

JERARQUÍAS SOCIALES Y APRENDIZAJE: EL PAPEL DEL CONDICIONAMIENTO
PAVLOVIANO EN LA COMPETENCIA INTRA SEXUAL EN MACHOS DE CODORNIZ
JAPONESA *Coturnix japonica*

BIBIANA CAROLINA MONTOYA LOAIZA

Tesis de grado para optar por el título de

MAGÍSTER EN PSICOLOGÍA

Con énfasis en

APRENDIZAJE Y EVOLUCIÓN DEL COMPORTAMIENTO

Dirigida por

GERMÁN ANTONIO GUTIÉRREZ DOMÍNGUEZ, Ph.D.

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Ciencias Humanas

Bogotá, D.C. 2010

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar quisiera agradecer a S.M.D. por su apoyo permanente e incondicional a pesar de que probablemente no se encuentra de acuerdo con las ideas generales que se encuentran en este documento. En segundo lugar, quisiera agradecer de manera especial a mi supervisor Germán Gutiérrez por todos los años que dedicó, desde el inicio de mi trabajo en el Laboratorio, a apoyar el desarrollo de mis ideas de investigación, dándoles contenido y forma, a pesar de mis frecuentes cuestionamientos sobre mi vocación como investigadora.

A Mauricio Carrillo y Carlos Hernández por su dedicación, compromiso y sobre todo paciencia durante el entrenamiento y asesoramiento en el uso de técnicas moleculares para los análisis de paternidad.

A Andrés Ballesteros y en especial a Camila Bermúdez porque dedicaron muchas horas de su vida a correr las sesiones experimentales con todo lo que ello implicaba, esforzándose por mantener siempre una sonrisa y total disposición, a pesar del cansancio que pudieran estar sintiendo. A Laura Suárez porque durante meses conformamos un homúnculo de cuatro brazos que pipeteaba sin descanso. A Oswaldo Gamboa mi sincera gratitud, porque con su paciencia incomparable estuvo siempre dispuesto ayudar en todos los momentos de crisis.

A todos los integrantes del Laboratorio de Aprendizaje y Comportamiento Animal, especialmente a Camilo Becerra porque siempre estuvieron dispuestos a responder al llamado frenético de la incubadora de huevos cuando requería atención. A mis compañeros del grupo de investigación porque me enseñaron la cara amable del trabajo con las codornices.

A mi familia porque apoyó incondicionalmente la idea de convertirme en una psicóloga poco convencional, con todas las implicaciones que esto pudo haber tenido.

A la Vicerrectoría de Investigación y Vicedecanatura de Investigación de la Facultad de Ciencias Humanas de la U.N. y al Departamento Administrativo de Ciencia y Tecnología Colciencias por el apoyo económico para la realización de este proyecto.

SOCIAL HIERARCHIES AND LEARNING: THE ROLE OF PAVLOVIAN
CONDITIONING ON INTRA SEXUAL COMPETITION IN MALE JAPANESE QUAIL

Coturnix japonica

ABSTRACT

Two experiments evaluated the adaptive value of pavlovian conditioning in the context of the establishment of winner-looser relationships in the competition for a sexual mate in male japanese quail (*Coturnix japonica*). Behavioral and molecular (paternity) measures were used. In experiment 1, groups of three males were observed for 40 days, we evaluated the relationship of copulatory efficiency, reproductive fitness and winner-looser status for each male. Transitive winner-looser relationships within each group and a positive association between a better copulatory efficiency index and the winner status were observed. In experiment 2, we evaluated the effect of learning on the copulatory efficiency and reproductive fitness for the loser male of each group. The selected male of each group (loser) was conditioned for 10 consecutive days. During the three test trials the three males of each group competed for copulatory access to a receptive female. When the CS was present in the test, the conditioned male copulated first the female and his copulatory efficiency index did not show any difference with the other two males' indexes. These results suggest a learning adaptive value and an improvement of the copulatory efficiency in the males that previously had been lowest in the social hierarchy of each group.

Key words: intrasexual competition, learning, copulatory efficiency, fitness, *coturnix japonica*

JERARQUÍAS SOCIALES Y APRENDIZAJE: EL PAPEL DEL CONDICIONAMIENTO
PAVLOVIANO EN LA COMPETENCIA INTRA SEXUAL EN MACHOS DE CODORNIZ
JAPONESA *Coturnix japonica*

RESUMEN

Los dos experimentos que componen este estudio fueron desarrollados con el propósito de evaluar la existencia de un valor adaptativo en el condicionamiento pavloviano en el contexto del establecimiento de relaciones ganador-perdedor asociadas a la competencia por una pareja reproductiva en machos de codorniz japonesa (*Coturnix japonica*). Fueron tomados dos tipos de medidas, conductuales y moleculares (paternidades). En el experimento 1, se observaron durante 40 días grupos de tres machos acoplados por peso corporal, se evaluó la relación existente entre eficacia copulatoria, eficacia reproductiva y el estatus de ganador-perdedor de cada macho; se encontraron relaciones transitivas ganador-perdedor al interior de cada grupo y una asociación positiva entre un mejor índice de eficacia copulatoria y el estatus de ganador. En el experimento 2, se evaluó si el aprendizaje tenía efecto sobre la eficacia reproductiva y copulatoria del macho que había exhibido un menor índice de eficacia copulatoria en el experimento anterior. El macho seleccionado de cada trío, recibió un ensayo diario de condicionamiento clásico durante 10 días consecutivos; se realizaron tres ensayos de prueba en los que los tres machos de cada grupo (los dos no condicionados y el condicionado) fueron expuestos a una situación de competencia por acceso copulatorio a una hembra, en presencia del EC el macho condicionado logró copular primero con la hembra, los índices de eficacia copulatoria de los tres machos no presentaron diferencias. Estos hallazgos sugieren la existencia de un valor adaptativo en el aprendizaje medido en términos de la mejora en la eficacia copulatoria de los individuos.

Palabras clave: Competencia intrasexual, aprendizaje, eficacia copulatoria, *coturnix japonica*.

TABLA DE CONTENIDOS

Lista de Figuras.....	6
Introducción.....	8
Selección Sexual.....	8
Dominancia Social.....	16
Dominancia social y éxito reproductivo.....	22
Aprendizaje y éxito reproductivo.....	28
Experimento 1: Relaciones de dominancia y eficacia copulatoria.....	37
Método.....	38
Resultados.....	44
Discusión.....	49
Experimento 2: El papel del condicionamiento pavloviano en la eficacia copulatoria.....	51
Método.....	52
Resultados.....	55
Discusión.....	58
Discusión General.....	62
Referencias.....	69

LISTA DE FIGURAS Y TABLAS

<i>Figura 1.</i> Plano de la caja de la caja de alojamiento.....	39
<i>Tabla 1.</i> Esquema de la extensión temporal de cada una de las fases de las que se compuso el procedimiento del experimento 1.....	41
<i>Figura 2.</i> Frecuencia promedio (\pm error estándar) de agresiones ejecutadas y recibidas durante las observaciones en ausencia de hembras, por los machos ganador (1), perdedor 1(2) y perdedor 2(3). Las barras oscuras muestran la frecuencia promedio de agresiones ejecutadas y las barras claras la frecuencia promedio de agresiones recibidas.....	46
<i>Figura 3.</i> Frecuencia promedio (\pm error estándar) de agresiones ejecutadas y recibidas durante las observaciones en presencia de hembras, por los machos ganador (1), perdedor 1(2) y perdedor 2(3). Las barras oscuras muestran la frecuencia promedio de agresiones ejecutadas y las barras claras la frecuencia promedio de agresiones recibidas.....	47
<i>Figura 4.</i> Índice de eficacia copulatoria ($c / a + m + c$) promedio (\pm error estándar) obtenido por los machos ganador, perdedor 1 y perdedor 2. Los machos ganador y perdedor 2 muestran una diferencia estadísticamente significativa en el índice de eficacia copulatoria obtenido ($p < 0,05$).....	48
<i>Figura 5.</i> Plano de la caja experimental utilizada para los ensayos de condicionamiento.....	53
<i>Figura 6.</i> Modelo de cuello y tronco de codorniz utilizado como EC.....	53
<i>Figura 7.</i> Tiempo de permanencia promedio (\pm error estándar) en la zona de presentación del estímulo condicionado, zona A, durante la presentación del EC en cada ensayo de condicionamiento. Los puntos enlazados señalados con doble asterisco, tres primeros ensayos y tres últimos ensayos, presentan diferencias estadísticamente significativas ($p < 0,05$).....	56
<i>Figura 8.</i> Latencia de cópula promedio (\pm error estándar) observada en los ensayos 2 y 9 de condicionamiento. Se encuentra diferencia estadísticamente significativa ($p < 0,05$).....	57
<i>Figura 9.</i> Latencia de cópula promedio (\pm error estándar) en los ensayos de prueba con presentación de EC en los sujetos experimentales y controles. Se encuentran diferencias estadísticamente significativas ($p < 0,05$).....	58

Figura 10. Latencia de cópula promedio (\pm error estándar) en los ensayos de prueba con NO presentación de EC en los sujetos experimentales y controles..... 58

SELECCIÓN SEXUAL

Darwin (1859, 1871) desarrolló la teoría de la selección sexual para dar cuenta de las diferencias observadas a nivel de tamaño, forma, coloración y comportamiento, entre machos y hembras de una misma especie, que compartían los mismos hábitos generales de vida. En particular, se interesó por explicar el desarrollo de ornamentaciones conspicuas en machos, que podrían incluso disminuir sus probabilidades de sobrevivencia. De acuerdo con Darwin (1871) la selección sexual confiere ventaja a algunos individuos del mismo sexo sobre otros exclusivamente en cuanto a su probabilidad de reproducción, mediante dos acciones fundamentales, la *competencia intrasexual* que corresponde a la lucha entre miembros del mismo sexo por acceder a miembros del sexo opuesto y la *selección intersexual*, que corresponde a la elección realizada por los miembros del sexo opuesto, de una pareja para el apareamiento. Más recientemente se ha propuesto un tercer mecanismo de acción de la selección sexual, el *conflicto sexual*, que hace referencia a la existencia de intereses encontrados entre ambos sexos en el intento de maximizar su propio potencial reproductivo (Parker, 1979).

En la mayoría de las especies el potencial reproductivo de la hembra está limitado por la producción de unos pocos gametos grandes, inmóviles y energéticamente costosos, mientras que en machos el potencial reproductivo está determinado por el número de inseminaciones o hembras disponibles, debido a que los gametos masculinos producidos son numerosos, móviles y menos costosos (aunque esta última característica ya no cuenta con amplia aceptación). Esta desigualdad (i. e. anisogamia) es propuesta por Bateman (1948) como la causa fundamental del conflicto intersexual, debido a que las hembras producen un número muy reducido de gametos en comparación con la gran cantidad de gametos producidos por los machos, se genera una competencia entre los gametos masculinos por fecundar a los gametos femeninos disponibles. Actualmente, la *tasa reproductiva potencial*

que hace referencial número máximo de hijos que un individuo puede producir durante su vida, se considera una mejor explicación del conflicto intersexual que la idea de anisogamia planteada por Bateman, debido a que esta tasa difiere de forma significativa entre machos y hembras de una misma especie (Clutton-Brock & Vincent, 1991). Una vez alcanzada la fecundación, la estrategia típicamente óptima para el macho implica hacer una baja inversión parental y a cambio ir en busca de nuevas oportunidades reproductivas (Trivers, 1972).

En aves con frecuencia las hembras realizan una alta inversión en la producción de los gametos sexuales y en el cuidado parental antes y después de la eclosión. Dada esta alta inversión, las hembras seleccionan entre los machos aquellos de mejor calidad o en mejores condiciones para aparearse, esta elección les permite incrementar la viabilidad de su descendencia. Diferentes hipótesis han sido propuestas para explicar la elección de pareja, el surgimiento de la preferencia por una característica determinada en los miembros del sexo opuesto, ha sido explicado por el mecanismo de *explotación de un sesgo sensorial* preexistente en uno de los dos sexos, dicho sesgo sensorial es aprovechado por el otro sexo desarrollando ornamentos que lo explotan en el contexto de la selección sexual (Ryan & Rand, 1990); mientras que, el mantenimiento de dichas preferencias ha sido explicado mediante tres modelos, el de *selección desbocada* (Fisher, 1930) de acuerdo con el cual, habitualmente las hembras prefieren una característica determinada en los machos que es heredable y que por consiguiente estará presente en sus hijos, que a su vez serán seleccionados para el apareamiento por poseer esta característica; el modelo de *mecanismos indicadores* (Zahavi, 1975) plantea que la característica que prefieren las hembras además de ser heredable, es un indicador de buenos genes y/o buena condición actual debido a que su producción es costosa y solo individuos de buena calidad podrían desarrollarla; finalmente, el modelo de *coevolución antagonista* (Holland & Rice, 1990) de acuerdo con el cual, no existe una preferencia de las hembras por una característica determinada del macho, sino una

resistencia que es enfrentada por los machos desarrollando características que vencen dicha resistencia de las hembras ocasionando el apareamiento en condiciones que desfavorecen el potencial reproductivo de ellas.

Las hembras de muchas especies copulan con más de un macho sucesivamente, con periodos de tiempo cortos entre una y otra cópula, ocasionando que el espermatozoides de más de un macho se encuentre en el tracto reproductivo de manera simultánea. Uno de los elementos no planteados por Darwin en el mecanismo de selección sexual, fue la posibilidad de que la competencia macho-macho (Parker, 1979) y la elección femenina (Eberhard, 1996) pudieran continuar aun después de iniciada la cópula. Los mecanismos de selección post-cópula incluyen: a) Competencia de espermatozoides. Ocurre cuando hay presencia de espermatozoides de dos o más machos en el tracto reproductivo de la hembra y se presenta una competencia por la fertilización del huevo, b) Elección críptica por parte de la hembra. Estrategias principalmente fisiológicas por medio de las cuales la hembra puede sesgar la fertilización por parte del espermatozoides de un macho particular; c) Cortejo en y post-cópula. Se ha propuesto que estos comportamientos podrían tener como objetivo inducir una respuesta favorable por parte de la hembra en relación con el espermatozoides depositado; d) Morfología del espermatozoides. Tiene efectos directos sobre la competencia de espermatozoides al interior del tracto reproductivo; e) Productos seminales. Pueden funcionar como señales hormonales que inducen oviposición, ovogénesis, ovulación, depósito de espermatozoides o resistencia al apareamiento con otros machos.

Investigaciones realizadas en condiciones de laboratorio con aves e insectos, en las que se permite acceso colupatorio a dos machos con la misma hembra, han sido relativamente consistentes en encontrar una mayor cantidad de fecundaciones logradas por el último macho que copula (Zeh & Zeh, 1994). Cuando se observa copulación promiscua por parte de la hembra, los mecanismos de competencia de espermatozoides (Parker, 1979) y elección críptica de la hembra (Eberhard, 1996) juegan un papel importante en la selección sexual. La mayoría de

estudios en laboratorio sobre este fenómeno se han realizado con dos machos, pero con frecuencia en la naturaleza las hembras copulan con más de dos machos en un corto periodo de tiempo.

En aves el almacenamiento de esperma ocurre incluso durante más de 45 días, en túbulos especializados (SST) localizados en la unión del útero y la vagina. Aunque en aves se han realizado pocos estudios sobre precedencia de esperma del último macho, en las especies domésticas analizadas, se ha encontrado un porcentaje elevado de paternidad obtenida consistentemente por el último macho en copular con la hembra (Briskie, 1996). Los túbulos de almacenamiento de esperma son típicamente estructuras largas y estrechas, con una sola abertura en el lumen del oviducto. El esperma entra a los SST pocas horas después de la inseminación y permanece allí hasta ser usado para fertilizar huevos o muere y es absorbido por el sistema (Briskie, 1996). A través de las especies el número de SST puede variar en un rango que va de 300 a 20 000 por hembra, esta cantidad está directamente relacionada con la masa corporal de la especie. El tamaño de los túbulos también varía entre especies y parece estar muy relacionado con el tamaño del esperma. En las aves los huevos son fertilizados en el infundíbulo (parte del oviducto inmediatamente adyacente al ovario) entre 15-30 minutos después de la ovulación. Durante este tiempo el esperma es transportado por movimientos peristálticos del útero al infundíbulo. Después de la fertilización el huevo va hacia el oviducto donde es cubierto por una serie de capas, este proceso toma típicamente 24 horas en la mayoría de las aves. Después de la puesta del huevo, el esperma proveniente de los SST se reubica en el lumen del oviducto.

El fenómeno de precedencia de esperma del último macho, ha sido explicado bajo la hipótesis de que el esperma de los diferentes machos que copulan con la hembra se va ubicando por capas en los SST, cuando el huevo está disponible para la fecundación, el esperma localizado en la última capa (el procedente del último macho que copuló) es el

primero en salir y por consiguiente tiene más oportunidades de fecundar el huevo (Briskie, 1996), se asume que no existe mezcla entre el esperma de diferentes machos almacenado en un mismo SST. En algunas especies como el escarabajo arlequín pseudoescorpión (*Cordylochernes scorpioides*) se ha observado apareamiento promiscuo por parte de las hembras y paternidad mixta, en ausencia del efecto de precedencia de esperma del último macho, estos resultados no son consistentes con la fuerte evidencia de precedencia de esperma del último macho procedente de experimentos en los que dos machos tienen acceso copulatorio a la misma hembra (Zeh & Zeh, 1994; Hartley & Royle, 2007).

En una condición experimental en la que solo dos machos de escarabajo arlequín pseudoescorpión copularon con la misma hembra con un intervalo entre cópulas de 24 horas, se observó para todos los casos, replicación del fenómeno de precedencia de esperma del último macho; cuando fueron tres los machos que copularon con la hembra con un intervalo entre copulas de 24 horas, no se observaron diferencias significativas en los porcentajes de paternidad alcanzados por cada uno de los machos (Zeh & Zeh, 1994). Esta evidencia cuestionaría la explicación alternativa al fenómeno de precedencia de esperma del último macho, de acuerdo con la cual este fenómeno ocurre debido al desplazamiento del esperma del primer macho que inseminó a la hembra, ya que al ocurrir desplazamiento del esperma de los machos antecedentes, no se esperarían paternidades compartidas en la misma proporción bajo ninguna situación de copulación promiscua.

Al parecer la idea de estratificación del esperma en los SST es la que mejor sustentaría el fenómeno de precedencia de esperma. La forma de la espermateca podría también determinar el orden del esperma que alcanzará la fecundación, espermatecas tubulares podrían favorecer el fenómeno de precedencia de esperma del último macho, mientras que espermatecas esféricas favorecerían la mezcla del esperma (Zeh & Zeh, 1994).

Casi todas las fertilizaciones en aves están influenciadas por la mecánica de almacenamiento de esperma, más que por el movimiento del esperma desde la cloaca hasta el huevo inmediatamente después de la cópula, el esperma que no entra en el sistema de túbulos de almacenamiento es removido de la cloaca probablemente durante la defecación o la estimulación que nuevas parejas copulatorias realizan mediante picoteos en la cloaca de la hembra promoviendo las expulsiones de esperma, como ha sido reportado en especies como el gallo doméstico (*Gallus gallus domesticus*) (Montgomerie & Doucet, 2007).

En la codorniz japonesa (*Coturnix japonica*) se ha observado que esperma de copulaciones ocurridas cerca de una hora antes de la puesta del huevo o después de ésta, es almacenado en el SST y pasa a fertilizar el siguiente huevo disponible. En esta misma especie, se ha encontrado que una copulación de menos de tres segundos permite suficiente transferencia de esperma como para fertilizar huevos por varios días después de la cópula (Adkins-Regan, 1995; Birkhead, 1998).

Los machos de codorniz japonesa producen una espuma espesa en la glándula proctodeal o glándula cloacal que se encuentra ubicada en la pared dorsal de la cloaca, la producción de esta espuma es única del género *coturnix*, aunque se ha observado una glándula vestigial homóloga en pollos y pavos (Richard, 1984). Durante la cópula, esta espuma es depositada en la cloaca de la hembra junto con el fluido seminal. En esta especie, regularmente el esperma tarda aproximadamente una hora en cruzar el oviducto, pero cerca del momento de la ovulación, el esperma puede atravesar el oviducto en un lapso de 10 a 15 minutos. Los machos de esta especie deberían copular cerca de una hora después de la oviposición para asegurar una máxima probabilidad de fecundación; sin embargo, no se observa un pico en la actividad copulatoria de esta especie durante un momento específico del día que pudiera coincidir con el periodo de máxima probabilidad en la fecundación.

En condiciones de libertad, las hembras de codorniz japonesa exhiben poca promiscuidad en el apareamiento (Richard, 1984). Sin embargo, la reproducción en condiciones de cautiverio ha forzado durante 600 años de domesticación un apareamiento promiscuo en las hembras de esta especie, esta situación ha incrementado la intensidad de la competencia de esperma al interior del tracto reproductivo de las hembras y ha favorecido la coevolución de la glándula cloacal en machos y la producción de espuma, estas dos características solo se observan en poblaciones con una larga historia de domesticación (Richard, 1984).

Biswas, Ranganatha, Mohan y Sastry (2007) realizaron un estudio en el que encontraron una correlación positiva entre el tamaño de la glándula proctodeal (longitud lateral –amplitud- y dorsoventral -altura), la cantidad de espuma expulsada, el peso testicular, la fertilidad (medida en porcentaje de fecundación de huevos) y la concentración de testosterona en sangre. A partir de estos resultados, se propuso que una inspección visual (que incluya mediciones) de la glándula proctodeal puede ser una valiosa herramienta no invasiva para predecir el potencial para fertilizar de un individuo particular (Anicchiarico et al., 2009; Shit et al., 2010). La glándula proctodeal es definida como una glándula agregada, debido a que se encuentra compuesta por múltiples unidades glandulares. La espuma producida por esta glándula, evita pérdidas excesivas de espermatozoos durante la oviposición y habilita al esperma para ser liberado lentamente (Coli & Wetherbee, 1959, Sach, 1969, Siopes & Wilson, 1975, Follett & Maung, 1978).

Richard (1984) con el objetivo de evaluar el efecto de producción de espuma en la competencia de esperma, permitió a pares de machos copular con la misma hembra y sistemáticamente a uno de los machos de cada par le cauterizó la glándula productora de espuma, encontrando que cuando ninguno de los dos machos había recibido la cauterización, el porcentaje de paternidad alcanzado por ellos era igual, pero cuando uno de los dos machos

había sido cauterizado, el macho capaz de producir espuma obtenía el 99,4% de la paternidad. La asignación de paternidad fue fenotípica, se controló el color del plumaje de cada individuo de la pareja de machos que se encontraban en condiciones de competencia de esperma. Resultados obtenidos tras el análisis microscópico de la espuma producida por la glándula cloacal, revelan que ésta es depositada en una mixtura con el fluido seminal, sin embargo, no entra en el oviducto, en este paso los dos fluidos se separan y solamente ingresa el semen.

Adicionalmente, Richard (1984) realizó un estudio *in vitro* en el que encontró que la presencia de espuma de un macho determinando, reduce el trayecto que alcanza a recorrer el esperma de otro macho; el recorrido que alcanza a hacer el esperma en 5 minutos, en presencia de espuma de otro macho es de 2,8mm y con su propia espuma, el recorrido del esperma alcanza 7,9mm en el mismo tiempo.

Posteriormente, Adkins-Regan (1999) prueba tres hipótesis relacionadas con la función de la espuma en preparaciones experimentales. En un primer estudio introduce espuma de un macho no productor de esperma en la cloaca de una hembra que posteriormente sería apareada con un macho productor de esperma, sin observar efectos de la espuma del macho donante sobre la probabilidad de fecundación del macho productor de esperma. En un segundo estudio, evalúa el efecto de la presencia de espuma de un macho no productor de esperma sobre la receptividad de la hembra durante los intentos de cópula de un segundo macho, no encuentra efecto de la presencia de espuma de otro macho sobre la receptividad de la hembra durante la cópula. En un último estudio encuentra que la presencia de espuma de la glándula cloacal incrementa la probabilidad de fecundación durante el periodo de tiempo que antecede a la puesta, en que la cáscara del huevo se está confirmando.

DOMINANCIA SOCIAL

La competencia por recursos favorece la formación de relaciones de dominancia. Los individuos dominantes ganan acceso privilegiado a recursos escasos haciendo uso de la agresión, mientras que los subordinados deben lograr acceso a los recursos por medio de otras estrategias comportamentales (Bernstein, 1981). Se considera que el ajuste a roles de dominancia y subordinación permite la reducción del gasto energético implicado en los encuentros agresivos desiguales (Drummond, 2006). Las relaciones de dominancia son observadas entre individuos de múltiples especies desde insectos hasta primates (Wilson, 1975). Se considera que los adultos que viven en grupo de todas las clases de vertebrados comúnmente presentan relaciones de dominancia (Drummond, 2006).

El concepto de dominancia social fue introducido como una forma de descripción de la organización social de pavos domésticos (Schjelderup-Ebbe, 1935 en Syme, 1974). En esta especie se observa agresión unidireccional entre sujetos del mismo sexo, cada pareja de individuos establece una relación de dominancia a través de intercambios agresivos y aprendizaje. Desde la publicación de Schjelderup-Ebbe la dominancia ha sido objeto de estudio en prácticamente todas las clases de vertebrados e incluso en invertebrados. En la actualidad, la definición de dominancia como prioridad en el acceso a los recursos continúa siendo aceptada (Senar & Camerino, 1998).

Para evaluar la prioridad en el acceso a los recursos, es necesario tener información sobre la habilidad de los integrantes del grupo para acceder a estos, de tal manera que la prioridad no sea resultado de una ausencia de habilidad para lograr el acceso –validez interna- adicionalmente, se requiere una convergencia en los resultados por medio de mediciones con acceso a diferentes tipos de recursos, para asegurar que ésta no sea específica del tipo de respuesta medido –validez externa-. Es necesario ejecutar las mediciones de manera repetida para posteriormente evaluar la correlación entre ellas (Syme, 1974).

Existen múltiples usos del concepto de dominancia (Richards, 1974). En la actualidad, estas definiciones pueden dividirse entre aquellas teóricamente orientadas y aquellas empíricamente orientadas, las segundas pueden ser divididas entre estructurales y funcionales. Las definiciones estructurales, asumen la dominancia como una característica intrínseca del individuo, mientras que las funcionales la proponen como una propiedad de la interacción entre individuos (Drews, 1993). En este trabajo se adoptó la definición funcional de dominancia. Actualmente se identifican cinco mecanismos principales que contribuyen en el establecimiento de relaciones de dominancia entre individuos adultos: diferencias en las habilidades de lucha, evaluación de las habilidades del otro, entrenamiento de perdedor o de ganador, aprendizaje de relaciones individuales y aprendizaje específico de lugar (Drummond, 2006).

El concepto de dominancia no implica control de un individuo sobre el comportamiento de otro, las hembras de babuinos (*Papio cynocephalus*) pueden controlar la dirección del desplazamiento del macho, mientras estos continúan presentando estatus de dominancia (Drews, 1993). La idea funcional de dominancia hace referencia a la existencia de un resultado consistente de pérdidas o ganancias obtenido por un individuo en un contexto competitivo determinado. Se ha argumentado que el uso del concepto de dominancia como una propiedad de la interacción entre dos sujetos puede requerir la habilidad de reconocimiento de individuos; de esta manera, encuentros pasados pueden alterar el resultado de posteriores encuentros. Sin embargo, el reconocimiento de individuos puede no ser necesario para explicar aquellos casos en los que un sujeto consistentemente presenta comportamientos sumisos ante otro. En estos casos, el sujeto puede evaluar al otro en cada encuentro, con base en características morfológicas que han mostrado buena correlación con las habilidades competitivas en encuentros pasados. La habilidad para reconocer individuos es importante cuando no se presentan características identificables que sirvan como predictores

de las habilidades competitivas. El concepto de dominancia tiene un alto valor descriptivo, por lo que continúa siendo ampliamente usado a pesar de su bajo poder explicativo (Drews, 1993).

Las características de los grupos en los cuales se puede identificar una relación de dominancia son diversas. Grupos en los que existen más de dos competidores tienden a presentar jerarquías de tipo lineal, o cercanas a esta organización; mientras que, pares de individuos en ausencia de otros competidores tienden a presentar relaciones de tipo no lineal. También se ha observado que el establecimiento de una relación de dominancia puede depender de un combate inicial (gallos) o múltiples encuentros agresivos (palomas) y, en sujetos que comparten alojamiento a diario, el estatus de dominancia tiende a ser estable y fácilmente identificable, ya que los machos dominantes presentan despliegues de despotismo.

Se ha considerado que, evaluar el estatus de dominancia de los machos pertenecientes a un grupo por enfrentamientos entre pares, no permite predecir las relaciones de dominancia establecidas por los sujetos cuando se encuentran interactuando con todos los miembros del grupo de manera simultánea (Richards, 1974; Bayly, Evans, & Taylor, 2006).

Bayly, Evans, y Taylor (2006) midieron encuentros agresivos en gallos (*Gallus gallus domesticus*), estos encuentros se daban por finalizados cuando alguno de los sujetos mostraba sumisión alejándose del lugar donde ocurría el enfrentamiento. Cada grupo fue observado durante una hora al día. Usaron un registro continuo, con animal focal durante 20 min, eligiendo de manera aleatoria el animal por el que se empezaba la observación. Registraron frecuencia de cantos, picoteo, persecuciones, despliegues laterales, enfrentamiento frontal, agarre y sparring (acercarse al otro macho con las plumas erizadas, sacudir la cabeza, saltar, golpear, picar agresivamente y agarrar las plumas) y el resultado de cada encuentro agresivo. Los sujetos vivieron en grupos sociales estables y compartieron recursos como alimento y alojamiento, todos los machos interactuaron diariamente y cada grupo contenía machos que

eran más agresivos que otros. Los investigadores observaron establecimiento de relaciones de dominancia lineales, transitivas y estables, a partir de enfrentamientos entre pares de individuos.

Diferentes estrategias para la medición del estatus de dominancia han sido usadas entre ellas, prioridad en el acceso a los recursos, manipulación de los recursos, comportamiento agonal, aproximación y retiro, montas no sexuales y éxito en el apareamiento, entre otras. En términos generales, se ha encontrado un alto nivel de correlación entre estas mediciones, en particular entre la prioridad en el acceso a los recursos y la frecuencia de comportamientos agonales, individuos con prioridad en el acceso a los recursos, frecuentemente presentan despliegues agresivos en contra de los otros individuos (Richards, 1974).

El rango ordinal es usado como una medida de posición al interior de una jerarquía y generalmente, es asignado de acuerdo con la prioridad en el acceso a los recursos. Esta estrategia de asignación no permite evaluar la magnitud de la diferencia jerárquica entre individuos que han sido asignados a rangos diferentes (Boyd & Silk, 1983). Evaluar relaciones de dominancia típicamente requiere identificar los comportamientos asociados a dominancia, establecer un criterio en que el ganador y el perdedor de cada encuentro sean claramente identificables, evaluar la consistencia temporal de los resultados y construir una matriz de interacción por diadas en que los individuos puedan ser organizados (Boyd & Silk, 1983).

Hollis, Langworthy-Lam, Blouin et al. (2004) probaron el efecto del aprendizaje sobre claves relacionadas con la disponibilidad de alimento en gouramis azules (*Trichogaster trichopterus*). El experimento se desarrolló en tres fases. En una primera fase, cada pareja de machos fue alojada en el mismo acuario durante 3 días hasta que se estableció una relación de dominancia entre ellos. En la segunda fase, se introdujo una división central en el acuario con la cual se impidió el contacto físico entre los individuos; durante ocho días el individuo

subordinado de cada grupo recibió un entrenamiento de condicionamiento clásico, una luz roja en el extremo de su mitad del acuario aparecía segundos antes de que una porción de alimento fuera entregada, este procedimiento se repitió una vez al día durante ocho días consecutivos. En la tercera fase, se retiró la división central de los acuarios y las parejas de peces pudieron interactuar físicamente como en la fase 1. Una vez al día, durante tres días consecutivos, se presentó el EC seguido por la presentación de una porción de alimento.

Los investigadores encontraron que cuando los individuos subordinados eran entrenados de forma individual en la presentación de claves que predecían confiablemente la aparición del alimento, la cantidad de alimento obtenido y la cantidad de agresiones recibidas en un contexto de competencia con machos dominantes, disminuía. Adicionalmente, se observó que desde el primer ensayo en el que los machos subordinados fueron probados en presencia de los machos dominantes, su comportamiento ante el estímulo predictor del alimento cambiaba de forma sustancial en comparación con la última sesión de entrenamiento que habían recibido, en la que se encontraban solos. En la sesión de prueba, una vez era presentada la luz que sirvió como EC, los sujetos subordinados que habían sido entrenados realizaron un despliegue de subordinación (el individuo asumía una postura corporal con un ángulo de 60° aprox. en relación con el eje horizontal, acompañado de un cambio en la coloración corporal hacia un tono grisáceo), este despliegue no había sido ejecutado en ninguno de los ensayos previos en respuesta a la presentación del EC.

Hollis, Blouin, Romano et al. (2004) partieron de la observación de que en diferentes especies, aún los individuos subordinados dentro de un grupo logran alimentarse satisfactoriamente y reproducirse. Considerando este hecho, evaluaron si el estatus de dominancia del individuo tendría efecto sobre el establecimiento de respuestas condicionadas y la modificación de respuestas incondicionadas durante una historia de aprendizaje relacionada con la presentación de claves previas a la entrega de recursos alimenticios, en

anolis verdes (*Anolis carolinensis*) y toritos escarlata o peces boca de fuego (*Thorichthys meeki*).

Tanto individuos dominantes como subordinados de las dos especies presentaron establecimiento de respuestas condicionadas ante las claves previas a la entrega del alimento. En el experimento con anolis, el entrenamiento dio lugar a una respuesta condicionada de aproximación al estímulo clave en los dominantes y de aproximación al lugar de ocurrencia del estímulo incondicionado en los subordinados. En el experimento con peces boca de fuego, el condicionamiento dio lugar al establecimiento de una respuesta aproximación al estímulo condicionado en dominantes y subordinados y a la presentación de mordiscos agresivos hacia los subordinados por parte de los dominantes durante la presentación del estímulo condicionado. Estos resultados apoyan la idea de que el aprendizaje puede jugar un papel importante en la competencia por recursos, en este caso de tipo alimenticio y presentan evidencia de un posible efecto del estatus de dominancia en el establecimiento de respuestas condicionadas (Hollis, Blouin, Romano et al, 2004).

Hollis (1984) y Hollis, Dumas, Singh et al. (1995) entrenaron a machos gouramis azules (*Trichogaster trichopterus*) en un arreglo de condicionamiento clásico, a predecir por medio de una señal la presentación de un macho intruso en su territorio. Los machos entrenados pudieron defender exitosamente su territorio el 100% de las oportunidades durante los ensayos de prueba, mientras que los machos del grupo control que habían recibido el mismo número de presentaciones de machos intrusos que el grupo experimental pero sin señal previa, no fueron capaces de defender su territorio del macho intruso. Días después de la última prueba, los machos fueron enfrentados a un nuevo intruso pero sin la presentación previa del estímulo señal. Los machos entrenados tuvieron más éxito en la defensa del territorio que los machos no entrenados aun en ausencia de la señal.

En especies poligínicas territoriales, los machos defienden agresivamente recursos que son importantes para las hembras en un intento de aparearse con las hembras que visitan su territorio; sin embargo, la agresividad territorial podría disminuir las probabilidades de que el macho logre aparearse con las hembras visitantes (Emlen & Oring, 1977; Hollis, Parr, Dumas et al, 1997).

DOMINANCIA SOCIAL Y ÉXITO REPRODUCTIVO

El ambiente social puede actuar como una fuerza importante de selección de características comportamentales y morfológicas, confiriendo una ventaja reproductiva a los individuos que pueden enfrentar eficazmente situaciones sociales (White, Gersick, Freed-Brown & Snyder-Mackler, 2010). La interacción social es una fuerza evolutiva que genera variación morfológica y comportamental entre individuos al interior de un mismo sexo (Gross, 1996).

La idea de estrategias evolutivamente estables (EEE) proporciona una estructura conceptual que permite analizar en términos de costos y beneficios medidos en éxito reproductivo, la presentación de diferentes estrategias morfológicas y comportamentales entre individuos de un mismo sexo para acceder a parejas reproductivas tácticas. Las tácticas alternativas, pueden ser entendidas como categorías comportamentales discontinuas seleccionadas por maximizar el éxito reproductivo utilizando dos o más vías alternativas en el contexto de la competencia por pareja entre individuos de un mismo sexo (Taborsky, Oliveira & Brockman, 2008). A partir de la aproximación de EEE, las tácticas alternativas, pueden ser clasificadas en dos tipos de estrategias: las alternativas y las condicionales. *Las estrategias alternativas*, se caracterizan por presentar polimorfismo genético, es decir, se asume la existencia de alelos que compiten por ocupar un locus y estos alelos, corresponderían a las tácticas alternativas (morfológicas o comportamentales) presentes en la población que no

presentan diferencias en cuanto al éxito reproductivo obtenido; *las estrategias condicionales*, se caracterizan por involucrar una decisión por parte del individuo, esta decisión es tomada en función de su estatus actual y le representa un mejor éxito reproductivo en comparación con las otras alternativas, los individuos son genéticamente monomórficos y las alternativas disponibles presentan diferencias en términos del éxito reproductivo que permiten (Gross, 1996). La estrategia condicional, es la encontrada más comúnmente en el contexto de la competencia intrasexual. Es común observar lucha u oportunismo dependiendo del estatus del macho como tácticas alternativas para lograr apareamientos (Gross, 1996). Las estrategias alternativas de apareamiento funcionan como mecanismos que sabotean la relación directa entre estatus de dominancia del macho y éxito reproductivo (Bercovitch, 1992).

En un estudio realizado con el tordo negro común (*Molothrus ater*), en el que grupos de machos fueron expuestos a una de dos condiciones de alojamiento durante un año aproximadamente, una de las condiciones mantuvo estables a todos los individuos del grupo, mientras que la otra modificó repetidamente los individuos que componían el grupo, se encontró que al someter a una situación de competencia a pares de individuos de los dos tipos de condiciones de alojamiento, los sujetos pertenecientes al grupo que sufrió repetidas modificaciones en su composición lograron mayor éxito durante el cortejo que los individuos que se mantuvieron bajo condiciones de alojamiento estables (Davies et al., 1995).

La relación entre estatus de dominancia y éxito reproductivo en machos ha sido bien documentada en diferentes especies, aunque su generalidad es limitada. Por ejemplo, diferentes especies de primates presentan una correlación positiva entre estas dos variables, mientras que, en otras especies se ha observado mayor éxito reproductivo en machos subordinados, que evitan los enfrentamientos directos con los machos de mayor jerarquía para acceder a las hembras (Wroblewski, Murria, Keele et al. 2009). Adquirir y mantener un estatus de dominancia es costoso en términos de la inversión en procesos metabólicos y

fisiológicos para mantener las señales utilizadas en las interacciones agonales, del tiempo y energía invertido en estas y del riesgo de daño ocasionado por la alta presencia de andrógenos, podría esperarse que estos costos fueran compensados con un acceso privilegiado a las parejas reproductivas, que incremente la probabilidad de alcanzar un alto éxito reproductivo (Verhulst & Salomons, 2004; Pelletier & Festa-Bianchet, 2006).

El estatus de dominancia del macho parece influir indiscutiblemente sobre las estrategias de apareamiento, pero no sobre el éxito reproductivo (Bercovitch, 1992). Las hembras de especies poliginándricas copulan tanto con machos dominantes, como con subordinados; sin embargo, el macho dominante no tiene más probabilidad de ganar la paternidad de las crías que los subordinados (Hartley et al. 1995).

En especies poliándricas como el acentor común (*Prunella modularis*), las hembras copulan con machos dominantes y subordinados, aparentemente como mecanismo para asegurar la provisión de recursos por parte de ambos, ya que ellos solo proporcionan provisiones a los nidos en los que han tenido acceso copulatorio a la hembra. Los machos dominantes de estos grupos intentan monopolizar el acceso copulatorio a la hembra, mientras que los machos subordinados tratan de obtener oportunidades reproductivas cuando el macho dominante no se encuentra presente (Hartley & Royle, 2007).

En el trompetero de ala blanca (*Psophia leucoptera*) que también es una especie poliándrica, se han observado diferentes estrategias en los machos en función de su estatus de dominancia para copular con la hembra (Eason & Sherman, 1995). El macho dominante inicia la copulación frecuentemente con alguno de los machos subordinados presente, mientras que los machos subordinados copulan rápidamente con la hembra y de manera oculta del macho dominante. Aunque el macho dominante logra la mayor parte de las copulaciones durante el periodo de receptividad, los machos subordinados se mantienen sobre un tercio de las copulaciones de esta época. Se ha observado una intensa competencia entre machos para

alcanzar éxito reproductivo, algunos machos impiden los intentos de cópula de los otros machos y destruyen los huevos o los nidos de las hembras. Dado que el apareamiento se realiza en grupos en los que se encuentra más de un macho adulto presente, es de esperarse que el estatus de dominancia de estos afecte su éxito reproductivo y sus estrategias para obtener copulas. En esta especie se encontraron diferencias entre el número de copulas exitosas alcanzadas por los machos subordinados durante los periodos de fertilidad y pre-fertilidad. Durante los periodos de pre-fertilidad los machos subordinados alcanzaron el 65% de copulas exitosas, mientras que durante el periodo de fertilidad estos mismos machos alcanzaron el 33% de las copulaciones exitosas. La hembra presentó comportamientos receptivos en todos los intentos de copulación de los machos subordinados, mientras que, en algunos de los intentos de copula de los machos dominantes la hembra no mostró receptividad, alejándose del macho antes de que éste lograra montarla. Subordinados interrumpieron copulas de dominantes y viceversa, pero los subordinados no interrumpieron copulas entre si, pero sí realizaron interrupciones conjuntas de las cópulas del macho dominante. Los machos dominantes no fueron observados interrumpiendo cópulas junto con otro macho (Eason & Sherman, 1995).

Se ha documentado que la competencia entre machos por acceder a una pareja sexual favorece la presentación de diferentes estrategias comportamentales relacionadas con el estatus de dominancia del individuo. En el gallo de lira (*Tetrao tetrix*), los individuos dominantes exhiben vocalizaciones de cortejo ante las cuales las hembras con frecuencia responden aproximándose al territorio y mostrando receptividad ante los intentos de cópula, mientras que machos subordinados de esta misma especie usan estrategias satélite; estas estrategias consisten en establecer su territorio en un área cercana al territorio de un macho dominante, interceptar a las hembras que responden al llamado de cortejo del macho

dominante y copular con ellas antes de que hayan entrado al territorio del macho que realizó el llamado (Rintamaki et al., 1995).

La formación de leks o asambleas de cortejo, se encuentra relacionada con la consecución y defensa de un territorio al cual son atraídas múltiples hembras durante el periodo de apareamiento. En el estudio de Rintamaki et al. (1995) se consideró el éxito reproductivo de cada macho como el número total de cópulas alcanzadas durante la época de apareamiento. Se observó que las hembras copularon más frecuentemente con machos más dominantes en la interacción macho-macho. Los machos vecinos del macho central robaron oportunidades de cópula, cuando el macho central se involucraba en interacciones agresivas con otro macho. En estas condiciones los machos menos atractivos pueden ganar más en términos de acceso copulatorio al permanecer como vecinos de machos centrales al interior de un lek grande, que al permanecer solitarios.

Cincuenta y ocho de los 67 estudios con peces y aves revisados por Ellis (1995) reportaron mayor éxito reproductivo en machos con alto rango social. Hembras de diferentes especies de aves han sido observadas prefiriendo a los machos dominantes sobre los subordinados de un enfrentamiento (Brown et al.1988; Rich & Hurst 1998; Doutrelant & McGregor 2000). Sin embargo, en cuervos (*Corvus monedula*) se ha observado consistentemente que los machos dominantes tienen menos progenie que los demás machos; en codornices japonesas (*Coturnix japonica*) se observó que las hembras prefieren machos subordinados en lugar de machos dominantes, esta preferencia, puede estar relacionada con una menor probabilidad de sufrir agresiones durante el apareamiento con un macho subordinado (Ophir & Galef, 2003). Se ha encontrado que en codornices japonesas las preferencias afiliativas de las hembras son un buen predictor de selección de pareja copulatoria (White & Galef, 1999).

Ophir y Galef (2003) evaluaron la relación entre el estatus de dominancia y la preferencia femenina en codornices japonesas. A cada hembra focal se le expuso durante diez minutos a un enfrentamiento agresivo entre dos machos que se encontraban separados entre sí por medio de una división transparente, las conductas agresivas registradas fueron picoteos a la lámina divisoria, el macho considerado ganador de la interacción fue el que presentó mayor número de picoteos a esta lámina. Las hembras que observaron el enfrentamiento agresivo entre dos machos, prefirieron al macho perdedor del encuentro sobre el ganador. Los machos perdedores del enfrentamiento, de acuerdo con los autores, pudieron haber presentado menor frecuencia de interacción con el macho oponente y mayor frecuencia de interacción con la hembra observadora. Esta variable fue controlada en un segundo experimento utilizando un espejo de una sola vía para separar a los machos de la hembra observadora, el espejo permitió acceso visual de la hembra hacia los machos, pero no de los machos a la hembra; bajo estas condiciones experimentales, las hembras mostraron nuevamente preferencia por el macho perdedor sobre el ganador.

En un segundo experimento Ophir y Galef (2003) evaluaron empíricamente la relación entre el estatus de dominancia exhibido por el macho y la probabilidad de presentar un cortejo agresivo hacia la hembra. El estatus de dominancia de cada macho fue establecido por medio del número de picotazos a una división transparente, que dividía la caja en la cual se encontraban los machos en dos compartimientos, impidiéndoles acceso físico al oponente. Los enfrentamientos agresivos de 16 machos fueron evaluados durante 2 minutos. Después de determinar el estatus de dominancia de los machos, cada individuo fue evaluado durante 10 minutos de interacción con una hembra receptiva al día, durante tres días consecutivos. Se encontró una correlación positiva entre el número de enfrentamientos que el macho ganó (establecidos por número de picoteos a la división transparente) y número de picoteos dirigidos hacia la hembra durante la observación de cortejo. Sin embargo, estos hallazgos

podrían ser un artefacto de la situación experimental, debido a que la evaluación del estatus de dominancia de los sujetos no fue realizada bajo una situación de interacción. Los sujetos clasificados como dominantes fueron sujetos que exhibieron altas frecuencias de picoteo en una situación social, esto podría estar relacionado con una alta probabilidad de picotear en cualquier tipo de situación social, incluso durante el cortejo y no con el estatus de dominancia alcanzado por los sujetos durante un enfrentamiento por acceso a un recurso limitado.

APRENDIZAJE Y ÉXITO REPRODUCTIVO

Una estructura anatómica, un proceso fisiológico o un patrón de comportamiento que contribuye a la habilidad de un individuo para sobrevivir y reproducirse en el contexto de la competencia con otros miembros de su especie, puede ser llamado adaptativo (Crawford, 1989). El aprendizaje puede ser definido como cambios en los procesos de adaptación debidos a la experiencia, que le permiten al individuo interactuar de forma consistente con la estructura de cambios ambientales (Crawford, 1986; Mowrer & Klein, 1989a).

La psicología comparada surge con la propuesta darwiniana sobre la existencia de una continuidad en las características físicas y mentales entre las especies (Darwin, 1871), separándose de la concepción de escala natural, de acuerdo con la cual las especies podrían clasificarse en una escala que va de niveles de menor complejidad a mayor complejidad y ajustándose a la idea de evolución representada por un árbol con un tronco común que se ramifica dando lugar a especies que difieren de forma no cuantitativa sino cualitativa en función de las presiones evolutivas que han tenido que enfrentar (Shettleworth, 2010).

Existen dos perspectivas principales para el estudio del aprendizaje desde una aproximación comparada. Desde uno de los enfoques, el objeto de la investigación se centra en determinar los mecanismos, la pregunta fundamental en este caso es ¿Cómo y bajo qué circunstancias ocurre el aprendizaje? En otras palabras ¿Cuáles son los mecanismos que

subyacen el aprendizaje? La otra adopta un enfoque ecológico, en el que la pregunta central es ¿En qué medida el aprendizaje contribuye en la habilidad del organismo para sobrevivir y reproducirse? En otras palabras ¿Cuál es el valor adaptativo del aprendizaje? (Hollis, 1997).

La psicología comparada que asume una aproximación ecológica es epigenética, estudia cómo nuevos comportamientos definen nuevas funciones y por consiguiente nuevas morfologías en la evolución (Ho, 1998). En un contexto evolutivo, un análisis funcional del aprendizaje, es un intento por determinar la contribución de la experiencia en la eficacia reproductiva del individuo; solamente un abordaje empírico de la conexión entre aprendizaje y eficacia reproductiva, podría ir más allá de la especulación sobre el valor adaptativo (Papini, 1998). Existen dos aproximaciones que pretenden abordar este objetivo; la primera, ilustrada por la llamada visión de *limites biológicos del aprendizaje*, desde la que se sugiere que la selección natural ha moldeado mecanismos próximos de condicionamiento de forma tal que ciertas asociaciones (*asociaciones selectivas*) se forman más fácilmente que otras (Papini, 1998). La segunda aproximación, promueve un cambio en la visión tradicional del condicionamiento como variable dependiente, analizándolo como variable independiente que puede incidir sobre el éxito reproductivo de los individuos, que se convertiría ahora en la variable dependiente (p. ej. Hollis et al., 1997).

La capacidad para aprender ha sido demostrada en un amplio rango de especies de vertebrados e invertebrados (revisión en Abramson, 1994), dada esta prevalencia en el reino animal, es razonable asumir que el aprendizaje es un rasgo fenotípico que ha evolucionado debido a las consecuencias que tiene sobre el éxito reproductivo de los individuos; sin embargo, esto ha sido poco estudiado en psicología experimental (Domjan, 2005; Plotkin, 1988).

En particular, la prevalencia de condicionamiento pavloviano en diferentes especies sugiere la existencia de un valor adaptativo en él, relacionado con la posibilidad de predecir y

prepararse para la ocurrencia de eventos biológicamente relevantes (Adkins-Regan & Mackillop, 2003; Domjan, 2005; Domjan, Blesbois & Williams, 1998; Hollis, Cadieux & Colbert, 1989; Mahometa & Domjan, 2005). En un procedimiento típico de condicionamiento pavloviano, se encuentran involucrados básicamente dos estímulos, uno incondicionado (EI) ante el cual el organismo presenta una respuesta inicial vigorosa (RI) en ausencia de cualquier tipo de entrenamiento y uno condicionado (EC) ante el cual el organismo en ausencia de entrenamiento, presenta inicialmente solo una respuesta de orientación. La ocurrencia de aprendizaje en este procedimiento se evidencia por el establecimiento de nuevas respuestas ante el EC, que se denominan respuestas condicionadas (RC).

Una aproximación asociacionista, interesada en explorar los mecanismos del condicionamiento pavloviano enfatiza en el aprendizaje de la asociación entre el EI y el EC; sin embargo, los sujetos no solo aprenden *qué* estímulos asociar sino también *cuándo* se presentará el EI en función del momento de aparición del EC, esta estimación temporal de la aparición del EI, le permite a los sujetos por medio de la RC interactuar más efectivamente con el EI. Desde una aproximación funcional, la consecuencia más importante del aprendizaje es cómo la interacción del sujeto con el EI cambia en función de que éste EI sea precedido o señalado por un EC, evaluando las condiciones bajo las cuales las modificaciones condicionadas de la respuesta al EI mejoran la eficacia de la interacción del organismo con el EI (Domjan, 2005).

Se ha encontrado que individuos condicionados pavlovianamente además de presentar RC ante EC inicialmente neutros, interactúan de forma más efectiva con el EI en comparación con individuos que no han sido condicionados; por ejemplo, codornices macho que han sido expuestas de manera consistente a estímulos que anteceden una oportunidad de apareamiento, establecen contacto copulatorio con la hembra más rápidamente cuando ésta aparece (Gutiérrez & Domjan, 1996), expulsan mayor volumen de espuma seminal que machos que

no han tenido esta experiencia de aprendizaje (Domjan, 2005; Domjan, Blesbois & Williams, 1998; Mahometa & Domjan, 2005), presentan mayor densidad de espermatozoides en el eyaculado (Çetincaya y Domjan, 2006) y mayor cantidad de huevos fecundados por cópula (Domjan, Blesbois y Williams, 1998; Mahometa y Domjan, 2005; Adkins-Regan & Mackillop, 2003; Matthews, Domjan, Ramsey et al. 2007).

El trabajo de Hollis, Parr, Dumas, Britton y Field (1997) fue uno de los primeros intentos empíricos por responder a la pregunta sobre el valor adaptativo del condicionamiento clásico. En el arreglo experimental de Hollis, Parr, Dumas et al. (1997) una luz señaló la presentación de una hembra sexualmente receptiva por medio de un arreglo de condicionamiento clásico de demora breve. Los machos condicionados clásicamente copularon con las hembras más rápidamente que los machos que recibieron la presentación de la luz y la hembra en un arreglo explícitamente no apareado; adicionalmente, los machos condicionados lograron más descendencia que los machos no condicionados.

De manera similar, Adkins-Regan y Mackillop (2003) encontraron en esta misma especie, que las inseminaciones tuvieron más probabilidad de fertilizar huevos si ocurrían en un contexto en el que previamente se le había permitido al macho acceso a una hembra receptiva de manera consistente. Los resultados obtenidos por Adkins-Regan y Mackillop (2003) dan sustento a la hipótesis funcional relacionada con la idea de que el condicionamiento pavloviano incrementa el éxito reproductivo de los organismos y muestran por primera vez que el condicionamiento incrementa el éxito reproductivo tanto en machos como en hembras. En este estudio, los machos y las hembras condicionados clásicamente lograron mayor cantidad de huevos fecundados en los ensayos en los que la pareja reproductiva fue anunciada, aunque la pareja no hubiera sido condicionada (Adkins-Regan & Mackillop, 2003).

Mahometa y Domjan (2005) encontraron que cuando los dos miembros de la pareja reproductiva habían sido condicionados pavlovianamente, la presentación de una luz precedió consistentemente una oportunidad de apareamiento, el número de huevos fecundados era mayor al obtenido cuando solo uno de los miembros de la pareja había sido condicionado; sin embargo, los autores no encontraron una correlación directa entre el número de huevos fecundados y el número de copulas alcanzado por los machos durante el ensayo de prueba, las parejas en las que macho y hembra habían sido condicionados presentaron en promedio un menor número de copulas y un mayor número de huevos fecundados, mientras que las parejas en las que sólo uno de los dos había sido condicionado se observó en promedio mayor número de cópulas y menor cantidad de huevos fecundados. La eficacia copulatoria, entendida como número de copulas dividido entre número de copulas, más número de agarres, más número de montas (cópulas / agarres + montas + cópulas), no fue medida en este experimento.

En un segundo experimento, Mahometa y Domjan (2005) replicaron el experimento inicial, tomando medidas de eficacia copulatoria, los autores encontraron una correlación directa entre la eficacia copulatoria (cópulas / agarres + montas + cópulas) y el número de huevos fecundados, adicionalmente, observaron que cuando los dos miembros de la pareja fueron condicionados pavlovianamente el porcentaje de fecundación fue significativamente mayor, en comparación con parejas en las que solo un de los dos había sido condicionado. El estudio de Mahometa y Domjan (2005) aporta evidencia a la hipótesis sobre el incremento en la eficacia reproductiva como efecto del condicionamiento pavloviano.

A diferencia de lo obtenido por Adkins-Regan y Mackillop (2003) y Hollis, Parr, Dumas et al. (1997) en el estudio de Mahometa y Domjan (2005) solo se observó diferencia en el porcentaje de fecundación cuando macho y hembra fueron condicionados, pero no cuando uno solo de los dos había recibido el entrenamiento. Adkins-Regan y Mackillop (2003) en sus experimentos utilizaron claves contextuales de la caja experimental como EC y

realizaron el ensayo de prueba inmediatamente después del último ensayo de condicionamiento, mientras que Mahometa y Domjan (2005) utilizaron una luz como EC e incluyeron un periodo de 14 días entre el último ensayo de CC y el primer día de prueba para todos los sujetos, esto con el propósito de controlar posibilidades de competencia de esperma. Para evitar la oportunidad de competencia de esperma Adkins-Regan y Mackillop (2003) condicionaron a las hembras con acceso visual y solamente permitieron acceso copulatorio durante el ensayo de prueba con un macho diferente al utilizado durante las sesiones del entrenamiento. Los dos miembros de la pareja experimental requerirían un entrenamiento en condicionamiento clásico para observar un incremento significativo en el porcentaje de fecundación de huevos, solo bajo determinadas condiciones como la introducción de un intervalo temporal entre las sesiones de entrenamiento y las de prueba o el uso de estímulos arbitrarios como EC.

Cuando dos machos copulan sucesivamente con la misma hembra y transfieren cantidades similares de esperma, se espera que a cada uno pertenezca el 50% de la descendencia, a mayor intervalo entre las copulas, mayor será el porcentaje de descendencia compartida por el segundo macho, esto ha sido demostrado para codornices japonesas (Matthews, 2005). Matthews, Domjan, Ramsey et al. (2007) permitieron a uno de dos machos predecir oportunidades copulatorias por medio de un procedimiento de condicionamiento pavloviano, utilizando marcadores microsatelitales de ADN para evaluar paternidad. El estudio demostró que, cuando los dos machos copularon sucesivamente con la hembra, el macho entrenado compartió el 72% de la paternidad; cuando fueron introducidas cinco horas de intervalo entre las copulas del macho entrenado y del no entrenado, el primer macho compartió solo el 26% de la paternidad en ausencia de condicionamiento pavloviano y 43% de la paternidad cuando había sido condicionado.

Otros estudios han evaluado la hipótesis relacionada con el valor del condicionamiento pavloviano en la competencia por acceso a un compañero sexual. Gutiérrez y Domjan (1996) entrenaron codornices japonesas macho de forma individual para discriminar entre dos sonidos (X y Y) presentados en lados opuestos de una caja rectangular. Uno de los sonidos (X) precedió en todos los ensayos a la presentación de una hembra, mientras que el otro (Y) fue seguido en todos los ensayos por ausencia de la pareja sexual. La utilización de los sonidos fue balanceada. La mitad de los sujetos recibió acceso copulatorio a una hembra después del sonido X, mientras que para la otra mitad el sonido que precedió a la presentación de la hembra fue el Y. Los machos fueron probados en pares que habían sido condicionados con diferentes estímulos auditivos (X y Y). Los investigadores encontraron que los machos lograban copular primero con la hembra cuando era presentado el sonido con el que cada uno de ellos había sido condicionado. Este resultado sugiere la existencia de una ventaja competitiva proporcionada por la oportunidad de predecir un evento biológicamente relevante, en este caso, una oportunidad copulatoria.

La presentación de despliegues competitivos entre individuos de un mismo sexo, generalmente machos, y comportamientos selectivos de las hembras, hacia individuos del sexo opuesto, se observa en diferentes especies en el contexto de la selección sexual (Gould & Gould, 1989). Con frecuencia machos con mejores características físicas ganan los enfrentamientos competitivos y a la vez son seleccionados por las hembras para aparearse. Aquellos machos que ganan los encuentros competitivos en un contexto sexual, generalmente resultan vencedores en encuentros agresivos en el contexto del establecimiento de relaciones de dominancia. Pese a la aparente desventaja competitiva de los machos subordinados, ellos alcanzan éxito reproductivo, al menos en las situaciones experimentales previamente descritas, logrando permanencia de sus genes en la siguiente generación; generalmente,

haciendo uso de tácticas alternativas de apareamiento, que podrían presentar componentes aprendidos.

El propósito general del presente estudio fue evaluar de manera empírica la existencia de un valor adaptativo en el aprendizaje, entendiendo por adaptación un incremento en la probabilidad de reproducción de los individuos. Para abordar este objetivo general, se realizaron dos experimentos.

En el experimento 1, se evaluó la relación entre el estatus de dominancia exhibido por codornices japonesas macho, su eficacia copulatoria y éxito reproductivo. Se estudiaron grupos de tres machos acoplados por edad y peso corporal, cada grupo de machos fue alojado durante 40 días en el mismo encierro, en este periodo de tiempo se registró diariamente la frecuencia y dirección (actor-receptor) de los comportamientos agresivos emitidos por los machos, diez días después de la primera observación, se introdujo una hembra en el alojamiento que permaneció allí por los siguientes 10 días, al término de estos la hembra fue retirada y diez días después de esta operación se ingresaron al alojamiento de forma simultánea tres hembras que permanecieron allí durante 10 días más. En los dos periodos temporales en los que las hembras fueron introducidas en el alojamiento, se registró adicionalmente, número de cópulas, agarres, montas y despliegues efectuados por cada uno de los machos del grupo. Con base en los registros realizados se calculó el índice de eficacia copulatoria de cada macho y su relación con el estatus de dominancia.

Los machos que presentaron el índice de eficacia copulatoria más bajo en el experimento 1, fueron seleccionados para el experimento 2. En el experimento 2 los machos seleccionados fueron condicionados clásicamente, utilizando un ensayo diario de condicionamiento durante diez días consecutivos y posteriormente fueron probados en dos situaciones de competencia por acceso copulatorio a una hembra receptiva, una en presencia

del EC y otra en ausencia de éste. Se registró el tiempo de permanencia en la zona de aparición del EC, latencia de cópula y el índice de eficacia copulatoria.

*Experimento 1:**Relaciones de Dominancia y Eficacia Copulatoria*

En la mayoría de estudios en los que se ha evaluado la relación existente entre estatus de dominancia y éxito reproductivo, se ha encontrado que los machos dominantes con frecuencia alcanzan mayor eficacia reproductiva que machos subordinados (White et al., 2010). Sin embargo, en algunas especies se ha observado una relación inversa entre estas dos variables. En un estudio sobre este tema en codornices japonesas, realizado por Ophir y Galef (2003), se encontró que las hembras prefieren permanecer junto a machos subordinados, este hecho fue relacionado con la alta frecuencia de agresiones exhibida por el macho dominante que podría implicar un daño potencial para la hembra durante el apareamiento. En el estudio de Ophir y Galef (2003) los machos observados por las hembras no se encontraban interactuando físicamente, sino a través de una división de lámina transparente y el estatus de dominancia fue asignado a partir del número de picoteos realizados por cada uno de los machos a la división transparente que los separaba; por otra parte, la preferencia de la hembra por uno u otro macho, fue evaluada mediante el tiempo de permanencia en el área próxima a la caja de alguno de los dos machos, nunca se permitió a los sujetos interactuar de manera directa. La preferencia de las hembras por machos más dominantes podría estar restringida a las condiciones particulares utilizadas en este estudio para evaluar el estatus de dominancia de un macho; un estudio en el que la relación de dominancia entre dos machos sea establecida por medio de una interacción directa y que evalúe directamente la efecto de esto en el éxito reproductivo o al menos en la eficacia copulatoria de los machos ayudaría a comprender mejor la relación entre dominancia y éxito reproductivo en esta especie.

El objetivo del experimento 1 fue evaluar las relaciones existentes entre el estatus social exhibido por un macho, su eficacia copulatoria y su éxito reproductivo obtenido, en una situación de competencia por el acceso a una pareja reproductiva. Se conformaron tríos

experimentales en los que se evaluó la relación existente entre el estatus de dominancia de cada macho y su eficacia copulatoria.

Método

Sujetos

Se utilizaron 18 codornices japonesas macho de 12 semanas de edad al inicio del experimento. Las codornices fueron proporcionadas por el *CIEM Colombia* productor masivo de codornices japonesas, lassoto y blanca americana, que contó con las condiciones técnicas apropiadas para este estudio. Todos los machos fueron recibidos en el laboratorio de 8 semanas de edad y fueron alojados de manera individual hasta el inicio del estudio. Se les proporcionó agua y concentrado para codornices de manera permanente. El ciclo luz-oscuridad al que fueron expuestos los sujetos desde su ingreso al laboratorio fue de 16L:8O.

Instrumentos

Se utilizó una cámara de video digital *Sony DCRDVD308* para realizar las grabaciones. Para el alojamiento de los sujetos fueron utilizadas seis cajas de madera de 180cm de ancho x 100cm alto x 120cm profundo, con ventanas laterales y dos puertas frontales de red metálica (ver figura 1). El alimento y la bebida fueron dispuestos en los extremos laterales de las cajas de vivienda en recipientes plásticos semicirculares. También fueron utilizadas una incubadora de huevos elaborada por *CIEM Colombia* con capacidad para 300 huevos de codorniz, con regulación de temperatura, humedad y volteo automática y, una nevera -20° marca *Phillips*.

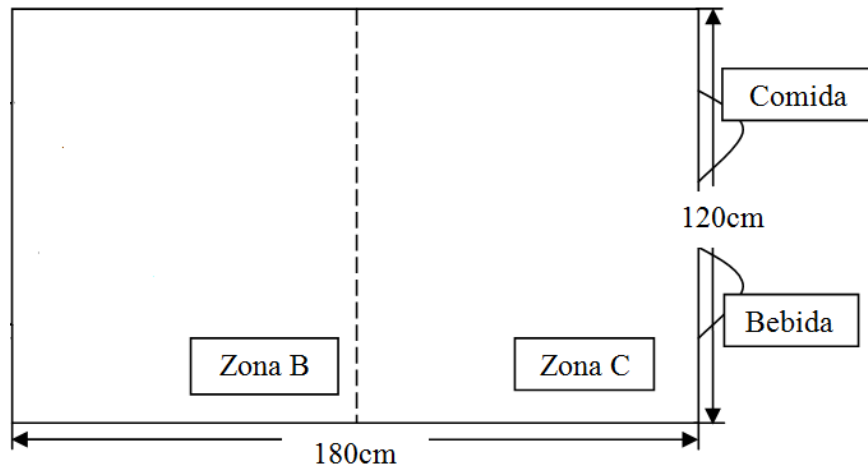


Figura 1. Plano de la caja de la caja de alojamiento.

Para los análisis de paternidad se utilizó una micro-centrífuga refrigerada *Eppendorf*, un termociclador *PTC 100 MJ Research* para 96 muestras, una cubeta para electroforesis marca *Biorad*, un foto documentador *Intensity Ultralum Electronic UV* y un secuenciador *ABI-Avant 3100 Applied Biosystems, Inc.*

Procedimiento

Desde el ingreso de los sujetos al laboratorio hasta la finalización del estudio, se registró de manera interdiaria su peso y el área de su glándula cloacal (longitud frontal de la glándula en milímetros x longitud lateral de la glándula en milímetros desde su inicio hasta el punto más externo).

Diez semanas después del ingreso al laboratorio, cuando se observó estabilidad en los pesos y áreas de la glándula cloacal, los sujetos fueron divididos en grupos de tres machos. Se conformaron seis tríos. La conformación de cada trío se realizó cuidando que el peso corporal de los sujetos fuera similar $\pm 3\text{gr.}$ y el área de la glándula cloacal difiriera $\pm 50\text{mm}^2$. El criterio de conformación de los tríos de machos fue elaborado a partir de observaciones piloto, en las que se encontró que, cuando los machos diferían más de 10gr. en su peso corporal, el sujeto menos pesado de cada trío tenía alta probabilidad de sufrir fuertes agresiones por parte

de los otros dos machos, haciendo necesario su retiro del experimento y ocasionando la pérdida de todo el grupo experimental.

Los machos seleccionados para conformar los tríos de observación tuvieron tres días de experiencia sexual individual, con una hembra receptiva durante 5 minutos, una vez todos los machos de un trío hubieran copulado durante los ensayos de experiencia sexual, por tres días consecutivos se iniciaba el periodo de alojamiento compartido.

Cada trío habitó de manera permanente en una caja de alojamiento (ver figura 1). Cada uno de los grupos fue grabado a diario durante 30 minutos en un momento al azar entre las 8:30am y las 10:30am por 40 días consecutivos. El estudio se dividió en cuatro fases. En la fase 1, cada trío compartió alojamiento por 10 días; en la fase 2, fue introducida una hembra (de la misma edad de los machos) en estado de receptividad sexual que fue retirada el día 20 después de la grabación; en la fase 3, cada trío de machos compartió en ausencia de hembras durante 10 días; en la fase 4, fueron introducidas tres hembras en estado de receptividad sexual durante 10 días (para un esquema del procedimiento ver Tabla 1). A partir de las grabaciones se registró número y dirección de picoteos, persecuciones, empujones, agarres y montas entre machos.

Los huevos puestos por las hembras introducidas a la caja de alojamiento de los machos fueron colectados y marcados desde el primer día de introducción al alojamiento hasta el 5 día después de su retiro del alojamiento. Cada 5 días los huevos recolectados eran ingresados a la incubadora durante 15 días, a 37°C con volteos automáticos cada 30 minutos. El día 15 de incubación, los huevos fueron retirados de la incubadora, organizados en cubetas y conservados a -20°C.

Tabla 1.

Esquema de la extensión temporal de cada una de las fases de las que se compuso el procedimiento del experimento 1.

<i>Estabilización de pesos y glándulas</i>	<i>Experiencia sexual</i>	<i>Tres machos</i>	<i>Tres machos + una hembra</i>	<i>Tres machos</i>	<i>Tres machos + tres hembras</i>
70 días	3 días	10 días	10 días	10 días	10 días

Durante los cuarenta días de observación se realizó un registro continuo, a partir de las videograbaciones, de número de ocurrencias de persecuciones, agarres, montas, picoteos y empujones entre machos, utilizando un muestreo de animal focal. Durante los días en los que fueron introducidas hembras a la caja de alojamiento, se registró adicionalmente el número de ocurrencias de persecuciones, agarres (a), montas (m) y cópulas (c) de cada uno de los machos, posteriormente se calculó el índice de eficacia copulatoria de cada macho ($c / a + m + c$). Los registros fueron realizados por dos observadores previamente entrenados, se evaluó el índice de acuerdo entre observadores en tres oportunidades al azar durante todo el estudio y para todos los casos fue superior a 0,8. Los sujetos fueron identificados por medio de marcas en las patas con su número de registro y por la configuración de su plumaje corporal. Las configuraciones de plumaje fueron establecidas por medio de grabaciones individuales realizadas a cada sujeto desde tres ángulos.

Para los análisis de paternidad se colectaron muestras de 1ml de sangre intravenosa de las hembras y machos observados, las muestras fueron almacenadas con 0,1ml de anticoagulante EDTA en tubos *ependorff* para 1,5ml y conservadas a -20°C .

Se extrajo el ADN genómico a partir de 300 μl de la sangre almacenada, utilizando el protocolo modificado del *Kit Wizard Genomic purification system* para extracción de ADN en sangre. Brevemente, a los 300 μl de sangre se añadieron 900 μl de buffer de lisis celular, se homogenizó en el vórtex y se centrifugó durante 5min. a 13.000rpm, se descartó el

sobrenadante y se añadió 300µl de buffer de lisis nuclear, se homogenizó en el vórtex y se puso a incubar en un termo-bloque a 37°C durante 1 hora, al término de esta hora, se añadieron 100µl adicionales de lisis nuclear, se homogenizó en el vórtex y se dejó incubando una hora más, finalizado el tiempo de incubación se centrifugó durante 10min. a 13.000rpm, se transfirió el sobrenadante a un tubo con 300µl de isopropanol al 90% después de mezclar por inversión, se centrifugó 20min a 13.000rpm, se descartó el sobrenadante, se añadió 300µl de etanol helado al 70% y después de centrifugar una última vez y descartar el sobrenadante se dejó secar el tubo con el ADN extraído a temperatura ambiente por 20mins, finalizado este tiempo se agregaron 300µl de solución de rehidratación y se dejó incubando a temperatura ambiente toda la noche. Al día siguiente, las extracciones de ADN fueron verificadas en geles de agarosa al 1% teñidos con bromuro de etidio, las muestras fueron sembradas con azul de bromofenol, la electroforesis se dejó correr durante 20min. utilizando buffer TBE 10X. Los geles fueron analizados al la lámpara ultravioleta y las muestras extraídas exitosamente fueron almacenadas a -20°C para la amplificación.

La extracción del ADN genómico del tejido de embrión se realizó a partir de una muestra de 5mg. de tejido embrionario descartando huesos y plumas, utilizando el protocolo modificado del *Kit Wizard SV genomic DNA purification system* para extracción de ADN en tejidos y colas de ratón. A cada muestra de tejido se añadió 600µl de buffer de digestión (200µl de lisis nuclear, 50µl de EDTA a 0,5M, 20µl de proteinasa K a 20mg/ml y 5µl de RNAsa a 4mg/ml, se homogenizó en el vórtex y se incubó a 55°C durante 8 horas. Al finalizar el tiempo de incubación, se homogenizó en el vórtex y se añadió 100µl de lisis nuclear, se mezcló por inversión, se añadió 550µl de solución de precipitación de proteínas, se homogenizó en el vórtex, se centrifugó por 10min a 13.000rpm, se transfirió el sobrenadante a un tubo con 600µl de isopropanol, se centrifugó por 5 minutos, se descartó el sobrenadante y se añadió 600µl de etanol helado al 80%, se centrifugó nuevamente, se descartó el

sobrenadante y se dejaron secar los tubos con el ADN extraído durante 20min a temperatura ambiente, finalizado este tiempo se rehidrató con 300µl de agua libre de nucleasas. Se separaron alícuotas de 100µl de este ADN extraído y fueron tratadas con 30µl de RNAsa antes de la amplificación.

La amplificación se realizó a partir de 1µl del ADN extraído. Se utilizaron 5 marcadores microsatelitales de la especie (Kayang et al., 2004 - GUJ001, GUJ006, GUJ037, GUJ079 y GUJ100) seleccionados con base en la heterocigocidad observada y la similitud en la temperatura de alineación. Para la amplificación de todos los primers se preparó una solución con 16,5µl de H₂O miliq, 2,50µl de buffer 10x, 0,50µl de dNTPs a 1,25mM, 1µl de primer FW a 5pM, 1µl de primer RV a 5pM, 0,50µl ó 0,35µl de MgCl₂ 50mM dependiendo del primer, 0,25µl de TAQ polimerasa 5U/µl y 1µl de ADN. Esta preparación fue llevada a PCR (reacción en cadena de la polimerasa) con una temperatura inicial de 94°C durante 10 minutos, 94°C durante 30seg para desnaturalización, 56°C (GUJ79, GUJ37 y GUJ100), 53°C (GUJ006) ó 64°C (GUJ001) por 1min para alineación de primers, 72°C por 1min para activación de la polimerasa, repetición de los pasos 2-4 durante 40 ciclos para amplificación de la secuencia, 72°C por 10min para finalización de las hebras y 4°C por 15h para conservación.

El genotipado se realizó a partir de 3µl del producto de amplificación, se añadió 15µl de formamida y 0,5µl del marcador gene scan liz-500. Los productos de amplificación fueron genotipados, previa desnaturalización de las muestras durante 3 minutos a 95°C, en el secuenciador automático el tamaño de los alelos fue determinado a través de los programas Genotyper 3.0 y GeneMapper 3.1 (ABI).

Se usaron marcadores microsatelitales para las evaluaciones de paternidad porque presentan alto grado de polimorfismo, se heredan de forma mendeliana, su naturaleza es

codominante, son relativamente estables y su amplificación se realiza de forma relativamente sencilla por medio de PCR (Kayang et al., 2004).

Se utilizó el programa Kingroup (Konovalov, Manning & Henshaw, 2004) para identificar pares padre-hijo en un grupo familiar particular. Kingroup computa los pares de coeficientes de parentesco entre individuos usando un algoritmo. Es posible comparar la verosimilitud de hipótesis de parentesco alternativas usando este programa.

Resultados

El objetivo del primer estudio consistió en describir la relación existente entre el estatus social exhibido por un macho, su eficacia copulatoria y su éxito reproductivo, en una situación de competencia por el acceso a una pareja reproductiva. Nueve grupos de tres machos cada uno, fueron registrados durante 40 días consecutivos, 20 de estos 40 días permanecieron en alojamiento compartido en ausencia de hembras y la otra mitad en presencia de hembras. De los 9 grupos observados 3 fueron retirados del estudio debido a que los machos presentaban heridas que ponían en riesgo su salud, las heridas fueron ocasionadas por los enfrentamientos agresivos asociados al establecimiento de la relación de dominancia al interior de los grupos de observación; los machos heridos fueron retirados del alojamiento compartido a un alojamiento individual en el que se les proporcionó suplemento alimenticio en el agua *promocalier* para ayudar a recuperar peso y suero más electrolitos para rehidratarlos; adicionalmente, las heridas fueron limpiadas dos veces al día con *Isodine solución* y tratadas con antiséptico tópico en crema *Verdemint para uso veterinario* hasta observar cicatrización. Los 6 grupos restantes completaron las 4 fases observacionales a cabalidad, los resultados reportados en este apartado corresponden a estos 6 grupos.

En cada uno de los grupos observados se identificó el establecimiento de relaciones ganador-perdedor en diadas, dando lugar a una organización lineal entre los tres machos, en la

que para todos los casos el macho que menos cantidad de agresiones promedio recibió, fue quien mayor cantidad de comportamientos agresivos ejecutó (ganador) y a su vez el macho que menos comportamientos agresivos ejecutó, fue quien más agresiones recibió (perdedor 2), para todos los grupos uno de los tres machos igualó en promedio el numero de agresiones recibidas con el numero de agresiones ejecutadas (perdedor 1), sin exceder el máximo de agresiones ejecutadas por el macho ganador, ni el máximo de agresiones recibidas por el macho perdedor 2. La proporción de acciones: recepciones fue de 3:1 para el macho ganador, de 1:4 para el macho perdedor 2 y de 1:1 para el macho perdedor 1. Para los machos ganador y perdedor 2, las diferencias inter e intra individuales entre promedio de agresiones ejecutadas y promedio de agresiones recibidas alcanzó significancia estadística (ANOVA, interindividual $F(2,18) = 11,245 p < 0,05$; intraindividual $F(2,18) = 6,153 p < 0,05$) (ver figura 2).

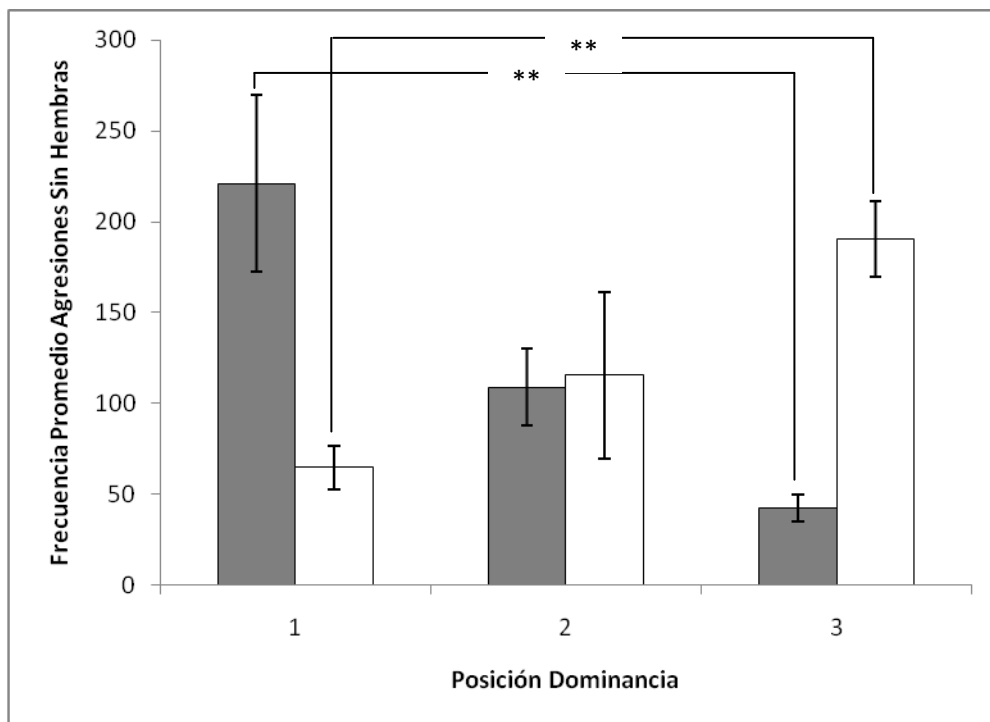


Figura 2. Frecuencia promedio (\pm error estándar) de agresiones ejecutadas y recibidas durante las observaciones en ausencia de hembras, por los machos ganador (1), perdedor 1(2) y

perdedor 2(3). Las barras oscuras muestran la frecuencia promedio de agresiones ejecutadas y las barras claras la frecuencia promedio de agresiones recibidas.

Cuando una o tres hembras fueron introducidas a la caja experimental la diferencia entre agresiones ejecutadas y agresiones recibidas se hizo menor intra e interindividualmente. Sin embargo, el macho ganador continuó siendo quien más agresiones ejecutó y menos agresiones recibió, en una proporción de 2:1; el macho perdedor 2 fue quien menos agresiones ejecutó y más recibió, en una proporción de 1:2; y el macho perdedor 1 continuó igualando el promedio de agresiones ejecutadas con el promedio de agresiones recibidas en una proporción de 1:1 (ver figura 3). El macho ganador disminuyó la frecuencia de agresiones ejecutadas en presencia de las hembras en comparación con las acciones ejecutadas en ausencia de estas en un 29%, mientras que, el macho perdedor 2 incrementó el promedio de agresiones ejecutadas en un 34% en presencia de las hembras. Por otra parte, el macho ganador aumentó el promedio de agresiones recibidas en un 17% en presencia de las hembras, mientras que el macho perdedor 2 disminuyó la frecuencia de agresiones recibidas en un 18% en presencia de las hembras; sin embargo, ninguna de estas diferencias alcanzó significancia estadística. En 5 de los 6 grupos el macho perdedor 2 fue el mismo independientemente de la presencia o ausencia de hembras, mientras que el macho ganador y el macho perdedor 1 fueron iguales en todas las fases solo para la mitad de los grupos. El número de agresiones ejecutadas por los machos ganador y perdedor 2 fue estadísticamente diferente (ANOVA, $F(2,18) = 4,156$ $p < 0,05$), pero el número de agresiones recibidas no lo fue (ANOVA, $F(2,18) = 2,041$ $p > 0,05$).

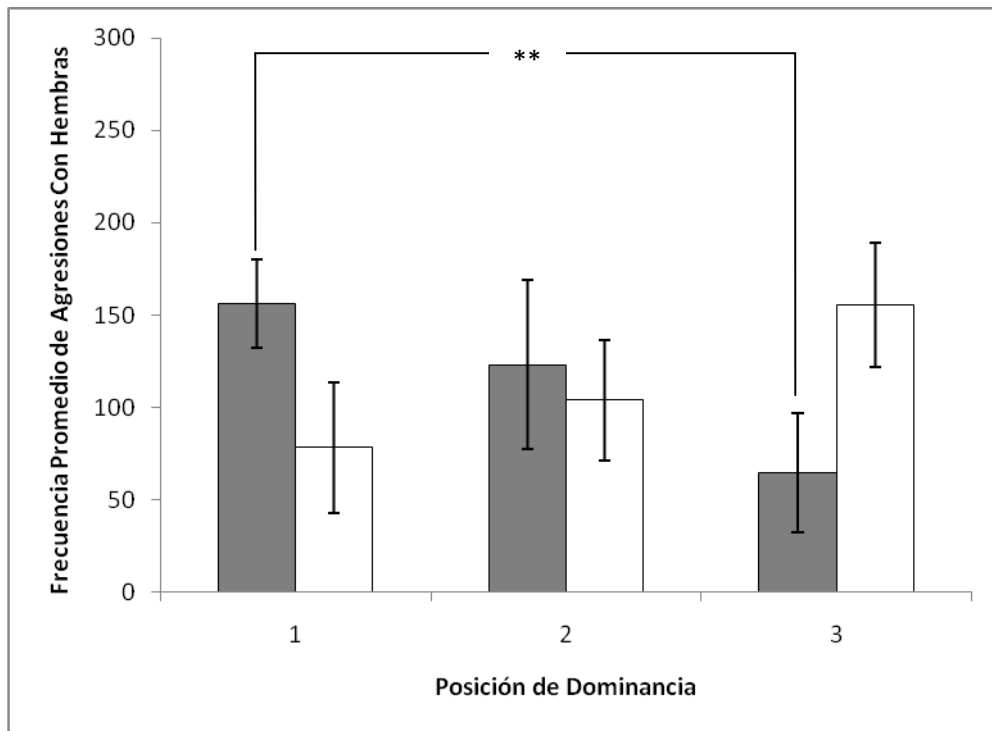


Figura 3. Frecuencia promedio (\pm error estándar) de agresiones ejecutadas y recibidas durante las observaciones en presencia de hembras, por los machos ganador (1), perdedor 1(2) y perdedor 2(3). Las barras oscuras muestran la frecuencia promedio de agresiones ejecutadas y las barras claras la frecuencia promedio de agresiones recibidas.

Se encontró una relación directa entre el estatus ganador-perdedor y el índice de eficacia copulatoria, el macho ganador de cada grupo fue el que registró mejor índice de eficacia copulatoria, es decir menor cantidad de agarres y montas por cada cópula exitosa lograda ($M = 0,24$, $EE = 0,064$) siendo 0,33 el índice de eficacia copulatoria óptimo, obtenido por un individuo que por cada secuencia de agarre y monta alcanza una cópula, el macho perdedor 1 alcanzó un índice de $M = 0,12$, $EE = 0,035$ y el macho perdedor 2 obtuvo un índice de $M = 0,04$, $EE = 0,019$. La diferencia entre el índice de eficacia copulatoria alcanzado por los machos ganadores ($M = 0,24$, $EE = 0,06$) y el alcanzado por los machos perdedores ($M = 0,04$, $EE = 0,01$) fue estadísticamente significativa ANOVA, $F(2, 15) = 4,45$, $p < 0,05$ (ver figura 4).

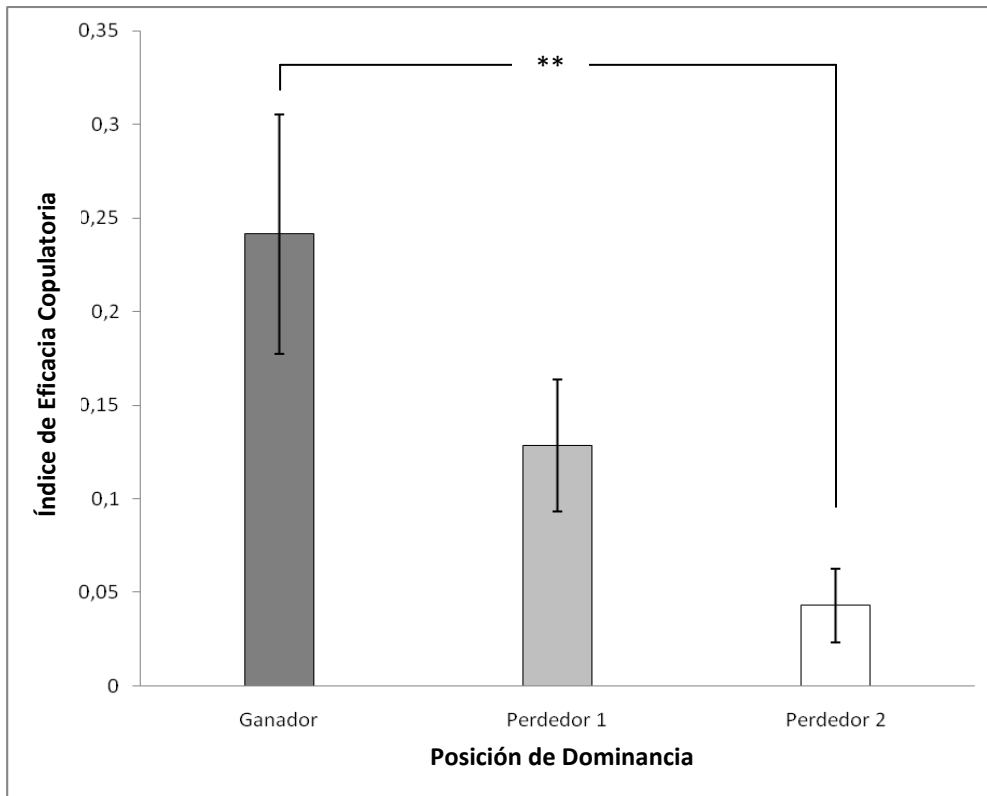


Figura 4. Índice de eficacia copulatoria ($c / a + m + c$) promedio obtenido (\pm error estándar) por los machos ganador, perdedor 1 y perdedor 2. Los machos ganador y perdedor 2 muestran una diferencia estadísticamente significativa en el índice de eficacia copulatoria obtenido ($p < 0,05$).

En cuanto a los análisis moleculares para la asignación de paternidades se observó en la población un polimorfismo que varió entre 5 y 9 alelos en los locus utilizados. Se encontró un error en la asignación de alelos para los locus GUV79 y GUV006, dos de los alelos fueron asignados a estos locus de manera repetida, esto pudo afectar la asignación de paternidades. En total fueron analizados ochenta y ocho embriones, 70 paternidades fueron asignadas aceptando una probabilidad de error superior a 0,05 y 22 paternidades fueron asignadas a partir de índices de parentesco negativos o con diferencias pequeñas en el parentesco compartido entre los candidatos a padre y el embrión. Por otra parte, se encontró una desviación del equilibrio de *Hardy-Weinberg* en la población, lo cual indica una alta

probabilidad de apareamiento endogámico, esta situación pudo introducir error en la asignación de alelos por locus y por consiguiente en los análisis de paternidades. Considerando las fuentes de error que pudieron influir en la asignación de paternidades, estos datos no fueron considerados en el análisis de resultados ni en la discusión de estos.

Discusión

En el experimento 1 se encontró que al interior de cada trío experimental, los machos que ejecutaron un mayor número de agresiones, recibieron un menor número de estas; mientras que, los que recibieron mayor número de agresiones fueron los que menor número de despliegues agresivos realizaron. Los machos más agresivos alcanzaron mayor índice de eficacia copulatoria cuando las hembras fueron introducidas a la caja de alojamiento, es decir, alcanzaron mayor número de cópulas en un número menor de intentos; los machos menos agresivos de cada trío fueron los que menor índice de eficacia copulatoria alcanzaron.

Los resultados del experimento 1 sugieren un establecimiento de relaciones de dominancia en diadas en las codornices japonesas macho. Estas diadas de machos ganador-perdedor tienen la propiedad de ser transitivas, es decir, el macho ganador A de una diada A-B, generalmente resultaría también ganador en un enfrentamiento con el macho perdedor C de la diada B-C. Esta transitividad daría lugar a la construcción de jerarquías de dominancia tendientes a la linealidad como las que se han observado en otras especies del orden de las gallináceas como los gallos domésticos (Bayly, Evans, y Taylor, 2006). Debido a que los machos ganadores de cada grupo fueron los que más agresiones ejecutaron y menos agresiones recibieron, mientras que, los perdedores fueron los que menos agresiones ejecutaron y más agresiones recibieron, al parecer la mejor defensa es una buena ofensa para sujetos de esta especie, por esta razón, los machos que no ejecutan despliegues agresivos, se

convierten en blancos más fáciles de las agresiones de otros machos y permanecen en la posición de perdedores.

El establecimiento de una jerarquía de dominancia con estas características, podría tener valor en la competencia por el acceso a recursos valiosos como hembras receptivas. En presencia de las hembras, el macho ganador de cada grupo continuó presentando la mayor frecuencia de acciones agresivas; sin embargo, el número de agresiones recibidas por él y por el macho perdedor 2 (el más subordinado del trío) no difirió de forma significativa. Al parecer, mantener el estatus de ganador al interior de los grupos construidos experimentalmente resultó en un costo energético considerable, en términos del despliegue constante de comportamientos agresivos en ausencia de hembras, pero también en términos del número de agresiones recibidas en presencia de estas; ser el perdedor 2 de cada grupo experimental implicó recibir un alto número de agresiones, pero también ejecutar un cantidad de agresiones significativamente más baja que el macho ganador.

Podría considerarse la existencia de un compromiso entre el estatus de dominancia y el acceso a los recursos, los machos ganadores al interior de un grupo realizarían una alta inversión energética en despliegues agresivos, pero tendrían un acceso privilegiado a los recursos, por ejemplo hembras, como se observó en este experimento; mientras que, los machos perdedores no realizarían una alta inversión en despliegues agresivos pero tampoco tendrían acceso privilegiado a los recursos. Estos dos patrones de comportamiento podrían considerarse estrategias evolutivamente estables (EEE, Dawkins, 1980), el costo impuesto a los machos con acceso privilegiado a los recursos sería la inversión en comportamientos agresivos mientras que, el costo impuesto a los machos perdedores sería acceso restringido a los recursos. La estrategia óptima en una población dependería de las frecuencias con las cuales se presentaran las dos alternativas comportamentales disponibles, en una población donde el número de individuos que asume una estrategia no agresiva es mayor que el de

individuos que asumen una estrategia agresiva, la estrategia óptima sería invertir en despliegues agresivos y ganar acceso privilegiado a los recursos.

Tanto machos ganadores como machos perdedores accedieron al recurso limitado, en este caso las hembras receptivas y, aunque los machos perdedores tuvieron acceso limitado a ellas también lograron copular, la estrategia adoptada por los machos perdedores para alcanzar acceso a los recursos sin necesidad de invertir en despliegues agresivos podría depender del aprendizaje. El experimento 2 de este estudio pretende realizar un primer abordaje empírico para poner a prueba esta idea.

Los resultados de este estudio difieren de lo reportado por Ophir y Galef (2003) sobre la preferencia de hembras de codorniz japonesa por machos subordinados, los investigadores permitieron a hembras de esta especie elegir entre dos machos que habían sido previamente observados durante un enfrentamiento agresivo en el que no había interacción real entre los dos sujetos debido a que se encontraban separados por un lámina transparente. Las diferencias en los resultados pueden estar relacionados con el hecho de que en el presente estudio se permitió a machos y hembras interactuar estableciendo contacto físico, durante un periodo más prolongado que el utilizado en el estudio de Ophir y Galef (5 minutos) y adicionalmente, el resultado de la elección femenina y de la competencia entre machos ocurrió de manera simultánea, por esta razón, resulta difícil asegurar que los resultados obtenidos corresponden al proceso de elección femenina y no al de la competencia entre machos pre y/o post cópula.

*Experimento 2:**El Papel del Condicionamiento Pavloviano en la Eficacia Copulatoria*

En el experimento 1, se encontró una relación entre el estatus de dominancia de un macho y su eficacia copulatoria. Machos que realizaron mayor número de agresiones y recibieron menor número de ellas, fueron machos clasificados como dominantes y alcanzaron un mayor índice de eficacia copulatoria, es decir, mayor número de cópulas en un menor número de intentos; sin embargo, los machos subordinados en la jerarquía, en particular los que recibieron más número de agresiones y ejecutaron menos (perdedor 2), también lograron copular, aunque requirieron más intentos para ello.

El objetivo del segundo estudio fue evaluar la efecto del aprendizaje en el éxito reproductivo del macho perdedor 2, que fue el que alcanzó menor índice de eficacia copulatoria de los tres sujetos que componían cada uno de los seis grupos. El macho perdedor 2 de cada grupo fue condicionado clásicamente y probado junto con los otros dos machos de su grupo para evaluar la efecto del aprendizaje en el contexto de la competencia entre machos por el acceso a una pareja reproductiva.

*Método**Sujetos*

Los sujetos utilizados fueron los mismos del experimento 1 y las condiciones de mantenimiento durante este experimento fueron las mismas descritas en el anterior experimento.

Instrumentos

Los instrumentos utilizados fueron los mismos descritos para el experimento 1. La caja de alojamiento fue modificada. Se acopló una pequeña caja de madera de 60cm ancho x 60cm alto x 60cm de profundo a uno de los extremos de la caja de alojamiento, las dos cajas (la grande y la pequeña) estaban comunicadas por una puerta de madera que era accionada

con una polea. El piso de la caja experimental fue dividido en tres áreas para la realización de las observaciones. La zona A correspondió a un rectángulo de 60cm x 30cm justo en frente de la puerta donde era liberado el EI (hembra en estado receptivo), la zona B correspondió al área circundante a la zona A hasta la mitad de la caja y la zona C correspondió a la mitad de la caja restante (ver figura 5). El alimento y la bebida fueron dispuestos en el extremo lateral de las cajas de vivienda, opuesto a la puerta de ingreso del EI, en recipientes plásticos semicirculares.

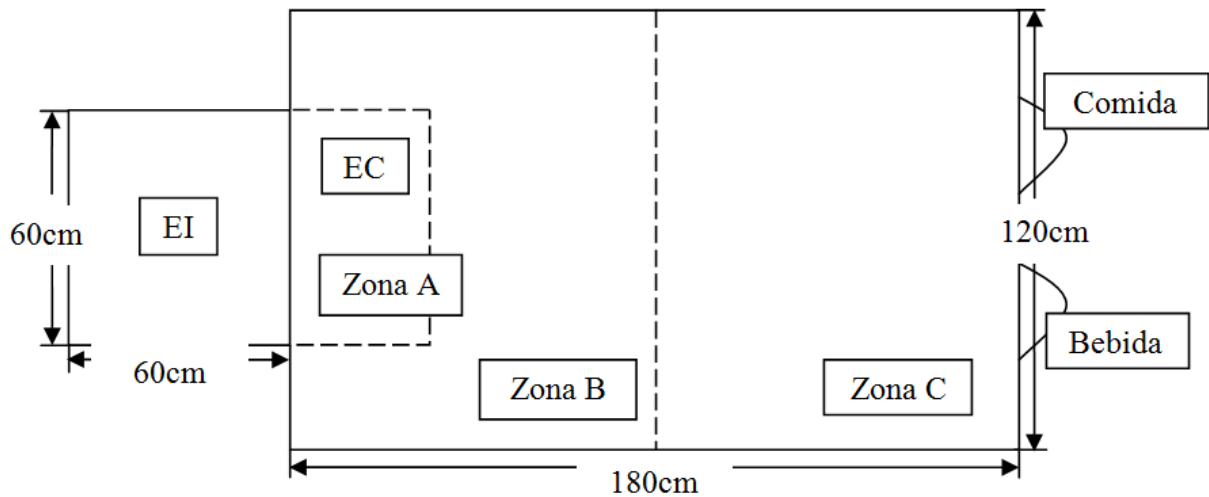


Figura 5. Plano de la caja experimental utilizada para los ensayos de condicionamiento.

El objeto usado como estímulo condicionado fue un modelo de cuello y tronco de codorniz de tela sujeto a una lámina de acrílico (Ver figura 6).

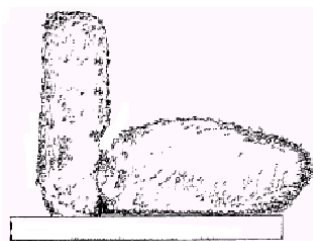


Figura 6. Modelo de cuello y tronco de codorniz utilizado como EC. Tomado de Krause, M., Cusato & Domjan (2003).

Procedimiento

Se realizó un procedimiento de condicionamiento clásico de la respuesta sexual, utilizando un arreglo temporal de demora breve, el EI correspondió a acceso copulatorio a una hembra sexualmente receptiva y el EC un modelo cuello y tronco de codorniz. Solo uno de los sujetos de cada trío fue condicionado (sujeto experimental), los dos sujetos restantes (sujetos control) recibieron el mismo número de presentaciones del EC y el EI recibidas por el sujeto condicionado, pero de forma explícitamente no pareada. Los ensayos de condicionamiento tuvieron lugar en la caja de alojamiento.

De los sujetos observados durante el experimento anterior se seleccionó al macho con menor índice de cópulas de cada uno de los grupos (sujeto experimental). Durante 10 días consecutivos entre las 08:00 horas y las 09:00 horas, los dos sujetos control de cada grupo fueron retirados de la caja de habitación, los sujetos experimentales de cada grupo permanecieron solos en la caja de alojamiento durante 40 minutos. Al finalizar los 40 minutos se inició la video grabación, 150 segundos después de haber iniciado la video grabación se bajó el EC por medio de una polea y se mantuvo sobre el suelo de la jaula durante 30 segundos, finalizados los treinta segundos, el EC fue levantado y simultáneamente la puerta de la caja lateral en la que se encontraba una hembra en estado de receptividad sexual fue accionada para permitir que macho y hembra interactuaran durante 300 segundos. Finalizados los 300 segundos, la hembra fue retirada de la caja del macho de forma manual y el macho experimental fue dejado solo en la caja de alojamiento durante 1 hora más. Al término de esta hora, los dos machos control fueron introducidos en la caja de alojamiento de forma permanente hasta el siguiente ensayo experimental que tendría lugar 22 horas después.

Se realizaron tres sesiones de prueba EC-EI. Se mantuvo a los tres sujetos de cada grupo en la caja de alojamiento durante la prueba, se realizó una presentación diaria del EC seguida por la presentación de la hembra (EI) durante tres días consecutivos, conservando los

mismos parámetros temporales utilizados durante las sesiones de entrenamiento. Antes de la primera sesión de prueba los dos sujetos de cada grupo que no fueron condicionados (sujetos control) recibieron 10 presentaciones explícitamente no pareadas del EC y el EI. Tres días después de finalizar el grupo de pruebas, se realizó una presentación diaria del EI en ausencia del EC durante tres días consecutivos, mientras los tres sujetos de cada grupo se encontraban presentes en la caja de alojamiento. Se tomaron dos medidas de adquisición de RC, tiempo de permanencia en la zona 0 (zona más próxima al lugar de aparición del EI) y latencia de cópula (tiempo transcurrido desde la aparición del EI hasta la copula).

Los análisis de paternidad fueron realizados siguiendo el mismo procedimiento descrito en el experimento 1.

Resultados

El objetivo del segundo estudio fue evaluar la efecto del aprendizaje en el éxito reproductivo del macho perdedor 2, que fue el que alcanzó menor índice de eficacia copulatoria de los tres sujetos que componían cada uno de los seis grupos. El macho perdedor 2 de cada grupo fue condicionado clásicamente y probado junto con los otros dos machos de su grupo para evaluar la efecto del aprendizaje en el contexto de la competencia entre machos por el acceso a una pareja reproductiva.

De los seis sujetos condicionados se observó adquisición de RC en 5 de ellos, sin embargo, el procedimiento fue desarrollado en su totalidad incluso con el sujeto que no presentó adquisición de RC, el único sujeto que no copuló durante los ensayos de entrenamiento, fue el mismo que no evidenció adquisición de RC. A partir del ensayo 7 de condicionamiento, se observaron diferencias estadísticamente significativas ($F(8,38) = 5,887$ $p < 0,05$) en los tiempos de permanencia en la zona 0. En comparación con los tiempos registrados durante los primeros 3 ensayos, los sujetos incrementaron su tiempo de permanencia en la zona 0 durante la presentación de EC (ver figura 7). Al comparar la

latencia de cópula se observó una diferencia estadísticamente significativa entre el primer ensayo de condicionamiento y el último ensayo, registrándose menores tiempos de latencia de cópula durante el último ensayo de condicionamiento ($t(5) = 5,407$ $p < 0,05$) (ver figura 8). Los registros de la sesión 1 de condicionamiento se perdieron por errores de grabación de los archivos en el DVD, los datos presentados en las figuras 7 y 8 corresponden a las sesiones 2 a 10.

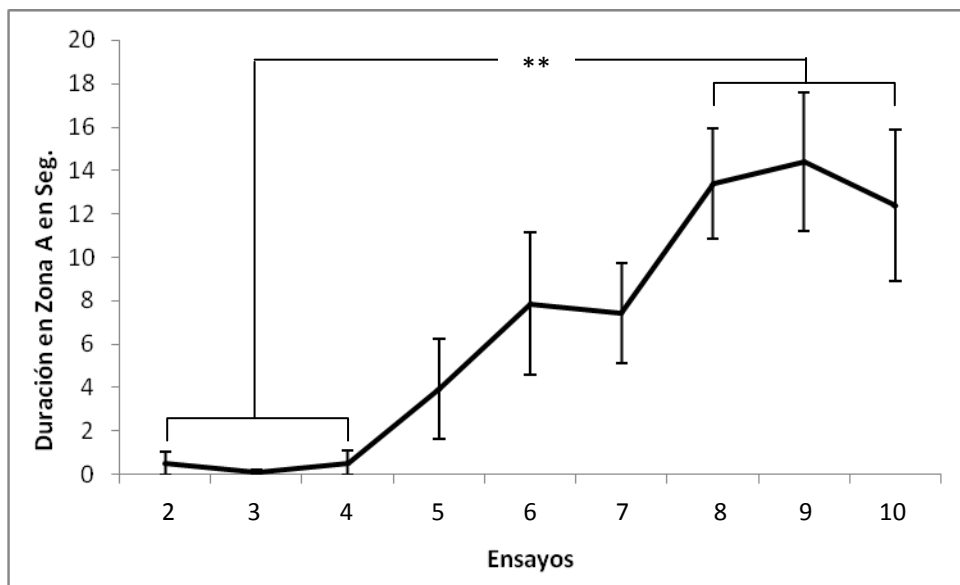


Figura 7. Tiempo de permanencia promedio (\pm error estándar) en la zona de presentación del estímulo condicionado, zona A, durante la presentación del EC en cada ensayo de condicionamiento. Los puntos enlazados señalados con doble asterisco, tres primeros ensayos y tres últimos ensayos, presentan diferencias estadísticamente significativas ($p < 0,05$).

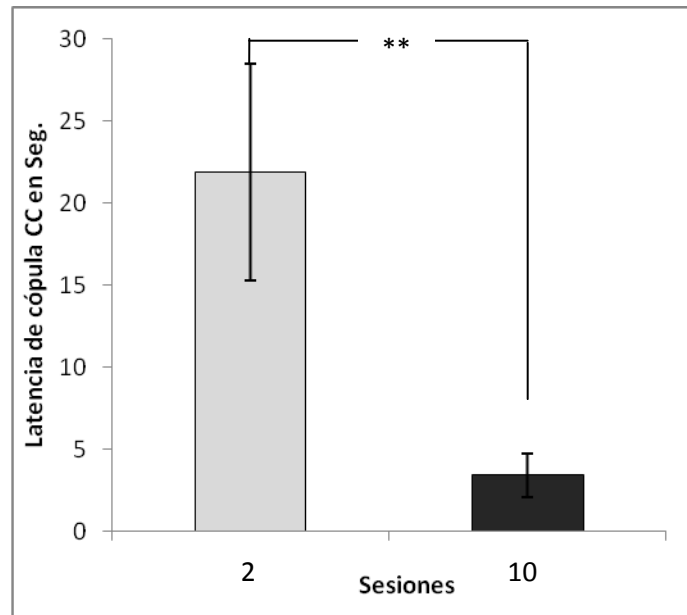


Figura 8. Latencia de cópula promedio (\pm error estándar) observada en los ensayos 2 y 10 de condicionamiento. Se encuentra diferencia estadísticamente significativa ($p < 0,05$).

Durante tres ensayos se evaluó en un contexto de competencia sexual el efecto del aprendizaje sobre la conducta copulatoria del macho que fue condicionado. Durante estos ensayos el EC y EI fueron presentados bajo las mismas condiciones establecidas para los ensayos de condicionamiento. Todos los sujetos de cada grupo copularon en los ensayos de prueba, excepto por el macho que no mostró evidencia de adquisición de RC ni intentos de cópula durante los ensayos de entrenamiento. Se evaluó la latencia de cópula y el índice de eficacia copulatoria para cada uno de los machos del grupo, se encontró una diferencia estadísticamente significativa entre la latencia de cópula exhibida por los machos no condicionados de todos los grupos y los machos condicionados, estos últimos para todos los casos establecieron contacto cloacal con la hembra significativamente más rápido que los machos no condicionados (Mann Whitney $U = -2,309$ $p < 0,05$) (ver figura 9). Los machos condicionados permanecieron próximos a la puerta de la caja de donde era liberada la hembra. El índice de eficacia copulatoria de los tres machos no difirió significativamente después del condicionamiento. Durante el segundo y tercer ensayo de prueba, los machos no

condicionados recibieron presentaciones no pareadas EC-EI para demorar la adquisición de una respuesta condicionada como resultado de las presentaciones pareadas EC-EI de los tres ensayos correspondientes a la fase de prueba. Tres días después del último ensayo de prueba EC-EI, se realizaron tres ensayos en los que se evaluó el comportamiento copulatorio de los machos, en un contexto de competencia, pero en ausencia del estímulo condicionado. En ausencia del estímulo condicionado, no se encontraron diferencias significativas en los tiempos de latencia de cópula exhibidos por los machos condicionados y los machos no condicionados ($t(5) = 0,257 p > 0,05$) (ver figura 10).

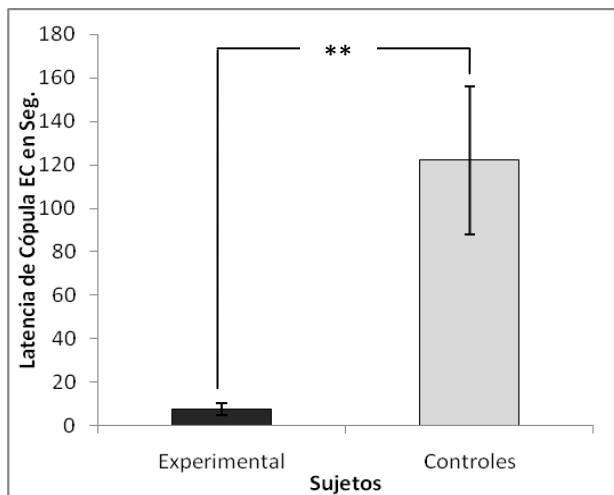


Figura 9. Latencia de cópula promedio (\pm error estándar) en los ensayos de prueba con presentación de EC en los sujetos experimentales y controles. Se encuentran diferencias estadísticamente significativas ($p < 0,05$).

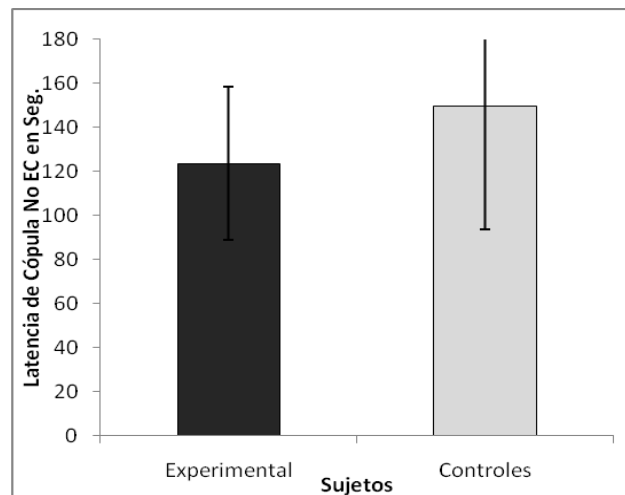


Figura 10. Latencia de cópula promedio (\pm error estándar) en los ensayos de prueba con NO presentación de EC en los sujetos experimentales y controles. No se encuentra diferencia estadística.

Discusión

En el experimento 2, se encontró que los machos perdedores 2 después del condicionamiento pavloviano, durante tres pruebas de competencia por acceso a una hembra receptiva en presencia del EC, lograron copular más rápidamente con ella que los otros dos

machos del trío e igualaron el índice de eficacia copulatoria obtenido por los otros dos machos.

Los resultados del experimento 2 sugieren que los sujetos condicionados sexualmente tienen una ventaja competitiva frente a otros machos no condicionados durante la competencia por una oportunidad de cópula. Mientras que los sujetos no condicionados tardan más tiempo desde que la pareja sexual es liberada en la caja de alojamiento hasta que establecen contacto copulatorio con ella, los machos condicionados se ubican justo en el área donde la pareja sexual será liberada y en el momento de su ingreso a la caja de alojamiento rápidamente la interceptan y copulan con ella en oportunidades sucesivas. Para esta especie se ha encontrado que machos que copulan de forma sucesiva con la misma hembra, con intervalos entre cópulas inferiores o iguales a 5 minutos, en condiciones experimentales, comparten la paternidad en proporciones iguales, el fenómeno de precedencia de esperma en esta especie, se observa cuando el intervalo de tiempo entre las copulas de los machos competidores es superior o igual a 5 horas (Matthews, 2005). Teniendo en cuenta los datos sobre precedencia de esperma del último macho para esta especie, es posible afirmar que la disminución en la latencia de cópula presentada por el macho condicionado, representa una ventaja competitiva ya que, permite a los machos perdedores 2 obtener cópulas sin recurrir a confrontaciones agresivas, antes de que el macho ganador copule con la hembra iniciando el resguardo de pareja (Riveros, Gutiérrez y Montoya, en preparación).

La eficacia copulatoria alcanzada por machos condicionados y machos no condicionados durante los ensayos de prueba no difirió estadísticamente. En el estudio 1 los machos perdedores 2, que posteriormente serían condicionados, tuvieron un índice de eficacia copulatoria significativamente menor que los machos ganadores, esto quiere decir, que si bien el condicionamiento pavloviano no hizo que los machos perdedores 2 sobrepasaran las oportunidades de fecundación de los ganadores, sí incrementó sus probabilidades de

fecundación, en comparación con el estudio 1. Para esta especie en condiciones experimentales se ha encontrado una alta correlación entre el índice de eficacia copulatoria y el porcentaje de fecundación de huevos (Mahometa & Domjan, 2005).

El aprendizaje podría ser un componente importante en la estabilidad de una táctica alternativa de apareamiento. Machos perdedores en un grupo podrían actuar como satélites de los machos ganadores interceptando a las hembras durante algunas oportunidades de apareamiento (p. ej. Correa et al., 2003); sin embargo, para que esta estrategia resultara exitosa, los perdedores deberían poder predecir con relativa exactitud, a partir de algún tipo de clave, el momento de aparición de las hembras en estado de receptividad sexual. La posibilidad de fecundación de los machos perdedores sería muy baja, en condiciones en las que no fuera posible predecir la aparición de una hembra receptiva para interceptarla antes de que el macho dominante copule con ella, los perdedores se verían obligados a enfrentarse directamente con el macho ganador para tener acceso copulatorio a la hembra y sus probabilidades de vencer en este enfrentamiento serían bajas, debido a su historia de pérdidas en enfrentamientos agresivos.

El condicionamiento pavloviano incrementó las posibilidades de los machos perdedores de competir por una oportunidad de fecundación. Aunque durante la competencia precopulatoria macho-macho estos sujetos continuaran resultando perdedores, en la competencia postcopulatoria tendrían más oportunidades de fecundación después del condicionamiento que antes de él. Esta ventaja obedecería a que su estrategia de competencia precopulatoria dejaría de ser por interferencia, es decir, por enfrentamiento directo con el macho ganador para acceder al recurso limitado y pasaría a ser por explotación, es decir, por acceso anticipado al recurso y explotación exhaustiva de éste (Begon, Harper & Townsend, 1999). Al acceder a la hembra antes que el macho ganador, en el contexto de enfrentamientos agonales, el perdedor esta asegurando inocularla con su esperma en repetidas cópulas,

mientras que, al esperar por una oportunidad de cópula después del macho ganador, debería enfrentarse directamente con él para poder acceder a la hembra y teniendo en cuenta que el macho perdedor 2 tiene pocas probabilidades de salir ganador en este enfrentamiento esta alternativa resulta poco óptima.

Los resultados de este estudio aportan evidencia experimental a favor de la idea de que el condicionamiento pavloviano ejerce un papel en la competencia por una oportunidad de apareamiento, otorgando ventajas competitivas a machos que en ausencia del condicionamiento tendrían pocas oportunidades de ganar en el contexto de la competencia por una pareja reproductiva (Matthews, Domjan, Ramsey et al. 2007; Matthews, 2005; Mahometa & Domjan, 2005; Adkins-Regan & Mackillop, 2003; Gutiérrez y Domjan, 1996; Hollis et al., 1989).

DISCUSIÓN GENERAL

En un primer experimento, machos de codorniz japonesa fueron alojados en grupos de tres individuos, se observó y registró la frecuencia de comportamientos agresivos en presencia y en ausencia de hembras. En cada trío de machos se observó el establecimiento de relaciones transitivas de ganador perdedor en las que el macho ganador fue quien mayor frecuencia de agresiones realizadas presentó y menor frecuencia de recepciones. El macho perdedor 1 igualó el número de agresiones realizadas con el número de agresiones recibidas y el macho perdedor 2 presentó mayor cantidad de agresiones recibidas y menor cantidad de agresiones realizadas en comparación con los otros dos. La cantidad de agresiones realizadas correlacionó de forma directa con el índice de eficacia copulatoria presentado por los machos. El macho ganador, que ejecutó mayor cantidad de agresiones y recibió menos, fue el macho que mejor índice de eficacia copulatoria presentó; mientras que el macho perdedor 2, con menor cantidad de agresiones ejecutadas y mayor frecuencia de agresiones recibidas fue el que peor índice de eficacia copulatoria alcanzó.

En un segundo experimento, el macho que recibió mayor cantidad de agresiones y ejecutó menor cantidad (perdedor 2), fue seleccionado para ser condicionado clásicamente. Durante 10 días consecutivos se procedió a condicionar de forma individual al macho perdedor 2, utilizando un arreglo temporal de demora breve, con 30 segundos de presentación del EC y 5 minutos de acceso copulatorio a una hembra como EI. Durante la prueba EC, los tres machos pertenecientes a cada grupo fueron expuestos a tres presentaciones EC-EI, se observó que el macho condicionado permaneció más tiempo en la zona próxima al EC en comparación con los otros dos machos, presentó menor latencia de cópula en comparación con los machos no condicionados y el mismo índice de eficacia copulatoria que estos. Durante la prueba NoEC-EI, los tres machos de cada grupo fueron expuestos a tres presentaciones NoEC-EI que ocurrían de manera aleatoria en cualquier momento del ciclo de luz; durante

estas pruebas no se observó diferencia en la latencia de cópula del macho que había sido condicionado con respecto a los otros dos.

Los sujetos aprendieron a asociar la presentación del EC con el acceso copulatorio a una hembra y su lugar de aparición, este aprendizaje se evidenció en el incremento del tiempo de permanencia en la zona 0 durante la presentación del EC, en el decremento en la latencia para copular con la hembra y en el incremento en el índice de eficacia copulatoria en comparación con el obtenido durante el estudio 1. Los resultados del experimento 2 indicaron que la aproximación condicionada y la facilitación de la copulación ocurren también cuando las pruebas de aprendizaje se realizan en un contexto diferente al del entrenamiento, en este caso, en una situación de competencia entre tres machos (Gutiérrez y Domjan, 1996).

El resultado de la competencia sexual se vio afectado por la historia de interacción con el EC a la que fue expuesta macho condicionado, los machos condicionados copularon más rápido que los controles y mejoraron su índice de eficacia copulatoria. Atribuir significancia funcional a estos resultados implicaría asumir que copular más rápido y en menos intentos se traduce en mayor índice de fecundaciones.

En esta misma especie se ha encontrado que cuando una hembra copula de manera promiscua y la separación temporal entre la cópula de un macho y otro, no supera los 5 minutos, se observa una distribución de la paternidad del 50% para cada uno de los machos, pero cuando las copulas se separan 5 horas o más, el último macho es quien gana un mayor porcentaje de la paternidad (Matthews, 2005). En el presente estudio, la oportunidad de cópula durante las pruebas tuvo una extensión de 5 minutos, en los que los tres machos tenían acceso copulatorio libre a la hembra, por lo que podría esperarse una distribución equitativa de la paternidad en caso de que todos los machos hubieran presentado el mismo índice de eficacia copulatoria.

El índice de eficacia copulatoria ha sido reportado como un indicador confiable de la posibilidad de fecundación en esta misma especie. En condiciones experimentales se observó que machos expuestos a un entrenamiento en condicionamiento pavloviano, mejoraron su índice de eficacia copulatoria, es decir, alcanzaron mayor número de cópulas en menor número de intentos y adicionalmente, incrementaron el porcentaje de huevos fecundados. Los machos no expuestos a la situación de condicionamiento pavloviano, presentaron índices de eficacia copulatoria más bajos y menor cantidad de fecundaciones durante el ensayo de prueba (Mahometa & Domjan, 2005). En condiciones de línea de base, antes de realizar el entrenamiento, el índice de eficacia copulatoria de los machos ganador y perdedor 2 resultó estadísticamente diferente, después del condicionamiento, el macho perdedor 2 igualó su índice de eficacia copulatoria con el de los otros dos machos, incrementando así sus probabilidades de fecundación.

Matthews, Domjan, Ramsey et al. (2007) demostraron que el condicionamiento pavloviano puede actuar aumentando el éxito reproductivo en una situación que implica competencia entre machos, aumentando la paternidad obtenida por el macho condicionado, los resultados del experimento 2 son consistentes con los hallazgos de estos investigadores.

En la situación de condicionamiento pavloviano presente en este estudio, el aprendizaje podría haber afectado el resultado de la competencia sexual de una forma diferente a la planeada en el arreglo experimental, por ejemplo, por la experiencia copulatoria, la familiaridad con la caja experimental o la familiaridad con la forma de introducción de la hembra a la caja experimental (Gutiérrez & Domjan, 1996). En este estudio, estos tres factores fueron controlados, igualando la experiencia de todos los machos pertenecientes a cada grupo. Por esta razón, se considera que los resultados obtenidos son un indicio válido de la existencia de valor adaptativo en el aprendizaje, entendiendo por adaptación un incremento en la probabilidad de reproducción de los individuos. Estos hallazgos sugieren que el

condicionamiento pavloviano puede mejorar el éxito reproductivo de los organismos en una situación de competencia, esta podría ser una de las razones de su evolución.

En el experimento 2, fueron requeridos 10 ensayos de condicionamiento para observar estabilidad en la adquisición de la respuesta condicionada, aunque desde la sesión 7 se observó adquisición de RC. En el experimento de Matthews, Domjan, Ramsey et al. (2007) se realizaron 5 ensayos de condicionamiento que fueron suficientes para observar adquisición de una RC; adicionalmente, en otros estudios realizados con la misma especie y bajo las mismas condiciones experimentales, se observó adquisición de la respuesta condicionada durante el tercer ensayo de condicionamiento (Holloway & Domjan, 1993) e incluso con el mismo intervalo entre estímulos utilizado en este estudio (30s) durante el segundo ensayo (Akins, Domjan & Gutiérrez, 1994). Estas diferencias podrían estar relacionadas con el hecho de que la caja en la que se realizaron los ensayos de condicionamiento, fue la misma caja de alojamiento.

Si se considera al contexto como parte de un EC compuesto (modelo + contexto) la preexposición al contexto pudo haber conducido a una inhibición latente, que demoró la adquisición de la respuesta condicionada (Lubow, Rifkin & Alec, 1976). Otra posibilidad es que, para los sujetos subordinados que serían condicionados posteriormente, el contexto considerado como parte de un EC compuesto, hubiera adquirido propiedades aversivas condicionadas clásicamente, durante los 40 días de alojamiento compartido previos al condicionamiento pavloviano, en virtud de esta historia previa (contexto – agresiones recurrentes) la nueva historia de aprendizaje EC compuesto – EI requirió más sesiones de las reportadas previamente en la literatura para conducir a la presentación de una RC.

En la situación experimental utilizada, el aprendizaje incrementó la probabilidad de fecundación del macho que tenía menores probabilidades, inferida a partir del aumento en el índice de eficacia copulatoria, sin llevarlo a ser el macho con mayor probabilidad de

fecundación del grupo. Esta modificación sutil en el éxito reproductivo del macho perdedor 2, permite considerar la posibilidad de que el aprendizaje juegue un papel importante en el desarrollo de una táctica alternativa de apareamiento, que sin ser la que más ganancias ofrece, permite establecer un intercambio con resultados positivos entre la inversión en despliegues agresivos y las oportunidades de fecundación, correspondiendo a una estrategia del tipo “hacer lo mejor de un mal trabajo” (Dawkins, 1980). Los machos perdedores 2 invertirían menos en la realización de despliegues agresivos dada la baja probabilidad que tienen de salir ganadores en un enfrentamiento con el macho ganador del grupo, pero al estar en la periferia de estos enfrentamientos podrían tener más oportunidades de aprender a predecir la disponibilidad de una pareja copulatoria e interceptarla antes de que el macho ganador copule con ella y realice guardia de pareja como se ha observado antes en condiciones de laboratorio en esta misma especie (Riveros, Gutiérrez & Montoya, en preparación).

La presentación de dos tácticas de apareamiento en la población, dependientes del estatus del individuo, excluyentes entre sí, pero que pueden ser utilizadas por el mismo individuo en momentos diferentes de su vida dependiendo de su estatus, podría sugerir la existencia de una estrategia de apareamiento de tipo condicional en machos de esta especie. Las tácticas alternativas que compondrían la estrategia serían, para machos que exhiben estatus de dominancia realizar despliegues agresivos para enfrentar a machos competidores y obtener acceso privilegiado a los recursos, en este caso una pareja reproductiva; mientras que, para machos que exhiben un estatus de subordinación responder de forma sumisa ante los despliegues agresivos de los competidores y aprender a predecir la disponibilidad de una pareja reproductiva para interceptarla y copular con ella antes de que el macho dominante monopolice esta posibilidad haciendo uso del resguardo de pareja. El desarrollo de una táctica alternativa por parte del macho subordinado permitiría explicar, al menos en parte, el hecho de que tanto machos subordinados como machos dominantes logran obtener descendencia.

Mecanismos fisiológicos como el de umbral han sido propuestos como posibles explicaciones para el desarrollo de tácticas alternativas de apareamiento reversibles y no dependientes de un alelo particular. De acuerdo con Emlen (2008) el desarrollo de una táctica alternativa, en escarabajos del género *Ontophagus* en particular, sería condicional al nivel específico de hormona juvenil, por debajo de un nivel crítico de hormona juvenil la táctica reproductiva correspondería a construir un lugar para la reproducción, atraer una hembra a él, aparearse con ella y realizar guardia de pareja a la entrada del nido; mientras que, por encima de un nivel crítico de hormona de crecimiento, la táctica correspondería a cavar túneles alternos a los construidos por el macho dominante y robar cópulas con la hembra que él se encuentra custodiando en la entrada del nido. La táctica alternativa en este caso comprende características *morfológicas*, los machos dominantes son de mayor tamaño y desarrollan cornamenta, mientras que los subordinados son de menor tamaño y no desarrollan cornamenta, y *conductuales*, cavar un nido propio y atraer a una hembra o cavar una entrada alterna al nido que otro ya ha construido y copular con la hembra que aquel está custodiando.

Los resultados de los dos experimentos que componen este estudio analizados en conjunto, sugieren la posibilidad de que el aprendizaje cumpla un papel importante en el desarrollo del componente comportamental de una táctica alternativa de apareamiento. El mecanismo de umbral propuesto para insectos podría ser explorado y ajustado en aves, considerando la posibilidad de una intervención del aprendizaje.

Aunque el propósito principal de este estudio era evaluar la efecto del aprendizaje sobre el éxito reproductivo directo de los individuos, los resultados del análisis estadístico de los coeficientes de parentesco y la prueba de hipótesis sobre paternidades, arrojan resultados con alta probabilidad de error si se acepta la hipótesis de que los individuos analizados son padre-hijo. Considerando esta situación la discusión fue construida a partir de los datos de índice de eficacia copulatoria. Se considera indispensable replicar este estudio repitiendo los análisis de

paternidad o reanalizar las muestras tomadas, controlando las posibles fuentes de error durante el procedimiento de análisis molecular.

Este estudio se inserta en un grupo de trabajos orientados a evaluar empíricamente el valor funcional del condicionamiento pavloviano, aportando evidencia sobre la efecto del aprendizaje en el éxito reproductivo de los individuos particularmente en una situación de competencia intrasexual por acceso a una oportunidad de cópula. El aporte de Darwin a las ciencias naturales en general y en particular a las ciencias del comportamiento, consistió en proporcionar un marco general de análisis para los fenómenos. A partir de la contribución de Darwin analizar fenómenos relacionados con las ciencias naturales por fuera del marco de la teoría evolutiva carece de sentido, tanto como analizar cualquier fenómeno terrestre considerando la idea de que la tierra es plana.

REFERENCIAS

- Abramson, C. I. 1994. *A Primer of Invertebrate Learning*. Washington, D.C.: American Psychological Association.
- Adkins-Regan, E. (1995). Predictors of fertilization in the Japanese quail, *Coturnix japonica*. *Animal Behavior*, 50, 1405-1415.
- Adkins-Regan, E. (1999). Foam produced by the male *Coturnix* quail: What is its function? *The Auk*, 116, 184-193.
- Adkins-Regan, E., y MacKillop, E. (2003). Japanese quail (*Coturnix japonica*) inseminations are more likely to fertilize eggs in a context predicting mating opportunities. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 270, 1685–1689.
- Akins, C., Domjan, M. y Gutiérrez, G. (1994). Topography of sexually conditioned behavior in the male japanese quail (*Coturnix japonica*) depends on the CS-US interval. *Journal of Experimental Psychology: Animal behaviour Processes*, 20, 199-209.
- Annichiarico, I., Gutiérrez, G., Ortega, L. y Barragán, B. (2009). Medición indirecta de andrógenos y su relación con la conducta sexual en *Coturnix japonica*. *Universitas Psychologica*, 8, 429-506.
- Bateman, A. (1948). Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity* 2, 349–368.
- Bayly, K. Evans, C. y Taylor, A. (2006). Measuring social structure: A comparison of eight dominance indices. *Behavioural Processes*, 73, 1-12.
- Begon, M., Harper, J. y Townsend, C. (1999). *Ecología: Individuos, Poblaciones y Comunidades*. Barcelona: Omega.
- Bercovitch, F. (1992). Re-examining the relationship between rank and reproduction in male primates. *Animal Behaviour*, 44, 1168-1170.
- Bernstein, I. (1981). Dominance: The baby and the bathwater. *Behavioral and Brain Sciences*, 4, 419 457.

- Birkhead, T. (1998). Cryptic female choice: criteria for establishing female sperm choice. *Evolution* 52, 1212–1218.
- Biswas, A., Ranganatha, O., Mohan, J. y Sastry, K. (2007). Relationship of cloacal gland with testes, testosterone and fertility in different lines of male Japanese quail. *Animal Reproduction Science*, 97, 94-102.
- Boyd, R. y Silk, J. (1983). A Method for assigning cardinal dominance ranks. *Animal Behaviour*, 31, 45-58.
- Briskie, J. (1996). Spatiotemporal patterns of sperm storage and last-male sperm precedence in birds. *Functional Ecology*, 10, 375-383.
- Brown, P. S., Humm, R. D. y Fischer, R. B. 1988. The influence of a male's dominance status on female choice in Syrian hamsters. *Hormones and Behavior*, 22, 143–149.
- Clutton-Brock, T. y Vincent, C. (1991). Sexual selection and the potential reproductive rates of males and females. *Nature*, 351, 58 – 60.
- Coli, W. y Wetherbee, D. (1959). Observations on the cloacal gland of the Eurasian quail *Coturnix coturnix*. *Ohio Journal Science*, 59, 268-270.
- Correa, C., Baeza, J., Hinojosa, I. y Thiel, M. (2003). Male dominance hierarchy and mating tactics in the rock shrimp *Rhynchocinetes typus* (Decapoda: Caridea). *Journal of Crustacean Biology* 23, 33–45.
- Crawford, C. (1989). The theory of evolution: Of what value to psychology? *Journal of Comparative Psychology*, 103, 4-22.
- Crawford, L. (1986). Behavior analysis takes a field trip: A review of Krebs and Davies Behavioural Ecology: An evolutionary approach. *Journal of Experimental Analysis of Behavior*, 46, 395-411.
- Darwin, C. (1859). *El origen del hombre*. Edición 1989, Madrid: E.D.A.F.
- Darwin, C. (1871) *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. London: Murray.

- Davies, N. Hartley, R. Hatchwell, B. Desrochers, A. Skeer, J. y Nebel, D. (1995). The polygynandrus mating system of the alpine accentor, *Prunella collaris*, I. Ecological causes and reproductive conflicts. *Animal Behaviour*, 49, 769-788.
- Dawkins, R. (1980). Good strategy or evolutionary stable strategy. En G. Barlow y J. Silverg (Eds.) *Sociobiology: Beyond Nature-Nurture*. Colorado: Wesview.
- Domjan, M. (2005). Pavlovian conditioning: A functional perspective. *Annual Review of Psychology*, 56, 179-206.
- Domjan, M., Blesbois, E. y Williams, J. (1998). The adaptive significance of sexual conditioning: Pavlovian control of sperm release. *Psychological Science*, 9, 411-415.
- Doutrelant C, y McGregor K. (2000). Eavesdropping and mate choice in female fighting fish. *Behaviour*, 137, 1655-1669.
- Drews, C. (1993). The concept and definition of dominance in animal behavior. *Behaviour*, 125, 284-313.
- Drummond, H. (2006). Dominance in vertebrate broods and litters. *The Quarterly Review of Biology*, 81, 3-32.
- Eason, P. y Sherman, P. (1995). Dominance status, mating strategies and copulation success in cooperatively polyandrous white-winged trumpeters, *Psophia leucoptera* (Aves: *Psophiidae*). *Animal Behaviour*, 49, 725-736.
- Eberhard, W. (1996). *Female Control: Sexual Selection by Female Cryptic Choice*. New Jersey: Princeton University Press.
- Ellis, E. (1995). Dominance and Reproductive Success Among Nonhuman Animals: A Cross-Species Comparison. *Ethology and Sociobiology*, 16, 257-333.
- Emlen S. y Oring L. (1977). Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*, 197, 215-23.

- Emlen, D. (2008). The role of genes and the environment in the expression and evolution of alternative tactics. En R. Oliveira, M. Taborsky y J. Brockman (Eds.) *Alternative reproductive tactics*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Fisher, R. (1930). The evolution of sexual preference. *Eugenics Review*, 7, 184-192.
- Follett, B., y Maung, S. (1978). Rate of testicular maturation, in relation to gonadotrophin and testosterone levels, in quail exposed to various artificial photoperiods and to natural daylengths. *Journal of Endocrinology*, 78, 267-280.
- Gross, M. (1996). Alternative reproductive strategies and tactics: Diversity within sexes. *Trends in Ecology and Evolution*, 11, 92-98.
- Gutiérrez, G. y Domjan, M. (1996). Learning and male-male sexual competition in Japanese quail (*Coturnix japonica*). *Journal of Comparative Psychology*, 110, 170-175.
- Gould, J. y Gould, C. (1989). *Sexual selection*. New York: Scientific American Library.
- Hartler, I. (2007). Sexual dimorphism. En Jamieson, B. (Ed.) *Reproductive biology and phylogeny in birds*. Enfield: Science Publishers.
- Hartley, I. y Royle, N (2007). Sexual conflict and its implications for fitness. En Jamieson, B. (Ed.) *Reproductive biology and phylogeny in birds*. Enfield: Science Publishers.
- Hartley, R. Davies, N. Hatchwell, B. Desrochers, A. Nebel, D. y Burke, T. (1995). The polygynandrus mating system of the alpine accentor, *Prunella collaris*, II. Multiple paternity and parental effort. *Animal Behaviour*, 49, 789-803.
- Holland, B. y Rice, W. (1998). Perspective: Chase-away sexual selection: Antagonistic seduction versus resistance. *Evolution*, 52, 1-7.
- Hollis, K. (1984). The biological function of Pavlovian conditioning: The best defense is a good offense. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 10, 413-425.

- Hollis, K. (1997). Contemporary research on pavlovian conditioning: A “new” functional analysis. *American Psychologist*, *52*, 956-965.
- Hollis, K., Cadieux, E. y Colbert, M. (1989). The biological function of Pavlovian conditioning: A mechanism for mating success in the Blue Gourami (*Trichogaster trichopterus*). *Journal of Comparative Psychology*, *103*, 115-121.
- Hollis, K., Blouin, L., Romano, M., Langworthy-Lam, K. y Siegenthaler, J. (2004). Maintaining a competitive edge: Dominance, hierarchies, food competition and strategies to secure food in green anoles (*Anolis carolinensis*) and firemouth cichlids (*Thorichthys meeki*). *International Journal of Comparative Psychology*, *17*, 222-240.
- Hollis, K., Dumas, M., Singh, P. y Fackelman, P. (1995). Pavlovian conditioning of aggressive behavior in blue gourami fish (*Trichogaster trichopterus*): Winners become winners and losers stay losers. *Journal of Comparative Psychology*, *109*, 123-133.
- Hollis, K., Langworthy-Lam, S., Blouin, A. y Romano, M. (2004). Novel strategies of subordinate fish competing for food: learning when to fold. *Animal Behaviour*, *68*, 1155-1164.
- Hollis, K., Parr, V., Dumas, M., Britton, G. y Field, J. (1997). Classical conditioning provides advantage for territorial male blue gouramis (*Trichogaster trichopterus*). *Journal of Comparative Psychology*, *111*, 219-225.
- Holloway, K. y Domjan, M. (1993). Sexual approach conditioning: Unconditioned stimulus factors. *Journal of Experimental Psychology Animal Behavior Processes*, *19*, 38-46.
- Kayang, B., Vignal, A., Inoue-Maruyama, M., Miwua, M., Monvoisin, L., Ito, S. y Minvielle, F. (2004). A first generation microsatellite linkage map of the japanese quail. *Animal Genetics*, *35*, 195-200.

- Konovalov, D., Manning, C. & Henshaw, M. (2004). Kindgroup: A program for pedigree relationship reconstruction and kin group assignments using genetic markers. *Molecular Ecology Notes*, 4, 779-782.
- Krause, M., Cusato, B. & Domjan, M. (2003). Extinction of conditioned sexual responses in male Japanese quail: Role of species typical cues. *Journal of Comparative Psychology*, 117, 76-86.
- Lubow, R. Rifkin. B. y Alec, M. (1976). The context effect: The relationship between stimulus preexposure and environmental preexposure determines subsequent learning. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 2, 38-47.
- Mahometa, M. y Domjan, M. (2005). Classical conditioning increases reproductive success in Japanese quail, *Coturnix japonica*. *Animal Behavior*, 69, 983-989.
- Matthews, N. (2005). Pavlovian conditioning alters reproductive fitness in sperm competition and sperm allocation paradigms. Ph.D. Tesis. The University of Texas at Austin.
- Matthews, N., Domjan, M., Ramsey, M. y Crews, D. (2007). Learning effects on sperm competition and reproductive fitness. *Psychological Science*, 18, 758-762.
- Montgomerie, R. y Doucet, S. (2007). Courtship and copulation. En Jamieson, B. (Ed.) *Reproductive biology and phylogeny in birds*. Enfield: Science Publishers.
- Mowrer, R. y Klein, S. (1989a). Traditional learning theory and the transition to contemporary learning theory. En S. Klein y R. Mowrer (Eds.). *Contemporary Learning Theories: Pavlovian Conditioning and The Status of Traditional Learning Theory*. New Jersey: Laurence Erlbaum Associates.
- Mowrer, R. y Klein, S. (1989b). A contrast between traditional and contemporary learning theory. En S. Klein y R. Mowrer (Eds.). *Contemporary Learning Theories: Instrumental conditioning theory and the impact of biological constraints*. New Jersey: Laurence Erlbaum Associates.

- Ophir, A. y Galef, B. (2003). Female Japanese quail that 'eavesdrop' on fighting males prefer losers to winners. *Animal Behaviour*, 66, 399-407.
- Papini, M. (1998). Classical conditioning. En G. Greenberg y M. Horaway (Eds.). *Comparative Psychology: A Handbook*. New York: Garland Publishing.
- Papini, M. (2009). *Psicología Comparada: Evolución y Desarrollo del Comportamiento*. Bogotá: Manual Moderno.
- Parker, G. (1979). Sexual selection and sexual conflict. En M. Blum & A. Blum (Eds.) *In Sexual selection and reproductive competition in insects*. London: Academic Press.
- Pelletier, F. y Festa-Bianchet, M. (2006). Sexual selection and social rank in bighorn rams. *Animal Behaviour*, 71, 649-655.
- Plotkin, H. (1988). *The role of behavior in evolution*. Massachusetts: MIT Press.
- Richard, A. (1984). A study on the function of foam from the proctodeal gland of the male Japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*) with respect to its effects on sperm competition. *Master Thesis*. The University of British Columbia.
- Richards, S. (1974). The concept of dominance and methods assessment. *Animal Behaviour*, 22, 914-930.
- Rintamaki, P. Alatalo, R. Hoglund, J. y Lundberg, A. (1995). Male territoriality and female choice on black grouse leks. *Animal Behaviour*, 49, 759-767.
- Riveros, J., Gutiérrez, G. y Montoya B. (En preparación). Selección sexual en la codorniz japonesa (*Coturnix japonica*): Aspectos conductuales de la competencia entre machos.
- Ryan, M. y Rand, A. (1990). The sensory basis of sexual selection for complex calls in the tungara frog, *physalaemus pustulosus* (sexual selection for sensory exploitation). *Evolution*, 44, 305-314.
- Sach, B. (1969). Photoperiodic control of reproductive behavior and physiology of the Japanese quail. *Hormones and Behavior*, 1, 7-24.

- Senar, J. y Camerino, M. (1998). Status signalling and the ability to recognize dominants: an experiment with siskins (*Carduelis spinus*). *Proc. R. Soc. Lond. B*, 265: 1515-1520.
- Shettleworth, S. (2010). *Cognition, Evolution and Behavior*. Oxford: Oxford University Press.
- Shit, N., Singh, K., Sastry, J. Mohan, N. Pandey R. y Moudgal, P. (2010). Cloacal gland size significantly alters semen production, sperm activities and fertility in different lines of Japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*). *Asian Journal of Poultry. Science*, 4, 190-197.
- Siopes, T. y Wilson, O. (1975). The cloacal gland – an external indicator of testicular development in *Coturnix*. *Poultry Science*, 54, 1225-1229.
- Syme, G. (1974). Competitive orders as measures of social dominance. *Animal Behaviour*, 22, 931-940.
- Taborsky, M., Oliveira, R. y Brockman, J. (2008). The evolution of alternative reproductive tactics: Concepts and questions. En R. Oliveira, M. Taborsky y J. Brockman (Eds.) *Alternative Reproductive Tactics*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Trivers, R. (1972). Parental investment and sexual selection. En B. Campbell (Ed.), *Sexual selection and the descent of man*. Chicago: Aldine.
- Verhulst, S. y Salomons, M. (2004). Why fight? Socially dominant jackdaws, *Corvus monedula*, have low fitness. *Animal Behaviour*, 77, 777-783.
- White, D. y Galef, B. (1999). Affiliative preferences are stable and predict mate choices in both sexes of Japanese quail, *Coturnix japonica*. *Animal Behaviour*, 58, 1–7.
- White, D., Gersick, A., Freed-Brown, G. y Snyder-Mackler, N. (2010). The ontogeny of social skills: Experimental increases in social complexity enhance reproductive success in adult cowbirds. *Animal Behaviour*, 79, 385-390.
- Wilson, E. (1975). *Sociobiology: The New Synthesis*. Harvard: Harvard University Press.

Wroblewski, E., Murria, C., Keele, B., Schumacher-Stankey, J., Hahn, B. y Pusey, B. (2009).

Male dominance rank and reproductive success in chimpanzees, *Pan troglodytes schweinfurthii*, *Animal Behaviour*, 77, 873-885.

Zahavi, A. (2007). Sexual selection, signal selection and handicap principle. En Jamieson, B.

Reproductive biology and phylogeny in birds. Enfield: Science Publishers.

Zeh, J. y Zeh, D. (1994). Last-male sperm precedence breaks down when females mate with

three males. *Proceedings: Biological Sciences*, 257, 287-292.

CURRICULUM VITAE BIBIANA MONTOYA

Educación

Actualmente, *Doctorado en Ciencias Biológicas*
Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México

2010, *Maestría en Psicología con énfasis en Evolución del Comportamiento*
Universidad Nacional de Colombia

2010, *Pasantía de Formación*
Laboratorio de Medicina Genómica, Universidad Surcolombiana

2009, *Pasantía de Investigación*
Departamento de Ecología del Comportamiento, Universidad de Sao Paulo

2008, *Pasantía de Investigación*
Laboratorio de Neurociencias, Universidad Nacional Autónoma de México

2008, *Pasantía de Investigación*
Laboratorio de Etología, Instituto Nacional de Psiquiatría “Ramón de la Fuente Muñíz”

2005, *Psicóloga*
Universidad Nacional de Colombia

Algunas Publicaciones

De la O, C. & Montoya, B. (En prensa). Biología del comportamiento. En Gutiérrez, G. & Papini, M. (Eds.). *Darwin y las Ciencias del Comportamiento*. Bogotá: Unibiblos.

Platas-Neri, D., Montoya, B. & Muñoz-Delgado, J. (En presa). Consideraciones acerca de la evolución de la cultura en primates. En Gutiérrez, G. & Papini, M. (Eds.). *Darwin y las Ciencias del Comportamiento*. Bogotá: Unibiblos.

Muñoz-Delgado, J., Montoya, B., Santillán-Doherty, A., Arenas-Rosas, R., & Piñeiro, M. (en evaluación). Social Phobic Women Non-Verbal Behavior: An Ethological Approach. *Journal of Anxiety Disorders*.

Montoya, B. (2008). Revisión de Brown, M.F., & Cook, R.G. (Eds.). (2006). *Animal Spatial Cognition: Comparative, Neural, and Computational Approaches*. USA: Comparative Cognition, pp. 200. Tomado el 7 de mayo de 2007 del sitio web www.pigeon.psy.tufts.edu/asc/. *Revista Latinoamericana de Psicología*, 40, 170-171.

Montoya, B. & Gutiérrez, G. (2007). Nikolaas Tinbergen: Sus contribuciones al estudio del comportamiento. *Universitas Psychologica*, 6, 727-730.

Montoya, B. (2007). Revisión de Buskist, W., Beins, B. C., y Hevern, V. W. (Eds.). (2004). Preparing the new psychology professoriate: Helping graduate students become competent teachers. *Revista Latinoamericana de Psicología*, 39, 625-626.

Montoya, B. (2006). Revisión de Gutiérrez, G. y Cruz, J. E. (2005). Avances en Ciencias del Comportamiento. *Revista Latinoamericana de Psicología*, 38, 325-327.

Montoya, B. (2006). Revisión de Flórez y Díaz-Loving (2002). Asertividad, una alternativa óptima para el manejo de las relaciones interpersonales. *Revista Latinoamericana de Psicología*, 38, 325-326.

Experiencia en Docencia

2009. Fundación Universitaria Konrad Lorenz. Análisis Experimental del Comportamiento.

2009. Universidad Nacional de Colombia. Psicología de la Motivación.

2007 – 2008. Universidad Nacional de Colombia. Técnica Fundamental en Análisis Experimental del Comportamiento.

2006. Universidad Nacional de Colombia. Técnicas de Laboratorio en Análisis del Comportamiento.

Reconocimientos

2009-2010. Beca Jóvenes Investigadores e Innovadores Virginia Gutiérrez de Pineda. Departamento Administrativo de Ciencia y Tecnología Francisco José de Caldas COLCIENCIAS.

2007 – 2009. Beca de Posgrado: Mejores puntajes en los exámenes de admisión al programa de Maestría de la Universidad Nacional de Colombia. Vicerrectoría Académica, Programa de Becas para estudiantes sobresalientes de Posgrado.