



Revista Latinoamericana de Psicología  
ISSN: 0120-0534  
direccion.rlp@konradlorenz.edu.co  
Fundación Universitaria Konrad Lorenz  
Colombia

Gutiérrez, Germán  
Hormonas y reproducción en aves: la influencia de factores ambientales y sociales  
Revista Latinoamericana de Psicología, vol. 31, núm. 1, 1999, pp. 151-174  
Fundación Universitaria Konrad Lorenz  
Bogotá, Colombia

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=80531109>

- Cómo citar el artículo
- Número completo
- Más información del artículo
- Página de la revista en redalyc.org

redalyc.org

Sistema de Información Científica  
Red de Revistas Científicas de América Latina, el Caribe, España y Portugal  
Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso abierto

## **HORMONAS Y REPRODUCCION EN AVES: LA INFLUENCIA DE FACTORES AMBIENTALES Y SOCIALES**

GERMÁN GUTIÉRREZ\*  
*Universidad Nacional de Colombia*

### **ABSTRACT**

In the first part of this article a review of the physiological mechanisms responsible for sexual reproduction and the organizational and activational effects of hormones on sexual behavior in birds is presented. In the second part, the main effects of a number of environmental and social factors on the onset of sexual behavior in birds are discussed. The role of photoperiod on sexual behavior is examined by presenting the most relevant of the extensive literature on the subject. Other environmental factors such as temperature, humidity, and resource availability are also reviewed. Finally, research evaluating the role of social cues on the onset of sexual behavior is presented in detail. Suggestions for future research and an analysis of the most relevant problems are discussed throughout the article and then briefly summarized in the last section.

*Key words:* Sexual behavior, reproduction, hormones, birds.

---

\* Correspondencia: Germán Gutiérrez, PhD. Apartado 76879. Bogotá, Colombia.

**RESUMEN**

En la primera parte de este artículo se presenta una revisión de los mecanismos fisiológicos responsables por la reproducción y los principales efectos de organización y activación que cumplen las hormonas en el desarrollo de la conducta sexual de las aves. Luego se examinan en detalle los principales factores ambientales y sociales que influyen en la iniciación de la temporada reproductiva en aves. El papel del fotoperiodo en la activación de la conducta sexual se discute a la luz del extenso cuerpo de literatura en el área. Otros factores ambientales tales como temperatura, humedad y disponibilidad de recursos también son evaluados. Finalmente, se presentan las investigaciones más relevantes sobre el papel de factores sociales en el desarrollo de la conducta sexual. Sugerencias para investigaciones futuras y problemas en el área, son discutidos a lo largo del artículo y en forma sucinta al final del mismo.

*Palabras clave:* Conducta sexual, reproducción, hormonas, aves.

**INTRODUCCION**

Las hormonas son sustancias químicas que tienen efectos importantes en la fisiología y el comportamiento de los animales. Difieren de otras sustancias químicas tales como neurotransmisores y neurohormonas en que son producidas (segregadas) por glándulas endocrinas y transportadas largas distancias por el torrente sanguíneo para actuar en órganos específicos del cuerpo (Becker y Breedlove, 1992). La producción de hormonas por las glándulas endocrinas está regulada por el sistema nervioso o por otras glándulas; por ejemplo, en vertebrados, el cerebro regula la actividad de la glándula pituitaria anterior, que segrega la hormona del crecimiento y hormonas tróficas tales como la hormona adenocorticotrópica (ACTH, por sus siglas en inglés), la hormona estimulante tiroidea (TSH), la hormona folículo-estimulante (FSH), la hormona luteinizante (LH), y prolactina.

Las hormonas tienen diferentes tipos de funciones; una de las más importantes es en la reproducción. Las hormonas sexuales son parte de las hormonas esteroides. Son producidas principalmente por las gónadas y por otras glándulas como las adrenales. Los esteroides se dividen en andrógenos (p. ej. testosterona, dehidrotestosterona), estrógenos (p. ej. estradiol), y progestinas (p. ej. progesterona).

La producción y liberación de esteroides por las gónadas está controlada por la hormona luteinizante (LH) y la hormona folículo-estimulante (FSH), que son segregadas por la glándula pituitaria anterior. LH y FSH son conocidas como gonadotropinas por su acción sobre las gónadas. LH actúa en las células

intersticiales de las gónadas, y FSH actúa sobre los túbulos seminíferos (Lofts y Massa, 1980; Wingfield y Moore 1987). La liberación de gonadotropinas es producida por la acción de la hormona liberadora de gonadotropinas (Gn-RH), producida por neuronas especializadas en el hipotálamo.

Las hormonas tienen dos tipos de efectos en la reproducción, un efecto de organización y un efecto de activación. El efecto de organización ocurre durante los estados tempranos del desarrollo; el efecto de activación está más relacionado con aspectos motivacionales de la reproducción y ocurre durante la pubertad y adultez.

#### EFECTOS DE ORGANIZACION

Los machos y las hembras de los vertebrados difieren genotípicamente y fenotípicamente. Genotípicamente, los machos de especies mamíferas poseen el patrón cromosómico XY y las hembras poseen el patrón cromosómico XX. En aves, los machos poseen el así llamado patrón cromosómico ZZ y las hembras poseen el patrón cromosómico WZ (Breedlove, 1992). Durante etapas tempranas del desarrollo no hay diferencias fenotípicas entre machos y hembras; la diferenciación sexual ocurre posteriormente. Antes de ello, el individuo tiene el potencial para convertirse en un macho o una hembra (fenotípicamente) y sus órganos sexuales están preparados para ello. En cada individuo hay dos sistemas, el sistema de Müller y el sistema de Wolff. Cuando uno de ellos se desarrolla, el otro se atrofia. Si el sistema de Müller se desarrolla, el individuo desarrolla los órganos reproductivos de una hembra.

El proceso de diferenciación sexual ha sido descrito con mayor detalle en mamíferos. En mamíferos, el macho tiene cromosomas XY y el antígeno H-Y se expresa en el organismo. Por el contrario, en aves es la hembra la que posee cromosomas WZ (el equivalente de XY en machos mamíferos) y es en ellas en las que se expresa el antígeno H-Y.

El tratamiento hormonal antes del empollamiento tiene efectos organizativos que son difíciles de modificar posteriormente. Por ejemplo, codornices japonesas macho que son tratadas con pequeñas cantidades de estrógeno (estradiol) antes de empollar (en el albumen del huevo) muestran cambios en su conducta sexual cuando son adultos; estos machos no copulan con hembras receptivas, no se pavonean, ni cantan. Es decir, estos machos muestran un comportamiento desmasculinizado.

De otra parte, hembras tratadas con estrógeno no muestran masculinización conductual y tampoco muestran cambios en receptividad. Adicionalmente,

hembras tratadas con el antiestrógeno CI628 antes del empollamiento muestran comportamiento copulatorio hacia otras hembras. Resultados similares han sido observados en pollos (Adkins-Regan y Ascenzi, 1990). En pinzones cebra, las hembras nunca cantan, aunque hayan sido tratadas con andrógenos en su adultez. Sin embargo, si las hembras son tratadas con estradiol dos semanas después de empollar, ellas muestran masculinización en su comportamiento y cantan las canciones de su padre en la misma forma que lo haría un macho normal (Adkins-Regan y Ascenzi, 1987). Los resultados anteriores sugieren que durante el desarrollo, los machos se desarrollan como machos, a menos que estrógeno sea introducido en sus sistemas (Adkins-Regan, 1987). En mamíferos, la producción de testosterona resulta en el desarrollo de machos. De esta forma, mientras que en mamíferos la tendencia es producir hembras, en aves la tendencia es producir machos.

#### EFECTOS DE ACTIVACION

Además de su papel en la diferenciación sexual, las hormonas tienen también un papel importante en la conducta reproductiva más tarde en el desarrollo. Las hormonas son esenciales para la activación del comportamiento, particularmente, del comportamiento sexual. Frank Beach (1976) describió tres circunstancias en las que las hormonas pueden activar el comportamiento sexual en mamíferos. Las mismas categorías se aplican a otros vertebrados con mayor o menor precisión.

Primero, las hormonas pueden afectar el nivel de atractivo de un individuo, influyendo tanto en su apariencia como en su comportamiento. Algunos cambios hormonales están asociados a cambios en la colocación del plumaje, patrones vocales y otras características sexuales secundarias.

Segundo, las hormonas pueden influir en el nivel de proceptividad de un individuo; esto es, en que tanto un individuo se siente atraído por un compañero sexual. Por ejemplo, en mamíferos hembras, altas concentraciones de estrógeno incrementan su interés sexual por los machos; las hembras se aproximan a los machos y muestran conductas precopulatorias con ellos.

Tercero, las hormonas pueden afectar la responsividad sexual o receptividad de un individuo a un miembro del sexo opuesto. Por ejemplo, el estrógeno incrementa la receptividad de las hembras entre los mamíferos.

Aunque el atractivo, proceptividad y receptividad están relacionados, ellos no son influenciados por las hormonas en la misma forma. Por ejemplo, ciertos niveles de estrógeno pueden incrementar atractivo pero no proceptividad en las

hembras; un incremento adicional en esta hormona puede incrementar tanto atractivo como proceptividad, pero no receptividad. El nivel de concentración es una variable que debe considerarse cuando se estudian los efectos de las hormonas sobre el comportamiento.

### FISIOLOGIA REPRODUCTIVA DE LAS AVES

Antes de presentar algunas de las variables relacionadas a la iniciación de la temporada reproductiva, voy a presentar algunas generalidades acerca de la fisiología reproductiva de las aves.

El control principal del sistema reproductivo en las aves recae en las hormonas del sistema hipotalámico-pituitario. Extracción quirúrgica de la pituitaria resulta en la terminación de la función reproductiva. Hay dos diferentes regiones en la adenohipófisis de la mayor parte de las especies de aves: la región rostral, responsable por la producción de prolactina, TS, y ACTH, y la región caudal, responsable por la producción de la hormona del crecimiento. Algunas hormonas son producidas en las dos regiones; las gonadotropinas, por ejemplo, han sido encontradas en las dos áreas. LH y FSH son gonadotropinas; glicoproteínas que han sido aisladas de la pituitaria de pollos y pavos y que cumplen un rol en el control de la función gonadal en el macho. LH estimula la producción de testosterona y FSH estimula la espermatogénesis. El rol de LH en la producción de testosterona ha sido evaluado por Maung y Follet (1978) quienes inyectaron LH de pollo en codornices japonesas a quienes se les había removido la pituitaria. Ellos descubrieron que LH incrementó la concentración de testosterona en el plasma de los sujetos experimentales. De otra parte Brown *et al.*, (1975) removieron quirúrgicamente la glándula pituitaria de machos de codorniz japonesa; cuando después les inyectaron FSH, encontraron un incremento en la espermatogénesis de estos sujetos. Adicionalmente, sus gónadas mostraron un crecimiento significativo.

LH y FSH también son importantes en la función de las gónadas femeninas (ovarios). Es sabido que LH induce ovulación en pollos domésticos (Imai, 1973). La secreción de LH es controlada por el hipotálamo. Estimulación eléctrica de una región hipotalámica específica en la codorniz causa un incremento en la producción de LH, medida en su concentración en el plasma (Davis y Follet, 1975).

La glándula pituitaria también es responsable por la secreción de prolactina. En aves, esta hormona cumple un papel importante tanto en la reproducción como en el metabolismo. Por ejemplo, se sabe que en palomas la prolactina estimula la producción de «leche de crianza». Adicionalmente, en muchas

especies de aves, se observan altas concentraciones de prolactina durante los periodos de incubación (Scanes, 1986).

El hipotálamo tiene varios sistemas con funciones neurosecretoras. El sistema magnocelular va desde los núcleos supraópticos y paraventriculares de la parte anterior del hipotálamo hasta el lóbulo neural que es el equivalente de la glándula pituitaria posterior (Follet, 1984). El sistema parvocelular es considerado responsable por la secreción de neurohormonas que regulan la adenohipófisis; sus cuerpos celulares se encuentran en las regiones anterior y posterior del hipotálamo.

La liberación de gonadotropinas de la pituitaria anterior está regulada por el hipotálamo. Aunque Nozaki *et al.*, (1984) no encontraron la hormona de liberación de gonadotropinas en el hipotálamo sino en la eminencia media de codornices japonesas, experimentos usando lesiones demostraron que la región media-basal del hipotálamo tiene un rol importante en la liberación de gonadotropinas (Follet y Davis, 1975). En subsecuentes experimentos Davis y Follet (1975) encontraron que estimulación eléctrica del hipotálamo basal y el área pre-óptica producen liberación de LH.

#### CAMBIOS TEMPORALES EN LA PRODUCCION DE HORMONAS Y EL COMPORTAMIENTO SEXUAL

Para la mayor parte de las especies animales la reproducción ocurre durante ciertas épocas del año, usualmente cuando hay más recursos disponibles. Esta característica ha sido seleccionada a lo largo de cientos de miles de años; esto es, animales que tuvieron crías cuando la comida era escasa y las condiciones climáticas eran extremas, tenían menos probabilidad de que sus crías sobrevivieran, mientras que animales que tuvieron crías cuando había comida abundante y un clima benigno lograron que sus crías llegaran a la adultez y se reprodujeran. La selección de ciertos comportamientos implica también la selección de ciertas estructuras anatómicas, mecanismos fisiológicos y otras características biológicas asociadas con dichos comportamientos. En las próximas páginas veremos cuáles cambios hormonales están relacionados con contingencias ambientales asociadas a los diversos aspectos de la conducta sexual en aves.

A menudo los factores ambientales que disparan los cambios hormonales son diferentes de aquellos que disparan la conducta sexual. Los cambios hormonales ocurren primero y pueden ser vistos como una preparación para la actividad sexual.

En especies de aves que viven en latitudes medias y altas, el factor ambiental más importante en la regulación de la reproducción es el fotoperiodo. Puesto que

la tasa de cambio de la duración del día es igual cada año, constituye una señal confiable para los animales que viven en estas latitudes en la predicción de recursos y otras condiciones necesarias para una reproducción exitosa. Hay sin embargo, otros factores que son usados como señales adicionales en diferentes estados de la reproducción como ajustadores de dichas actividades; por ejemplo, temperatura, humedad, señales de los conespecíficos y otros.

En especies de pájaros que viven cerca al Ecuador (las regiones tropicales) y en los desiertos, el fotoperiodo no es relevante como un factor proximal asociado con la reproducción. Por ejemplo, Priedkalns y Bennet (1978) estudiaron a los pinzones cebrá (*Poephilia guttata*) que viven en el desierto. Esta ave permanece inactiva sexualmente la mayor parte del tiempo, pero cuando llueve en esa región, se activa la reproducción, en este caso la humedad es el principal factor involucrado en la iniciación de la conducta sexual.

#### *Fotoperiodo*

La mayor parte de la investigación sobre los efectos de la luz sobre la conducta sexual de las aves se ha llevado a cabo en las especies de paserinos y en especies domésticas como el pollo, la paloma y la codorniz japonesa. Usualmente se estudia a los machos porque sus respuestas fisiológicas y conductuales son más fácilmente observables.

En las latitudes medias y altas la reproducción ocurre durante la primavera y el verano para la mayor parte de las especies. Cuando la duración del día alcanza cierto nivel, ocurren algunos cambios asociados con la reproducción. En la paloma de madera (*Columba palumbus*) el peso testicular, medido en miligramos, es muy bajo (cerca de 0) entre los meses de noviembre y marzo. Sin embargo durante el mes de abril, el peso testicular aumenta dramáticamente a cerca de 140 mg; luego incrementa en forma estable y alcanza su pico entre julio y septiembre, después de lo cual desciende de nuevo rápidamente (Murton y Westwood, 1977). Estos cambios en peso testicular son simétricos al fotoperiodo. Cuando el fotoperiodo es de 12-13 horas de luz y 11-12 horas de oscuridad, esta especie de paloma empieza a incrementar su tamaño testicular. Para otras especies como *Columba oenas*, el umbral es aún más bajo, empezando a aumentar en peso testicular cuando el fotoperiodo es de 10-11 horas de luz diaria (Follet, 1984).

La simetría entre el patrón de talla testicular y la duración del día no se mantiene para todas las especies. Algunas aves muestran un patrón de incremento rápido, un periodo superior relativamente corto y luego un rápido descenso aun cuando todavía existe suficiente fotoestimulación para estimular el estado reproductivo. Este periodo refractario ha sido observado en grajos, patos,

algunos gorriones y otras especies. Un buen ejemplo de este efecto es observado en el gorrion casero. En su ambiente natural el gorrion muestra regresión espontánea de sus testículos entre julio y agosto, aun cuando aún hay suficiente fotoestimulación para mantener este pájaro en condición reproductiva.

En condiciones experimentales, animales estimulados con largos fotoperiodos durante el periodo refractario no vuelven a mostrar crecimiento de sus testículos. Sólo después de exponerlos a días cortos muestran un crecimiento de sus testículos con fotoperiodos largos. En condiciones de laboratorio los gorriones de cresta blanca que han sido mantenidos en fotoperiodos cortos (8 horas de luz y 16 de oscuridad, 8L: 16O) y luego son cambiados a días largos (20L: 4O) muestran un incremento rápido en crecimiento testicular, asociado con incrementos en producción de LH y testosterona. Esto produce características sexuales secundarias y despliegue de la conducta sexual. Después de 100 días de exposición a días largos, esta especie entra en un periodo refractario y los niveles de LH y testosterona y la conducta sexual decrecientan dramáticamente a los niveles mantenidos durante el fotoperiodo corto (Wingfiel y Moore, 1987).

La codorniz californiana inicia su crecimiento testicular a finales de febrero, alcanza su nivel más alto entre mayo y junio y desciende de nuevo en septiembre (Anthony, 1970). Este patrón es similar para la codorniz japonesa, aunque el pico ocurre 2 o 3 semanas más tarde (Robinson y Follet, 1982). En un estudio conducido en la Universidad de Texas en Austin, Blinda McClelland (comunicación personal) encontró que el crecimiento de la glándula cloacal empezaba hacia finales de marzo y llegaba a su pico durante agosto, llegando a su punto más bajo en noviembre. La codorniz japonesa no muestra un patrón de crecimiento gonadal característico de especies refractarias. De hecho, en condiciones de laboratorio es posible mantener esta especie en condiciones reproductivas manteniendo su fotoperiodo en 16L:8O (Domjan, 1987).

Otras especies de codorniz, la Bobwhite (*Colinus virginianus*) y la Californiana (*Lophortyx Californicus*) no muestran tampoco un periodo refractario cuando se mantienen en exposición prolongada a fotoperiodos largos (Murton y Westwood, 1977).

El fenómeno del periodo refractario se observa más claramente en otras especies. Por ejemplo el grajo (*Corvus frugeligus*), un paseriforme, empieza sus despliegues nupciales en la mitad y el final del invierno (febrero/marzo). Esta actividad sexual temprana coincide con el crecimiento de los testículos durante el mismo periodo, así como con incrementos en concentraciones de FSH, LH y testosterona en el plasma (Lincoln, Racey, Sharp, y Klandorf, 1990).

La actividad sexual y sus cambios hormonales asociados disminuyen en el gajo durante los meses de mayo y agosto y un nuevo periodo de actividad empieza en septiembre, aunque esta vez es menor en duración e intensidad.

En el gorrión de cresta blanca (*Zonotrichia leucophrys*), incrementos en el fotoperiodo producen crecimiento de los testículos y en otras características no-sexuales. Por ejemplo, en formas migratorias de esta especie, se produce hiperfagia (que precede a la migración) y la iniciación misma de la migración (Follet, 1984).

Durante la temporada reproductiva, los gorriones machos de cresta blanca llegan temprano a las áreas de apareamiento y establecen territorios que posteriormente serán visitados por las hembras. Los cambios hormonales y las actividades sexuales no se encuentran sincronizadas en este momento. Los machos llegan a las áreas de apareamiento cuando sus gónadas se encuentran casi completamente desarrolladas. Esto correlaciona con altos niveles de testosterona y LH. La luz estimula el desarrollo folicular en las hembras, pero cuando las hembras llegan a las áreas de apareamiento, el folículo no está completamente maduro y solo se desarrolla totalmente como resultado de sus interacciones con los machos (Wingfield y Farner, 1978). Altos niveles de testosterona en el plasma en este momento pueden contribuir a mantener niveles relativamente altos de agresión en los machos, con el fin de defender el territorio formado por la pareja. En esta época se observan altos niveles de agresión macho-macho. Cuando la hembra alcanza la condición reproductiva y receptividad sexual, los machos cuidan a la hembra para prevenir copulaciones con otros machos, lo que es común en muchas especies de aves (Wingfield, 1990). Después de la primera reproducción, hay un periodo refractario seguido por una segunda reproducción. En latitudes muy altas, la posibilidad de un segundo periodo reproductivo decrementa. Por ejemplo, Pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*) en Suecia pasan por un periodo refractario durante la incubación y no se observa un segundo periodo de reproducción (Silverin, 1980).

El fenómeno del periodo refractario no está bien comprendido. Puede depender del tiempo de fotoestimulación al que es expuesto el animal. Threadgold (1960) encontró que los gorriones caseros pueden ser mantenidos en condiciones reproductivas con ciclos de fotoperiodo tan bajos como 1L:230. La tasa de crecimiento de los testículos fue mucho más baja, pero la espermatogénesis continuó por mucho más tiempo. Threadgold encontró que el periodo refractario se vio retardado cuando el fotoperiodo era 1L:230, 4L:200 y 7L:170. El estado reproductivo y el periodo refractario dependen del fotoperiodo. Esto ha sido demostrado en diferentes poblaciones de gorriones caseros. Por ejemplo, para una población de esta especie en Pasadena, California, EE.UU. (latitud 34° norte) el número aproximado de días de producción de espermatozoides es de 138 y el

número de días refractarios es de 13; sin embargo, para una población en Cambridge, Inglaterra (latitud 52° norte), los días de producción de espermatozoides son 106, mientras que el periodo refractario es de 100 días (Murton y Westwood, 1977).

Algunas especies tropicales responden a la fotoestimulación en forma similar a las especies de las zonas templadas. Por ejemplo, *Quelea quelea*, un ave tropical de Africa no está expuesta a cambios drásticos en fotoperiodo en su ambiente natural. Sin embargo, Lofts (1962) mantuvo a individuos de esta especie en cautiverio en Londres y los expuso a un fotoperiodo de 17L:70. El tamaño de los testículos incrementó de una media de 8.5 mm a una media de cerca de 10 mm. Después de 10 días de este incremento, se observó una regresión de los testículos a un tamaño medio de 2mm. Cuando se mantuvo a los animales bajo 17L:70, el recobro ocurrió después de 40 días de regresión, pero cuando los animales estuvieron expuestos a un fotoperiodo más corto no hubo recobro en el crecimiento de los testículos por al menos 55 días después de la regresión.

Otras especies tropicales como el pinzón de Weaver (*Ploceus philipinus*) son capaces de discriminar entre pequeñas diferencias en fotoperiodo, características de las regiones tropicales del norte y sur del Ecuador (Chandola *et al.*, 1976). Esta sensibilidad al fotoperiodo ha sido observada en otras especies tropicales como *Passer domesticus*, *Carpodacus erythrinus*, *Petronia xanthocollis*, *Emberiza bruniceps* y *Emberiza melanocephala* (Chandola-Saklani *et al.*, 1990). Aunque estas especies viven en la actualidad en los trópicos, muchas de ellas vivieron alguna vez en las zonas templadas; de esta manera, no hay razón para creer que hubieran perdido su habilidad para responder a cambios en la luz, a menos que fuera en detrimento de su supervivencia, lo que parece no ser el caso.

#### *Fotoperiodo y Actividad Neuroendocrina*

Un análisis del efecto de la luz en la conducta sexual en aves supone que tienen la habilidad de percibir y procesar información acerca de la luz. La habilidad para percibir la luz es en principio realizada para el ojo; sin embargo, la retina no es la única estructura capaz de percibir la luz. Otras estructuras han sido estudiadas en relación con dicha función y la habilidad de la luz para inducir crecimiento gonadal. McMillan *et al.*, (1975) encontraron que los gorriones caseros cuyas cabezas fueron cubiertas, pero aun podían ver la luz no desarrollaron sus testículos. Esto sugiere que la fotorecepción retinal no es esencial para el desarrollo gonadal en aves. Homma *et al.*, (1980) evaluaron la idea de que la actividad fotoreceptora en estructuras diferentes de la retina, es responsable por el crecimiento gonadal en aves. Ellos implantaron cuentas radioluminosas en varias regiones del cerebro de codornices japonesas que habían sido criadas en

un fotoperiodo corto (8L:16D). Los animales con cuentas que producían luz naranja-amarilla, implantadas bajo la comisura anterior, mostraron un desarrollo más rápido de los testículos (en los machos) y una postura de huevos acelerada (en las hembras). Los animales con cuentas implantadas al frente de la retina no mostraron señales de desarrollo gonadal. Cuando las cuentas fueron implantadas detrás del ojo, cerca al hipotálamo, las gónadas mostraron un fuerte desarrollo. En conclusión, fotoreceptores profundos, probablemente en el hipotálamo son responsables de la activación de la función sexual en aves. Se ha argumentado que en las aves la glándula pineal es fotosensitiva, pero algunos estudios no han podido demostrar ningún papel de la glándula pineal en el desarrollo gonadal (Homma *et al.*, 1980)

El principal efecto neuroendocrino de un fotoperiodo largo es la estimulación de la producción de gonadotropinas. En codornices japonesas machos, un cambio de 8L:16D a 20L:4D produce un incremento en FSH y LH. Los testículos empiezan a crecer casi simultáneamente con la producción de gonadotropinas, alcanzando un pico en 4-5 semanas. La producción de testosterona en machos no ocurre simultáneamente con la producción de LH., sino algún tiempo después del incremento de LH.

La tasa de crecimiento de las gónadas es diferente para diferentes especies y es relativamente estable dentro de una especie. Se ha encontrado que la tasa de crecimiento de los testículos en codornices japonesas depende de la duración del día a que el animal ha sido expuesto antes de ser expuesto a días largos, y del tiempo del fotoperiodo en si mismo (Robinson y Follet, 1982). Esto sugiere que se pueden encontrar algunas diferencias para la misma especie en diferentes latitudes y que tales diferencias pueden tener una significancia adaptativa en términos de los periodos de luz en los que ocurre el inicio de la conducta sexual. En las latitudes más al norte y al sur los animales empezarían la maduración más tarde en la temporada, pero el crecimiento de las gónadas sería más rápido, mientras que en las poblaciones más ecuatoriales (pero no tropicales), la maduración empezaría más temprano y la tasa de crecimiento de las gónadas sería más baja. Esta idea es apoyada por estudios con diversas poblaciones de gorriones de cresta blanca (Schwabl, *et al.*, 1988).

Uno de los mas importantes sitios de acción de la testosterona es el área preóptica (APO). Dentro del APO una estructura particular ha sido identificada como sensible a los cambios andrógenos: el área preóptica medial (POM). Después de la castración, el volumen del POM disminuye en un 25%. Este volumen puede ser restaurado por medio de implantación de testosterona. De esta forma, los cambios en el POM son usados como una medida de la actividad de la testosterona en el APO (Balthazart y Surlémont, 1990). El APO contiene una aromataza que transforma la testosterona en estradiol.

Esta transformación es crítica en la producción de la conducta sexual, basada en cambios hormonales (Balthazart *et al.*, 1985). La actividad de la aromatasa en el APO responde en la misma forma que la conducta sexual a cambios en testosterona, es reducida por castración funcional o quirúrgica y se recupera por medio de implantes de testosterona. Dentro del APO, la estructura más sensitiva a cambios en testosterona es el POM. Se ha hipotetizado que una vez el estradiol es obtenido de la aromatización de la testosterona en el APO, activa el comportamiento por medio de su interacción con receptores de estrógeno e induciendo la síntesis de proteínas (Balthazart y Surlémont, 1990).

#### TEMPERATURA, DISPONIBILIDAD DE COMIDA Y HUMEDAD

Los cambios en temperatura pueden tener efectos directos e indirectos en diversos aspectos del comportamiento reproductivo de muchas especies. En algunos casos, se ha argumentado que el efecto de la temperatura en la conducta sexual es directo. Burger (1948) argumentó que la temperatura tiene un efecto subsidiario en la espermatogénesis del estornino, puesto que cambios en temperatura no asociados al fotoperíodo no inducen espermatogénesis en dicha especie. Farmer y Mewaldt (1952) demostraron que machos de *Zonotrichia leucophrys gambelii* expuestos a fotoperíodos normales pero con temperaturas mayores mostraban desarrollo gonadal más temprano que sujetos con un fotoperíodo y temperatura normales. Este efecto sólo se observa a ciertas temperaturas (22°C). El pingüino saltarocas pone sus huevos cuando las temperaturas del mar son más altas, entre septiembre y diciembre. Sin embargo, no es claro si hay un efecto directo de la temperatura en el comportamiento del ave, o si el incremento en la temperatura produce un incremento en la disponibilidad de comida, que a su vez afecta la postura de los huevos (Warham, 1975). Variaciones de temperatura pueden producir la activación de la conducta sexual o prevenir tal activación. Davis (1977) ha encontrado que la activación de la conducta sexual en los pinzones cebra puede ser prevenida por la exposición a bajas temperaturas. En esta especie la lluvia es una señal muy importante en la iniciación del comportamiento reproductivo; sin embargo, cuando la lluvia esta asociada con temperaturas bajas, el crecimiento gonadal, oviposición y otros comportamientos reproductivos no se observan. En forma similar, en pollos domésticos temperaturas altas o bajas afectan la fertilidad de machos y hembras (Houston, 1975). En codornices japonesas, para las que la luz es el desencadenador más importante de la conducta sexual, se ha observado que un incremento importante en la temperatura, aún durante fotoperíodos cortos, puede estimular el crecimiento gonadal y subsecuentemente, la conducta sexual (Oishi y Konishi, 1978); bajo estas circunstancias, también se han detectado cambios en los niveles de plasma de LH (Wada *et al.*, 1990).

Un ejemplo de los efectos indirectos de la temperatura en las condiciones reproductivas de aves se ha observado en el anidamiento de *Parus major*. Cambios en temperatura afectan la producción de hojas en el abedul y consecuentemente, la disponibilidad de orugas, que son la principal fuente de alimento en esta especie. Suficiente alimento le permite a las hembras guardar la grasa necesaria para la formación del huevo (Slagsvold, 1976).

Los anteriores estudios sugieren que la disponibilidad y calidad de la comida pueden ser señales importantes en el desarrollo de ciertos comportamientos reproductivos de algunas especies. Algunos elementos en la dieta de los pájaros pueden ser esenciales para algunos aspectos específicos de la reproducción, tales como la postura de huevos. Holford y Roby (1993) llevaron a cabo un experimento para evaluar como la disponibilidad de calcio en la dieta afecta la fecundidad en «brown-headed cowbirds» bajo condiciones de laboratorio. Ellos descubrieron que las hembras con bajos niveles de calcio en su comida mostraron un fuerte decremento en la postura de huevos, comparada con hembras que tenían niveles normales de calcio en sus dietas. En el pasado varios investigadores han demostrado que la calidad de comida puede afectar el desarrollo gonadal en varias especies. Durante el otoño, un tiempo en que el fotoperiodo era incapaz de mantener el crecimiento gonadal, Payne (1969) alimentó a mirlos (*Agelaius tricolor*) con insectos, una dieta rica en proteínas. Como resultado de esta dieta particular, los sujetos mostraron un crecimiento de sus testículos a niveles significativamente más altos que los mantenidos antes de la manipulación de la dieta. Trabajando con arrendajos (*Gymnorhinus cyanocephalus*) Cully y Ligon (1986) pudieron estimular el crecimiento de las gónadas alimentando a los sujetos con conos de pino. No se sabe si hay un cierto elemento de esta comida que es responsable por el desarrollo gonadal, o si la señal importante es la información acerca de la disponibilidad de comida. Leopold (1977) ha argumentado que en la codorniz californiana (*Lophortyx californicus*), el crecimiento gonadal puede ser estimulado por un compuesto específico presente en la comida preferida de esta especie durante la primavera.

Otros factores pueden estimular el desarrollo del comportamiento reproductivo. Por ejemplo, en Africa oriental, *Quelea quelea* se reproduce durante la temporada lluviosa y en las primeras semanas de la temporada seca. Se ha sugerido que el inicio de la temporada de lluvias estimula la iniciación de la condición reproductiva, pero esto no es suficientemente claro, ya que la lluvia en esta región no es regular o fácilmente predecible. Otra posibilidad que ha sido sugerida es la presencia de insectos en la dieta de esta especie; Disney y Marshall (1956) hicieron un experimento en el laboratorio en el que sistemáticamente incluyeron insectos en la dieta de estos animales. Sin embargo, dicha manipulación no afectó el crecimiento de las gónadas. No existe evidencia clara acerca del tipo de estímulos que afectan la condición reproductiva en *Quelea quelea*, aunque se piensa que algún tipo de ritmo interno evoca la actividad de la pituitaria.

Aparte de la temperatura y disponibilidad de comida, se piensa que otras señales ambientales son responsables por la actividad del comportamiento sexual. Por ejemplo, se sabe que en Australia los pinzones cebra (*Poephilia guttata castanotis*) muestran un crecimiento gonadal con incrementos en la humedad atmosférica, y también en condiciones de laboratorio con la introducción de agua fresca, después de privación (Priedkalns *et al.*, 1984). En especies tropicales, el principal factor que determina la actividad sexual parece ser el cambio en humedad. Como se mencionó previamente, algunas especies tropicales son fotosensitivas y pueden mostrar algunos cambios endocrinológicos con pequeñas variaciones en el fotoperiodo. Otro desencadenador de cortejo, copulación y anidamiento, parece ser el cambio en precipitación (Chandola-Saklani *et al.*, 1990). Esta idea es apoyada por estudios separados en el África tropical (Dittami y Gwinner, 1990). Estos autores encontraron que en machos estorninos de orejas azules (*Lamprotornis chalybaeus*), cambios de la temporada seca a la temporada lluviosa estaban asociados con incrementos en las concentraciones de plasma de LH y testosterona. Puesto que las lluvias en muchas regiones tropicales no ocurren en forma estrictamente predecible cada año, se cree que no es la lluvia misma la que produce los cambios hormonales, sino el paso de la temporada seca (que es inhibitoria) a la temporada lluviosa, el que produciría dichos cambios. Cuando la temporada de lluvias no es suficientemente fuerte, tal efecto desinhibitorio no se presenta. Es importante señalar que los cambios hormonales de la temporada seca a la lluviosa no son universales en los machos de especies tropicales; por ejemplo, machos de *Saxicola torquata* no muestran cambios significativos de LH y testosterona de una temporada a la otra. La precipitación también puede controlar el comportamiento reproductivo en otras formas. En las gallinetas de la jungla, que habitan algunas regiones del sureste asiático, el comportamiento sexual ocurre durante la temporada seca. Puesto que esta especie anida en el piso, la actividad inhibitoria de la lluvia tiene un efecto adaptativo claro (Nishida, 1980).

#### FACTORES SOCIALES

En esta sección se considerarán las señales que no están relacionadas con cambios en el ambiente, sino de los conoespecíficos y que tienen un efecto en el estado hormonal y el comportamiento sexual de las aves.

Primero que todo, la experiencia sexual general puede afectar los niveles hormonales de algunas aves al principio de la siguiente temporada reproductiva. Wilson *et al.*, (1979) reportaron que gallos y pinzones cebra machos muestran concentraciones más altas de testosterona que machos sin experiencia. La experiencia sexual puede afectar el nivel de la respuesta sexual de codornices japonesas machos hacia las hembras, así como hacia las señales asociadas con

ellas (Domjan, Akins y Vandergriff, 1992; Domjan y Hall, 1986; Domjan y Nash, 1988; Nash, Domjan y Askins, 1989). Este efecto es evaluado midiendo respuestas como la aproximación a estas señales o a las hembras y la copulación con las hembras. Se ha encontrado que las codornices japonesas son capaces de aprender relaciones complejas entre señales neutrales y acceso a un compañero sexual (para una revisión, ver Domjan, 1992). Las relaciones entre el aprendizaje y la producción de hormonas son aún poco claras. En un experimento con ratas, Graham y Desjardins (1980) descubrieron que después de un procedimiento de condicionamiento clásico de la conducta sexual, un estímulo condicionado (anteriormente neutral), indujo la producción de LH y testosterona, antes de la presentación del estímulo incondicionado (una hembra). No se han realizado experimentos similares utilizando otras especies de aves.

Aunque los cambios hormonales producidos por el aprendizaje no han sido estudiados extensivamente, los efectos de los cambios hormonales sobre el aprendizaje y la ejecución son mejor conocidos. En una serie de experimentos con codornices japonesas, Holloway (1993) y Holloway y Domjan (1993) encontraron que un decremento en la motivación sexual producida por la castración funcional perturbaba la ejecución y el aprendizaje de la respuesta de aproximación a un estímulo arbitrario asociado a un compañero sexual.

En algunos casos, el comportamiento de la pareja puede evocar la iniciación de ciertos aspectos del comportamiento reproductivo, por ejemplo, Erickson (1970) encontró que cuando palomas hembras fueron expuestas al comportamiento de cortejo de machos en condiciones reproductivas, mostraron un desarrollo completo de los ovarios, mientras que la exposición a animales castrados no tuvo un efecto similar. En este caso, el comportamiento de cortejo parece actuar como una señal de la condición reproductiva del macho. En forma similar, la latencia de postura puede ser reducida mediante la exposición a los sonidos y movimientos de cortejo del macho (Lehrman, 1965). Hinde (1965) reporta el mismo efecto en canarios (*Serinus canarius*). Cañ y Wilson (1974) presentaron sonidos del macho grabados a gallinas y en algunas de ellas, esta estimulación produjo una sincronización en el tiempo de oviposición. En codornices japonesas, la estimulación auditiva puede mantener el tamaño de la glándula cloacal aún bajo condiciones de completa oscuridad (Kerlan *et al.*, 1991) y puede producir desarrollo de los testículos (Li y Burke, 1987). Kerlan *et al.*, (1988) llevaron a cabo experimentos con animales ensordecidos quirúrgicamente y observaron un efecto en el desarrollo gonadal bajo fotoperiodos de 12L: 12O, pero no encontraron un efecto en el crecimiento gonadal bajo un fotoperiodo de 15L:9O. El mecanismo por el que la estimulación auditiva afecta el crecimiento y regresión gonadal es desconocido.

Los gorriones de cresta blanca machos mantienen altos niveles de LH y consecuentemente de testosterona en presencia de hembras que están poniendo huevos. Adicionalmente, en el gorrión cantor se ha observado que los machos mantienen altos niveles de LH y testosterona si sus hembras son tratadas con estradiol y se mantuvieron activas y receptivas sexualmente (Moore, 1982). El mismo efecto se ha observado en gorriones machos de cresta blanca, expuestos a hembras tratadas con estradiol (Wingfield y Farner, 1980). Pinzones cebra machos co-habitando con hembras muestran altos niveles de testosterona en el plasma cuando se comparan con machos co-habitando con otros machos o solos (Sossinka *et al.*, 1980).

Interacciones con conoespecíficos del mismo sexo también pueden incrementar otros comportamientos asociados con la actividad sexual en algunas especies. Por ejemplo, gorriones de cresta blanca muestran niveles aumentados de testosterona cuando son expuestos a otros machos, ya sea que los machos que sirven como estímulo sean activos sexualmente o no. En estos casos, el comportamiento agresivo incrementa por algún tiempo y luego decrementa a niveles de línea de base (Wingfield y Moore, 1987). Esto sugiere que la introducción de nuevos machos en los territorios de gorriones de cresta blanca, representa un incremento en la competencia sexual que explicaría el incremento en los niveles de testosterona. Wingfield (1985) evaluó esta idea en gorriones cantores libres, introduciendo un macho enjaulado en los territorios de otros machos y presentado cantos territoriales; de esta forma, el investigador indujo ataques por la parte del residente hacia el intruso. Cuando fueron capturados más tarde, los machos de aquellos territorios «invadidos» mostraron niveles más altos de testosterona que los machos de otros territorios no «invadidos»: en otro estudio, Wingfield (1984) demostró que cuando implantó cápsulas de testosterona en machos libres, los vecinos no implantados incrementaron sus niveles de testosterona. La competencia con otros machos puede explicar por qué se han encontrado niveles más altos de LH y testosterona en animales libres, que en sujetos de laboratorio (Wingfield y Moore, 1987).

Se ha encontrado una relación entre los niveles de testosterona. Especies con un sistema poligámico de apareamiento, en general mantienen niveles más altos de testosterona, particularmente cuando se han apareado (Wingfield, 1990). Este interesante hallazgo sugiere que en especies poliándricas esperaríamos encontrar hembras con niveles de testosterona más altos que los machos, puesto que en muchas de estas especies las hembras mantienen territorios grandes con varios machos en el territorio. Sin embargo, los estudios de los niveles hormonales de hembras poliándricas, no apoyan esta idea. Fivizzani *et al.*, (1990) encontraron que aunque las hembras poliándricas muestran una fuerte competencia por machos, no presentan altos niveles de esteroides gonadales. Los autores sugieren que la agresividad de las hembras puede depender de densida-

des mayores de receptores de esteroides en el tejido neural, o que las hembras presentan perfiles hormonales inusuales que les permiten mostrar altos niveles de agresividad con bajos niveles de testosterona. Este problema no está resuelto aún.

Después de la iniciación de la conducta sexual algunas actividades reproductivas son modificadas por la interacción de los miembros de una pareja. Wingfield *et al.*, (1980) reportan que en gorriones de cresta blanca y en gaviotas del oeste, las hembras que están apareadas con machos activos sexualmente, muestran altos niveles de estradiol, que parecen ser necesarios para la iniciación de la actividad de anidamiento.

Finalmente, tradicionalmente se ha creído que el olfato no juega un papel importante en la mediación del comportamiento en aves. Sin embargo, recientemente, algunos autores han sugerido que feromonas secretadas por la glándula uropigeeal pueden controlar algunos aspectos del comportamiento sexual del pato doméstico (Blüm, 1986). Esta idea puede ser apoyada por el hecho de que las aves acuáticas tienen bulbos olfatorios relativamente grandes (Benzo, 1986).

#### INHIBICION Y FACILITACION DEL COMPORTAMIENTO SEXUAL

La mayor parte de los estudios reportados hasta aquí han manipulado variables del ambiente o de la pareja sexual y han observado sus efectos en el comportamiento sexual de aves hembras y machos. Sin embargo, otros estudios se han aproximado al problema de la relación entre hormonas y comportamiento sexual manipulando los órganos involucrados en dicha relación o usando ciertas hormonas o sustancias asociadas con ellas y luego haciendo observaciones de su influencia en el comportamiento reproductivo.

Este tipo de estudios han provocado ser muy útiles para entender los mecanismos por los que cambios hormonales producen cambios específicos en el comportamiento.

La iniciación del comportamiento sexual puede ser inhibida por diversos medios. Primero, se puede prevenir por medio de la castración funcional. La castración funcional ocurre cuando la manipulación de factores hormonales o fotoperiodos produce subdesarrollo o regresión de los testículos. Segundo, la actividad sexual puede ser prevenida mediante castración quirúrgica; esto es, mediante la remoción del tejido gonadal. Se pueden usar diversas técnicas para ejecutar dicha operación, tales como succión, ablación o cauterización.

Una reducción en los niveles de testosterona en codornices japonesas produce un decremento en el comportamiento sexual (Adkins y Adler, 1972).

Así, machos expuestos a fotoperiodos cortos no solo reducen su conducta copulatoria, sino también sus respuestas de aproximación a las hembras (Dornjan, 1987). La castración funcional o quirúrgica en codornices japonesas machos o hembras suprime la conducta copulatoria y la receptividad, respectivamente.

La castración quirúrgica de la codorniz macho produce la eliminación de la actividad sexual en el transcurso de una o dos semanas (Balthazart y Surlemont, 1990). Aunque la castración quirúrgica suprime la conducta sexual en la codorniz mediante la eliminación de la fuente de testosterona, los niveles de plasma de LH permanecen estables, a menos que los sujetos sean expuestos a fotoperiodos cortos (Urbansky y Follet, 1982). De hecho, se ha observado que machos castrados producen más LH y FSH que los machos no-castrados cuando son expuestos a fotoperiodos largos, pero no a fotoperiodos cortos (Follet, 1976).

Los efectos de castración tanto en machos como en hembras pueden ser invertidos. En general, los estrógenos y andrógenos aromatizables pueden producir la conducta sexual en aves castradas. Por ejemplo machos castrados de *Gallus gallus* tratados con estrógeno o testosterona mostraron una activación de la conducta copulatoria (Balander, Van Krey y Siegel, 1977). Estradiol implantado en palomas ovariectomizadas produce un recobro en su conducta sexual (Cheng, 1979). Codornices japonesas machos tratados con estradiol, 17  $\beta$ -estradiol, o benzoato de estradiol, muestran conductas copulatorias (Watson y Adkins-Regan, 1989b), pero no presentan otras características sexuales secundarias como cantar o danzar. La danza en punta de pies, un tipo de comportamiento agresivo característico de las interacciones macho-macho y del cortejo, no es restaurada por medio del estradiol, sino por dehidrotestosterona, un andrógeno no-aromatizable (Adkins-Regan *et al.*, 1982). Adicionalmente, codornices machos y hembras castrados y luego tratados con benzoato de estradiol muestran comportamientos receptivos hacia machos activos sexualmente (Adkins y Adler, 1972), aunque este efecto no es limitado a implantes en el APO (Watson y Adkins-Regan, 1989a). Los implantes de benzoato de estradiol en el área preóptica-hipotálamo (APO-HA) activan el cortejo en palomas (Hutchinson, 1971).

El tratamiento con andrógenos aromatizables también es efectivo en el recobro de la función sexual de animales castrados; por ejemplo, codornices japonesas machos tratados con testosterona recuperan su actividad copulatoria. Sin embargo, hembras castradas y tratadas con testosterona, no muestran comportamientos receptivos hacia los machos (Watson y Adkins-Regan, 1989a).

Andrógenos no-aromatizables tales como DHT (5 $\alpha$ -dehidrotestosterona) o DHTP (propionato de 5 $\alpha$ -dehidrotestosterona) no activan la copulación en codornices castradas (Watson y Adkins-Regan, 1989a), aunque otro andrógeno

no-aromatizable, el Methyltrenolon (R1881) sí activó la conducta copulatoria. Sin embargo, en palomas machos castrados, ni DHT ni R1881 tuvieron efectos conductuales (Hutchinson *et al.*, 1989).

La aromatización de andrógenos es necesaria para activar la copulación en pinzones cebrá (*Poephilia guttata*) (Walter y Harding, 1988) y en codornices japonesas (Balthazar *et al.*, 1990). Experimentos en los cuales se utilizaron inhibidores de la aromatización han mostrado que estas sustancias pueden bloquear los efectos activatorios de la testosterona en codornices machos castrados (Watson y Adkins-Regan, 1989b). Antiestrógenos como tamoxifen, citrato de nitromifene (CI628) o flutamida bloquean el comportamiento sexual inducido por la testosterona (Balthazar *et al.*, 1990; Balthazar y Surlemont, 1990).

El APO-HA ha sido identificado como la estructura donde la aromatización de andrógenos es importante para la activación de la actividad copulatoria. Implantes de propionato de testosterona en el APO-HA producen una activación de la actividad copulatoria en pollos (Barfield, 1969) y restauran el cortejo en palomas macho castradas (Barfield, 1971).

Inhibidores de la aromatasas como androstatrienedión (ATD) inhiben la copulación facilitada por la testosterona en animales castrados funcional o quirúrgicamente (Balthazar y Surlemont, 1990; Watson y Adkins-Regan, 1989b). Balthazar *et al.*, (1990) usaron un nuevo inhibidor de la aromatasas denominado R76713 que inhibe dicha sustancia selectivamente sin afectar otras enzimas metabolizadoras de esteroides y sin interactuar con los receptores de estrógenos, progestinas o andrógenos. Ellos encontraron que este compuesto inhibió la activación de la conducta sexual producida por implantes de testosterona en codornices machos castrados. El implante de R76713 in POM bloqueó el efecto de la testosterona administrada sistemáticamente. Los efectos inhibitorios de R76713 fueron invertidos con un tratamiento simultáneo con estradiol. De esta forma, se cree que los efectos inhibitorios fueron el resultado de una supresión de estrógeno. Adicionalmente, demuestra que la activación de la conducta copulatoria es el resultado de la interacción entre andrógeno y estrógeno.

#### COMENTARIO FINAL

Las investigaciones presentadas en el presente artículo muestran que algunos aspectos de la endocrinología de la conducta sexual son generales no solo a las aves, sino a los vertebrados en general. Sin embargo, la variedad es la regla en la naturaleza. Así hemos visto que las mismas señales ambientales o de la especie, así como las mismas hormonas, pueden tener diversos efectos conductuales en diversas especies. Estas variaciones son el resultado de condi-

ciones ambientales en que las especies evolucionaron y viven, y son la garantía de la adaptación. El principal objetivo de la investigación científica es hallar los mecanismos comunes que explican tanto similitudes como diferencias.

Muchos problemas interesantes deben ser resueltos en esta área. Entre ellos, he escogido algunas preguntas que me parecen de particular interés:

1. Los efectos organizacionales de las hormonas parecen seguir dos vías separadas para mamíferos y aves. Mientras los mamíferos tienden a organizarse como hembras excepto cuando los andróginos actúan en el organismo en cierto momento del desarrollo, las aves tienden a organizarse como machos y es la exposición a estrógeno la que los organiza como hembras. ¿cuál es la diferencia? ¿cuáles son las razones evolutivas que produjeron estos dos mecanismos de diferenciación sexual? ¿Hubo algunas condiciones ambientales específicas que favorecieron uno u otro mecanismo para mamíferos o aves?

2. El factor más estudiado con la iniciación de la conducta sexual es el cambio en fotoperiodo. La principal variación en la respuesta a cambios en fotoperiodo ocurre entre especies tropicales y de las zonas templadas. Puesto que algunas especies tropicales responden a cambios en la luz del día, el curso evolutivo de esta respuesta no es claro. Al mismo tiempo, tampoco es claro el mecanismo por el cual especies que una vez vivieron en zonas templadas, cambiaron su dependencia de la luz y empezaron a responder sexualmente a otro tipo de señales ambientales.

3. Uno de los problemas de investigación más interesantes en esta área es la interacción entre señales sociales y cambios hormonales que conducen al inicio y terminación de la conducta sexual. El hallazgo de que la producción de hormonas puede ser inducido por el aprendizaje es muy atractivo, pero solo ha sido probado en ratas. Si se puede desarrollar un modelo en aves para evaluar esta posibilidad, las contribuciones al entendimiento de los mecanismos biológicos del aprendizaje serían de extrema importancia.

#### REFERENCIAS

- Adkins, E. y Adler, N. (1972): Hormonal control of behavior in the japanese quail. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 81, 27-36.
- Adkins-Regan, E. (1987). Sexual differentiation in birds. *Trends in Neurosciences*, 10, 517-522.
- Adkins-Regan, E. y Ascenzi, M. (1987). Social and sexual behavior of male and female zebra finches treated with estradiol during the nestling period. *Animal Behaviour*, 35, 1100-1112.
- Adkins-Regan, E. y Ascenzi, M. (1990). Sexual differentiation of behavior in the zebra finch: Effect of early gonadectomy or androgen treatment. *Hormones and Behavior*, 24, 114-127.
- Adkins-Regan, E., Pickett, P. y Koutnik, D. (1982). Sexual differentiation in quail. Conversion of androgen to estrogen mediates testosterone induced masculinization of copulation but not other characteristics. *Hormones and Behavior*, 16, 259-278.

- Anthony, R. (1970). Ecology and reproduction of californian quail in south-eastern Washington. *Condor*, 72, 276-287.
- Balander, R., Van Krey, H. y Siegel, P. (1977). Aromatization of androgenic steroids in the domestic fowl. *Poultry Science*, 56, 1695-1696.
- Balthazart, J., Evrard, L. y Surlemont, C. (1990). Effects of the non-steroidal inhibitor R76713 on testosterone induced sexual behavior in the japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*). *Hormones and Behavior*, 24, 510-531.
- Balthazart, J., Schumacher, M. y Malacarne, G. (1985). Interaction of androgens in the control of sexual behavior in male japanese quail. *Physiology and Behavior*, 35, 157-166.
- Balthazart, J. y Surlemont, C. (1990). Androgen and estrogen action in the POA and activation of copulatory behavior in quail. *Physiology and Behavior*, 48, 599-609.
- Barfield, R. (1969). Activation of copulatory behavioral androgen implanted in the preoptic area of the male fowl. *Hormones and Behavior*, 1, 37-52.
- Barfield, R. (1971). Activation of sexual and aggressive behavior by androgen implanted into the male ring dove brain. *Endocrinology*, 89, 1470-1476.
- Beach, F. (1976). Sexual attractivity, proceptivity, and receptivity in female mammals. *Hormones and Behavior*, 7, 105-138.
- Becker, J. y Breedlove, S. (1992). Introduction to behavioral endocrinology. En J. Becker, S. Breedlove y D. Crews (Eds.) *Behavioral endocrinology*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Benzo, C. (1986). Nervous system. En P. Sturkie (Ed.) *Avian physiology*. New York: Springer-Verlag.
- Blüm, V. (1986). *Vertebrate reproduction*. Berlin: Springer-Verlag.
- Breedlove, S. (1992). Sexual differentiation of the brain and behavior. En J. Becker, S. Breedlove y D. Crews (Eds.) *Behavioral endocrinology*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Brown, N., Bayle, J., Scanes, C. y Follet, B. (1975). Chicken gonadotropins: their effects on the testes of hypophysectomized japanese quail. *Cell and Tissue Research*, 156, 499-520.
- Burger, J. (1948). The relation of external temperature to spermatogenesis in the male starling. *Journal of Experimental Zoology*, 109, 259-266.
- Cain, J. y Wilson, W. (1974). The influence of specific environmental parameters on the circadian rhythms of chickens. *Poultry Science*, 53, 1438-1447.
- Chandola, A., Singh, R. y Thapliyal, J. (1976). Evidence for a circadian oscillation in the gonadal response of the tropical weaverbird to photoperiod. *Chronobiologia*, 3, 219-227.
- Chandola-Saklani, A., Sharma, K., Bisht, M. y Lakhera, P. (1990). Ecophysiology of seasonal reproduction in the tropics: the baya weaver. En M. Wada, S. Ishii y C. Scanes (Eds.) *Endocrinology of birds: Molecular to behavioral*. Tokyo: Japan Scientific Societies Press.
- Cheng, M. (1979). Progress and prospect in ring dove research: A personal view. En J. Rosenblatt, R. Hinde, C. Beer y M. Busnel (Eds.) *Advances in the study of behavior*, Vol.9. New York: Academic Press.
- Cully, J.F. y Ligon, J.D. (1986). Seasonality of mobbing intensity in the Pinyon Jay. *Ethology*, 71, 333-339.
- Davis, D. y Follet, B. (1975). Electrical stimulation of the hypothalamus and luteinizing hormone secretion in japanese quail. *Journal of Endocrinology*, 67, 431-438.
- Davis, S. (1977). The timing of breeding by the zebra finch. *Taeniopygia castanotis* at Micluria western Australia. *Ibis*, 119, 369-372.
- Disney, H. y Marshall, A. (1956). A contribution to the breeding biology of the Weaver finch *Quelea quelea* in East Africa. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 127, 379-387.
- Dittami, J. y Gwinner, E. (1990). Endocrine correlates of seasonal reproduction and territorial behavior in some tropical passerines. En M. Wada, S. Ishii y C. Scanes (Eds.) *Endocrinology of birds: Molecular to behavioral*. Tokyo: Japan Scientific Societies Press.
- Domjan, M. (1987). Photoperiodic and endocrine control of social proximity behavior in male japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*). *Behavioral Neuroscience*, 101, 385-392.
- Domjan, M. (1992). Adult learning and mate choice: Possibilities and experimental evidence. *American Zoologist*, 32, 48-61.

- Domjan, M., Akins, C. y Vandergriff, D. (1992). Increased responding to female stimuli as a result of sexual experience: tests of mechanisms of learning. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 45B, 139-157.
- Domjan, M. y Hall, S. (1986). Determinants of social proximity in japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*). *Journal of Comparative Psychology*, 100, 59-67.
- Domjan, M. y Nash, S. (1988). Stimulus control of social behavior in male japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*). *Animal Behavior*, 36, 1006-1015.
- Erickson, C. (1970). Induction of ovarian activity in female Ring Doves by androgen treatment of castrated males. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 71, 210-215.
- Farner, D. y Mewaldt, L. (1952). The relative roles of photoperiod and temperature in gonadal recrudescence in male *Zonotrichia leucophrys gambelii*. *The Anatomical Record*, 113, 612-613.
- Fivizzani, A., Oring, L., El Halawani, M. y Schlinger, B. (1990). Hormonal basis of male parental care and female intersexual competition in sexrole reversed birds. En M. Wada, S. Ishii y C. Scanes (Eds.) *Endocrinology of birds: Molecular to behavioral*. Tokyo: Japan Scientific Societies Press.
- Follet, B. (1976). Plasma follicle-stimulating hormone during photoperiodically induced sexual maturation in male japanese quail. *Journal of Endocrinology*, 69, 117-126.
- Follet, B. (1984). Birds. En G. Lamming (Ed.) *Marshall's physiology of reproduction. Vol. 1 Reproductive cycles of vertebrates*. Edinburgo: Churchill Livingstone.
- Follet, B. y Davis, D. (1975). Photoperiodicity and the neuroendocrine control of reproduction in birds. En M. Peaker (Ed.) *Avian physiology, N°35*. New York: Academic Press.
- Graham, J. y Desjardins, C. (1980). Classical conditioning: Induction of luteinizing hormone and testosterone secretion in anticipation of sexual activity. *Science*, 210, 1039-1041.
- Halseltine, F. y Ohno, S. (1981). Mechanisms of gonadal differentiation. *Science*, 211, 1272-1278.
- Hinde, R. (1965). Interaction of internal and external factors in integration of canary reproduction. En F. Beach (Ed.) *Sex and Behavior*. New York: Wiley.
- Holford, K. y Roby, D. (1993). Factors limiting fecundity of captive brown-headed cowbirds. *Condor*, 95, 536-545.
- Holloway, K. (1993). The role of sexual motivation in the acquisition and performance of learned sexual behaviors in an avian species, *Coturnix coturnix japonica*. Unpublished doctoral dissertation. Disertación doctoral inédita, Austin: University of Texas at Austin.
- Holloway, K. y Domjan, M. (1993). Sexual approach conditioning: Unconditioned stimulus devaluation using hormone manipulations. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 19, 47-55.
- Homma, K., Ohta, M. y Sakakibara, Y. (1980). Surface and deep photoreceptors in photoperiodism in birds. En Y. Tanabe, K., Takana y T. Ookawa (Eds.) *Biological rhythms in birds. Neural and endocrine aspects*. Tokyo: Japan Scientific Societies Press.
- Houston, T. (1975). The effects of environmental temperature on fertility of the domestic fowl. *Poultry Science*, 54, 1180-1184.
- Hutchinson, J. (1971). Effects of hypothalamic implants of gonadal steroids on courtship behavior in barbary doves (*Streptopelia risoria*). *Journal of Endocrinology*, 50, 97-113.
- Hutchinson, J., Joris, S., Hutchinson, R. y Steimer, T. (1989). Steroid control of sexual behavior and brain aromatase in the dove: Effects of non-aromatizable androgens, Methyltrienolone (R1881), and 5 $\alpha$ -Dihydrotestosterone. *Hormones and Behavior*, 23, 542-555.
- Imai, K. (1973). Effects of avian and mammalian pituitary preparations on induction of ovulation in the domestic fowl, *Gallus domesticus*. *Journal of Reproduction Fertility*, 33, 91-98.
- Kerlan, J., Blumenthal, D., Gilsdorf, J. y Greenspon, J. (1988). Interaction of surgical deafening and photoperiod on cloacal gland and testes size in japanese quail. *General and Comparative Endocrinology*, 69, 448-454.
- Kerlan, J., Greenspon, J., Trabuco, E., Schultz, D. y Winslow, J. (1991). Effects of surgical deafening and exposure to continuous darkness on cloacal gland size in scotorefractory japanese quail. *Hormones and Behavior*, 25, 97-111.

- Lehrman, D. (1965). Interaction between internal and external environments in the regulation of the reproductive cycle of the Ring dove. En F. Beach (Ed.). *Sex and Behavior*, New York: Wiley.
- Leopold, A. (1977). *The California quail*. Berkeley: University of California Press.
- Li, Z. y Burke, W. (1987). Influence of 12 hours of sound stimuli on gonad development and plasma luteinizing hormone in japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*) exposed to 6 hours of daily light. *Poultry Science*, 66, 1045-1052.
- Lincoln, G. A., Racey, P. A., Sharp, P. J. y Klandorf, H. (1990). Endocrine changes associated with spring and autumn sexuality of the rook (*Cornix frugilegus*). *Journal of Zoology*, 190, 137-153.
- Lofts, B. (1962). Photoperiod and the refractory period of reproduction in an equatorial bird. *Quelea quelea*. *Ibis*, 104, 407-414.
- Lofts, B. y Massa, R. (1980). Male reproduction. En A. Epplé y M. Stetson (Eds.) *Avian endocrinology*. New York: Academic Press.
- Masung, S. y Follet, B. (1978). The endocrine control by luteinizing hormone of testosterone secretion from the testes of the japanese quail. *General and Comparative Endocrinology*, 36, 79-89.
- McMillan, J., Underwood, H., Elliot, J., Stetson, M. y Menaker, M. (1975). Extraretinal light perception in the sparrow. IV. Further evidence that the eyes do not participate in photoperiodic photoreception. *Journal of Comparative Physiology*, 97, 205-213.
- Moore, M. (1982). Hormonal responses of free-living male white-crowned sparrows to experimental manipulation of female sexual behavior. *Hormones and Behavior*, 16, 323-329.
- Mourton, R.K. y Westwood, N.J. (1997). *Avian breeding cycles*. Oxford: Clarendon Press.
- Nash, S., Domjan, M. y Askins, M. (1989). Sexual-discrimination learning in male japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*). *Journal of Comparative Psychology*, 103, 347-358.
- Nishida, T. (1980). Ecological and morphological studies on the jungle fowl in southeast Asia. En Y. Tenable, K. Tanaka y T. Ookawa (Eds.). *Biological rhythms in birds: Neural and endocrine aspects*. Tokyo: Japan Scientific Societies Press.
- Oishi, T. y Konishi, T. (1978). Effects of photoperiod and temperature on testicular and thyroid activity of the japanese quail. *General and Comparative Endocrinology*, 36, 250-254.
- Payne, R.B. (1969). Breeding seasons and reproductive physiology of the colored blackbird and redwing blackbird. *University of California Publications in Zoology*.
- Priedkalns, J. y Bennet, R. (1978). Environmental factors regulating gonadal growth in the zebra finch. *Taeniopygia guttata castanotis*. *General and Comparative Endocrinology*, 34, 80.
- Priedkalns, J., Oksche, A., Vleck, C. y Bennett, R. (1984). The response of the hypothalamus gonadal system to environmental factors in the zebra finch. *Poephilia guttata castanotis*. *Cell and Tissue Research*, 238, 23-35.
- Robinson, J. y Follet, B. (1982). Photoperiodism in japanese quail: The termination of seasonal breeding by photorefractoriness. *Proceedings of the Royal Society of London*, 215, 95-116.
- Scanes, C., (1986). Pituitary gland. En P. Sturkie (Ed.). *Avian physiology*. New York: Springer-Verlag.
- Schwabl, H., Ramenofsky, M., Schwabl-Benzinger, I. y Farner, D.S. (1988). Social status, circulating levels of hormones and competition for food in winter of the white-throated sparrow. *Behaviour*, 107, 107-121.
- Silverin, B. (1980). Effects of long-acting testosterone treatment on free-living pied flycatchers. *Ficedula hypoleuca*, during the breeding period. *Animal Behaviour*, 20, 906-912.
- Slagsvold, T. (1976). Annual and geographical variation in the time of breeding of the great tit *Parus major* and the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* in relation to environmental phenology and spring temperature. *Ornis Scandinavica*, 7, 127-145.
- Sossinka, R., Prove, E. y Immelmann, K. (1980). Hormonal mechanisms in avian behavior. En A. Epplé y M. Stetson (Eds.) *Avian endocrinology*. New York: Academic Press.
- Threadgold, L. T. (1960). Testicular response of the Home sparrow, *Passer domesticus*, to short photoperiods and low intensities. *Physiological Zoology*, 33, 190-205.
- Urbanski, H. y Follet, B. (1982). Photoperiodic modulation of gonadotropin secretion in castrated japanese quail. *Journal of Endocrinology*, 92, 73-83.
- Wada, M., Ishii, S. y Scanes, C.G. (1990). (Eds.) *Endocrinology of birds: Molecular to behavioral*. Tokyo: Japan Scientific Society Press.

- Walters, M. y Harding, C. (1988). The effects of an aromatization inhibitor on the reproductive behavior of male zebra finches. *Hormones and Behavior*, 22, 207-218.
- Warham, J. (1975). The crested penguins. En B. Stonehouse (Ed.) *The biology of penguins*. London: Macmillan.
- Watson, J. y Adkins-Regan, E. (1989a). Activation of sexual behavior by implantation of testosterone propionate and estradiol benzoate into the preoptic area of the male japanese quail (*Coturnix japonica*). *Hormones and Behavior*, 23, 251-268.
- Watson, J. y Adkins-Regan, E. (1989b). Testosterone implanted in the preoptic area of male japanese quail must be aromatized to activate copulation. *Hormones and Behavior*, 23, 432-447.
- Wilson, E., Rogler, J. y Erb, R. (1979). Effect of sexual experience, location, malnutrition, and repeated sampling on concentrations of testosterone in blood plasma *Gallus domesticus* roosters. *Poultry Science*, 58, 178-186.
- Wilson, J., George, F. y Griffin, J. (1981). The hormonal control of sexual development. *Science*, 211, 1278-1284.
- Wingfield, J. (1984). Environmental and endocrine control of reproduction in the song sparrow, *Melospiza melodia*. II. Agonistic interactions as environmental information stimulating secretion of testosterone. *General Comparative Endocrinology*, 56, 417-424.
- Wingfield, J. (1985). Short-term changes in plasma levels of hormones during establishment and defense of a breeding territory in male song sparrows, *Melospiza melodia*. *Hormones and Behavior*, 19, 174-187.
- Wingfield, J. (1990). Interrelationships of androgens, aggression, and mating systems. En M. Wada, S. Ishii y C. Scanes (Eds.). *Endocrinology of birds: Molecular to behavioral*. Tokyo: Japan Scientific Societies Press.
- Wingfield, J. C. y Farner, D. S. (1978). The endocrinology of a natural breeding population of the white-crowned sparrow (*Zonotrichia leucophrys pugetensis*). *Physiological Zoology*, 51, 188-205.
- Wingfield, J. y Farner, D. (1980). Control of seasonal reproduction in temperature-zone birds. En R. Reiter y B. Follet (Eds.). *Seasonal reproduction in higher vertebrates*. New York: Karger.
- Wingfield, J. y Moore, M. (1987). Hormonal, social, and environmental factors in the reproductive biology of free-living male birds. En D. Crews (Ed.) *Psychobiology of reproductive behavior*. Englewood Cliffs, NJ: Prentice-Hall.