fuera parcialmente, una tendencia clara hacia la regresión. Sin embargo, todavía persiste la pregunta de por qué no todos lograron la regresión total a pesar de las condiciones fotoperiódicas extremas a las cuales fueron sometidos al final del experimento.

En conclusión, se puede decir que el fotoperiodo 8L:16O que ha sido tradicionalmente utilizado en los experimentos para lograr la regresión gonadal en aves, no es igualmente efectivo en la zona geográfica tropical y es necesario realizar estudios en esta dirección que determinen de forma clara los cambios evolutivos que se hayan podido dar tanto a nivel morfológico, como

fisiológico y conductual para establecer las condiciones ambientales que además del fotoperiodo influyen sobre la regresión gonadal en codornices que habitan en el trópico. Por otra parte es claro que un fotoperiodo muy corto de 4L:20D es mucho más efectivo para lograr la regresión gonadal en esta zona geográfica, posiblemente porque en la zona tropical no se llega a tener días demasiado largos como durante el verano en las zonas templadas y por lo tanto esta experiencia exige un cambio más drástico en el fotoperiodo para que sea detectado adecuadamente por el individuo; pero es importante establecer si puede llegar a ser 100% efectivo cuando el paso de una condición fotoperiódica a otra no se da de forma gradual sino súbita, eliminando el posible efecto de experiencia a fotoperiodos cortos que al parecer se presentó en este primer experimento.

EXPERIMENTO 1b. Regresión gonadal con cambio súbito en el fotoperíodo

Con base en los resultados del experimento 1a, se consideró importante realizar un nuevo experimento con condiciones similares a las anteriores, pero cambiando el fotoperíodo de forma súbita de 16L:8O a 4L:20O y determinar si este cambio produce una regresión gonadal en machos y hembras aún más efectiva que cuando el cambio fotoperiódico es gradual.

Este experimento tiene un valor adicional, si se considera que los cambios alcanzados en el experimento 1a aunque fueron significativos, no lograron los niveles máximos de regresión reportados en la literatura donde se utiliza en la mayoría de los casos un cambio de fotoperíodo leve hasta 8L:16O, indicando una diferencia entre los resultados obtenidos en las zonas geográficas Templadas y la zona Tórrida; por lo tanto era necesario determinar la condición fotoperiódica ideal para lograr esos niveles máximos de regresión gonadal en nuestra zona geográfica.

Método

Se utilizó un grupo de 29 codornices hembra y 43 codornices macho adultos con experiencia sexual previa, que estuvieron en el laboratorio bajo un fotoperíodo estimulador de 16L:8O por un período de 4 semanas. Una vez se alcanzó el tamaño cloacal que indica actividad reproductiva y la postura de huevos fue estable, las codornices fueron expuestas súbitamente a un fotoperíodo no estimulador de 4L:20O durante 24 semanas durante las cuales se tomaron medidas cloacales cada tercer día.

Resultados

Los resultados se presentan de forma independiente por sexo, ya que las medidas de la apertura cloacal en las hembras y de la glándula cloacal en los

machos no son comparables dada la gran diferencia en tamaño que alcanzan unas y otras.

Se compararon los promedios de las medidas en línea de base con los promedios alcanzados en la fase de regresión, por medio de una prueba T. Se buscaba determinar si la reducción en el tamaño cloacal era significativa y por lo tanto demostraba que el cambio en el fotoperíodo generaba la regresión gonadal.

En las hembras se encontró que la diferencia entre la medida en línea de base y la medida en la condición fotoperiódica de regresión fue significativa, lo cual demuestra que el cambio de luz fue efectivo sobre la producción de hormonas sexuales ($t=12,284$, $gl\ 28$, $p<0,05$).

Al realizar el análisis con las medidas de los machos, nuevamente se encontró que la diferencia entre la línea de base y la fase de regresión fue significativa ($t=12,364$, $gl\ 42$, $p<0,05$), lo cual indica una regresión gonadal efectiva bajo estas condiciones experimentales.

Al realizar el análisis gráfico de la progresión de las medidas a lo largo del tiempo, tanto en machos como en hembras se observa una disminución progresiva del tamaño cloacal a partir del momento en el que se produce el cambio de luz. Estas medidas presentan una mayor estabilidad que las encontradas en el experimento anterior, indicando que la regresión gonadal es progresiva y logra niveles adecuados de estabilidad durante las últimas semanas del experimento cuando el cambio de luz es súbito de 16L:80 a 4L:200, lo cual no se evidenció cuando el cambio de fotoperíodo fue progresivo (Figuras 13 y 14).

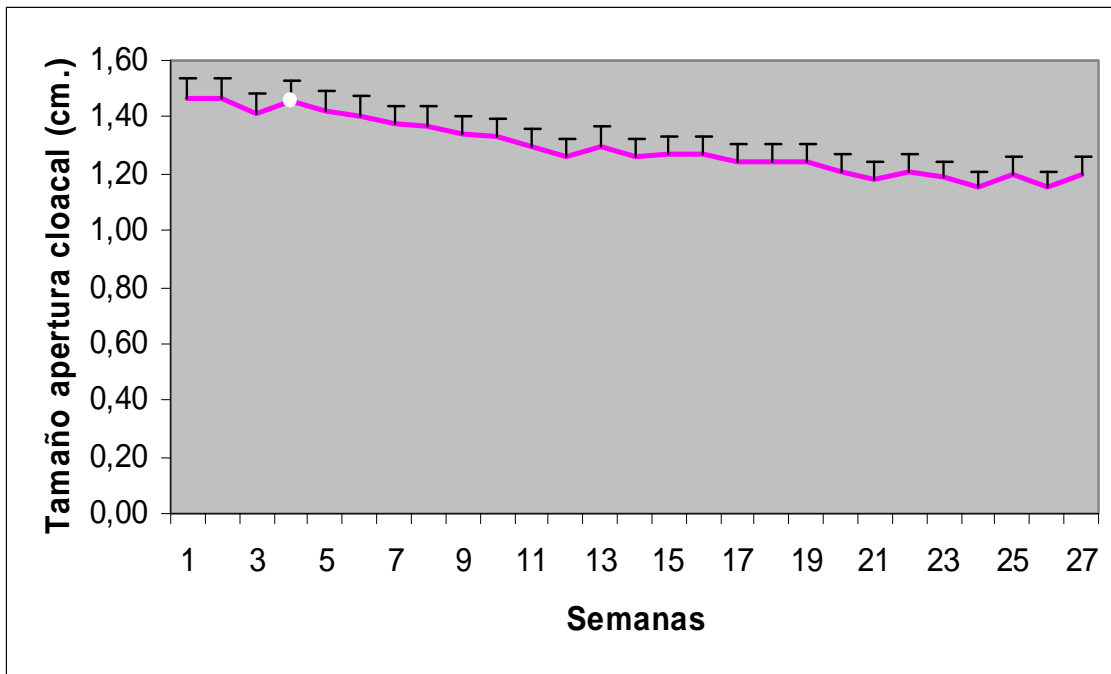


Figura 13: Medidas de hembras por semana a lo largo de la línea de base y fase de regresión 4L:20O. El punto blanco representa el cambio de luz.

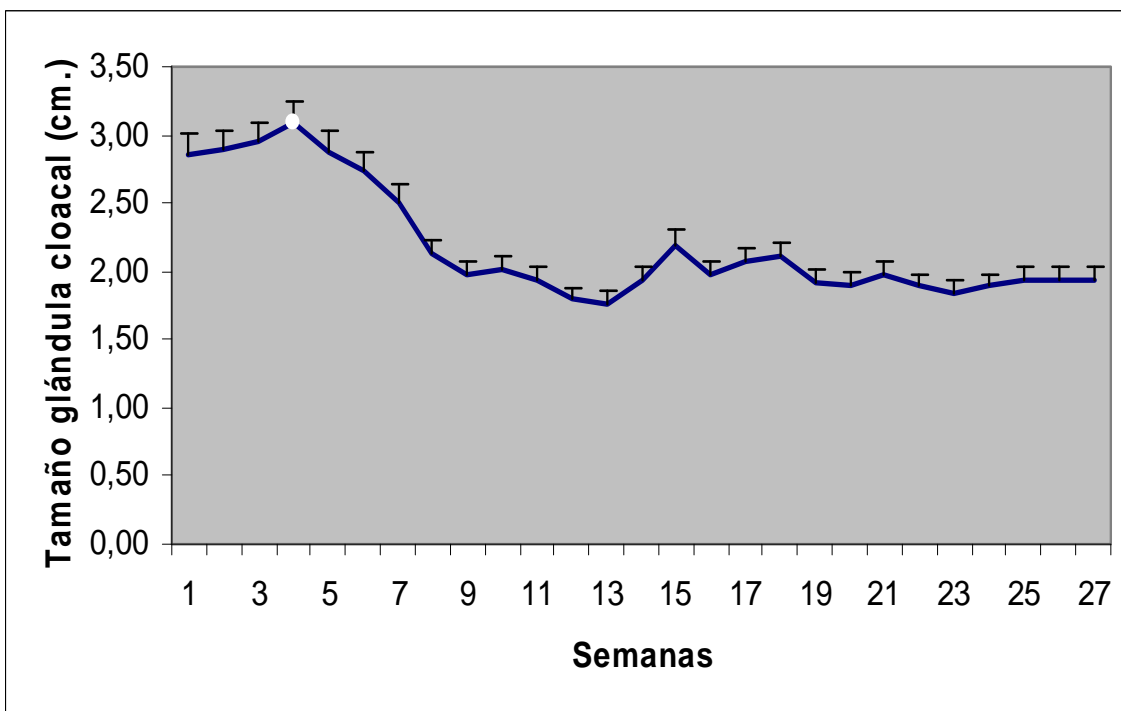


Figura 14: Medidas de machos por semana a lo largo de la línea de base y fase de regresión 4L:20O. El punto blanco representa el cambio de luz.

Esta estabilidad en las medidas evidencia que todos los sujetos lograron algún grado de regresión, a diferencia del experimento anterior en el que algunos de ellos mantuvieron niveles altos de producción hormonal y por ese motivo el cambio en la medida no coincidía claramente con los cambios de luz. Es por esto que se considera que el cambio drástico en la cantidad de luz es más efectivo para lograr la regresión gonadal que el cambio progresivo.

Además de la estabilidad en los datos, se observa que cuando el cambio en el fotoperiodo es súbito las medidas cloacales inician de inmediato un descenso hacia la regresión, a diferencia de lo observado en el cambio gradual donde transcurrieron casi 4 semanas antes de empezar a observar un cambio en las medidas cloacales.

El 51,7% de las hembras y el 39,5% de los machos lograron niveles óptimos de regresión gonadal; aunque los sujetos restantes mostraron una disminución clara en las medidas cloacales, no lograron niveles que permitan garantizar la regresión gonadal. Estos porcentajes son mayores a los encontrados en el experimento 1a, tanto en machos como en hembras, lo cual sugiere que el fotoperiodo 4L:20O es más apropiado para lograr la regresión gonadal y adicionalmente, el cambio drástico y no progresivo favorece aún más esta condición.

Discusión

Este experimento permitió corroborar que la larga experiencia con un fotoperiodo corto (8L:16O) a la cual estuvieron sometidos los sujetos del experimento 1a, tuvo un efecto negativo sobre la regresión gonadal en el fotoperiodo extremo 4L:20O. Al generar el cambio súbito en el fotoperiodo de uno estimulatorio a uno de condiciones extremas de reducción en la luz, se observaron mejores resultados en cuanto a la regresión gonadal. En este caso se logró la regresión en un mayor porcentaje de sujetos experimentales y en aquellos en los que no se llegó a las medidas mínimas, de todas formas se

observó un decremento en la medida cloacal indicando una tendencia mucho más clara hacia la regresión.

El efecto de regresión se empezó a dar desde la primera semana posterior al cambio de fotoperiodo y tanto en machos como en hembras ya se observaba una regresión importante en la semana 8, lo cual es más cercano a lo reportado en la literatura, a diferencia de lo ocurrido en el anterior experimento. Adicionalmente, los datos son mucho más estables y presentan una tendencia más clara y homogénea que en el experimento anterior, lo cual se explica desde los datos individuales que mostraron un descenso en los niveles hormonales en todos los sujetos y no sólo en parte de la muestra.

Las diferencias entre las medidas de línea de base y el fotoperiodo 4L:20O fueron significativas para machos y hembras al igual que en el experimento anterior; sin embargo, los puntajes t son superiores en este segundo estudio, ratificando nuevamente que esta condición de cambio súbito en el fotoperiodo hacia condiciones extremas es más efectiva que el cambio gradual.

En resumen, se pudo establecer que en el ambiente tropical la reducción súbita del fotoperiodo hasta una condición extrema de poca luminosidad es más rápida en el tiempo y más efectiva en términos de regresión gonadal que la reducción gradual del fotoperiodo y el cambio moderado a 8 horas de luminosidad.

A pesar de los mejores resultados obtenidos en este segundo experimento, sigue siendo interesante el hecho de que no todos los sujetos lleguen a los niveles mínimos de regresión gonadal. Se esperaba que todos los sujetos con este cambio súbito y drástico en el fotoperiodo logran la regresión; sin embargo, a diferencia de lo que se ha reportado previamente en este sentido, no todos los sujetos experimentales logran la regresión total y el

tiempo requerido para observar este efecto en aquellos que lo logran sigue siendo superior al que aparece en la literatura. Por lo tanto tal como se planteó para el experimento anterior, sigue siendo necesario profundizar en estudios en esta dirección que permitan aclarar qué otras condiciones ambientales deben tenerse en cuenta para garantizar la regresión gonadal en la zona Tórrida.

Gwinner (2003) propone, que los ritmos circanales en las aves están determinados por los fotoperíodos permitiendo que éstas se adapten a las condiciones ambientales y organicen su conducta en torno a este factor ambiental. Sin embargo, plantea que en las aves que habitan cerca al Ecuador este ajuste de la conducta puede estar relacionado no sólo con el fotoperiodo sino también con otras claves como la intensidad de la luz, la cual varía dependiendo de las épocas de lluvia o sequía. Este ajuste conductual a las claves medioambientales es de suprema importancia para la supervivencia de las especies, ya que les permite reproducirse en épocas de abundancia y ahorrar energía en momentos en los cuales la consecución de alimento se dificulta.

Este dato sobre la intensidad de la luz puede esclarecer parcialmente los resultados obtenidos en estos experimentos. Es necesario recordar que las condiciones en las cuales se mantuvieron las codornices fueron altamente controladas tal como lo sugieren los reportes literarios y por lo tanto la única variable que era modificada a lo largo del experimento fue el fotoperiodo. La intensidad de la luz, la temperatura y la humedad se mantuvieron estables y controladas a lo largo de la investigación. Es posible que al modificar de forma conjunta el fotoperiodo con una de estas variables mencionadas, se pueda observar un efecto más claro sobre la regresión gonadal y esclarecer cuál de ellas tiene un mayor impacto sobre la producción hormonal.

Esta es un área de investigación que se abre a partir de los presentes resultados, ya que han permitido establecer que la regresión gonadal en codornices japonesas no se logra bajo las mismas condiciones en el trópico y en otras zonas geográficas y por lo tanto se hace necesario establecer las diferencias evolutivas que pueden afectar la producción hormonal y la respuesta sexual de aves tropicales y esclarecer cuáles son los estímulos que favorecen eficazmente la regresión gonadal, cómo se perciben, qué diferencias producen a nivel cerebral y endocrino y a partir de qué condición genética se generan estas diferencias dependiendo de la ubicación geográfica en la que habita una especie particular.

Todos estos interrogantes y vacíos en el conocimiento tuvieron un efecto sobre los experimentos siguientes de esta investigación. Como ya se mencionó en el método general y se explicará detenidamente más adelante, los experimentos siguientes que buscan establecer la relación de la interacción social con la producción de hormonas sexuales, tuvieron como fase crítica el período de transición hacia la recrudescencia gonadal, es decir, el período de tiempo en el que se pasó gradualmente del fotoperiodo no estimulador (4L:20O) al estimulador (18L:6O), con el fin de observar el comportamiento hormonal desde la regresión hasta la recrudescencia. Por lo tanto era requisito indispensable que los sujetos experimentales lograran la regresión total antes de iniciar esta fase experimental.

Tal como se mostró en los resultados de este experimento 1b, el porcentaje de sujetos que logra la regresión gonadal después de 24 semanas en un fotoperiodo corto, no es del 100%, por lo tanto fue necesario descartar en los experimentos posteriores una parte de la muestra, la cual no podía ser reemplazada debido al control en experiencia fotoperiódica y edad que requieren estos estudios.

EXPERIMENTO 2. Efecto de la interacción social sobre la producción de hormonas sexuales en machos.

Una vez definidas las condiciones necesarias para lograr un adecuado efecto de regresión gonadal a partir del cambio en el fotoperiodo, se llevaron a cabo experimentos que buscaban determinar la relación entre las condiciones de interacción social con la producción de hormonas sexuales.

En este experimento se utilizaron machos como sujetos experimentales para comparar 3 condiciones de interacción social: 1. Machos que conviven de forma permanente con hembras; 2. Machos que tienen únicamente contacto visual con las hembras; 3. Machos aislados (grupo control).

Para determinar si estas tres condiciones de interacción social tienen algún tipo de efecto sobre la producción de hormonas, se utilizó el período de transición hacia la recrudescencia gonadal. En este período la luz incrementa en 20 minutos diarios desde 4L:20O hasta 18L:6O y por lo tanto se espera que todos los sujetos pasen a lo largo de este período de una condición reproductiva no activa a una condición activa con base en el cambio fotoperiódico. El grupo de machos aislados debe mostrar la forma en que se da la recrudescencia gonadal en los machos cuando la única variable interviniente en el proceso es el fotoperiodo y por lo tanto esta medida permite la comparación con los machos de los demás grupos para poder determinar el efecto adicional que tiene la interacción social sobre la producción hormonal durante la recrudescencia.

Con este experimento se pretendió determinar si una condición social en particular tiene efecto sobre la producción de hormonas en machos y de esta forma establecer la relación bidireccional existente entre las condiciones endocrinas de un individuo y su entorno social, a diferencia de los estudios médicos tradicionales donde la relación se ha establecido en un sólo vía: efecto

de la condición endocrina sobre el comportamiento relacionado con otros coespecíficos.

Método

Se utilizó un grupo de 21 codornices macho que fueron mantenidos en el laboratorio bajo un fotoperiodo estimulador de 16L:8O durante 14 semanas. Una vez se alcanzó el tamaño de la glándula cloacal que indica actividad reproductiva, las codornices fueron expuestas a un fotoperiodo no estimulador de 4L:20O hasta que los sujetos estuvieron fuera de esta condición hormonal. Dos de los sujetos no alcanzaron niveles óptimos de regresión gonadal y fueron excluidos de la fase experimental y del análisis de datos. En esta etapa se realizaron mediciones cloacales cada tercer día durante 9 semanas.

Posteriormente se repartieron aleatoriamente los sujetos en 3 grupos estadísticamente equivalentes de la siguiente manera:

Grupo 1. Contacto Social: los 6 sujetos experimentales habitaron con un miembro del sexo opuesto que servía como estímulo. La hembra estímulo estaba en las mismas condiciones de regresión del macho y fue expuesta a condiciones iguales de fotoperiodo.

Grupo 2. Contacto Visual: los 6 sujetos únicamente podían observar a través de una rejilla a un miembro del sexo opuesto que servía como estímulo, pero no podían tener contacto físico. La hembra estímulo estaba en las mismas condiciones de regresión del macho y fue expuesta a condiciones iguales de fotoperiodo.

Grupo 3. Aislamiento: los 7 sujetos fueron separados y habitaron completamente solos sin contacto con otros coespecíficos.

Una vez fueron asignados los sujetos a los grupos experimentales y control con su respectivo sujeto estímulo, se inició la fase de transición hacia la

recrudescencia por medio del cambio en el fotoperiodo el cual aumentaba en 20 minutos diarios de luz hasta llegar a 18L:6O. A lo largo de esta fase se tomaron las medidas cloacales cada dos días durante 8 semanas.

Resultados

Una vez lograda la regresión en los sujetos, éstos fueron asignados a los 3 grupos experimentales de forma aleatoria y se realizó una comparación por medio de un ANOVA de un factor de los promedios de las medidas cloacales de los 3 grupos para corroborar que fueran equivalentes ($F=0,254$, $gl\ 2$, $p>0,05$)

La gráfica que representa el tamaño de la glándula cloacal de los sujetos a lo largo de la fase experimental (Figura 15), muestra claramente que la producción hormonal de los machos que conviven con una hembra es más rápida y se mantiene en el tiempo por encima de la de los machos en las otras dos condiciones, mostrando que la interacción social permanente con un coespecífico de género opuesto favorece la producción hormonal de las codornices macho.

Los machos que sólo observan la hembra pero no tienen contacto físico con ella, presentan niveles hormonales superiores a los de aquellos que estuvieron aislados, lo cual indica que simplemente con percibir la hembra ya se genera una condición de producción hormonal que favorece la conducta reproductiva. Sin embargo, esta condición no es tan favorable como la de la convivencia, corroborando que la posibilidad de tener contacto sexual permanente facilita la producción de hormonas sexuales en los machos.

Los machos aislados presentaron un incremento progresivo de la producción de hormonas sexuales debido únicamente al cambio en el fotoperiodo, pero este cambio fue más lento que el observado en los otros grupos y adicionalmente no se logró al final de la fase experimental el mismo nivel hormonal de los machos de los grupos 1 y 2.

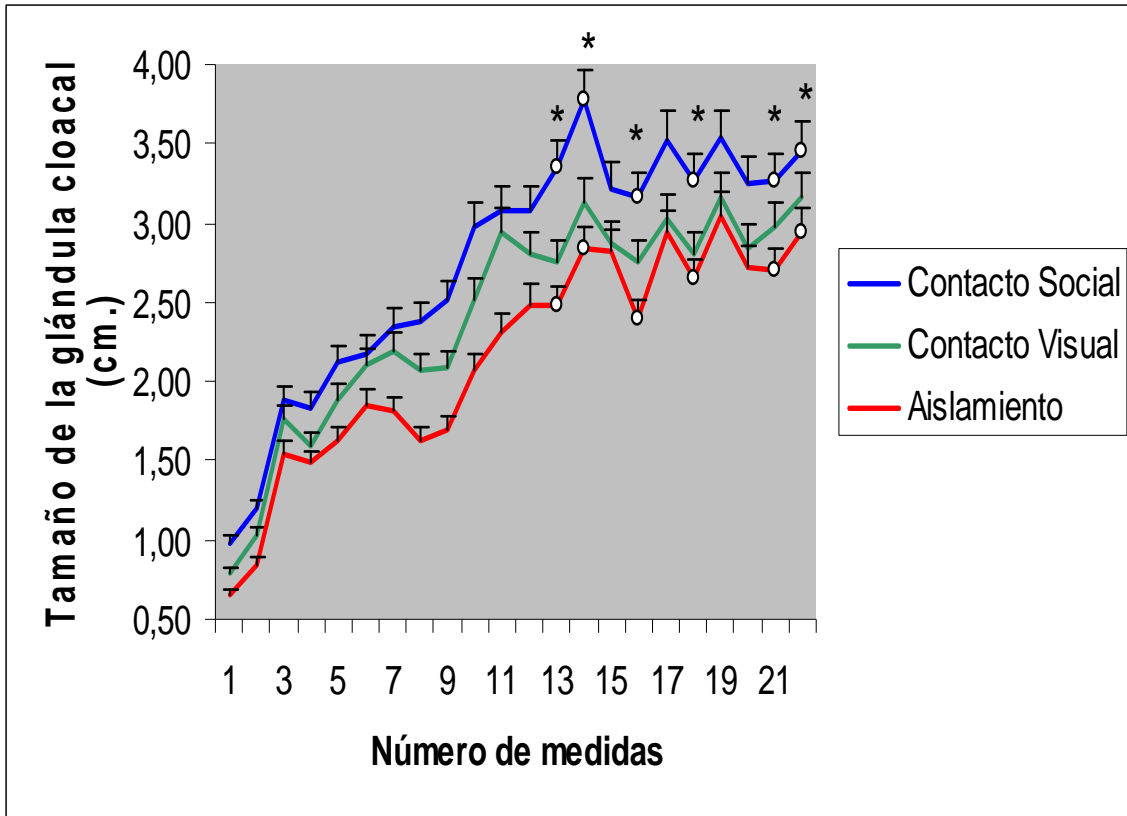


Figura 15: Comparación de las medidas cloacales de machos en grupos diferentes de interacción social durante el período de transición 4L:20O hasta 18L:6O. Los círculos representan las medidas en las cuales existe diferencia significativa con un α de 0.05.

En resumen, el gráfico permite establecer que en los machos las condiciones de interacción social afectan positivamente la producción de hormonas sexuales en un período de transición fotoperiódica hacia la recrudescencia.

Al comparar los datos de los grupos en cada una de las mediciones se encontraron diferencias significativas con un α de 0.05 en las medidas 13 ($F=3,865$, gl 2, $p=0,043$), 14 ($F=5,797$, gl 2, $p=0,013$), 16 ($F=5,193$, gl 2, $p=0,018$), 18 ($F=3,771$, gl 2, $p=0,046$), 21 ($F=4,671$, gl 2, $p=0,025$) y 22 ($F=5,641$, gl 2, $p=0,014$), lo que indica que la producción hormonal es más rápida y se logran niveles más altos con base en las diferencias entre las condiciones sociales de los grupos. En el análisis post hoc (prueba de Tukey) de estas medidas significativamente diferentes se encontró que la significancia está dada por la diferencia entre el grupo de contacto social y el de aislamiento.

Con base en los resultados del experimento 2 es posible establecer que la producción de hormonas sexuales en las codornices macho durante un período de transición hacia la recrudescencia, es más rápida y logra niveles más altos cuando los sujetos conviven con una hembra en comparación con la producción hormonal resultante de la exposición a un fotoperiodo más largo pero sin interacción social.

Discusión

Los resultados de este experimento demuestran que en codornices macho el contacto social permanente con una hembra tiene una clara influencia sobre la producción de hormonas sexuales, favoreciendo la longitud del período reproductivo del macho. Lo que se observa es que cuando el macho convive con la hembra, la producción de hormonas sexuales se da más temprano en el tiempo durante la fase de transición y los niveles hormonales son superiores y se mantienen en este nivel a lo largo de todo el período,

favoreciendo posiblemente la aparición de respuestas relacionadas con la cópula, prolongando el tiempo de actividad sexual del macho y por lo tanto garantizando la reproducción de este individuo.

Es claro que la posibilidad de cópula favorece la producción de hormonas sexuales por encima de otras condiciones sociales donde no es posible la interacción sexual con la hembra. Los machos que sólo podían observar a la hembra pero no podía tener acceso a ella mostraron niveles más bajos de producción hormonal que aquellos que convivían y lograban experiencia sexual con hembras. Aunque la diferencia en el tamaño cloacal entre estos dos grupos no fue estadísticamente significativa, la gráfica de resultados permite observar una tendencia favorable en este sentido, lo cual concuerda con la literatura evolutiva a nivel reproductivo, ya que es importante para la supervivencia de la especie que las condiciones reproductivas de los sujetos se vean favorecidas no sólo cuando el ambiente es propicio sino también cuando las posibilidades sociales de lograr la cópula efectiva con la hembra son óptimas (Nelson, 1996).

Por otro lado, los machos que permanecen aislados presentaron el patrón típico de producción hormonal cuando esta depende únicamente del fotoperiodo (Gutiérrez, 1999). Los niveles hormonales fueron aumentando en el tiempo de forma paralela con la cantidad de luz a la que estaban expuestos a lo largo del período de transición; sin embargo este nivel de producción hormonal es significativamente inferior al alcanzado por los machos que conviven con hembras, lo cual indica que esta variable tiene un efecto positivo muy importante sobre las condiciones hormonales de los sujetos.

Estos datos apoyan estudios previos donde ya se ha detectado que el apoyo social mejora las condiciones reproductivas de machos castrados, de machos que han vivido aislados o de machos que no han tenido experiencia sexual, mostrando que los niveles hormonales no están únicamente bajo el control biológico del individuo, sino que las variables sociales son de gran

importancia para determinar la producción de hormonas sexuales (Crawford & Gutiérrez, 1997). Teniendo en cuenta que los niveles hormonales favorecen el atractivo, proceptividad y receptividad (Beach, 1976) es fácil predecir que bajo estas condiciones todas las variables estarán asociadas para favorecer la reproducción y el individuo que logra estos niveles más temprano y los mantiene por más tiempo tendrá ventajas reproductivas sobre otros coespecíficos.

En términos evolutivos este hallazgo tiene un gran valor, ya que se evidencia que no sólo las estructuras cerebrales relacionadas con los ciclos circunuales son las que controlan los períodos reproductivos en las aves; adicionalmente, es probable que otras estructuras cerebrales y procesos endocrinos específicos hayan evolucionado con el fin de garantizar la supervivencia de estas especies teniendo en cuenta no sólo las condiciones ambientales que garantizan la viabilidad de las crías, sino también las posibilidades reales de tener acceso a una hembra y lograr la cópula de forma eficiente.

El ahorro de energía durante los períodos no reproductivos es fundamental para el mantenimiento de las condiciones físicas adecuadas del individuo (Nelson, 1996), lo cual le permite una mejor adaptación al ambiente circundante. Cuando la producción de hormonas sexuales incrementa, el individuo no sólo aumenta su actividad sexual y las respuestas relacionadas con el cortejo y la cópula, sino que también presenta más comportamientos de búsqueda, de marcaje de territorio y agresividad (Balthazart, 1995) y de construcción de nidos (Leboucher, 2000); todas estas actividades ocasionan un gasto de energía importante que no es necesario si no es posible el acceso a la hembra, independientemente de condiciones fotoperiódicas ambientales favorables no sólo por la luz sino por posibilidades reales de cópula. Esta condición también es coherente con los resultados obtenidos en este experimento; aunque el fotoperiodo incrementa y se generen condiciones de

luminosidad favorables, el nivel de producción hormonal no es el mismo si el macho no tiene posibilidad de acceder a una hembra ya sea porque ha permanecido aislado o porque las condiciones del ambiente no le permiten interactuar con el coespecífico de sexo opuesto a pesar de poderlo percibir y por lo tanto las posibilidades de lograr la reproducción en estas situaciones es mínima y el desgaste energético no es necesario, por lo que es más adaptativo mantener niveles hormonales que no excedan cierto límite. Por otra parte, los machos que conviven con hembras deben desplegar todas las conductas necesarias para garantizar la reproducción (Gutiérrez, 1999) y en este caso el desgaste energético no sólo será reforzado sino que es indispensable para conseguir la cópula, por lo tanto, lograr niveles hormonales muy altos en esta situación es lo más adaptativo.

En conclusión, el contacto social es un facilitador de la respuesta neuroendocrina relacionada con la reproducción y esto tiene implicaciones biológicas y conductuales. Quiere decir que los individuos se adaptan biológicamente al medio ambiente teniendo en cuenta múltiples variables que incluyen la relación con el otro y el comportamiento de este sujeto utilizado como estímulo, lo cual hace pensar que incluso el aprendizaje debe ser un factor determinante en las condiciones biológicas reproductivas de un sujeto.

Este hallazgo es un primer paso para esclarecer resultados en otras especies como la humana donde sería viable considerar la posibilidad de que situaciones hormonales que afectan la reproducción, puedan ser manejadas a partir de condiciones sociales favorables y el entrenamiento para lograr aprendizajes que faciliten la producción de hormonas sexuales.

EXPERIMENTO 3. Efecto de la interacción social y la condición reproductiva de la hembra sobre la producción de hormonas sexuales en machos

Una vez establecido que el tipo de interacción social de los machos tiene un efecto sobre la producción de hormonas sexuales, se buscó determinar si este efecto genera diferencias dependiendo de la condición reproductiva de la hembra. Es decir, si la producción hormonal del macho se ve afectada en mayor medida cuando la hembra con la que convive se encuentra sexualmente activa a diferencia de la producción hormonal cuando la hembra estímulo se encuentra en las mismas condiciones fotoperiódicas del macho y por lo tanto al inicio del período de transición hacia la recrudescencia se encuentra en fase no reproductiva o sexualmente inactiva.

Con base en lo anterior, en este experimento se utilizaron machos como sujetos experimentales para comparar 4 condiciones de interacción social: 1. Machos que conviven de forma permanente con hembras sexualmente activas; 2. Machos que conviven de forma permanente con hembras en la misma condición fotoperiódica; 3. Machos que tienen únicamente contacto visual con las hebras; 4. Machos aislados (grupo control), son aquellos que una vez han logrado la regresión gonadal son asignados a una jaula independiente y aislada de cualquier otro coespecífico.

Para determinar si estas cuatro condiciones de interacción social tienen algún tipo de efecto sobre la producción de hormonas en los machos, se utilizó el período de transición hacia la recrudescencia gonadal, de la misma forma que en el experimento 2.

Con este experimento se pretendió establecer que la condición reproductiva de la hembra es una variable que influye sobre la producción de hormonas sexuales en machos y de esta forma definir que, tanto la interacción

social como las condiciones reproductivas en las que se encuentra la hembra son condiciones determinantes de la actividad sexual de los machos.

Método

El tercer experimento fue planteado para determinar, con base en los resultados y observaciones del experimento 2, si el tipo de interacción social y la activación sexual de un coespecífico del sexo opuesto inciden sobre el nivel de producción hormonal en los machos a lo largo de un período de transición para la recrudescencia gonadal. Para este fin se utilizó un grupo de 24 codornices macho que fueron mantenidas en el laboratorio bajo un fotoperiodo estimuladorio de 16L:8O durante 4 semanas. Una vez se alcanzó el tamaño de la glándula cloacal que indica actividad reproductiva, las codornices fueron expuestas a un fotoperiodo no estimuladorio de 4L:20O hasta que los sujetos estuvieron fuera de esta condición hormonal. Nueve de los sujetos no alcanzaron niveles óptimos de regresión gonadal y fueron excluidos de la fase experimental y del análisis de datos. En esta etapa se realizaron mediciones cloacales cada tercer día durante 16 semanas.

Posteriormente se repartieron aleatoriamente los sujetos en 4 grupos estadísticamente equivalentes de la siguiente manera:

Grupo 1. Contacto Social con hembra activa: los 4 sujetos experimentales habitaron con un miembro del sexo opuesto que servía como estímulo. Las hembras estímulo estaban activas sexualmente ya que en la etapa anterior no habían sido expuestas al fotoperiodo de regresión, sino que permanecieron en el fotoperíodo estimuladorio 14L:10O. Al cohabitar con los machos, estas hembras eran expuestas a fotoperíodos cortos, especialmente durante las 3 primeras semanas de la fase de transición, por lo tanto era necesario medir cada dos días la apertura cloacal de la hembra y llevar un registro de la postura de huevos con el fin de cambiar, si era necesario, la hembra estímulo cuando las medidas cloacales bajaban o la postura de huevos disminuía y así

garantizar que los machos experimentales estuvieran en contacto permanente con una hembra activa sexualmente.

Grupo 2. Contacto Social: los 3 sujetos experimentales habitaron con un miembro del sexo opuesto que servía como estímulo. La hembra estímulo estaba en las mismas condiciones de regresión del macho y fue expuesta a condiciones iguales de fotoperiodo.

Grupo 3. Contacto Visual: los 4 sujetos únicamente podían observar a través de una rejilla a un miembro del sexo opuesto que servía como estímulo, pero no podían tener contacto físico. La hembra estímulo estaba en las mismas condiciones de regresión del macho y fue expuesta a condiciones iguales de fotoperiodo.

Grupo 4. Aislamiento: los 4 sujetos fueron separados y habitaban completamente solos sin contacto con otros coespecíficos.

Una vez fueron asignados los sujetos a los grupos experimentales y control con su respectivo sujeto estímulo, se inició la fase de transición hacia la recrudescencia por medio del cambio en el fotoperiodo el cual aumentaba en 20 minutos diarios de luz hasta llegar a 18L:6O. A lo largo de esta fase se tomaron las medidas cloacales cada dos días durante las 8 semanas respectivas.

Resultados

Una vez lograda la regresión en los sujetos, éstos fueron asignados a los 4 grupos experimentales de forma aleatoria y se realizó una comparación por medio de una prueba no paramétrica de los promedios de las medidas cloacales de los 4 grupos para corroborar que fueran equivalentes (χ^2 0,217, gl 3, $p > 0,05$).

En la gráfica de resultados (Figura 16) se observa al igual que en el experimento 2, que los machos que conviven con hembras tienen una mayor producción de hormonas sexuales que aquellos que sólo observan a las

hembras y estos a su vez tienen una producción hormonal más alta que los que están aislados.

El dato más interesante de esta gráfica muestra que los machos que conviven con hembras sexualmente activas tienen una producción hormonal más rápida que los demás grupos, incluido el de machos que conviven con hembras en las mismas condiciones fotoperiódicas, demostrando que la condición sexual de la hembra también influye sobre la condición reproductiva de los machos. Los dos grupos de convivencia logran niveles similares de producción hormonal hacia la mitad de la fase de transición, pero en el último tercio de esta fase se observa nuevamente niveles superiores de producción hormonal por parte de los machos que están con hembras activas y una posterior nivelación de los datos al finalizar los cambios de luz.

Esta gráfica muestra que la producción hormonal de los machos no sólo está influenciada por el contacto social que tienen los sujetos con un coespecífico de género opuesto, sino que la condición de actividad sexual del sujeto estímulo también influye de forma importante sobre la rapidez con la cual se logran altos niveles de producción de hormonas sexuales. Adicionalmente, se observa que los picos más altos de producción hormonal son alcanzados por los machos que conviven con hembras activas sexualmente hacia el final de la recrudescencia, sugiriendo que esta condición favorece la reproducción de la especie.

El análisis estadístico no muestra diferencias significativas entre los grupos durante la fase de transición hacia la recrudescencia, insinuando que aunque gráficamente se observan condiciones que favorecen la producción hormonal de los machos que conviven con una hembra, estos niveles hormonales superiores no son significativos en términos estadísticos (χ^2 s entre 6,592 y 0,799, gl 3, $p > 0,05$); sin embargo, es necesario recordar que el tamaño de los grupos fue pequeño (3 ó 4 sujetos por grupo) y que la

tendencia gráfica plantea una condición importante que debe ser analizada con una muestra más grande de sujetos por grupo experimental y de esta forma obtener resultados estadísticos de mayor contundencia.

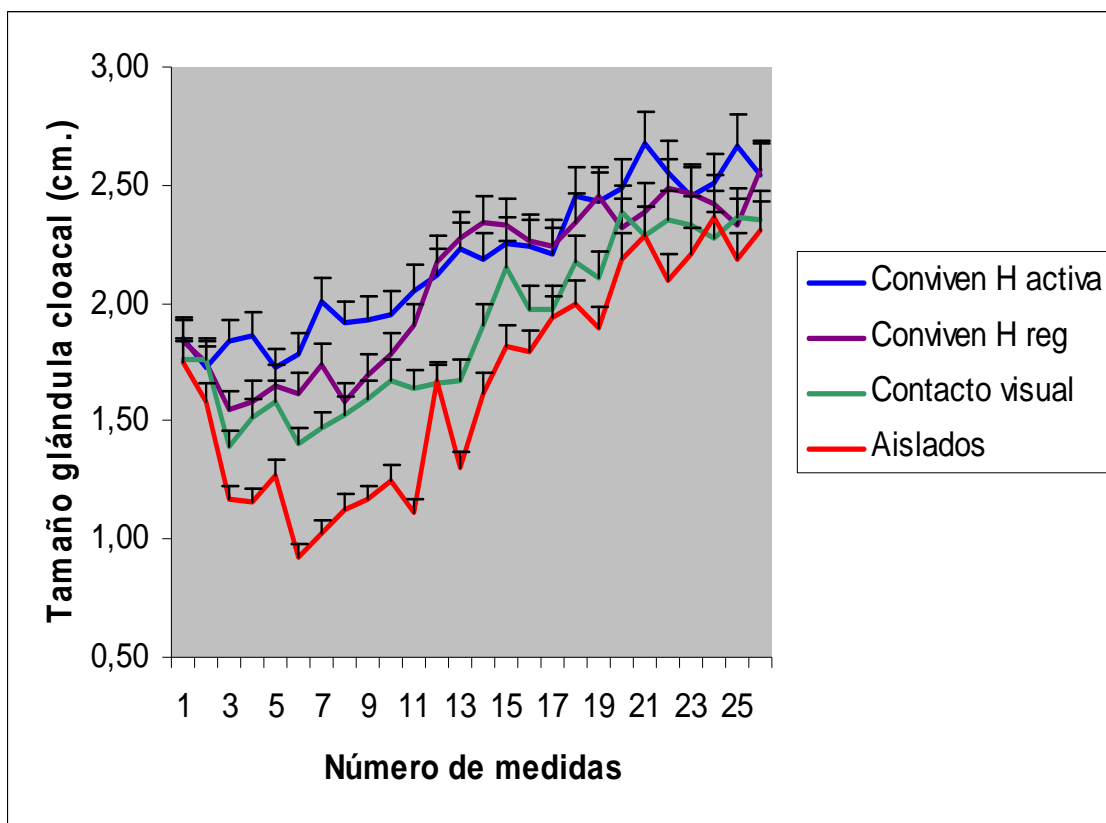


Figura 16: Comparación de las medidas cloacales de machos en grupos diferentes de interacción social y con hembras estímulo en diferentes condiciones de actividad sexual durante el período de transición 4L:20O hasta 18L:6O.

En el análisis estadístico solo se encuentra una tendencia de diferencia al 90% en la medida 12 (χ^2 6,592, gl 3, $p=0,086$), la cual coincide con el punto medio de la fase de transición. Esta diferencia puede explicarse con base en los niveles bajos de producción hormonal que se presentaron en este punto en el grupo de sujetos aislados, ya que los 3 grupos restantes en esta medida particular muestran una tendencia similar a la encontrada durante toda la fase experimental. Esta tendencia también coincide con el momento en el que se empezaron a evidenciar diferencias significativas entre los sujetos del grupo de contacto social y los aislados en el experimento 2.

Discusión

Los resultados de este experimento coinciden con los del experimento anterior en las 3 condiciones experimentales que se mantuvieron intactas. La gráfica de resultados que presenta la medida cloacal de los machos que conviven con una hembra en iguales condiciones de regresión gonadal, machos que sólo ven a la hembra y machos aislados es muy similar y permite observar la misma tendencia en los datos obtenidos en el experimento 2, resaltando la importancia de los resultados y el análisis realizado para dicho experimento.

A diferencia de la fase anterior, en este experimento las diferencias no fueron significativas estadísticamente, lo cual puede ser explicado a partir de dos condiciones: en primer lugar el tamaño de los grupos fue inferior en este segundo experimento, teniendo únicamente 3 ó 4 sujetos experimentales por grupo lo cual afecta la sensibilidad del análisis estadístico. Esta reducción en el tamaño de los grupos se debe a que no se logró que más sujetos alcanzaran los criterios de regresión gonadal necesarios para iniciar la fase experimental y por este motivo se decidió realizar esta fase con grupos más pequeños, reconociendo las dificultades que esto genera en términos estadísticos pero valorando las tendencias gráficas observables que es posible realizar en este tipo de estudios con número reducido de sujetos, tal como se ha realizado tradicionalmente en las investigaciones en Análisis Experimental del

Comportamiento. Esta falla en lograr que más sujetos alcanzaran los criterios de regresión, nuevamente apoyan los datos contradictorios con la literatura analizados en los experimentos 1a y 1b, donde se analizó la condición geográfica como una variable que interfiere en la regresión gonadal en aves y se planteó la necesidad de realizar nuevos estudios para esclarecer el rol de esta condición sobre las condiciones neuroendocrinas de las aves en el trópico.

En segundo lugar y relacionado con lo mencionado anteriormente, las codornices que sirvieron como sujetos experimentales, aunque lograron niveles apropiados de regresión gonadal, no llegaron a medidas tan bajas como aquellos del experimento anterior, encontrando una diferencia de 7 milímetros en el tamaño de la glándula cloacal entre el experimento 2 y el 3 al inicio de la fase de transición hacia la recrudescencia. Esta diferencia pudo darse por la experiencia previa que tuvieron los sujetos a un fotoperiodo estimulador de 16L:8O durante la línea de base. Esta primera fase duró 14 semanas en el experimento 2 y 4 semanas en el experimento 3, por lo tanto los sujetos del estudio anterior tuvieron una experiencia previa en fotoperiodo estimulador mucho más prologada que la de los del presente estudio, lo cual los hace más sensibles al cambio de luz. Esta diferencia en semanas para la línea de base se dio porque la estabilidad en los datos que se requiere para garantizar la condición sexual activa y la experiencia sexual previa, se logró mucho más rápido en el experimento 3 que en el 2, lo cual depende de las condiciones biológicas del individuo determinadas por las características ambientales perinatales de los sujetos.

Sin embargo, el análisis gráfico es similar al del experimento anterior lo cual indica que a pesar de no encontrar diferencias estadísticamente significativas, los resultados encontrados pueden estarse presentando en la dirección correcta.

Adicionalmente, esta situación generó un efecto interesante al inicio de la fase de transición: se observa en la gráfica (Figura 16) que al iniciar el aumento en los períodos de luz todos los grupos presentaron un descenso aún mayor de su tamaño cloacal, lo que hace pensar que el ligero cambio de 20 minutos diarios no fue detectado por estos sujetos y continuaron en su proceso de regresión. Es posible que debido a la larga experiencia en condiciones fotoperiódicas no estimuladoras, el cambio de luz requerido para iniciar la recrudescencia deba ser mayor y por eso durante los primeros días cuando el aumento de luz no es todavía importante, los sujetos hayan continuado su proceso de regresión gonadal. Sin embargo la sensibilidad al cambio fue menor para el grupo de codornices aisladas, ya que su descenso en la medida fue mayor y por más tiempo que en los que observaban a la hembra o los que tenían alguna forma de convivencia con estas. Este hallazgo indicaría que la sensibilidad al cambio fotoperiódico puede estar influenciado por el contacto social con coespecíficos del sexo opuesto tal como lo plantean Mills y colaboradores (1995) y Gutiérrez (1999) ya que el menor descenso fue el de los machos que cohabitaban con hembras activas, seguido por aquellos que convivieron con hembras en las mismas condiciones reproductivas. Por lo tanto, el contacto social pudo haber tenido una importante influencia sobre la sensibilidad a los cambios fotoperiódicos durante la primera parte del periodo de transición.

El hallazgo más interesante de este experimento es el relacionado con el grupo de machos que convivió con una hembra activa. Este grupo logró niveles de producción hormonal aún mayores a los encontrados en machos que conviven con una hembra en las mismas condiciones de actividad reproductiva. Este grupo adicional confirma lo planteado en la discusión del experimento anterior y es que las variables sociales y de posibilidad real de cópula, favorecen los niveles de hormonas sexuales en el individuo.

No sólo es importante el cohabitar con un coespecífico del sexo opuesto,

sino que la conducta de este sujeto estímulo también influye de forma importante sobre la producción de hormonas sexuales y por lo tanto sobre el comportamiento del sujeto experimental. Gutiérrez (1999) reporta que en gorriones macho los niveles de testosterona se mantienen en niveles altos cuando las hembras a las que están expuestos son mantenidas en condición sexual activa mediante la aplicación de estrógenos. En la misma dirección, Sossinka y colaboradores (citados por Crawford & Gutiérrez, 1997) encontraron que los pinzones macho que cohabitan con hembras logran niveles superiores de hormonas sexuales que aquellos que cohabitan con otros machos. Los resultados de este experimento son coherentes con estos estudios previos y confirman que la condición sexual de la pareja y su comportamiento también influyen sobre la producción de hormonas sexuales.

La razón por la cual la condición reproductiva de la hembra influye sobre la respuesta sexual del macho puede explicarse a partir de los resultados encontrados en investigaciones previas, donde se observó que las respuestas copulatorias del macho están directamente relacionadas con el tiempo que la hembra permanece inmóvil ante la presencia de éste. La inmovilidad de la hembra parece determinar la latencia y eficiencia de la respuesta copulatoria del macho y esto a su vez tiene un efecto positivo sobre la fertilización de los huevos (Domjan y cols, 2003). Cuando una hembra está en condición reproductiva, su atractivo, proceptividad y receptividad favorecen la cópula; especialmente el aspecto relacionado con la receptividad es de importancia crítica en este punto. Una hembra con niveles hormonales disminuídos se presenta agresiva hacia el macho e intenta huir cuando éste se acerca, lo cual dificulta en gran medida la cópula y se requiere de un mayor despliegue conductual por parte del macho. Una vez la hembra alcanza los niveles hormonales adecuados, su comportamiento cambia y ante la presencia del macho se muestra receptiva disminuyendo su despliegue conductual y adoptando la posición de lordosis que facilita el contacto cloacal con el macho y por lo tanto la fertilización.

Los machos que cohabitaron con hembras en las mismas condiciones fotoperiódicas, iniciaban el período de transición con una hembra estímulo que se encontraba en regresión gonadal y por lo tanto era una hembra agresiva y evitativa con la que el contacto sexual se hacía muy difícil, mientras que los machos que cohabitaban con hembras sexualmente activas, tenían desde un comienzo la presencia de un estímulo receptivo que facilitaba la cópula, lo cual puede ser la variable crítica para generar un nivel hormonal superior más pronto en el tiempo.

Es interesante observar que los niveles hormonales de los machos de estos dos grupos lograron igualarse más adelante durante el período de transición, es decir, que una vez la hembra del grupo de machos que conviven con aquellas que están en la misma situación de regresión gonadal, alcanza niveles adecuados de producción de hormonas sexuales facilita la producción de estas hormonas en los machos. Pero la situación inicial durante las primeras semanas favorece a los machos que están desde el inicio con hembras activas.

Es lógico suponer que si el macho tienen acceso a la hembra y ésta es receptiva, lo más adaptativo para favorecer la reproducción es iniciar rápidamente una producción de hormonas sexuales que faciliten la cópula y por tanto la transmisión genética, mientras que el macho que tiene acceso a una hembra que no está hormonalmente lista para la reproducción, no genere con tanta prontitud los cambios fisiológicos necesarios para la cópula, ya que este esfuerzo no tendrá resultados en el plazo inmediato.

La producción de testosterona tiene como consecuencia varios efectos en el individuo: se facilita la respuesta sexual y agresiva, se favorece la espermatogénesis, hay mayor desarrollo de órganos y características sexuales secundarias, hay hipertrofia muscular, supresión del sistema inmune, interfiere con el cuidado paterno y el establecimiento de vínculos con la pareja y las

crías, se disminuyen los depósitos de grasa, aumenta el costo energético y hay mayor mortalidad (Wingfield y cols, 2001). Por lo tanto, la producción de testosterona es favorable en épocas donde se garantice la reproducción, pero es un evento biológico poco favorable y poco adaptativo en épocas no reproductivas ya que se pone en riesgo la supervivencia del individuo. Esto hace que todas las claves medioambientales y sociales que puedan predecir el momento oportuno para que la producción de testosterona tenga resultados a nivel reproductivo efectivos, adquieran un valor adaptativo de gran importancia para el individuo.

En conclusión, se puede afirmar que la condición social que permite el contacto sexual con la hembra es más favorable para la producción de hormonas sexuales que aquellas condiciones donde no se tiene posibilidad de tener contacto cloacal con el estímulo. Adicionalmente, la condición sexual y reproductiva de la hembra favorece aún más la producción hormonal del macho, especialmente al iniciar la fase de transición hacia la recrudescencia haciendo que el período reproductivo a nivel fisiológico y conductual del macho sea más largo.

Los interesantes resultados de los experimentos 2 y 3, justifican aún más la necesidad de esclarecer el rol del fotoperiodo y otras variables ambientales sobre la producción de hormonas sexuales en aves en el trópico, con el fin de dar un soporte más firme a este tipo de estudios neuroendocrinos en aves en esta zona geográfica.

EXPERIMENTO 4. Efecto de la interacción social sobre la producción de hormonas sexuales en hembras.

Con base en los resultados encontrados en los machos, se buscó determinar el efecto de la interacción social sobre la producción de hormonas sexuales en las hembras y de esta forma establecer si existen diferencias o similitudes entre los comportamientos hormonales de ambos géneros. Para este fin, se llevó a cabo una réplica del experimento 2 realizado con machos, pero cambiando el sexo de los sujetos experimentales y por lo tanto de los estímulos.

En este experimento se utilizaron hembras como sujetos experimentales para comparar 3 condiciones de interacción social: 1. Hembras que conviven de forma permanente con machos; 2. Hembras que tienen únicamente contacto visual con los machos; 3. Hembras aisladas.

Para determinar si estas tres condiciones de interacción social tienen algún tipo de efecto sobre la producción de hormonas, se utilizó el período de transición hacia la recrudescencia gonadal de la misma forma en que se utilizó en los experimentos 2 y 3. Se espera que el grupo de hembras aisladas muestre la forma en que se da la recrudescencia gonadal cuando la única variable que influye en el proceso es el fotoperiodo y por lo tanto esta medida permite la comparación con las hembras de los demás grupos para poder determinar el efecto adicional que tiene la interacción social sobre la producción hormonal durante la recrudescencia.

Con este experimento se pretendió determinar si una condición social en particular tiene efecto sobre la producción de hormonas en hembras, así como se observó que el contacto social tiene un efecto positivo sobre la producción de hormonas sexuales en los machos.

Método

El cuarto experimento fue planteado para determinar si el tipo de interacción social de las codornices hembra con un coespecífico de género opuesto incide sobre el nivel de producción hormonal a lo largo de un período de transición para la recrudescencia gonadal. Para este fin se utilizó un grupo de 21 codornices hembra que fueron mantenidas en el laboratorio bajo un fotoperiodo estimulador de 16L:8O durante 14 semanas. Una vez se alcanzó el tamaño de la apertura cloacal y la postura de huevos que indica actividad reproductiva, las codornices fueron expuestas a un fotoperiodo no estimulador de 4L:20O hasta que los sujetos estuvieron fuera de esta condición hormonal. Tres de los sujetos no alcanzaron niveles óptimos de regresión gonadal y fueron excluidos de la fase experimental y del análisis de datos. En esta etapa se realizaron mediciones cloacales cada tercer día durante 9 semanas.

Posteriormente se repartieron aleatoriamente los sujetos en 3 grupos estadísticamente equivalentes de la siguiente manera:

Grupo 1. Contacto Social: los 7 sujetos experimentales habitaron con un miembro del sexo opuesto que servía como estímulo. El macho estímulo estaba en las mismas condiciones de regresión de la hembra y fue expuesto a condiciones iguales de fotoperiodo.

Grupo 2. Contacto Visual: los 5 sujetos únicamente podían observar a través de una rejilla a un miembro del sexo opuesto que servía como estímulo, pero no podían tener contacto físico. El macho estímulo estaba en las mismas condiciones de regresión de la hembra y fue expuesto a condiciones iguales de fotoperiodo.

Grupo 3. Aislamiento: los 6 sujetos fueron separados y habitaron completamente solos sin contacto con otros coespecíficos.

Una vez fueron asignados los sujetos a los grupos experimentales y control con su respectivo sujeto estímulo, se inició la fase de transición hacia la recrudescencia por medio del cambio en el fotoperiodo el cual aumentaba en 20 minutos diarios de luz hasta llegar a 18L:6O. A lo largo de esta fase se tomaron las medidas cloacales cada dos días durante 8 semanas.

Resultados

Una vez lograda la regresión en los sujetos, éstos fueron asignados a los 3 grupos experimentales de forma aleatoria y se realizó una comparación por medio de un ANOVA de un factor de los promedios de las medidas cloacales de los 3 grupos para corroborar que fueran equivalentes ($F=0,913$, gl 2, $p>0,05$).

La gráfica que representa el tamaño de la glándula cloacal de los sujetos a lo largo de la fase experimental (Figura 17), muestra que la producción de hormonas sexuales en las hembras no depende del tipo de interacción social. Todos los grupos presentaron un incremento en la medida del tamaño cloacal con base en el aumento del fotoperiodo, pero no se observan diferencias dependiendo del grupo experimental.

A diferencia de los machos, las hembras no responden hormonalmente a la convivencia con un coespecífico del sexo opuesto. En este caso el incremento en la producción hormonal no se ve afectado por convivir o tener contacto visual con un macho, ya que la producción hormonal resultó muy similar y muestra una tendencia parecida a la de aquellos sujetos aislados.

Al comparar estadísticamente los datos de los grupos en cada una de las mediciones no se encontraron diferencias significativas al 5%, lo cual confirma que la producción hormonal en las hembras no se vio afectada por las condiciones de interacción social (F_s entre 2,801 y 0,026, gl 2, $p>0,005$).

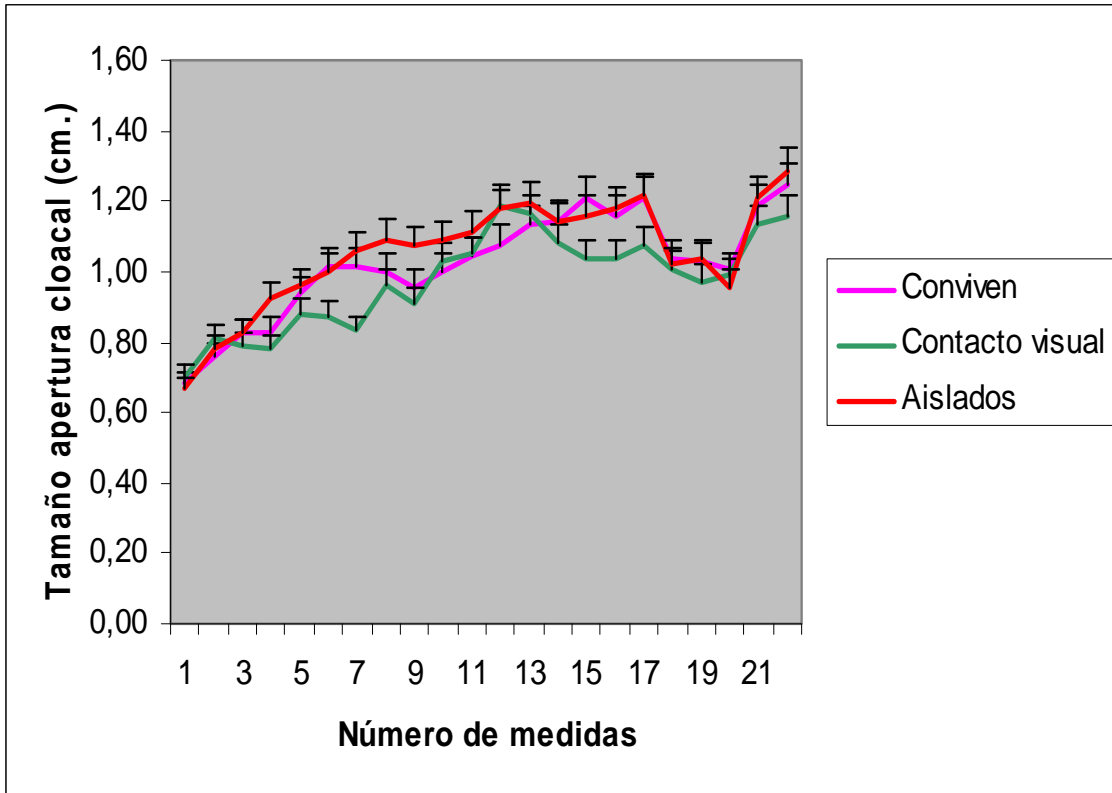


Figura 17: Comparación de las medidas cloacales de hembras en grupos diferentes de interacción social durante el período de transición 4L:20O hasta 18L:6O.

Con base en los resultados del experimento 4 es posible establecer que la producción de hormonas sexuales en las codornices hembra durante un período de transición hacia la recrudescencia, no es significativamente diferente entre grupos distintos de interacción social.

Discusión

Con base en los resultados de este experimento puede decirse, que a diferencia de los machos, el contacto social no tiene un efecto sobre la producción de hormonas sexuales en las hembras. Tanto el gráfico de resultados como el análisis estadístico no muestra diferencias en las medidas cloacales de las hembras en diferentes grupos de contacto social, lo que permite deducir que el aumento en la producción hormonal observado se debió únicamente al cambio en el fotoperiodo. Todas las hembras iniciaron la recrudescencia simultáneamente, el patrón de aumento de la medida cloacal es muy similar y hacia el final del período de transición las medidas en todos los grupos son casi exactas.

Los antecedentes investigativos en neuroendocrinología conductual muestran una clara tendencia por la investigación con machos como sujetos experimentales. En la mayoría de los casos las hembras son utilizadas como estímulos pero no como sujetos experimentales. Las situaciones más frecuentes en las que las hembras son el objeto de estudio, han sido aquellas con intereses netamente biológicos pero este género ha quedado relegado cuando el interés de la investigación es conductual. Al parecer el comportamiento sexual de las hembras en diferentes especies es más complejo y responde a una mayor cantidad y variabilidad en los estímulos que lo que ocurre en el comportamiento sexual de los machos. Esta complejidad en el comportamiento hace que los logros científicos por comprender la conducta sexual de las hembras sea más lento y genere una mayor cantidad de resultados negativos, lo cual disminuye la motivación de los investigadores por realizar este tipo de estudios; sin embargo, es precisamente esta situación la

que hace que el análisis del presente experimento sea de gran interés.

La endocrinología conductual enfatiza en que el comportamiento reproductivo sirve para coordinar los eventos que llevan a una reproducción exitosa; el comportamiento reproductivo ha evolucionado para coordinar eventos hormonales, gonadales y conductuales, lo cual se conoce como sinergismo reproductivo (Becker y cols, 1992) y este es fundamental para garantizar la supervivencia de la especie. Este planteamiento es contrario a lo encontrado en este experimento, ya que la posibilidad de cópula con el macho debería ser un evento favorecedor para la producción hormonal, la maduración gonadal y el despliegue de conductas sexuales por parte de la hembra con el fin de lograr la reproducción. El contacto social debería incrementar la producción hormonal de las hembras, tal como se observó en los machos, ya que se ha demostrado que la cópula aunque no sea exitosa, e incluso los intentos fallidos para lograrla, genera cambios en los niveles de hormonas circulantes en la hembra con el fin de favorecer el transporte de espermatozoides y la implantación. Por lo tanto, no es claro desde un punto de vista evolutivo que las diferencias en condición social de la hembra no influyan sobre su producción de hormonas sexuales. Es necesario pensar que otras variables están interviniendo sobre los resultados observados.

Estos resultados negativos en las hembras pueden analizarse desde ciertos aspectos relacionados con las condiciones ambientales y conductuales a las cuales fueron sometidos los sujetos experimentales. En ratones hembras el valor del contacto social con un macho como reforzador no está asociado con los niveles de hormonas sexuales ni con la posibilidad del contacto sexual, sino con la experiencia social previa, es decir que los sujetos deprivados responden más frente a este tipo de reforzador sin importar los niveles de estrógenos presentes (Matthews y cols, 2005). Al parecer es la oxitocina la que favorece el valor reforzante del contacto social, mientras que el estradiol facilita la respuesta sexual (en especial la lordosis), pero en ausencia de la oxitocina el

acercamiento sexual disminuye y las respuestas agresivas hacia el macho aumentan. En este punto es necesario recordar que en el inicio de la fase de transición tanto el macho estímulo como la hembra experimental estaban en condiciones de regresión gonadal, lo cual no favorece las conductas reproductivas y por el contrario la agresividad y la evitación son comportamientos más frecuentes. Esta primera experiencia con el macho pudo tener un efecto sobre el valor reforzante del contacto social, disminuyendo los niveles de oxitocina requeridos para lograr una adecuada respuesta sexual con el macho y en esta medida obtener como resultado que el contacto social no favorezca la recrudescencia gonadal; de esta forma se podría comprender con más claridad que los cambios hormonales correspondan únicamente a los cambios en la luz.

Adicionalmente se ha encontrado que las codornices hembras pasan más tiempo cerca de una ventana que permite el contacto visual con un macho que previamente han observado como poco agresivo, mientras que evitan acercarse a la ventana que permite el contacto visual con un macho agresivo (Ophir y cols, 2005). La primera experiencia de las hembras que convivieron u observaron a un macho fue definitivamente agresiva teniendo en cuenta 2 aspectos de la situación experimental: por una parte, todos los sujetos estuvieron durante la línea de base y las semanas de regresión gonadal en jaulas aisladas y el inicio de la fase de transición implicaba compartir el espacio de forma directa (en el caso de los grupos de convivencia) o indirecta (en el caso de los grupos de observación) con otro sujeto, lo cual puede generar agresión; por otro lado los machos iniciaban esta fase experimental en regresión gonadal y esta condición favorece la agresividad del macho y lógicamente el despliegue de respuestas de cortejo apareció mucho más adelante en el tiempo. Por lo tanto, los machos estímulo pudieron generar en la hembra un efecto estresante por causa de sus respuestas agresivas, más que una condición de posibilidad reproductiva.

El estrés tiene un profundo efecto negativo sobre la respuesta reproductiva. En palomas se ha establecido que el crecimiento ovárico está determinado por los comportamientos de cortejo que emite el macho y por el contrario, la agresividad de este tiene un efecto inhibitorio sobre el desarrollo gonadal de la hembra (Becker y cols, 1992). Al parecer este efecto estresante al inicio del período de transición pudo tener un efecto negativo sobre la producción de hormonas sexuales en las hembras, ya que la cercanía permanente con el macho, que aún no estaba en condiciones reproductivas, ocasionó agresión en lugar de cortejo y cópula.

La descarga hormonal durante el estrés afecta la secreción de hormona liberadora de gonadotropinas en el hipotálamo y al mismo tiempo genera un efecto sobre la respuesta de la hipófisis ante la GnRH, lo cual impide la liberación de FSH y LH. Los glucocorticoides liberados frente a una situación estresante o agresiva también actúan sobre los ovarios impidiendo la respuesta de estos frente a la LH dando como resultado una disminución en hormonas sexuales circulantes y su respectivo efecto sobre la conducta sexual de la hembra. Este proceso puede ser responsable del efecto negativo de un contacto social al parecer aversivo, sobre la condición reproductiva de las hembras en este estudio.

Por lo anterior, se planteó la necesidad de controlar la variable del posible comportamiento agresivo del macho para evaluar si en una condición donde la respuesta del macho es claramente reproductiva y no agresiva, si es posible observar los efectos del contacto social tal como aparecen en los machos y como deberían aparecer en las hembras según las teorías evolutivas.

EXPERIMENTO 5. Efecto de la interacción social parcial y permanente sobre la producción de hormonas sexuales en hembras.

Con base en los resultados negativos del experimento 4 y algunas observaciones de sujetos individuales en dicho experimento, se decidió indagar si la convivencia permanente con el macho a diferencia de la convivencia parcial podía presentar alguna influencia sobre la producción hormonal en las hembras. Tal como se mencionó anteriormente, es posible que el contacto permanente con el macho genere la producción de hormonas estresoras que compitan con la producción de hormonas sexuales y por lo tanto un contacto esporádico o parcial con el macho podría favorecer la producción de estrógenos en las hembras.

Con este fin, en este experimento se utilizaron hembras como sujetos experimentales para comparar 4 condiciones de interacción social: 1. Hembras que conviven parcialmente con machos; 2. Hembras que conviven de forma permanente con machos; 3. Hembras que tienen únicamente contacto visual con los machos; 4. Hembras aisladas.

Para determinar si estas cuatro condiciones de interacción social tienen algún tipo de efecto sobre la producción de hormonas en las hembras, se utilizó el período de transición hacia la recrudescencia gonadal, de la misma forma que en los experimentos anteriores.

Con este experimento se pretendió establecer que el tipo de convivencia que tiene la hembra con el macho es una variable que influye sobre la producción de hormonas sexuales en las hembras.

Método

Este experimento pretende determinar, si el tipo de interacción social, la duración de la misma y la activación sexual de un coespecífico del sexo opuesto inciden sobre el nivel de producción hormonal a lo largo de un período de transición para la recrudescencia gonadal. Para este fin se utilizó un grupo de 24 codornices hembra que fueron mantenidas en el laboratorio bajo un fotoperiodo estimulador de 16L:8O durante 4 semanas. Una vez se alcanzó el tamaño de la apertura cloacal y la postura de huevos que indica actividad reproductiva, las codornices fueron expuestas a un fotoperiodo no estimulador de 4L:20O hasta que los sujetos estuvieron fuera de esta condición hormonal. Once de los sujetos no alcanzaron niveles óptimos de regresión gonadal y fueron excluidos de la fase experimental y del análisis de datos. En esta etapa se realizaron mediciones cloacales cada tercer día durante 16 semanas.

Posteriormente se repartieron aleatoriamente los sujetos en 4 grupos estadísticamente equivalentes de la siguiente manera:

Grupo 1. Contacto Social Parcial con macho activo: los 3 sujetos experimentales cohabitaban con un miembro activo del sexo opuesto que servía como estímulo, por períodos de 3 horas durante 3 días de la semana. Los machos estímulo estaban activos sexualmente ya que en la etapa anterior no habían sido expuestos al fotoperíodo de regresión, sino que permanecieron en el fotoperíodo estimulador 16L:8O. Durante la fase experimental vivían en las mismas condiciones de luz estimuladoras y los períodos que cohabitaban con las hembras eran períodos de luz, por lo tanto se mantuvieron en recrudescencia gonadal durante todo el experimento; sin embargo, se tomaron medidas periódicas de la glándula cloacal de los machos estímulo para garantizar su estado de actividad reproductiva.

Grupo 2. Contacto Social: los 4 sujetos experimentales habitaron con un miembro del sexo opuesto que servía como estímulo. El macho estímulo estaba

en las mismas condiciones de regresión de la hembra y fue expuesto a condiciones iguales de fotoperíodo.

Grupo 3. Contacto Visual: los 3 sujetos únicamente podían observar a través de una rejilla a un miembro del sexo opuesto que servía como estímulo, pero no podían tener contacto físico. El macho estímulo estaba en las mismas condiciones de regresión de la hembra y fue expuesto a condiciones iguales de fotoperíodo.

Grupo 4. Aislamiento: los 3 sujetos fueron separados y habitaron completamente solos sin contacto con otros coespecíficos.

Una vez fueron asignados los sujetos a los grupos experimentales y control con su respectivo sujeto estímulo, se inició la fase de transición hacia la recrudescencia por medio del cambio en el fotoperíodo el cual aumentaba en 20 minutos diarios de luz hasta llegar a 18L:6O. A lo largo de esta fase se tomaron las medidas cloacales cada dos días durante 8 semanas.

Resultados

Una vez lograda la regresión en los sujetos, éstos fueron asignados a los 4 grupos experimentales de forma aleatoria y se realizó una comparación por medio de una prueba no paramétrica de los promedios de las medidas cloacales de los 4 grupos para corroborar que fueran equivalentes ($\chi^2 0,220$, gl 3, $p=0,974$).

La gráfica de resultados muestra tendencias interesantes (Figura 18). El grupo de hembras que convivían con machos de forma permanente o parcialmente, presentaron una mayor producción de hormonas sexuales que aquellas que tuvieron contacto visual y las que estaban aisladas. Esta tendencia se observa a lo largo de toda la fase de transición fotoperiódica, lo que indica que la producción hormonal es más rápida y logra niveles más altos cuando existe posibilidad de contacto sexual que cuando esta condición no está presente. Sin embargo, esta tendencia no se observó en el experimento

anterior; teniendo en cuenta que las condiciones de 3 de los grupos de este experimento fueron iguales a las del anterior, estos resultados contradictorios plantean la necesidad de una nueva réplica para confirmar los resultados.

Se observa que las hembras aisladas tienen una producción hormonal inferior a la de los demás grupos, sólo hacia el final de la fase experimental logran un nivel similar al de las hembras que tuvieron contacto visual con los machos. Este grupo control muestra los niveles hormonales alcanzados únicamente por efecto del fotoperiodo, lo cual permite establecer que las condiciones de contacto social tuvieron una influencia adicional sobre la condición reproductiva de las hembras de los grupos restantes.

El grupo de contacto visual logró niveles hormonales altos más rápido que las hembras aisladas, pero estos niveles fueron inferiores a los encontrados en hembras que tuvieron la posibilidad de contacto sexual con los machos.

Los grupos de convivencia presentaron desde el inicio una producción hormonal acelerada y lograron picos más altos que los otros dos grupos. Es interesante observar que las hembras que tuvieron contacto parcial con el macho presentaron niveles hormonales superiores al inicio de los cambios de luz y posteriormente en las últimas semanas antes de llegar a la estabilización del fotoperiodo en 18L:6O. Aunque la diferencia entre los resultados del grupo que convive parcialmente y el grupo de convivencia permanente no es muy grande, se observa una tendencia superior de las hembras que tuvieron contacto parcial e incluso los picos máximos de producción hormonal se observan en este grupo, lo cual permite sugerir que el contacto parcial favorece la producción de hormonas sexuales en las hembras.

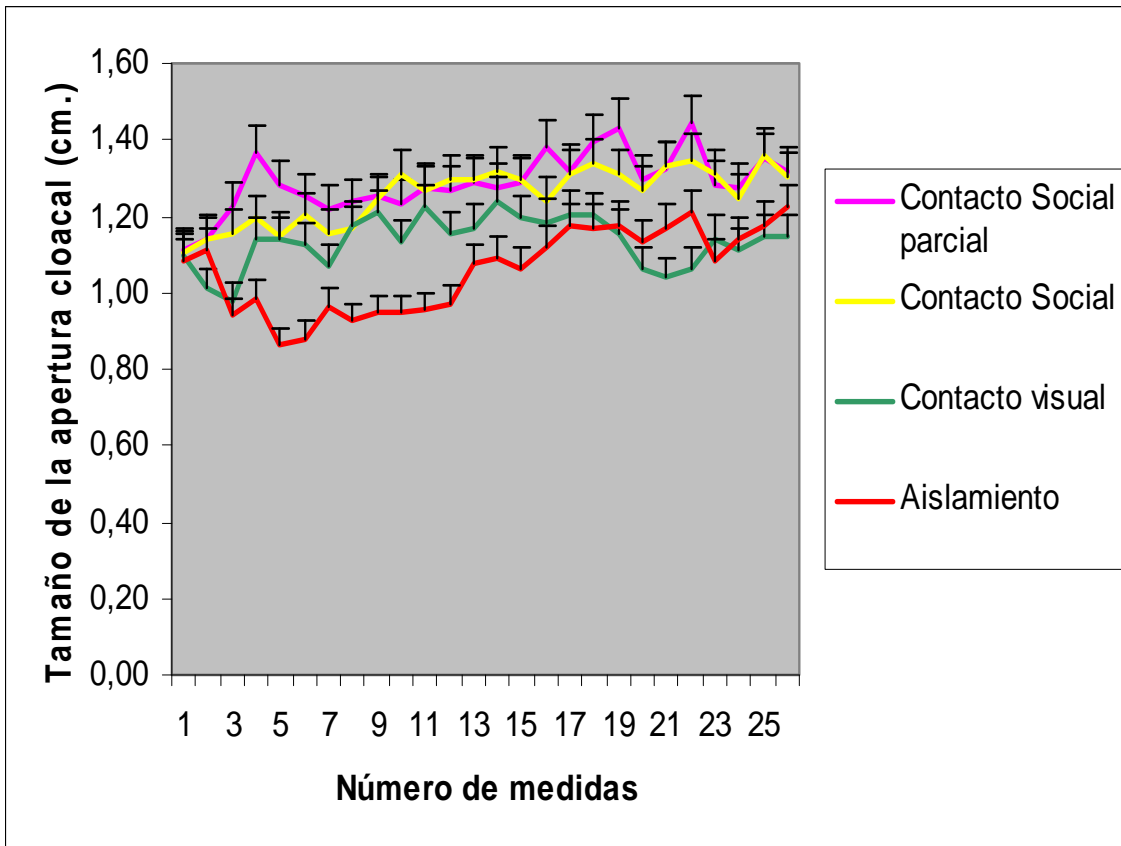


Figura 18: Comparación de las medidas cloacales de hembras en grupos diferentes de interacción social durante el período de transición 4L:200 hasta 18L:60.

En el análisis estadístico no paramétrico realizado (prueba de Kruskal Wallis), no se encontraron diferencias significativas en ninguna de las medidas tomadas a lo largo del período de transición (χ^2 s entre 7,416 y 1,137, gl 3, $p > 0,005$). Se encontró una tendencia de diferencia al 90% en la medida 3 (χ^2 7,416, gl 3, $p = 0,060$) lo cual coincide con uno de los picos más altos de producción hormonal en las hembras que conviven con machos parcialmente. Esto podría demostrar una producción hormonal más rápida en este grupo de hembras en comparación con las hembras de los grupos restantes; sin embargo, es importante tener en cuenta que el tamaño de los grupos experimentales fue reducido (3 ó 4 sujetos por grupo) lo cual requiere de un análisis más amplio con un número mayor de sujetos para poder establecer con claridad el efecto de la convivencia parcial sobre la producción de hormonas sexuales en hembras.

Discusión

Al igual que en el experimento anterior los resultados no muestran diferencias estadísticamente significativas entre los grupos experimentales, lo que indica que en las hembras a diferencia de los machos, la interacción social no es una variable crítica sobre la producción de hormonas sexuales, sin embargo el gráfico de resultados presenta una tendencia interesante.

En el experimento anterior se observó que la tendencia entre los 3 grupos experimentales fue muy parecida e incluso en muchos momentos durante el período de transición fue casi exacta, pero en este nuevo estudio los grupos no se comportaron de forma tan equivalente. Es importante observar que en este experimento se lograron medidas superiores a las alcanzadas en el anterior; los picos máximos alcanzados previamente distan en más de 10 milímetros de los máximos logrados en el presente experimento y esta efectividad alcanzada puede ser la razón por la cual este nuevo estudio permite observar tendencias más claramente.

Las hembras aisladas mostraron las medidas cloacales más bajas y estos niveles de producción hormonal se asemejan a los encontrados en el experimento anterior. Aunque las hembras que sólo observaban a los machos iniciaron la recrudescencia un poco más rápido que las aisladas, durante las últimas 3 semanas de la fase de transición se igualaron a las medidas del grupo control. La pequeña diferencia encontrada entre estos dos grupos al inicio de la fase experimental es interesante por lo siguiente: las hembras experimentales de este estudio no lograron la regresión gonadal de forma rápida y efectiva. Estuvieron expuestas durante 16 semanas al fotoperiodo no estimulador 4L:20O, lo cual implica una larga experiencia en esta condición. Se observa en la gráfica que al iniciar el aumento en los períodos de luz tanto las hembras aisladas como aquellas que sólo observan al macho, presentaron un descenso aún mayor de su medida cloacal, lo que hace pensar que el ligero cambio de 20 minutos diarios no fue detectado por estos sujetos y continuaron en su proceso de regresión. Es posible que debido a la larga experiencia en condiciones fotoperiódicas no estimuladoras, el cambio de luz requerido para iniciar la recrudescencia deba ser mayor (este aspecto se discutió a profundidad en los experimentos 1a y 1b) y por eso durante los primeros días cuando el aumento de luz no es todavía importante, los sujetos hayan continuado su proceso de regresión gonadal. Sin embargo la sensibilidad al cambio fue menor para el grupo de codornices aisladas, ya que su descenso en la medida fue mayor y por más tiempo que en las que observaban al macho. Este hallazgo indicaría que la sensibilidad al cambio fotoperiódico puede estar influenciado por el contacto social con coespecíficos del sexo opuesto tal como lo plantean Mills y colaboradores (1995) y Gutiérrez (1999).

Esta hipótesis tiene aún más valor si se observa que las hembras de los dos grupos con contacto social no presentaron este descenso posterior al inicio de la fase de transición a pesar de haber estado también expuestas a un fotoperiodo no estimulador muy prolongado. Incluso, en la medida 3 se encontró una diferencia marginalmente significativa al 10% (χ^2 7,416, gl 3,

$p=0,060$) la cual se observa claramente en la gráfica al comparar el grupo de hembras que estuvieron en contacto parcial con el macho y el grupo de hembras aisladas, apoyando aún más el hecho de que la sensibilidad al cambio fotoperiódico se vió afectada por las condiciones sociales a las cuales estaban expuestas las hembras. Por lo tanto, el contacto social pudo haber tenido una importante influencia sobre la sensibilidad a los cambios fotoperiódicos durante la primera parte del periodo de transición.

Los datos más interesantes están relacionados con las medidas obtenidas en los 2 grupos de contacto social. Las hembras que estuvieron con machos en las mismas condiciones de regresión gonadal lograron medidas ligeramente superiores a las de aquellas que sólo observaron al macho, lo cual es muy similar a lo encontrado en el experimento anterior. Sin embargo, hay dos momentos en los que la diferencia entre estos dos grupos es mayor: la primera se dio al inicio de la fase de transición donde las hembras que sólo observan al macho presentan un leve descenso en la medida, mientras que el grupo de contacto con el macho se mantuvo e inició la recrudescencia, por lo que se deduce que el contacto social favorece el inicio más rápido de la recrudescencia, favoreciendo la duración de la fase reproductiva. El otro momento en el que el grupo de contacto social logró mayores medidas cloacales en comparación con el de observación del macho, fue al final de la fase de transición. Esta diferencia puede estar relacionada con la actividad sexual del macho estímulo, ya que al llegar a un fotoperíodo claramente estimulador el macho debe estar en una condición sexual más favorable en la que disminuyan sus conductas agresivas y aparezcan respuestas de cortejo y cópula que favorecen el desarrollo gonadal de la hembra.

Tal como lo menciona Metthews (2005), la experiencia sexual con el macho facilita las respuestas sexuales de la hembra y es en este sentido que pueden ser explicadas las diferencias en las medidas de las últimas semanas del experimento entre hembras con contacto social y hembras con contacto

visual. Esta diferencia no es tan clara en las semanas previas, posiblemente porque el macho aún no ha alcanzado niveles hormonales ideales para la reproducción y por lo tanto sus respuestas orientadas hacia la reproducción pueden no ser claras sino hasta que el fotoperiodo logra niveles de luz óptimos.

Los niveles más altos de producción hormonal se encontraron en hembras que cohabitaron parcialmente con machos activos. Se había planteado anteriormente que un macho en fase no reproductiva podía ser agresivo con la hembra, produciéndole algún grado de estrés que interviniera negativamente en la producción hormonal. En este experimento el macho sólo invadía el habitáculo de la hembra por períodos cortos y adicionalmente era un sujeto sexualmente activo, por lo tanto, cada vez que el macho interactuaba con la hembra lo hacía desplegando respuestas de cortejo y buscando la cópula efectiva, lo cual tiene un efecto facilitador sobre la recrudescencia gonadal de la hembra y consecuentemente con la producción hormonal. Este efecto positivo sobre la producción de hormonas sexuales de la hembra que convive parcialmente con el macho se observa especialmente al inicio de la fase de transición, posteriormente las hembras que conviven permanentemente con el macho logran niveles hormonales similares corroborando que es posible que la agresividad de los machos durante la fase en la que aún se encuentran en regresión gonadal pudo haber influido sobre las condiciones sexuales de la hembra en el experimento 4.

Adicionalmente, se conoce que en especies de aves fotoperiódicas las hembras son más sensibles a claves suplementarias que los machos (Becker & Breedlove, 1992). Para los machos el fotoperiodo estimulador es un estímulo clave que favorece la producción hormonal, pero para las hembras al parecer el fotoperiodo no es suficiente y requieren de otros estímulos complementarios, siendo las conductas de cortejo por parte del macho una

clave social importante para lograr el desarrollo gonadal completo de la hembra y la posterior ovulación (Wallen & Schneider, 2000).

Los resultados de estos experimentos con hembras aunque no son concluyentes desde el punto de vista estadístico, presentan tendencias interesantes en relación con el comportamiento sexual de este género y abre un camino importante para continuar explorando qué otras variables y condiciones biológicas influyen sobre la compleja conducta sexual de las hembras en diferentes especies.

DISCUSIÓN GENERAL

Los estudios sobre fotoperiodo en aves se han realizado en países de las zonas templadas donde hay estaciones y por lo tanto los cambios fotoperiódicos a lo largo del año son claros. Sin embargo este tipo de investigación poco se ha realizado en países tropicales donde los cambios fotoperiódicos no se dan con claridad, lo cual genera un vacío en el conocimiento en este sentido. Las condiciones fotoperiódicas para lograr la regresión gonadal en aves no son iguales a las que se requieren en otras zonas geográficas. En esta investigación se encontró que no es suficiente un cambio de luz desde un fotoperiodo estimulador a uno de 8L:16O para lograr la regresión gonadal (Experimento 1a). Al parecer las condiciones fotoperiódicas especiales del trópico requieren de un cambio drástico a 4L:20O e incluso es posible que para lograr un mejor resultado en cuanto a la regresión gonadal sea necesario un fotoperiodo incluso inferior (Experimento 1b).

Se planteó que es posible que en la zona Tórrida las aves hayan generado a nivel evolutivo estrategias adicionales que les facilite definir los períodos anuales en los cuales sería más eficaz la reproducción. Adicionalmente, las codornices japonesas han sido introducidas en esta zona geográfica como animales de cría doméstica por parte del hombre y por tanto deben existir procesos de selección artificial adicionales para este tipo de aves. Como el fotoperiodo no presenta variaciones importantes a lo largo del año en la zona del trópico, otras variables como la temperatura, la humedad e incluso la intensidad de la luz pueden ser variables que intervengan como estímulos para favorecer la regresión en épocas poco favorables para la reproducción y el cuidado de las crías o para indicar el momento óptimo de estos procesos y favorecer la recrudescencia gonadal.

Este es un campo interesante de estudio teniendo en cuenta los pocos reportes previos existentes sobre el comportamiento hormonal en aves que

habitan en el trópico. Sería necesario en primer lugar, realizar estudios comparativos sobre los efectos del fotoperiodo en aves llevando sujetos que habitan en el trópico a una zona templada y someterlos a diferentes tipos de fotoperiodicidad y comparar la respuesta hormonal con la de aquellos que normalmente habitan en esta zona y posteriormente realizar el análisis en la situación contraria, trayendo aves de la zona templada y someterlas a diferentes fotoperiodos y comparar su respuesta hormonal y gonadal con la de aquellas aves que viven en el trópico. Este estudio permitiría una mayor comprensión en términos de la fisiología endocrina y del comportamiento sexual de aves que habitan en diferentes zonas geográficas con el fin de indentificar aquellos otros estímulos que además de la duración de la luz intervienen para determinar los ciclos reproductivos de esta especie.

Los estudios morfofisiológicos comparativos de núcleos hipotalámicos, vías retinianas y vías hipotálamo pineales que intervienen en la percepción de los ciclos de luz y en la producción de melatonina, también pueden aportar información importante sobre las diferencias en este sentido, en aves que habitan en diferentes zonas geográficas y así poder establecer qué cambios a nivel evolutivo se han generado para explicar la sensibilidad a diferentes estímulos ambientales que determinen los ciclos reproductivos.

Son muchas las preguntas en relación con la respuesta fotoperiódica en aves que surgen de los presentes resultados. Por el momento sólo es posible establecer que el control fotoperiódico sobre la respuesta sexual en aves que habitan en el trópico, presenta ciertas diferencias con el control que se logra en otras zonas geográficas, ya que sólo los cambios de luz no son suficientes para determinar los ciclos reproductivos y por lo tanto otras variables de tipo medioambiental deben ser tenidas en cuenta para la realización de investigaciones de este tipo en nuestro contexto.

Por otro lado, esta investigación permitió probar que el contacto social

influye sobre la producción hormonal de los machos. Se pudo demostrar que las codornices japonesas macho que tienen la posibilidad de tener contacto sexual con una hembra, tienen una fase sexual activa y por tanto reproductiva más prolongada que aquellos machos que sólo pueden observar a una hembra pero sin posibilidad de cópula con ella y que aquellos machos aislados (Experimento 2). Cuando la posibilidad de reproducción se favorece por el contacto cercano con la hembra, la madurez de las gónadas y la producción de hormonas sexuales en los machos inicia más rápido en el tiempo y los niveles hormonales alcanzan picos más altos que se mantienen en el tiempo, logrando así una efectividad reproductiva más alta y más prolongada favoreciendo la transmisión genética de estos machos. Esta integración entre claves ambientales y conductuales para regular el estado hormonal del individuo, es un aspecto reproductivo de gran importancia adaptativa que ya se ha observado en otras especies y ha sido de gran interés a nivel teórico. Los resultados de esta investigación coinciden con aquellos hallazgos que proponen que en especies que se reproducen estacionalmente el control hormonal del individuo está dado por el fotoperiodo, pero este efecto varía o se modifica de acuerdo con las claves sociales que se detectan en el ambiente, las cuales tendrán un efecto sobre la producción de GnRH en el cerebro (Burmeister & Wilczynski, 2005).

Adicionalmente, la condición reproductiva de la hembra posiblemente tiene un efecto facilitador sobre la producción de hormonas sexuales en los machos. Al parecer, la posibilidad de contacto sexual con la hembra y la receptividad de ésta cuando está en fase sexualmente activa, tienen influencia sobre el desarrollo y efectividad sexual del macho (Experimento 3). Aunque este resultado no fue estadísticamente significativo, se observó en el gráfico de resultados que la actividad sexual de la hembra facilita el proceso de recrudescencia gonadal del macho lo cual es coherente con las teorías evolutivas que plantean que tanto las condiciones ambientales como el comportamiento de los coespecíficos deben coordinarse para favorecer la

reproducción y el mantenimiento de las especies. La producción de testosterona es altamente costosa teniendo en cuenta los efectos inmunodepresores, oncogénicos y de alto gasto energético por la hipertrofia muscular y la disminución en los depósitos grasos (Wingfield y cols, 2001) que se genera con un nivel alto de producción de esta hormona; por este motivo es viable considerar que la respuesta sexual de la hembra debe cumplir un papel importante como estímulo, para la producción hormonal efectiva a nivel reproductivo del macho.

Las hembras son un género sexualmente más complicado de estudiar y analizar. Sobre la base de que las hembras tienen un cuidado especial de sus óvulos a diferencia de los machos que producen una mayor cantidad de espermatozoides, el comportamiento sexual de la hembra que requiere de mayor cuidado de sus gametos y por tanto mejores criterios de selección de la pareja, se hace más complejo y responde a una mayor variedad de estímulos; esto hace que los datos no sean tan claros, contundentes y precisos como en el caso de los machos que presentan una respuesta sexual más simple guiada por un número menor de estímulos biológicos y ambientales.

Al parecer, la producción de hormonas sexuales en las hembras también está influenciada por el contacto social. Aunque los resultados del primer experimento con hembras no fueron positivos y los del segundo no presentaron diferencias estadísticamente significativas, se logró observar que las hembras con posibilidad de cópula con el macho presentan niveles de producción hormonal superiores a aquellas que sólo observan al macho o que aquellas aisladas. Es muy importante el factor de estrés que puede llegar a producir el macho agresivo sobre la respuesta hormonal de la hembra. Cuando el macho emite conductas de cortejo debido a su condición sexual activa, es más fácil que la hembra logre niveles hormonales superiores en comparación con la respuesta hormonal que se observa en las hembras cuando están en contacto con un macho en regresión gonadal que presenta respuestas

agresivas frente a ella (Experimento 4). Adicionalmente el macho sexualmente activo, emite vocalizaciones que son de gran importancia para el adecuado desarrollo gonadal de las hembras (Wallwn & Schneider, 2000). Esto hace suponer que para las hembras el fotoperiodo, el contacto social y otras variables muy específicas en relación con el comportamiento del macho, pueden influir sobre la producción de hormonas sexuales que favorezcan la reproducción (Experimento 5).

Tal como se esperaba, la respuesta en producción hormonal durante el período de transición hacia la recrudescencia es diferente en machos y hembras. Teniendo en cuenta que existen núcleos cerebrales sexualmente dimórficos, es de esperarse que la conducta sexual varíe entre géneros y responda a variables diferentes. Es claro que en machos el contacto social es una variable crítica sobre la producción de hormonas sexuales; sin embargo, en las hembras esta variable requiere de condiciones adicionales que aún no están claramente definidas para lograr este mismo efecto sobre la producción de hormonas sexuales. Adicionalmente, al parecer las hembras son muy sensibles al efecto del estrés sobre su producción hormonal y aunque en los machos esta condición también parece afectar su desarrollo gonadal, no son tan sensibles como las hembras al efecto de los glucocorticoides. Los núcleos sexualmente dimórficos deben favorecer las respuestas sexuales de los machos frente a situaciones estresantes, ya que en el ambiente natural los machos deben enfrentarse a situaciones de competencia entre congéneres para conseguir el acceso a la hembra y deben defender territorios que les permitan reproducirse eficazmente y proteger a las crías, por lo que el ambiente que rodea la respuesta sexual presenta de forma permanente estímulos estresantes y esto requiere que el macho pueda lograr un adecuado desempeño sexual a pesar de condiciones adversas.

Esta investigación genera una base para estudios similares en la misma dirección que permitan ampliar el conocimiento en el área de la

neuroendocrinología conductual. En primer lugar es necesario realizar réplicas de estos estudios con un mayor número de sujetos por grupo experimental que permitan un análisis estadístico más sólido y observar resultados estadísticamente significativos. Adicionalmente, es importante realizar este tipo de estudios utilizando las medidas hormonales directas, con el fin de obtener valores de niveles de hormonas sexuales en la sangre y así poder establecer conclusiones más sólidas y significativas.

Es importante resaltar que cada uno de estos experimentos se realizó en un período de tiempo de 7 a 9 meses a diferencia de la duración de este tipo de estudios en otros contextos geográficos que no sobrepasan los 3 meses. Esta información es importante para lograr un adecuado planteamiento y preparación de condiciones para la realización de este tipo de estudios y para lograr un adecuado control de variables a lo largo de períodos prolongados de investigación.

Por otra parte, es necesario realizar observaciones de las respuestas conductuales de los individuos en los diferentes grupos. Este estudio se centró en la producción de hormonas sexuales como variable dependiente; sin embargo, se realizaron observaciones ocasionales que permitieron un registro anecdótico de conductas de gran interés para apoyar los datos estadísticos y gráficos logrados y que con un análisis más profundo y sistemático permitirían ampliar el conocimiento en el área.

Adicionalmente se sienta una base para la exploración de respuestas hormonales frente a estímulos sociales y conductuales en otras especies. Aunque la medición de la producción hormonal en mamíferos es más complicada que en las aves, es de gran interés explorar este tipo de efectos sociales y conductuales sobre la producción de hormonas sexuales e incluso poder definir aquellas situaciones de aprendizaje que puedan tener un efecto sobre las condiciones neuroendocrinas de los sujetos.

Todo este conocimiento que puede ser explorado y analizado a partir de los presentes hallazgos, puede incluso tener un valor importante para el manejo de problemas reproductivos en la especie humana. Hoy en día se conoce que la conducta sexual de animales y humanos está mediada por factores genéticos, hormonales y ambientales; tradicionalmente en los estudios biomédicos se han manipulado las condiciones hormonales para observar cambios a nivel fisiológico y en algunos casos conductual de los individuos, logrando el desarrollo de terapias efectivas para las patologías humanas relacionadas con alteraciones hormonales. Sin embargo, pocos estudios se han desarrollado desde la psicología en el sentido inverso tratando de mostrar el efecto de la conducta y el medio ambiente sobre la producción de hormonas sexuales.

Se han realizado observaciones casuales en humanos en las que ha sido evidente la importancia de esta relación ambiente-hormonas. Por ejemplo, en jugadores de fútbol ganadores hay un incremento en los niveles plasmáticos de andrógenos al finalizar el partido, en comparación con los niveles de estas hormonas en los jugadores perdedores. En algunas sociedades donde las mujeres son aisladas desde muy pequeñas y sólo tienen contacto mínimo con algunas familiares, se encuentra que el desarrollo gonadal es más lento y su primera ovulación ocurre significativamente después que en mujeres que han tenido un contacto social más amplio durante su niñez y adolescencia. En hombres próximos a ser padres se han medido los niveles hormonales en la saliva y se encuentra un decremento de testosterona y cortisol y un aumento importante de estradiol (Berg & Wynne-Edwards, 2001).

En conclusión, los interesantes resultados obtenidos en la presente investigación permiten ampliar el conocimiento sobre la influencia que tiene el comportamiento social e individual sobre los niveles hormonales y se pretende a partir de éstos, orientar investigaciones futuras en este sentido en otras

especies incluida la humana. Se aportó adicionalmente una guía metodológica que facilita el control experimental en sujetos no humanos y potencialmente se espera contribuir a la comprensión y manejo de problemas reproductivos en diversas especies.

REFERENCIAS

- Adkins, E. & Adler, N. (1972). Hormonal Control of behavior in the Japanese quail. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*. 81 (1), 27-36.
- Alcock, J. (2005). *Animal behavior: an evolutionary approach*. U.S.A: Sinauer Associates, Inc. Eighth ed.
- Balthazart, J.; Reid, J.; Absil, P.; Foidart A. (1995). Appetitive as well as consummatory aspects of male sexual behaviour in quail are activated by androgens and estrogens. *Behavioral Neuroscience*. 109 (3), 485-501.
- Beach, F. (1976). Sexual attractivity, proceptivity and receptivity in female mammals. *Hormones and behavior*. 7, 105-138.
- Becker, J. B. & Breedlove, S. M. (1992). Introduction to behavioral endocrinology. Becker, J. B.; Breedlove, S. M & Crews, D., (eds), *Behavioral Endocrinology*. Cambridge, MA: The MIT Press.
- Berg, S. J. & Wynne-Edwards, K. E. (2001). Like new moms, first-time dads experience hormonal changes. *Scientific American*. Jun-01.
- Boon, P.; Visser, G.H.; Daan, S. (2000). Effect of *photoperiod* on body weight gain, and daily energy intake and energy expenditure in Japanese *quail* (*Coturnix c. japonica*). *Physiology & Behavior*. 70 (3-4), 249-60.
- Bradley, K.; Haas, A.; Meisel, R. (2005). 6-Hydroxydopamine lesions in female hamsters abolish the sensitized effects of sexual experience on copulatory interactions with males. *Behavioral Neuroscience*. 119 (1), 224-232.
- Burmeister, S.; Jarvis, E.; Fernald, R. (2005). Rapid behavioral and genomic responses to social opportunity. *PLOS Biology*. 3 (11), 01-09
- Burmeister, S.; Wilczynski, W. (2005). Social signals regulate Gonadotropin-Releasing Hormone neurons in the Green Treefrog. *Brain, Behavior and Evolution*. 65, 26-32.
- Burmeister, S.; Wilczynski, W. (2000). Social signals influence hormones independently of calling behavior in the treefrog (*Hyla cinerea*). *Hormones and Behavior*. 38, 201-209.

- Chaturvedi, C.M.; Dubey, L.; Philips, D. (1992). Influence of different photoperiods on development of gonad, cloacal gland and circulating thyroid hormones in male Japanese quail *Coturnix Japonica*. *Indian journal of experimental biology*. 30 (8), 680-684.
- Chaturvedi, C.M.; Tiwari, A.C.; Kumar, P. (2006). Effect of temporal synergism of neural oscillations on photorefractoriness in Japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*). *Journal Of Experimental Zoology*. 305 (1), 3-12.
- Cornil, C.; Dalla, C.; Papadopoulou-Daifoti, Z.; Baillien, M.; Balthazart, J. (2005). Estradiol rapidly activates male sexual behavior and affects brain monoamine levels in the quail brain. *Behavioural brain research*. En prensa: aceptado Julio 2005.
- Crawford, L. L. & Gutiérrez, G. (1997). *Social effects on gonadal functions during seasonal transitions in japanese quail*. Manuscrito inédito.
- Domínguez, E.; Portillo, W.; Velásquez, J. & Paredes, R.G. (2003). Facilitation of mail-like coital behavior in female rats by kindling. *Behavioural Brain Research*. 140, 57-64.
- Domjan, M. (1987). Photoperiodic and endocrine control of social proximity behaviour in male Japanese quail. *Behavioral neuroscience*. 101 (3), 385-392.
- Domjan, M.; Mahometa, M.; Mills, A. (2003). Relative contributions of the male and female to sexual behaviour and reproductive success in the Japanese quail. *Journal of comparative psychology*. 117 (4), 391-399.
- Follett, B.K.; Maung, S.L. (1978). Rate of testicular maturation, in relation to gonadotrophin and testosterone levels, in quail exposed to various artificial photoperiods and to natural daylengths. *The Journal Of Endocrinology*. 78 (2), 267-80.
- Foster, R.G.; Panzica, G.C.; Parry, D.M.; Viglietti-Panzica, C. (1988). Immunocytochemical studies on the LHRH system of the Japanese quail: influence by photoperiod and aspects of sexual differentiation. *Cell And Tissue Research*. 253 (2), 327-35.
- Gonzaga, G.; Keltner, D.; Turner, R.; Campos, B.; Altemus, M. (2006). Romantic love and sexual desire in close relationship. *Emotion*. 6 (2), 163-179.

- Gutiérrez, G. (1999). Hormonas y reproducción en aves: la influencia de factores ambientales y sociales. *Revista Latinoamericana de Psicología*. 31, 151-174.
- Gwinner, E. (2003). Circannual rhythms in birds. *Current Opinion in Neurobiology*. 13 (6), 770-778.
- Halari, R.; Hines, M.; Kumari, V.; Mehrotra, R.; Wheeler, M.; Ng, V.; Sharma, T. (2005). Sex differences and individual differences in cognitive performance and their relationship to endogenous gonadal hormones and gonadotropins. *Behavioral Neuroscience*. 119 (1), 104-117.
- Harding, S. & McGinnis, M. (2005). Microlesions of the Ventromedial nucleus of the hypothalamus: effects on sociosexual behaviours in male rats. *Behavioral Neuroscience*. 119 (5), 1227-1234.
- Houdelier, C.; Guyomarc'h, C.; Lumineau, S.; Richard, J.P. (2002). Circadian rhythms of oviposition and feeding activity in Japanese quail: effects of cyclic administration of melatonin. *Chronobiology International*. 19 (6), 1107-19.
- Hull, E.M.; Lorrain, D.S.; Du, J.; Matuszewich, L. ; Lumley, L.A. ; Putnam, S. K. & Moses, J. (1999). Hormone-neurotransmitter interactions in the control of sexual behavior. *Behavioural Brain Research*. 105, 105-16.
- Hutchison, R. (1978). Hormonal differentiation of sexual behavior in Japanese quail. *Hormones & Behavior*. 11, 363-387.
- Kandel, E.; Jessel, T. & Schwartz, J. (1997). *Neurociencia y conducta*. Madrid: Prentice Hall.
- Kerlan, J.T.; Blumenthal, D.C.; Gilsdorf, J.T.; Greenspon, J.M. (1988). Interaction of surgical deafening and *photoperiod* on cloacal gland and testes size in Japanese quail. *General And Comparative Endocrinology*. 69 (3), 448-54.
- King, V.M.; Bentley, G.E.; Follett, B.K. (1997). A direct comparison of photoperiodic time measurement and the circadian system in European starlings and Japanese quail. *Journal Of Biological Rhythms*. 12 (5), 431-42.

- Kubokawa, K.; Ishii, S.; Wingfield, J.C. (1994). Effect of day length on luteinizing hormone beta-subunit mRNA and subsequent gonadal growth in the white-crowned sparrow, *Zonotrichia leucophrys gambelii*. *General And Comparative Endocrinology*. 95 (1), 42-51.
- Leboucher, G.; Benguin, N.; Lacroix, A. & Kreutzer, M. (2000). Progesterone inhibits female courtship behavior in domestic canaries (*Serinus canaria*). *Hormones and Behavior*. 38, 123-129.
- Leger, D.W. (1992). *Biological Foundations of Behavior: An Integrative Approach*. New York: Harper Collins.
- Matthews, T. J.; Abdelbaky, P.; Pfaff, D. (2005). Social and sexual motivation in the mouse. *Behavioral Neuroscience*. 119 (6), 1628-1639.
- Mills, A. D.; Crawford L. L.; Domjan, M. & Faure, J. M. (1995). The behavior of the Japanese or domestic quail: *Coturnix japonica*. *Neuroscience Reviews*, 1.
- Mohan, J.; Moudgal, R.; Hanumat, K.; Tyagi, J.; Singh, R. (2002). Effects of hemicastration on foam production and its relationship with fertility in male Japanese quail. *Theriogenology*. 58, 29-39.
- Moore, C.B.; Siopes, T.D. (2000). Effects of lighting conditions and melatonin supplementation on the cellular and humoral immune responses in Japanese quail *Coturnix coturnix japonica*. *General And Comparative Endocrinology*. 119 (1), 95-104.
- Nelson, R. (1996). *Psicoendocrinología: las bases hormonales de la conducta*. Barcelona: Ariel S. A.
- Nicholls, T.J.; Follett, B.K.; Robinson, J.E. (1983). A photoperiodic response in gonadectomized Japanese quail exposed to a single long day. *The Journal Of Endocrinology*. 97 (1), 121-6.
- Ophir, A.; Persaud, K.; Galef, B. (2005). Avoidance of relatively aggressive male Japanese quail by sexually experienced conspecific females. *Journal of Comparative Psychology*. 119 (1), 3-7.
- Pang, S.F.; Cheng, K.M.; Pang, C.S.; Wang, Z.P.; Yuan, H.; Brown, G.M. (1993). Differential effects of short photoperiod on 2-[125I]iodomelatonin binding in the testis and brain of quail. *Biological Signals*. 2 (3), 146-54.

- Péczely, P.; Pethes, G.; Rudas, P. (1980). Interrelationship between thyroid and gonadal function in female Japanese *quail* kept under short and long photoperiods. *The Journal Of Endocrinology*. 87 (1), 55-63.
- Pinel, J. P. J. (2001). *Biopsicología*. Madrid: Prentice may, 4ª. Ed.
- Pyter, L. & Nelson, R. (2006). Enduring effects of photoperiod on affective behaviors in Siberian Hamsters. *Behavioral Neuroscience*. 120 (1), 125-134.
- Saarela, S.; Heldmaier, G. (1987). Effect of *photoperiod* and melatonin on cold resistance, thermoregulation and shivering/nonshivering thermogenesis in Japanese *quail*. *Journal Of Comparative Physiology. B, Biochemical, Systemic, And Environmental Physiology*. 157 (5), 625-33.
- Sachs, B. (1967). Photoperiodic control of the cloacal gland of the Japanese quail. *Science*. 157, 201-203.
- Schultheiss, O.; Wirth, M.; Torges, C.; Pang, J.; Villacorta, M.; Welsh, K. (2005). Effects of implicit power motivation on men's and women's implicit learning and testosterone changes after social victory or defeat. *Journal of personality and social psychology*. 88 (1), 174-188.
- Seiwert, C. & Adkins-Regan, E. (1998). The foam production system of the mail Japanese quail: characterization of structure and function. *Brain, Behavior and Evolution*. 52, 61-80.
- Simpson, S.M.; Urbanski, H.F.; Robinson, J.E. (1983). The pineal gland and the photoperiodic control of luteinizing hormone secretion in intact and castrated Japanese *quail*. *The Journal Of Endocrinology*. 99 (2), 281-7.
- Stein, G.S.; Bacon, W.L. (1976). Effect of photoperiod upon age and maintenance of sexual development in female *Coturnix coturnix japonica*. *Poultry Science*. 55 (4), 1214-8.
- Underwood, H.; Siopes, T. (1985). Melatonin rhythms in *quail*: regulation by *photoperiod* and circadian pacemakers. *Journal Of Pineal Research*. 2 (2), 133-43.
- Updegraff, K.; Booth, A.; Thayer, s. (2006). The role of family relationship quality and testosterone levels in adolescents peer experiences: a biosocial analysis. *Journal of Family Psychology*. 20 (1), 21-29.

Wakabayashi, S.; Kikuchi, M.; Wada, M.; Sakai, H.; Ishii, S. Induction of ovarian growth and ovulation by administration of a chicken gonadotrophin preparation to Japanese *quail* kept under a short-day regimen. *British Poultry Science*. 33 (4), 847-58.

Wallen, K.; Schneider, J. E. (2000). *Reproduction in Context: Social and environmental influences on reproduction*. The MIT Press: Cambridge, Ma.