

EFFECTOS DE LA EXPERIENCIA SOCIAL TEMPRANA EN LAS PREFERENCIAS SEXUALES DE LA CODORNIZ JAPONESA (COTURNIX JAPONICA)¹

TIBERIO PÉREZ MANRIQUE*
UNIVERSIDAD CATÓLICA DE COLOMBIA Y UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

GERMÁN GUTIERREZ PH.D.
UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

Recibido, septiembre 19/2006

Concepto evaluación, octubre 31/2006

Aceptado, noviembre 7/2006

Resumen

Las teorías clásicas propuestas para explicar las preferencias sexuales han hecho énfasis en los determinantes genéticos; consideran que las preferencias de las hembras y los rasgos sexuales de los machos coevolucionan, porque los rasgos son un indicador confiable de “buenos genes” que favorecen la supervivencia de los hijos. Una hipótesis alternativa explica las preferencias sexuales mediante un mecanismo de aprendizaje; un ejemplo de este enfoque es el aprendizaje por impronta propuesto por Konrad Lorenz. El presente experimento se propuso evaluar los efectos de diferentes prácticas de crianza temprana sobre las preferencias de pareja. Para este propósito, se seleccionaron 35 pollitos de codorniz, de 15 días de nacidos, y se dividieron en cuatro grupos: (1) un grupo de 9 pollitos machos criados cada uno en compañía de una hembra adulta de tres meses; (2) un grupo de 9 pollitos hembras criadas cada una en compañía de un macho adulto de tres meses; (3) un grupo de 9 pollitos machos criados en jaulas individuales y sin contacto visual con otros de su especie, y (4) un grupo de 8 pollitos hembras criadas en jaulas individuales y sin contacto visual con otros de su especie. Estas condiciones se mantuvieron por tres meses, al cabo de los cuales cada uno de los animales fue sometido a una prueba de preferencia de pareja y se midió el tiempo que el animal dedicaba a observar a una pareja potencial (la pareja con la que se había criado y una pareja distinta) en ensayos de 10 minutos, durante 10 días. Los resultados muestran que el 50 por ciento de los 18 pollitos que conformaron los grupos de machos y hembras criados en pareja, presentaron diferencias significativas (23 por ciento a favor de la pareja de crianza y 27 por ciento a favor de una pareja distinta); y de los 17 pollitos que conformaron los grupos de crianza individualizada, sólo el 12 por ciento del grupo de machos mostró diferencias significativas en sus preferencias de pareja. Al comparar las diferentes condiciones de crianza mediante un ANOVA de una vía se obtuvieron diferencias estadísticamente significativas entre ellas: $F(7, 663) = 2,072$, $P < 0,05$. Los resultados de este experimento permiten afirmar que las condiciones de crianza actúan diferencialmente en las preferencias de pareja y parecen tener un mayor efecto en las hembras.

Palabras clave: experiencia social, preferencias sexuales, selección sexual, impronta.

EFFECTS OF EARLY SOCIAL EXPERIENCES ON MATING PREFERENCES OF COTURNIX JAPONICA¹

Abstract

Current theories that attempt to explain mating preferences have placed particular emphasis on genetic determinants. They state that sexual preferences of females and sexual features of males evolve concurrently given the fact that male features are a reliable indicator of the presence of “good genes” which favor offspring survival. An alternative hypothesis explains mating preferences by means of a learning mechanism. An example of this approach is the theory of learning by imprinting proposed by Konrad Lorenz. This experiment aimed to evaluate the effects of different types of early breeding practices on later mating preferences. For this purpose, 35 quail chicks, 15 days old, were selected and split into four groups: (1) a group of 9 male chicks which were individually raised in the company of a mature three months old female; (2) a group of 9 female chicks which were individually raised in the company of a mature three months old male; (3) a group of 9 male chicks, which were raised alone in individual cages and without visual contact with other members of their species; and (4) a group of 8 female chicks which were raised alone in individual cages and without visual contact with others of their species. Subjects were exposed to these

* Tiberio Pérez Manique, M.A. Correspondencia: Universidad Católica de Colombia, Facultad de Psicología, Bogotá, Colombia. tperez@ucatolica.edu.co

¹ Agradecimientos: A Germán Gutiérrez, Ph.D. por su dirección y comentarios pertinentes a este trabajo.

conditions for a period of three months. Later, each one of the animals underwent a mating preference test where the time that an animal spent observing a potential partner (the partner the chick had been raised with and a different partner) was measured during a 10-minute trial for 10 days. Results show that 50 percent of the 18 chicks that formed the groups of males and females raised in a pair fashion, presented significant differences in mating preferences (23 percent in favor of the breeding partner and 27 percent in favor of a different partner). But in the group of 17 chicks that were placed in the condition of individualized breeding, only 12 percent of the male chicks showed significant differences in their preference for a specific partner. When comparing the various rearing conditions by means of an ANOVA, significant differences were obtained between them: $F(7, 663) = 2,072, P < 0,05$. The results of this experiment suggest that rearing conditions have a differential effect on males and females in terms of mating preferences and seem to have a greater impact on females.

Key words: Social experience, mating preferences, sexual selection, imprinting.

En “El origen del hombre y la selección en relación al sexo”, Darwin (1871/1989) consideró que algunos de los rasgos morfológicos y conductuales que los machos ostentan evolucionaron porque le otorgan ciertas ventajas a quienes los poseen, tales como incrementar sus posibilidades de acceder a las hembras y sin que necesariamente estos rasgos contribuyan directamente con la supervivencia ontogénica. Darwin hizo distinción entre dos procesos de selección distintos pero complementarios: la selección natural y la selección sexual y de éste último él mismo propuso algunas explicaciones sobre cómo podría operar. Afirmó que existía relación entre la evolución de los caracteres sexuales secundarios y los sistemas de apareamiento. En la poligamia, por ejemplo, si los machos dotados con cierto tipo de rasgos tienen mayor oportunidad de copular con más hembras, es entonces obvia la selectividad de estos rasgos por parte de las hembras y la selección sexual actuará para conservar y expandir entre los miembros de la especie los rasgos más “vistosos”. Darwin supuso que las hembras podrían seleccionar a los machos que ostentan ciertos rasgos como una señal de su vigor y de atractivo (desplegado en el cortejo). Excluyó de la selección sexual otros tipos de características tales como las relacionadas con el cuidado de los hijos, o la habilidad de los machos para aparearse, que aunque también conducen al dimorfismo sexual, no representan una ventaja en la competencia con otros machos por las hembras (Darwin, 1871). Desde entonces, las escogencias sexuales de las hembras y la competencia entre los machos por éstas, ha sido objeto de continúa investigación.

Selección sexual

La selección sexual comprende dos procesos: el primero, se refiere a la selección intrasexual, propuesto para explicar el origen de aquellos rasgos que resultan ventajosos en el combate con otros machos por las hembras. El segundo proceso corresponde a la selección intersexual,

propuesto para explicar la selección de los rasgos que atraen a las hembras o facilitan el contacto sexual con ellas. Aunque no es fácil separar estos dos niveles de la selección sexual, se puede afirmar que tienen su origen en las preferencias de las hembras o de los machos por ciertos rasgos o comportamientos presentes a la hora de escoger pareja, motivo por el que las preferencias de pareja han llamado la atención de los investigadores (Anderson, 1994; Ten Cate y Bateson, 1989).

Bateman (1948) demostró que el éxito reproductivo de los machos de *Drosophila* se relacionaba directamente con el número de parejas con las que se apareaba, lo cual no sucede con las hembras que no necesariamente incrementan su éxito reproductivo por ocuparse en múltiples parejas; es más probable que su éxito aumente al escoger un macho de alta calidad como padre de sus hijos, o por invertir mayores recursos en la crianza.

Tradicionalmente, los trabajos en selección sexual han hecho énfasis en la coevolución de los “buenos genes” y las preferencias sexuales de las hembras (Price, 1998). Las hembras prefieren a los machos de vistosos ornamentos porque están genéticamente predisuestas para hacerlo así (algunos tipos de estímulo – rasgos vistosos- pondrían en marcha la expresión de genes relacionados con las preferencias sexuales). Sin embargo, trabajos recientes en selección sexual y especiación han entrado a cuestionar la determinación genética de las preferencias de pareja (Ten Cate y Bateson, 1989).

Estrategias de evaluación y selección de pareja

Las investigaciones en selección sexual actualmente se centran en tratar de identificar las distintas estrategias que las hembras usan para identificar una pareja potencial para el apareamiento. Por ejemplo, las hembras pueden escoger una pareja con base en las características fenotípicas como un indicador de la calidad del macho (Hamilton y Zuk, 1992), o pueden elegir con base en la información

adquirida mediante el aprendizaje, como cuando las hembras observan a un macho de ciertos rasgos aparearse; caso en el cual estas hembras desarrollan una mayor preferencia por los machos de características parecidas a las del macho que observaron aparearse (McGregor y Peake, 2000; Qvarnström y Price, 2001; Pruett-Jones, 1992).

Las estrategias que los machos y las hembras siguen cuando eligen una pareja se han clasificado en estrategias independientes y dependientes; en las primeras, no se tiene en cuenta la experiencia social como una variable que incida en la escogencia de pareja mientras que en las segundas sí. Pruett-Jones (1992) propuso una definición formal para las estrategias de escogencias de pareja dependientes. Estas estrategias comparan la probabilidad de elegir una pareja en ausencia de cualquier experiencia social (*probabilidad absoluta*) en relación con la probabilidad de elegir la con base en la anterior experiencia social (*probabilidad condicional*).

Evaluación de la pareja independientemente de la experiencia

La teoría de los “buenos genes” propone que las hembras seleccionan una pareja con base en los rasgos vistosos porque éstos son un indicador de buenos genes (Anderson, 1986; Zahavi, 1975). Para que las hembras se beneficien de este tipo de elección, las características de los machos deben ser indicadores confiables de buenos genes y su confiabilidad se garantiza si se supone que las preferencias de las hembras coevolucionan conjuntamente con los rasgos de los machos.

Berglund, Bisazza y Pilastro (1996) consideran que los rasgos elaborados cumplen una doble función en los machos: servir como un indicador confiable de buenos genes y, a la vez, ser útiles en la competencia con otros machos por las hembras, ya que los rasgos vistosos que ostentan los machos adultos debieron pasar también la prueba de la selección natural, garantizando así la honestidad del rasgo como señal de buenos genes.

Se supone, por ejemplo, que la competencia entre machos hace evidente tanto los rasgos de los ganadores como sus historias de vida; pone en evidencia su éxito relativo en la consecución de la comida, la resistencia a las enfermedades y sus estrategias de evitación del peligro (Borgia, 1979; Galef y With, 1998), y estas historias se convierten en rasgos o características tales como la dominancia o rango que se ocupan dentro de un grupo, rasgos resistentes a la enfermedad y nivel de agresividad. De hecho, algunas hembras prefieren aparearse con machos dominantes o con machos cuya agresividad no conlleve peligro para ellas.

Evaluación de la pareja con base en la experiencia

Las hembras que seleccionan pareja con base en la observación de las interacciones que otros mantienen con parejas potenciales, pueden maximizar sus ganancias al reducir el riesgo de exposición directa a los predadores, reducir el tiempo y la energía necesaria para buscar y encontrar una pareja apropiada (Sullivan, 1994; Travers y Sih, 1991). De esta manera, la elección de pareja con base en la información adquirida en la interacción con otros se convierte en una alternativa a la elección con base en las preferencias heredadas.

Las estrategias de elección de pareja dependientes de la experiencia enfrentan el problema de la fiabilidad de la información usada para la elección de la pareja; las hembras deberán poder discriminar entre los indicadores confiables de buenos genes y los que tienen otro propósito. Dawkins y Krebs (1978), por ejemplo, han sugerido que los animales más que comunicar información manipulan la conducta de otros para su propio beneficio. Esta visión ha sido cuestionada por Zahavi y Zahavi (1997), quienes argumentan que el engaño mediante señales o su imitación resulta difícil, ya que un rasgo muy vistoso y elaborado le resulta costoso a quien lo ostenta. Un llamado mediante el canto, por ejemplo, puede constituirse en el riesgo de ser advertido por un predador.

Las señales disponibles para la elección de una pareja pueden ser señales fiables de buenos genes, pero no determinar genéticamente la elección de una pareja; es decir, una cosa es el rasgo, y otra su uso como indicador de una pareja apropiada; un rasgo, por ejemplo, puede ser un indicador de buenos genes y no obstante la elección de una pareja puede apoyarse en un proceso distinto al genético, como puede ser la experiencia que se haya tenido con dicho rasgo y dicha experiencia puede ser favorable o no para la determinación de la elección. De manera general se acepta que la experiencia determina muchas de las actividades que un organismo realiza, siendo la experiencia temprana una de las estudiadas con mayor amplitud. A esta experiencia se le conoce como *primacia*, por ser la primera experiencia en la vida, y puede servir de esquema de organización primaria de la conducta y llegar a determinar pautas posteriores de conducta; este punto de vista es defendido por D. O. Hebb, en su libro “The Organization of Behavior” (Hebb, 1949)

Uno de los fenómenos relacionados con la experiencia social temprana que más se ha estudiado es el fenómeno de impronta. Este fenómeno se caracteriza porque la exposición a las características de los padres en una edad temprana afecta las preferencias de pareja en la edad adulta. Se supone que el mecanismo de impronta le facilita a un

organismo reconocer y responder a las características de la especie; fue Lorenz (1935) quien hizo distinción entre aprendizaje e impronta, refiriéndose al primero como un proceso asociativo y al segundo como el resultado de un proceso de selección natural, producto de las ventajas adaptativas conferidas a los individuos que reconocen las características típicas de los conespecíficos (Irwin y Price, 1999).

Impronta filial y sexual

El fenómeno de impronta llamó la atención de investigadores como Douglas Spalding en el siglo XIX, y fue Konrad Lorenz quien le dio al fenómeno una denominación precisa y al que llamó *Prägung*, traducido al inglés como *imprinting* y en español como troquelado. Lorenz también realizó los primeros experimentos en el tópico y desarrolló las implicaciones que el fenómeno podía tener para comprender muchos otros aspectos del comportamiento animal. Lorenz (1935) observó que los polluelos de algunas aves tales como los patos y las ocas, tenían la tendencia a seguir a sus madres y constató que si era un humano quien criaba estas aves, los polluelos luego tendían a seguirlo, en vez de seguir a sus conespecíficos. Lorenz mismo crió pollos y concluyó que los polluelos se habían improntado a él por ser el primer objeto en movimiento que las aves vieron al nacer, fenómeno al que llamó impronta filial.

A la conducta dirigida a establecer contacto con la madre se le conoce con el nombre de conducta filial, y el proceso a través del cual un ave de pocos días de nacida limita esta conducta a estímulos particulares se conoce como impronta (Bateson, 1966; Bolhuis, 1989). El seguimiento de los padres a temprana edad garantiza a los polluelos un conjunto de ventajas, como poder alejarse oportunamente de los predadores y obtener alimento, agua y calor suministrado por los padres. Lorenz observó que una vez que estas aves alcanzaban la madurez sexual, también dirigían su conducta de cortejo al objeto improntado, fenómeno al que se denominó más tarde impronta sexual. El fenómeno de impronta, tanto filial como sexual, llamó la atención de los investigadores (Fabricius, 1962; Hess, 1959), quienes se aproximaron a la comprensión del fenómeno, mediante estudios naturalistas y mediante estudios de laboratorio.

Los estudios de laboratorio en impronta se han centrado en la observación de las respuestas de seguimiento y aproximación a un conespecífico o a un objeto familiar en situaciones estándar y restringidas. Algunas de las principales características distintivas del proceso de impronta son la irreversibilidad del fenómeno y el hecho de que su aparición y desarrollo se restringe a un periodo de vida

limitado conocido como fase sensitiva (Hess, 1959). Por irreversibilidad, Lorenz entendía que el primer estímulo al cual el animal se improntaba bloqueaba el futuro desarrollo de nuevos lazos filiales, idea que se relaciona directamente con el concepto de primacía. Una tercera característica de la impronta es la independencia en su desarrollo, de procesos como el de refuerzo (Salzen, 1962).

El fenómeno de impronta se ha constituido en un modelo amplio, que permite dar cuenta del reconocimiento de eventos muy importantes para la supervivencia de un organismo como son la comida, los predadores y una pareja sexual. Aun está por establecerse si este fenómeno obedece a principios diferentes a los propuestos para explicar la conducta operante, como el de control de estímulos.

Impronta y aprendizaje temprano

Ardila (1967; 1975) se refería al aprendizaje y la experiencia temprana como uno de los campos de la psicología con más perspectiva, pero a la vez con más interrogantes por resolver, sobre todo por su posible efecto sobre la propia naturaleza de la psicología, y aunque nadie duda de la importancia que las primeras experiencias vitales tienen en el desarrollo posterior y con mayor relevancia en los humanos, ha resultado difícil conceptualizarlas de manera precisa. Las experiencias tempranas, son *experiencias primeras* y pueden ocurrir antes o después del nacimiento.

En los primeros desarrollos de esta problemática se hizo énfasis en las experiencias que tienen lugar en estados de inmadurez biológica de un organismo, pero más tarde se usó con preferencia el término primacía para denotar la relación dada entre las experiencias pasadas y las actuales (Sluckin, 1964). Las experiencias tempranas se vieron como un esquema de organización primaria de la conducta, sobre el cual se construyen las experiencias subsecuentes para conformar así pautas de conductas complejas posteriores. La complejidad de un patrón de conducta se halla directamente ligada con el grado de desarrollo biológico alcanzado por un organismo. El organismo joven difiere de los demás, no sólo en la cantidad de experiencias, sino también en su estructura y funcionamiento neurológico y fisiológico. Esto significa que la susceptibilidad a ciertos tipos de experiencia puede variar, dependiendo del grado de madurez del organismo, aunque también se pueden dar periodos de susceptibilidad selectiva como ocurre en el fenómeno de impronta. Scott (1962) propuso que las relaciones dadas entre la maduración y los periodos críticos del desarrollo conductual o periodos sensibles, obedecen a mecanismos cronoreguladores del desarrollo y la diferenciación o individualización (tanto conductuales como biológicos) y no

meramente periodos de edad cronológica. Así entonces, el periodo de sensibilidad biológica le brinda al organismo la oportunidad de realizar y organizar ciertas conductas, que luego seguirán sus propias leyes de desarrollo. Una forma de determinar cuáles son los mecanismos biológicos claves que originan ciertos procesos de diferenciación conductual, es establecer fenómenos conductuales específicos que permitan su estudio, tales como el de impronta (Hess, 1959) o algunos otros fenómenos sujetos a periodos de sensibilidad biológica, como el canto en las aves y el aprendizaje perceptual temprano en ratas.

Impronta y su relación con el condicionamiento clásico

El condicionamiento Pavloviano es uno de los paradigmas de aprendizaje más ampliamente estudiado. El paradigma comprende el arreglo de dos estímulos: el estímulo incondicionado (EI), el cual provoca de manera automática una actividad biológica típica, claramente identificable y conocida como respuesta incondicionada (RI), y el estímulo condicionado (EC) que viene a ser parte del paradigma por su relación con el EI y de la cual depende la respuesta condicionada (RC).

Los EIs que se han usado en investigaciones de laboratorio se caracterizan por ser eventos que provocan una reacción fisicoquímica casi que instantánea por parte del organismo y que se conoce como reactividad biológica y esta misma característica se tiene en cuenta para escoger los ECs. Sin embargo, cuando se trata de trabajos de condicionamiento clásico que se realizan en escenarios naturales, los estímulos; sean éstos IEs o ECs, corresponden más bien a arreglos estimulares complejos; por ejemplo, la comida cuenta con diversas propiedades como sabor, textura, olor, color y todas ellas forman parte del EI. Igualmente, la comida se halla ubicada en un contexto con características diversas que pueden funcionar como ECs. Las relaciones que se establecen entre los ECs y los EIs en ambientes naturales no son relaciones de carácter arbitrario como las que generalmente arregla el experimentador en el laboratorio. Así, la condición de estímulo "olor de un alimento" es único y específico para éste alimento y su relación con el organismo se estableció en la filogenia. Cuando se trabaja con conductas complejas, por lo general se requiere de entrenamiento; en la impronta alimenticia, por ejemplo, la conducta de picoteo del alimento, típica de las aves, requiere de algún entrenamiento. Fantz (1954) realizó un experimento en el que estudió la preferencia de los pollos con respecto del picoteo de objetos de tamaños y formas diferentes. El experimento se hizo con pollos de distintas edades y con un procedimiento de refuerzo contingente al picoteo de las formas menos preferidas. Los resultados indicaron que existe un periodo en el cual

es posible modificar estas preferencias (en los pollos este periodo se limita a los primeros tres días de vida). Parece razonable que haya un periodo crítico para el perfeccionamiento de las interacciones con los objetos alimenticios, bajo el riesgo de que los animales que no lo logren mueran de hambre. Estas consideraciones han dado lugar a una perspectiva del condicionamiento clásico como un fenómeno funcional que promueve la supervivencia reproductiva de los organismos (Domjan *et al.*, 2000; Hollis, 1982, 1997; Shettleworth, 1984).

Una visión funcional y menos molecular del condicionamiento clásico exige la reconceptualización de las unidades de análisis; así, los EIs y los ECs en vez de ser eventos discretos pueden considerarse más bien eventos complejos como lo es la comida en el ambiente natural y esto también se aplica para la RI y la RC, las cuales dejan de ser un evento discreto para tener que ser consideradas como un patrón de respuesta.

Desde una perspectiva funcional, el fenómeno de impronta adquiere otras propiedades relacionadas principalmente con el aprendizaje perceptual. En este contexto el fenómeno de impronta se convierte en un sistema que mejora la habilidad para responder de forma integral a la estimulación ambiental compleja. La conducta relacionada con eventos complejos, se ha estudiado principalmente como aprendizaje perceptual (Gibson, 1991). Para algunos investigadores en este campo como Nosofsky (1991), la percepción puede verse como un fenómeno de impronta en donde los receptores son moldeados por un complejo de estímulos que darán lugar a un patrón de respuesta, más que a una respuesta discreta. Desde una perspectiva histórica, el aprendizaje perceptual se conceptualizó como un fenómeno diferente del aprendizaje asociativo y aún más distante de las relaciones funcionales. Se pensó que el aprendizaje perceptivo tenía que ver con el aprendizaje de las características del estímulo y que no requería de un proceso de refuerzo. Por su parte, el aprendizaje asociativo, como el estudiado en condicionamiento clásico, se relacionaba con la adquisición de una respuesta apropiada a las condiciones de estímulo; en este caso, la adquisición de la respuesta condicionada y en donde sí era necesario un proceso de refuerzo (Hollis, Ten Cate y Bateson, 1991).

En la conceptualización actual del condicionamiento clásico, la distinción que se pueda hacer entre las características de un estímulo y las respuestas al mismo, esta relacionada con la morfología de la conducta y que debe diferenciarse de las funciones que las características de los estímulos puedan cumplir en una situación de condicionamiento clásico; los estímulos pueden adquirir la función de EC o de EI. Pavlov (1997) había definido el

estímulo incondicionado como un evento biológicamente muy significativo y que por lo tanto exige una interacción apropiada y oportuna de parte del organismo con éste. En contraste, el EC es importante sólo por su relación con el EI, y la RC es importante porque facilita las interacciones con el EI (Hollis, 1982, 1990, 1997). En una perspectiva funcional del condicionamiento clásico no importa el nivel de complejidad del estímulo sino el tipo de relaciones que se establecen entre los ECs y los EIs. Para el caso del fenómeno de impronta, el EI puede ser las características del organismo en su conjunto la que provoca la respuesta (el patrón de conducta) de seguimiento y como estímulos condicionados, pueden funcionar algunas de sus características morfológicas tales como tamaño, color o el canto de un ave, incluso algunos aspectos de su conducta. El aprendizaje de la configuración de un objeto es un hecho ampliamente reconocido. Se puede reconocer un objeto como un todo a partir de ver solo una parte de éste, sin que sea necesario invocar un proceso de aprendizaje asociativo.

La forma como un estímulo cualquiera llega a adquirir la función de EC puede variar según el contexto en el que ocurra el EI (Gutiérrez y Domjan, 1996, 1997). De manera general se han propuesto dos mecanismos para relacionar los EC con los EI, el de contigüidad y el de contingencia. Sin embargo, estos dos principios parecen corresponder a fenómenos diferentes; el primero puede explicar mejor algunos aspectos del aprendizaje perceptual y el segundo puede dar cuenta de los fenómenos de aprendizaje asociativo. Otro de los aspectos que desde una perspectiva funcional del condicionamiento clásico requiere un mayor análisis es el relacionado con la importancia biológica del EI. Gunther, Miller y Matute (1997) definen la significancia biológica por el vigor de la respuesta (condicionada o incondicionada). Esta definición es similar a la de la probabilidad diferencial de Premack (1965), propuesta para delimitar de forma independiente el valor de la conducta, diferente del grado control por las consecuencias dado que el valor motivacional de un reforzador se confundía con el efecto de las contingencias.

En una situación de laboratorio, el experimentador por lo general usa su experiencia a la hora de escoger y de presentar los distintos arreglos de EC – EI al animal, a diferencia de una situación natural, en la cual el animal tiene más libertad para establecer tanto los EC como los EI y sus relaciones, con base en la estructura temporal y espacial del ambiente. En el fenómeno de impronta filial, el EI suele ser por lo general la madre o cualquier objeto próximo y preferiblemente que se halle en movimiento, estos estímulos funcionan como un estímulo-signo y en

las aves nidífugas éstos son tan pocos y tan simples que parecería que los polluelos tienden a seguir al primer objeto en movimiento que encuentren. Esta conducta de seguimiento se puede considerar como la respuesta provocada (RI), así que algunas características del propio EI como un estímulo compuesto se pueden convertir en EC de difícil extinción por estar integrados como parte de EI y más bien con la experiencia, estos estímulos pueden ampliar sus funciones. La función de los estímulos, sean éstos EI o EC, dependerá de los valores relativos de cada uno de ellos, valores que han quedado establecidos previamente en la filogenia. De otra parte, las relaciones que puedan darse entre EC y EI surgen en el momento en el que un organismo está en capacidad de desplazarse de un lugar a otro. La posibilidad de desplazamiento de un animal no sólo es importante desde el punto de vista conductual y psicológico, sino que también lo es para el desarrollo motor y del sistema nervioso. Al respecto de este último, Llinás (2003) considera al movimiento como el origen del sistema nervioso que evolucionó al permitir una eficiente orientación del organismo en el medio.

La predicción y la interacción con ciertos tipos de eventos ambientales se constituyen en factores que van a influir de una u otra forma en la conservación de las especies, siendo el sexo y como tal el comportamiento sexual uno de estos eventos importantes.

Comportamiento sexual e impronta

La impronta filial y sexual son fenómenos de amplio reconocimiento y que se presentan en aves y mamíferos. Una diferencia observada entre la impronta filial y la impronta sexual está en que la primera se desarrolla de manera uniforme tanto en machos como en hembras, sin que ocurra lo mismo con la impronta sexual, en donde los lazos más fuertes se dan entre madres e hijos, más que entre madres e hijas (Owens, Rowe y Thomas, 1999).

La impronta filial se ha explicado evolutivamente, puesto que el permanecer junto a los padres trae a los pequeños muchas ventajas en términos de las oportunidades de supervivencia, hecho que se acentúa en especies como las aves precoces, para las cuales, el permanecer junto a sus padres les brinda protección contra los predadores, aprenden con ellos a encontrar la comida, agua y otros recursos necesarios para la vida y que se constituyen en factores de selección natural.

En el caso de la impronta sexual, las explicaciones han apelado a causas próximas más que evolutivas; por ejemplo, Suboski (1988, 1989) propuso un modelo conocido como aprendizaje de reconocimiento inducido por desencadenadores. En este modelo se combina por un lado, un mecanismo que provoca una respuesta topográficamente

apropiada a una condición de estímulo y un mecanismo de control funcional de la misma; los eventos que controlan la conducta son los eventos contiguos o contingentes al estímulo que la desencadena e inducen la respuesta “óptima” y la respuesta se caracteriza por ser estereotipada e inducida por un desencadenador. El modelo se puede conceptualizar como una variante “ecológica” del modelo de condicionamiento clásico y parece manejar bien los datos relacionados con el aprendizaje por impronta.

Los modelos ecológicos describen la conducta sexual como un patrón típico compuesto por un componente apetitivo y un componente consumatorio (Balthazart y Ball, 1998; Beach, 1956; Pfau, 1996). En el componente apetitivo se incluyen las conductas de búsqueda, de cortejo y el despliegue de conductas que sirven de estímulos desencadenadores de la respuesta sexual de una hembra. El componente consumatorio está conformado por una secuencia de conductas de contacto físico con la hembra y que terminan en la conducta copulatoria. Estas categorías han resultado útiles, tanto para la investigación conductual como para la investigación de los mecanismos neurofisiológicos de la conducta sexual, y también han permitido integrar las posibles relaciones dadas entre la conducta filial y la conducta sexual.

Entender el papel que cumple un proceso como el de impronta en la elección de una pareja para copular requiere, además de describirlo y explicarlo conductualmente, precisar los mecanismos biológicos necesarios para el desarrollo de las funciones conductuales. Uno de estos mecanismos se relaciona con el papel que tienen las hormonas sexuales en la temprana edad (período sensible) en la organización y desarrollo de los distintos componentes del comportamiento sexual. Investigadores como Adkins-Regan 1998; Hutchison y Hutchison 1983, han propuesto una explicación con base en mecanismos hormonales (causas próximas) para dar cuenta de los distintos efectos de las hormonas sexuales en la elección de una pareja, en una situación concreta. Su modelo contiene los siguientes elementos: a) las hormonas como una variable que influye directamente en una situación de escogencia de pareja, b) las hormonas como un elemento de la respuesta ante una situación de escogencia de pareja y c) las hormonas como un atributo adaptativo que se evalúa a la hora de hacer una escogencia de pareja. Los puntos b y c del modelo han sido estudiados ampliamente por Wingfield *et al* (1994) y Zuk (1994). El punto a, pertinente para el presente trabajo es revisado por su relación con el fenómeno de impronta y la escogencia de una pareja sexual. Tradicionalmente, los estudios sobre elección de pareja se han centrado en la elección de una pareja del sexo opuesto, pero igualmente, se puede dar la elección de una pareja del mismo sexo, o a

la elección de una pareja de una especie distinta a la propia. Este tipo de elecciones se conoce como preferencias individuales, preferencias sexuales y preferencias de especie respectivamente.

Las hormonas pueden cumplir por un lado un papel en la activación de la respuesta sexual como ocurre en la pubertad, pero también pueden actuar en la edad temprana para organizar y orientar las preferencias sexuales (Meyerson y Lindström, 1973; Signoret, 1970). El efecto de las hormonas en la organización temprana de las preferencias y la conducta sexual se ha estudiado tanto en mamíferos como en aves, y principalmente en especies no monogámicas, manipulando el nivel de hormonas muy poco antes del nacimiento o después del nacimiento para luego, en la madurez sexual, evaluar su efecto mediante pruebas de escogencias de pareja. Los animales a los que se les ha practicado este tipo de manipulaciones, han mostrado una reversión en las preferencias de pareja; las hembras prefieren como pareja otra hembra y los machos prefieren otro macho (en ratas: Eliasson y Meyerson, 1981; en hámster: Johnson y Tiefer, 1972).

Inicialmente, el mecanismo de impronta sexual se propuso por los etólogos para explicar por qué los animales cuando crecen prefieren aparearse con uno de su misma especie (Lorenz, 1935) y recientemente, se ha ampliado para explicar tanto las preferencias sexuales de las hembras como también a las preferencias individuales (Vos, 1995). Sin embargo, el mecanismo de impronta no parece explicar por sí sólo el dimorfismo en las preferencias y, por esto, se ha propuesto que los esteroideos sexuales que se producen durante el desarrollo pueden ser parte del mecanismo de impronta sexual, o que determinen el periodo de sensibilidad para la impronta sexual (Balthazart, 1983; Bolhuis, 1989).

En experimentos realizados con codornices japonesas (*Coturnix japonica*), las hembras a las cuales se les trató con drogas para reducir la síntesis del estrógeno antes de salir del cascarón, mostraron un comportamiento que es típico de la conducta sexual de los machos, como observar a otros machos por una ventana (Balthazart *et al.*, 1997). En las ratas, los fetos expuestos a cantidades diferentes de testosterona desarrollan grados distintos de masculinización (Eliasson y Meyerson, 1981).

Bischof (1994) propuso un mecanismo de dos estados para explicar el desarrollo de la impronta sexual y a su vez también para explicar el dimorfismo en las escogencias de pareja. Uno de estos estados sería el encargado de la adquisición de la respuesta sexual y el otro sería el responsable del tipo de elección sexual (heterosexual o del mismo sexo). En cuanto al primero, se sabe que el desarrollo de la conducta sexual depende de las condiciones

genéticas como también de las condiciones ambientales tales como la disponibilidad de una pareja de la misma especie y del sexo apropiado al cual dirigir la conducta sexual y para el segundo, el mismo Bischof realizó experimentos con los cuales mostró cómo las preferencias adquiridas tempranamente podían cambiar o estabilizarse dependiendo de condiciones tales como la oportunidad de aparearse con un conespecífico al comienzo de la madurez sexual y si la especie de la pareja sexual se correspondía con la de impronta filial, la preferencia sexual se estabilizaba de manera permanente.

El modelo de dos estados supone que en la fase de adquisición de la respuesta sexual, las hormonas sexuales además de influir en la organización de los patrones de la conducta sexual, pueden influir diferencialmente en las características fenotípicas a las cuales los machos y las hembras responden en el momento en que se está configurando el patrón de respuesta sexual (período sensible). Otra posibilidad es que solamente en uno de los dos sexos, el sistema hormonal posea un periodo crítico sensible a las características fenotípicas de la especie (en el ambiente natural, esta especie corresponde a la de crianza). Esto explicaría por qué se establece una relación más fuerte entre madre e hijo que entre madre e hija, como también permite dar cuenta de las preferencias por el sexo opuesto bajo las condiciones de adquisición normal de la respuesta sexual. Esta explicación de las preferencias sexuales establece diferencias entre el fenómeno de impronta filial y el de impronta sexual, en donde para el segundo entra a operar una forma de condicionamiento hormonal, no necesariamente implicado en el primero.

La evolución del dimorfismo en las preferencias sexuales se ha explicado mediante hipótesis adaptativas como la de inversión parental propuesta por Trivers (1972), la cual sugiere que el sexo que invierte más energía en la crianza de los hijos (por lo general las hembras), será más selectivo a la hora de escoger una pareja y también, que el sexo que invierte menos en los hijos será más competitivo por el acceso a la pareja con mayores posibilidades de éxito reproductivo. Esta hipótesis supone que los individuos son capaces de evaluar las posibilidades reproductivas de los distintos miembros de su especie.

La hipótesis de inversión parental junto con la hipótesis de sensibilidad hormonal a las características fenotípicas de la especie, corresponden a dos niveles de explicación complementarios, la primera corresponde a una explicación para la conservación y propagación de tales rasgos a través de la especie, y la segunda se refiere a los mecanismos por los cuales se adquiere una respuesta típica a una situación de estímulo específica (un EI “sexy”).

Investigaciones como las realizadas por Domjan, Lyons, North, y Bruell (1986) sugieren que los rasgos

que determinan las preferencias de pareja pueden ser considerados como una especie de estímulos condicionados para la respuesta sexual. En este mismo sentido, los etólogos interpretan la conducta de cortejo como un ejemplo de conducta estereotipada típica de la especie y desencadenada por un estímulo “signo”. Ball y Balthazart (2001) han sugerido que algunos de estos estímulos signo son los responsables de la marcada selectividad de la respuesta sexual. Es decir, que la respuesta a estos estímulos signos habría evolucionado gracias a su confiabilidad y además por ser un predictor de los buenos genes del emisor.

En resumen, para el fenómeno de impronta ya sea filial o sexual, se proponen dos procesos responsables del aprendizaje de reconocimiento de los rasgos de los conespecíficos, uno relacionado con el aprendizaje de las características de un objeto estímulo que provoca la conducta filial o sexual según el caso (elicitadores de la respuesta), y otro relacionado con los mecanismos de la respuesta sexual. Estos dos mecanismos se combinan en el momento de realizar una elección de pareja y los dos pudieron coevolucionar o evolucionar cada uno de forma independiente.

Las relaciones entre selección sexual e impronta ha llamado la atención de los investigadores porque los mecanismos que hacen posible la impronta estarían también sujetos a selección natural, pero no por su continua confrontación con el ambiente, sino selectivamente sólo en los periodos sensibles. La función de la impronta será la de servir por una parte, como una forma de conservación de las preferencias sexuales convirtiéndose en una barrera para el desborde de la selección de rasgos nuevos, pero por otra, el dimorfismo sexual parece obedecer a un mecanismo de selección asimétrica, lo que implica que el fenómeno de impronta también estaría sujeto al dimorfismo sexual que podría operar diferencialmente en cada uno de los sexos, y este mecanismo sería el responsable de la dispersión de los rasgos nuevos. De esta forma, en las aves se da una relación más fuerte entre madres e hijas que entre madres e hijos. Para el caso de las codornices, los machos escogerían para aparearse a una hembra de rasgos típicos a los de la madre y las hembras a un macho con características más salientes. Bateson (1983) por ejemplo, crió pollos de codornices en grupo, con hermanos, durante los primeros 30 días después de salir del cascarón y en seguida se les aisló socialmente hasta la madurez sexual. A los 60 días de edad, tanto los machos como las hembras se expusieron a pruebas de preferencias de pareja. En este experimento se observó que las codornices permanecieron un porcentaje de tiempo mayor más cerca de los primos que de los hermanos, aunque no queda claro si esta

preferencia por los primos se mantiene también para el apareamiento.

Como se dijo en otro lugar, hay diferentes formas de experiencia que se relacionan con las preferencias de pareja tanto en machos como en hembras, pero en este trabajo se ha hecho un mayor énfasis en el de aprendizaje por impronta ya que este fenómeno ha sido estudiado con mayor profundidad y parece ser un buen modelo para integrar los niveles filogenéticos y ontogenéticos que actúan de manera conjunta en fenómenos como los de elección de pareja.

Objetivos

1. Establecer si hay diferencias en las preferencias sexuales debidas a la condición de crianza (en pareja o solos).
2. Establecer si hay diferencias en las preferencias sexuales entre machos y hembras debido a las condiciones de crianza.
3. Establecer si la conducta de filiación es un buen indicador de las preferencias de pareja.

MÉTODO

Con este experimento se busca determinar si hay relación entre el tipo de experiencia social temprana y las preferencias sexuales de las codornices.

Sujetos

Se trabajo con 35 codornices japonesas de 15 días de nacidas (18 machos y 17 hembras) y 18 codornices de cuatro meses de edad (9 machos y 9 hembras). Estos animales se obtuvieron de una granja avícola y se mantuvieron

durante el desarrollo del experimento en el Laboratorio de Aprendizaje y Comportamiento Animal, de la Universidad Nacional de Colombia.

Instrumentos

Todos los animales se mantuvieron durante el experimento en jaulas metálicas de 30 cm. x 30 cm. x 18 cm. A los animales se les alimentó con concentrado súper codornices producción, disponible para los animales todo el tiempo durante el experimento, al igual que el agua. Para las pruebas de preferencia se uso una caja construida en madera (madeflex) cuyas dimensiones se presentan en la figura 1.

Procedimiento

Los sujetos se asignaron a las siguientes condiciones experimentales:

Grupo de machos aislados socialmente (AM):

A este grupo se asignaron 9 pollitos machos, criados cada uno en una jaula individual; en aislamiento visual de sus conespecíficos, desde el día 15 de nacidos hasta los 3 meses.

Grupo de hembras aisladas socialmente (AH)

Este grupo estuvo compuesto por 8 pollitos hembras, criados en cajas individuales, en aislamiento visual de sus conespecíficos, desde el día 15 de nacidos hasta los 3 ó 4 meses.

Grupo de crianza de un macho con una hembra adulta (IH).

Este grupo estuvo compuesto por 9 pollitos machos, criados en parejas desde el día 15 de nacidos en una jaula por pareja; un pollito se crió con una hembra adulta y entre los dos se coloco una malla. La crianza en parejas se mantuvo hasta los 3 ó 4 meses.

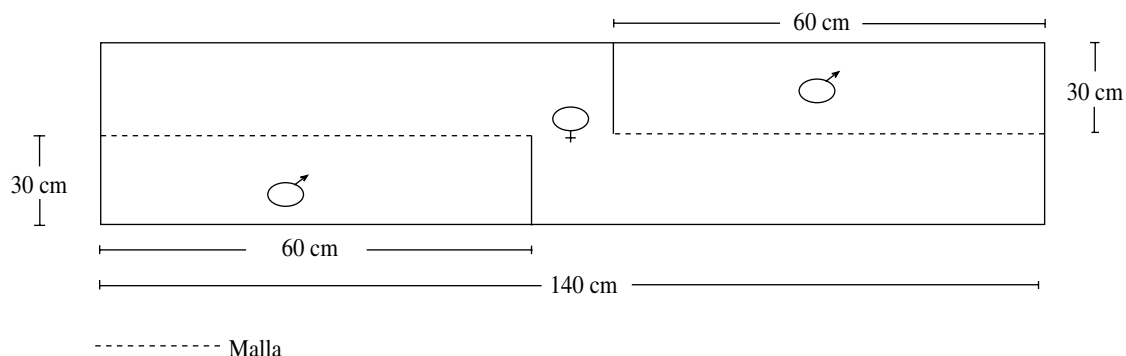


Figura 1. Esquema de la caja usada para las pruebas de elección tanto para machos como para hembras. Las líneas cortadas indican la disposición de una malla a través de la cual se podía observa a la pareja.

Grupo de crianza de una hembra con un macho adulto (IM).

Este grupo estuvo compuesto por 9 pollitos hembras criados desde el día 15 de nacidas en una jaula por pareja, cada pollito con un macho adulto en una misma jaula pero separados por una malla. La crianza en parejas se mantuvo hasta que alcanzaron la madurez sexual (de 3 a 4 meses).

Fase de evaluación de las preferencias

Antes de comenzar los ensayos de elección, se expuso a todos los animales, incluidos los que se usaron como opciones de escogencia, a condiciones adicionales de luz artificial por un total de 16 horas de luz (luz artificial de 6 a 10 de la noche) y por 15 días, esto con el propósito de optimizar la expresión del comportamiento sexual. Observaciones previas como las de Follett y Milette (1982) han mostrado que periodos de luz entre 12 y 16 horas facilitan de forma sustancial la estimulación sexual. Los ensayos de elección, se comenzaron a realizar cuando los animales pequeños cumplieron 3 meses, edad a la cual los animales habían madurado sexualmente (primera postura en las hembras y desarrollo de la glándula sexual en los machos). Los sujetos se probaron en la caja de escogencia, en ensayos de 10 minutos durante 10 días, y se registró el tiempo de permanencia frente a las ventanas de la caja. Los registros los realizó un observador previamente entrenado y mediante el sistema de papel y lápiz. También se filmaron todos los ensayos con el propósito de verificar luego los registros de observación directa.

Para las pruebas de escogencia, se usaron las siguientes opciones: en un lado de la caja (A o B), se colocó el ave que se había usado como pareja de crianza y en el otro lado, se colocó otra ave distinta a la de crianza. Una misma pareja de prueba se usó para probar a dos sujetos del mismo grupo (una misma pareja de machos o de hembras según el caso).

RESULTADOS

Comparaciones por grupos en función de las condiciones de crianza

Los datos de cada uno de los animales del experimento se obtuvieron bajo las formas típicas para esta clase de pruebas; en la caja de elección se colocó en cada alternativa a un par de hembras o a un par de machos según el caso. Una vez que los sujetos se liberaban en la caja de prueba inmediatamente se registró el tiempo que el animal permanecía en el lado derecho o izquierdo de la caja junto a la malla observando a cualquiera de las parejas de prueba, la duración del ensayo de prueba fue de 10 mi-

nutos. La conducta típica de un macho en la situación de prueba consistía en perseguir a la hembra o picar la malla y en contraste, la conducta de las hembras consiste en permanecer junto a la malla donde se hallaba el macho.

A continuación se presentan los resultados de las diferentes condiciones (machos criados en pareja, machos criados solos, hembras criadas en pareja, hembras criadas solas) que se compararon mediante un ANOVA de una vía. Los resultados se presentan en la tabla 1.

Al hacer una análisis *post hoc*, de comparaciones múltiples mediante una prueba LSD para identificar posibles diferencias entre las diferentes condiciones de crianza, se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre las medias de los siguientes grupos: a) entre el tiempo que los machos criados en pareja invirtieron en observar a una hembra en comparación con el tiempo invertido por las hembras criadas en pareja; $LSD = 0,023 < 0,05$, b) entre el tiempo que las hembras criadas en pareja invirtieron en observar a un macho, en relación al tiempo invertido por cada grupo de sujetos de prueba (hembras de prueba; 1 y 2) de los machos criados solos; $LSD = 0,002 < 0,01$ y $LSD = 0,005 < 0,01$ respectivamente, c) entre los tiempos que las hembras criadas en pareja invirtieron en observar a la pareja con la que se criaron, en comparación con el tiempo invertido en observar a un macho no conocido; $LSD = 0,010 < 0,05$ y d) entre los tiempos que las hembras criadas en pareja dedicaron a observar a la pareja de crianza en relación con el tiempo que los machos criados en pareja dedicaron a observar a una pareja distinta de la de crianza; $LSD = 0,008 < 0,01$.

Las únicas diferencias estadísticamente significativas intragrupo se presentaron en las hembras criadas en pareja; estos resultados en conjunto con los otros ya expuestos antes indican que las condiciones de crianza afectan más a las hembras que a los machos. Las hembras, en general, dedicaron un menor tiempo a observar a la pareja con la que se habían criado en comparación con una pareja no conocida; por ejemplo, el tiempo que las hembras criadas en pareja dedicaron en promedio a observar a la pareja con la que se habían criado fue de 194,62 segundos mientras que para la no conocida fue de 276 segundos.

Preferencia de pareja en función del tipo de crianza

Los datos de este análisis se tomaron de las pruebas de elección de pareja en ensayos de 10 minutos durante 10 días consecutivos. En una de las alternativas se colocó a la hembra con la que el macho se había criado y en la otra se dispuso una hembra no conocida por el macho. El resumen de los datos se presenta en la Tabla 2.

El interés principal de esta investigación se centró en establecer si la crianza en pareja, con una hembra adulta

(3 a 4 meses de edad) para el caso de los machos o con un macho adulto en el caso de las hembras, tenía algún efecto sobre la elección posterior de una pareja. Los datos de la Tabla 2 muestran que para los machos 1, 2, 3, 4 y 6, el promedio de tiempo de observación fue mayor para la pareja de crianza. Sin embargo, en la dirección de la variable crianza en pareja, solo los machos 1 y 6 mostraron diferencias estadísticamente significativas. Cabe aclarar que el macho 1 se probó con las hembras 101 y 107, y que estas hembras también se usaron para probar el macho 9 que prefirió a la hembra 101 a pesar de no ser su pareja de crianza. Esto mismo sucedió con los machos 6 y 7 que se probaron con las hembras 105 y 111; en este caso ambos machos prefirieron a la hembra 105.

El grupo de hembras criadas con un macho adulto, se probó bajo las mismas condiciones que los machos criados en pareja, solo que para la prueba de escogencia, en una de las alternativas se colocó el macho con el que se había criado y en la otra alternativa se colocó un macho no conocido para la hembra; los resultados se presentan en la tabla 3.

En este grupo, las hembras 3, 4, 6, 7 y 8 invirtieron un mayor promedio de tiempo a observar a la pareja con la que se criaron, y si bien en cinco de estas hembras se presentaron diferencias estadísticamente significativas, sólo las hembras 6 y 8 las presentaron a favor de la pareja con la que se criaron. En este caso la hembra 1 también mostró una preferencia idéntica a la hembra 7.

Tabla 1

Anova de una vía para la comparación entre las condiciones de crianza.

Fuente	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Media de cuadrados	F	Significancia
Entre grupos	665307.910	7	95043.987	2.072	0,044*
Dentro de los grupos	30411849.7	663	45870.060		
Total	31077157.7	670			

*P<0,05

Tabla 2

Comparaciones de los tiempos promedios invertidos por los machos en la observación de una hembra con la que se criaron, en relación a una hembra no conocida (prueba t de Student).

Machos criados en pareja					
Sujetos	Condición	Número de datos	Media	DT	P
1	Pareja	10	418	235	0,027*
	Otra	10	149	232	
2	Pareja	10	285	265	0,67
	Otra	10	232	252	
3	Pareja	10	312	179	0,50
	Otra	10	254	182	
4	Pareja	10	267	91	0,39
	Otra	10	224	119	
5	Pareja	10	198	126	0,020*
	Otra	10	371	152	
6	Pareja	10	364	85	0,00**
	Otra	10	145	88	
7	Pareja	10	156	134	0,011*
	Otra	10	366	149	
8	Pareja	10	230	203	0,19
	Otra	10	359	200	
9	Pareja	10	157	220	0,09
	Otra	10	363	262	

** p<0,01

* p<0,05

Tabla 3

Comparaciones de los tiempos promedios invertidos por las hembras en la observación de un macho (prueba t de Student).

Hembras criados en pareja					
<i>Sujetos</i>	<i>Condición</i>	<i>Número de datos</i>	<i>Media</i>	<i>DT</i>	<i>P</i>
1	Pareja	10	167	117	0,006**
	Otra	10	353	166	
2	Pareja	10	159	164	0,081
	Otra	10	302	181	
3	Pareja	10	258	251	0,99
	Otra	10	257	200	
4	Pareja	10	237	214	0,66
	Otra	10	202	163	
5	Pareja	10	13	28	0,00**
	Otra	10	505	106	
6	Pareja	10	346	177	0,009**
	Otra	10	118	170	
7	Pareja	10	278	91	0,008**
	Otra	10	149	100	
8	Pareja	10	228	198	0,98
	Otra	10	226	236	
9	Pareja	10	94	138	0,002**
	Otra	10	388	201	

**p<0,01

*p<0,05

Para los machos criados solos se usaron las mismas parejas de hembras usadas en el grupo de machos criados en pareja, sólo que para este caso las parejas para elegir

eran hembras no conocidas. Un resumen de los resultados se presenta en la tabla 4.

Tabla 4

Comparaciones de los tiempos promedios invertidos por los machos criados solos en la observación de una hembra (prueba t de Student).

Machos criados solos					
<i>Sujetos</i>	<i>Condición de prueba</i>	<i>Número de datos</i>	<i>Media</i>	<i>DT</i>	<i>P</i>
1	Hembra A	10	523	186	0,00**
	Hembra B	10	59	175	
2	Hembra A	10	216	251	0,28
	Hembra B	10	342	259	
3	Hembra A	10	230	156	0,29
	Hembra B	10	309	167	
4	Hembra A	10	275	277	0,81
	Hembra B	10	305	272	
5	Hembra A	10	322	270	0,68
	Hembra B	10	272	269	
6	Hembra A	10	258	289	0,57
	Hembra B	10	333	294	
7	Hembra A	10	217	298	0,76
	Hembra B	10	318	299	
8	Hembra A	10	189	175	0,049*
	Hembra B	10	375	200	
9	Hembra A	10	299	271	0,69
	Hembra B	10	245	273	

** p<0,01

* p<0,05

Tabla 5

Comparaciones de los tiempos promedios invertidos por las hembras en la observación de un macho en una prueba de escogencia de pareja (prueba t de Student)

Hembras criadas solas					
<i>Sujetos</i>	<i>Condición de prueba</i>	<i>Número de datos</i>	<i>Media</i>	<i>DT</i>	<i>P</i>
1	Macho A	10	316	241	0,28
	Macho B	10	209	182	
2	Macho A	10	255	173	0,29
	Macho B	10	174	154	
3	Macho A	10	225	166	0,50
	Macho B	10	279	186	
4	Macho A	10	302	198	0,13
	Macho B	10	159	214	
5	Macho A	10	342	240	0,055
	Macho B	10	134	119	
6	Macho A	10	192	207	0,38
	Macho B	10	273	201	
7	Macho A	10	168	154	0,055
	Macho B	10	327	190	
8	Macho A	10	171	226	0,097
	Macho B	10	331	177	

El grupo de hembras criadas solas se probó colocando en cada una de las alternativas a las mismas parejas de machos usados para probar el grupo de hembras criadas con machos. El resumen de los datos se presenta en la tabla 5. Como se puede observar en esta tabla, ninguna de las hembras probadas presentó diferencias significativas a favor o en contra de cualquiera de los machos usados en la prueba de escogencia.

En cada uno de los grupos se usó una misma pareja para probar a dos machos o a dos hembras según el caso, así que se puede dar el caso que “calidad” expresada en el fenotipo (cada sujeto usado en las pruebas de escogencia se consideró como un fenotipo distinto) esté determinando las preferencias de los distintos sujetos, y para probar esta hipótesis se procedió a realizar un análisis que permitiera establecer si éste era el caso. Este análisis se presenta enseguida.

DISCUSIÓN

Los teóricos de la selección sexual han enfatizado más en la determinación genética las preferencias de pareja; sin embargo, cada vez hay más evidencias que muestran el papel que tienen las condiciones sociales en las preferencias de pareja (Galef y White, 1998). El presente experimento pretendió evaluar los efectos que puedan tener las condiciones de crianzas en la preferencia de pareja

de la codorniz japonesa. Los resultados indican que la crianza en pareja afecta principalmente a las hembras en su escogencias de pareja, éstas tienden a permanecer más tiempo observando a un macho desconocido que observando al macho con el que se habían criado; las hembras tienden alejarse de los machos con los que crecieron. Estos resultados sugieren que por lo menos para las hembras, las condiciones de crianza en pareja no conducen a afiliarse con la pareja con la que se criaron, sino que por el contrario, estas hembras tienden a buscar machos diferentes de los que ya conocen.

Respecto a los resultados entre grupos, las hembras criadas en pareja presentaron diferencias estadísticamente significativas entre los tiempos invertidos en observar a la pareja con la que se habían criado en comparación con el tiempo que los machos invirtieron en observar a la pareja con la que se habían criado (los machos invirtieron más tiempo observando la pareja con la que se criaron).

Al comparar el tiempo que las hembras criadas en grupo invirtieron en observar la pareja de crianza con relación a una pareja nueva, se encontraron diferencias estadísticamente significativas; es decir, que invirtieron más tiempo observando a un macho desconocido con relación al dedicado a observar al macho con el que se habían criado. En resumen, las condiciones de crianza en grupo parecen tener una relación más directa con las preferencias de pareja de las hembras que con las de los machos.

Para el caso de los machos, ni los machos criados con una hembra ni aquéllos criados en aislamiento social, mostraron diferencias estadísticamente significativas en la cantidad de tiempo empleado observando a las parejas disponibles durante la evaluación. Para el grupo de los machos criados solos, se observó también que aunque las parejas de prueba que se utilizaron en este grupo fueron las mismas del grupo de machos criados en pareja, las preferencias no se identificaron con las preferencias del grupo de machos criados en pareja. Al respecto, MacBride y Lickliter (1993) encontraron que codornices pollitos (*Colinus virginianus*) criados con pollitos de la misma especie, tendían, en una prueba de preferencias a preferir modelos de su misma especie en comparación con los pollitos que se habían criado solos, caso éste en el que además no mostraban consistencia en sus preferencias.

Un análisis de cada sujeto muestra que para las hembras criadas en pareja, 5 de éstas invirtieron un mayor tiempo en observar a la pareja con la que se criaron y las otras 4 dedicaron más tiempo a observar una pareja distinta. Tres de las cuatro hembras que presentaron diferencias estadísticamente significativas en sus escogencias, lo hicieron a favor de la pareja diferente a la de crianza. Igual sucedió que también fueron preferidos por las hembras criadas en aislamiento social. Estos datos parecen indicar que la crianza de las hembras con machos adultos se combina con las preferencias fenotípicas para acentuar las preferencias por fenotipos distintos a los de crianza pero evaluados por otras hembras como favorables.

La selección sexual ha centrado la explicación de la elección de una pareja con base en los rasgos secundarios como un indicador de la calidad genética de una pareja y, además, sugiere que estos rasgos coevolucionaron con las preferencias de las hembras por este rasgo. Otra variable que se ha comenzado a considerar es la inversión parental, la cual afectaría no sólo a los machos sino también a las hembras. A los machos porque un rasgo más elaborado también implica un mayor costo en términos de la propia supervivencia, y para las hembras, porque los machos con estos rasgos tendrían que ocuparse más de sus propios asuntos sin que les queden muchos recursos para aportar a la crianza de los hijos, por lo que las hembras que prefieran rasgos llamativos tendrían que asumir ellas solas los costos de crianza o alterar su estrategia de elección y hacer su elección basada en señales que se relacionen con los aportes del macho a la crianza de los hijos. Una solución evolutivamente más estable podría ser que las hembras prefirieran rasgos más normales pero con costos de elaboración y mantenimiento más bajos a cambio de que el macho más bien invierta estos recursos en la crianza de los hijos. Los estudios de los efectos parentales de

la crianza sobre la elección de pareja, se han ocupado principalmente del fenómeno de impronta, como un mecanismo de cuidado parental más molar. Por ejemplo, Ten Cate y Bateson (1989) mostraron que las codornices hembras (*Coturnix coturnix japonica*) preferían parejas similares, aunque no idénticas al fenotipo parental. En relación con este punto, en la presente investigación los resultados mostraron diferencias entre los sujetos del grupo criado en pareja y el grupo de machos criados solos. Para el grupo de machos criados solos las diferencias entre sujetos no fueron estadísticamente significativas. Las diferencias entre los sujetos de grupo de hembras fueron mayores para las hembras criadas con un macho adulto que para las hembras criadas solas.

Los estudios en impronta sexual han sugerido que un animal se impronta a las características más elaboradas por su relación genética con “buenos genes” y que esta preferencia por buenos genes puede verse afectada por otras variables como las conductas indicadoras de cuidado parental, cuyo mayor efecto se debería observar en las hembras, quienes estarían más dispuesta a escoger a un macho que brinde mayor cuidado a los hijos. La relación entre las variables inversión parental e impronta se ven reforzadas por investigaciones como las de Craig (1908), quien al comparar aves nidícolas contra aves nidífugas, encontró que el fenómeno de impronta funcionaba mejor en las aves nidícolas que en las aves nidífugas. El fenómeno de impronta también se puede ver como el aprendizaje de señales típicas de la especie y que precisamente es muy importante por los beneficios que conlleva a las crías. Se sabe también que este fenómeno se presenta más frecuentemente en animales que se desplazan en grupo, dado que estos animales obtendrían diferentes beneficios como puede ser disminuir el riesgo de ser predados e incluso evitar la agresión de los de su misma especie como es el caso de la codorniz japonesa (Clutton-Brock y Parker, 1995; Pilastro, Benetton y Bisazza, 2003; Persaud y Galf, 2003). En este caso, el fenómeno de impronta es más un producto del aprendizaje de las señales propias de la especie y sólo de manera indirecta se relaciona con la selección sexual.

La crianza en pareja debería servir para que las hembras discriminen los comportamientos de los machos relacionados con el cuidado de los hijos. Sin embargo, los resultados del presente experimento no son coherentes con esta idea, pues se observó que las hembras invertían un tiempo menor en observar a la pareja con la que se criaron en relación con el invertido en observar a una pareja distinta. Estos datos son más coherentes con la hipótesis de Bateson (1982), según la cual las hembras de la codorniz japonesa evitan la endogamia. En el propio

experimento de Bateson no quedó claro si este efecto es el resultado de un aprendizaje o si es el resultado de las preferencias genéticamente determinadas. Es posible que la evitación de la endogamia sea uno de los beneficios que reciban los hijos. El presente experimento parece sugerir que la evitación de la endogamia puede ser el resultado de una evaluación más favorable por parte de las hembras para fenotipos distintos a los ya conocidos y que es coherente con la hipótesis de preferencia de las hembras por rasgos distintos a los de los padres.

La selección sexual es un proceso dinámico y complejo que obedece a la lógica de costos y beneficios en términos adaptativos y asociados a la elección de una pareja para copular en donde la selección sexual opera para maximizar la diferencia que pueda darse entre los costos y los beneficios de la reproducción. Parece claro que lo que se maximiza es el valor de los rasgos heredados filogenéticamente y dentro de las estrategias de maximización se encuentran los distintos factores de la experiencia como las diferentes condiciones de crianza. Mecanismos como los sistemas de apareamiento o el dimorfismo sexual, posiblemente han evolucionado obedeciendo a esta lógica. Quedan aún por establecer muchos de los parámetros de esta ecuación, como son los costos y beneficios de las distintas formas de crianza y de experiencia social. En este experimento parece que el tipo de crianza, y particularmente la crianza de las hembras con machos adultos, influye para que las hembras prefieran un macho diferente al de crianza. Queda por establecer si esta preferencia se sostiene para la conducta copulatoria lo cual indicaría el papel de las hembras en la prevención de la endogamia, por lo menos en esta especie.

Desde que Darwin propuso la hipótesis de selección sexual, son muchas las investigaciones realizadas que han mostrado que los rasgos sexuales secundarios no son simplemente adornos que poseen los machos para cortejar y atraer a las hembras, sino que además de contribuir directamente a la supervivencia, también juegan un papel muy importante en la orientación de la selección natural, a través de lo que se conoce como proceso de especiación en condiciones ecológicamente estables. Mecanismos como el de impronta seguramente cumplen un papel muy importante en este proceso, puesto que le permiten a un animal una evaluación rápida y oportuna del valor adaptativo que un rasgo tiene en un contexto particular.

REFERENCIAS

- Adkins-Regan, E. (1998). Hormonal mechanisms of mate choice. *American Zoologist*, 38, 166-178.
- Anderson, M. (1994). *Sexual selection*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Andersson, M. (1986). Evolution of condition-dependent sex ornaments and mating preferences: Sexual selection based on viability differences. *Evolution*, 40, 804-816.
- Ardila, R. (1975). Imprinting sexual. *Revista Latinoamericana de Psicología*, 7, 289-297.
- Ardila, R. (1967). Trabajos experimentales sobre los efectos de las experiencias tempranas en la conducta posterior. *Revista de Psicología*, 10, 85-91.
- Ball, G. F. & Balthazart, J. (2001). Ethological concepts revisited: Immediate early gene induction in response to sexual stimuli in birds. *Brain, Behavior and Evolution*, 57, 252-270.
- Balthazart, J. & Ball, G. F. (1998). New insights into the regulation and function of brain estrogen synthesis (aromatase). *Trends in Neurosciences*, 21, 243-249.
- Balthazart, J. & Absil, P. (1997). Identification of catecholaminergic inputs to and outputs from aromatase-containing brain areas of the Japanese quail by tract tracing combined with tyrosine hydroxylase immunocytochemistry. *Journal Comparative Neurology*, 382, 401-428.
- Balthazart, J. (1983). Hormonal correlates of behavior. En D. S. Farner et al. (Ed.), *Avian biology*, Vol. VII, pp. 221-366. London - Nueva York: Academic Press.
- Bateman, A. J. (1948). Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity*, 2, 349-368.
- Bateson, P. P. G. (1966). The characteristics and context of imprinting. *Biological Reviews*, 41, 171-220.
- Bateson, P. (1983). Optimal outbreeding. En P. Bateson (Ed.), *Mate choice*. Cambridge, MA:
- Bateson, P. (1982). Preferences for cousins in Japanese quail. *Nature*, 295, 236-237. University Press, pp. 257-277.
- Beach, F. A. (1956). Characteristics of masculine "sex drive". *Nebraska Symposium on Motivation*, 4, 1-32.
- Berglund, A., Bisazza, A. & Pilastro, A. (1996). Armaments and ornaments: An evolutionary explanation of traits of dual utility. *Biological Journal of the Linnean Society*, 58, 385-399.
- Bischof, H. J. (1994). Sexual imprinting as a two-stage process. En J. A. Hogan & J. Bolhuis (Ed.), *Causal mechanisms of behavioural development* (pp. 82-97). Cambridge: University Press.
- Bolhuis, J. J. (1989). The development and stability of filial preferences in the chick. University of Groningen. *Disertación doctoral no publicada*.
- Borgia, G. (1979). Sexual selection and the evolution of mating systems. In M. S. Blum & N. A. Blum (Eds.), *Sexual selection and reproductive competition in insects*. (p. 19-80). Nueva York: Academic Press.
- Clutton-Brock, T. H., & Parker, G. A. (1995). Sexual coercion in animal societies. *Animal Behavior*, 49, 1245-1365.
- Craig, W. (1908). The voices of pigeons regarded as a means of social control. *American Journal of Sociology*, 14, 86-100.
- Darwin, C. (1871/1989). *El origen del hombre*. Madrid: EDAF, S.A.
- Dawkins, R. & Krebs, J. R. (1978). Animal Signals: Information or manipulation? En *Behavioural Ecology: An Evolutionary approach*, edited by J. R. Krebs and N. B. Davies. Sunderland, MA: Sinauer, pp. 380-402.

- Domjan, M., Cusato, B., & Villarreal, R. (2000). Pavlovian feed-forward mechanisms in control of social behavior. *Behavioral and Brain Science*, 23, 235-249.
- Domjan, M., Lyons, R., North, N. C. & Bruell, J. (1986). Sexual Pavlovian conditioned approach behavior in male Japanese quail. *Journal of Comparative Psychology*, 100, 413-421.
- Eliasson, M. & Meyerson, B. (1981). Development of sociosexual approach behavior in male laboratory rats. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 95, 160-165.
- Fabricius, E. (1962). Some aspects of imprinting. *Animal Behavior*, 10, 181-182.
- Fantz, R. (1954). Object preferences and pattern vision in newly hatched chicks. Tesis de doctorado no publicada, University of Chicago.
- Follet, B.K., Milette, J.J. (1982). Photoperiodism in quail: Testicular grow and maintenance under skelton photoperiods. *Journal Endocrinology*, 93, 83-90.
- Galef, B. G. & With, D. J. (1998). Mate-choice copying in Japanese quail (*Coturnix japonica*). *Animal Behavior*, 55, 542-552.
- Gibson, E. J. (1991). An odyssey in learning and perception. Cambridge, MA: MIT Press.
- Gunther, L. M., Miller, R. R. & Matute, H. (1997). CSs and USs: What's the difference? *Journal Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 23, 15-30.
- Gutierrez, G. & Domjan, M. (1996). Learning and male-male sexual competition in Japanese quail (*Coturnix Japonica*). *Journal of Comparative Psychology*, 110, 170-175.
- Gutierrez, G. & Domjan, M. (1997). Differences in the sexual conditioned behavior of male and female Japanese quail (*Coturnix Japonica*). *Journal of Comparative Psychology*, 111, 135-142.
- Hamilton, W. D. & Zuk, M. (1982). Heritable true fitness and bright birds: A role for parasites? *Science*, 4570 (218), 384-387.
- Hebb, D. O. (1949). *The Organization of Behavior*. Nueva York: Wiley.
- Hess, E. H. (1959). The relationship between imprinting and motivation. En M. R. Jones. (dir), *Nebraska Symposium on Motivation*. Lincoln: University of Nebraska Press.
- Hollis, K. L. (1982). Pavlovian conditioning of signal-centered action patterns and autonomic behavior: a biological analysis of function. *Advances in the Study of Behavior*, 12, 1-64.
- Hollis, K. L. (1990). The role of Pavlovian conditioning in territorial aggression and reproduction. En D. Dewsbury (Ed.), *Contemporary Issues in Comparative Psychology*. pp. 197-219. Sunderland, MA: Sinauer.
- Hollis, K. L. (1997). Contemporary research on Pavlonian conditioning: a "new" functional analysis. *American Psychologist*, 52, 956-965.
- Hollis, K. L., Ten Cate, C. & Bateson, P. P. G. (1991). Stimulus representation: subprocess of imprinting and conditioning. *Journal of Comparative Psychology*, 105, 307-317.
- Hutchison, J. R., & Hutchison, R. E. (1983). Hormonal mechanisms of mate choice in birds. En P. Bateson (Ed.), *Mate choice*, pp. 389-406. Cambridge: Cambridge University Press.
- Irwin, D. E. & Price, T. (1999). Sexual imprinting learning and speciation. *Heredity*, 82, 347-354.
- Johnson, W. A. & Tiefer, L. (1972). Sexual preferences in neonatally castrated golden hamsters. *Hormones and Behavior*, 9, 213-218.
- Lorenz, K. Z. (1935). Der kumpan in der Umwelt des Vogels; die Artenosse als auslosende Moment Sozialer Verhaltensweisen. *Journal Fur Ornithologie*. 83, 137-214.
- Llinás, R. (2003). El cerebro y el mito del yo. El papel de las neuronas en el pensamiento y el comportamiento humano. Bogotá: Norma.
- McBride, T. C. & Lickliter, R. (1993). Social experience with siblings fosters species-specific responsiveness to maternal visual cues in Bobwhite Quail Chicks (*Colinus virginianus*). *Journal of Comparative Psychology*, 107, 320-327.
- McGregor, P. K. & Peake, T. (2000). Communication networks: Social environments for receiving and signaling behaviour. *Acta Ethologica*, 2, 71-81.
- Meyerson, B. J. & Lindström, L. H. (1973). Sexual motivation in the female rat: A methodological study applied to the effect of estradiol benzoate. *Acta Physiology. Scand. Supplement*. 389, 1-80.
- Nosofky, R. M. (1991). Test of an exemplar model for relating perceptual classification and recognition memory. *Journal of Experimental Psychology: Human Perceptual Performance*, 17, 3-27.
- Owens, I. P. F., Rowe, C. & Thomas, A. L. R. (1999). Sexual selection, speciation and imprinting: separating the sheep from the goats. *Tree*, 14, 131-132.
- Pavlov, I. P. (1997). *Los reflejos condicionados* (A. Gallardo, trad.). Madrid, España: Morata. (Trabajo original publicado en 1927).
- Pfaus, J. G. (1996). Frank A. Beach Award - Homologies of animal and human sexual behaviors. *Hormones and Behavior*, 30, 187-200.
- Premack, D. (1965). Reinforcement Theory. En D. Levine (Dir.), *Nebraska Symposium on Motivation*. (Vol. 13 pp. 123-1809. Lincoln: University of Nebraska Press.
- Persaud, K. & Galef, B. G., Jr. (2003). Female Japanese quail aggregate to avoid sexual harassment by conspecific males: A possible cause of conspecific cueing. *Animal Behaviour*, 65, 89-94.
- Pilastro, A., Benetton, S., & Bisazza, A. (2003). Female aggregation and male competition reduce costs of sexual harassment in the mosquitofish (*Gambusia holbrooki*). *Animal Behaviour*, 65, 1161-1167.
- Price, T. (1998). Sexual selection and natural selection in bird speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B*. 353, 251-260.
- Pruett-Jones, S. (1992). Independent versus nonindependent mate choice: Do females copy each other? *The American Naturalist*, 140, 1000-1009.
- Qvarnström, A. & Price, T. D. (2001). Maternal effects, paternal effects and sexual selection. *Trends in Ecology & Evolution*, 16, 95-100.
- Salzen, E. A. (1962). Imprinting and fear. *Animal Behaviour*, 10, 183.

- Scott, J. P. (1962). Critical periods in behavioral development. *Science*, 138, 949-957.
- Shettleworth, S. J. (1984). Function and mechanism in learning. En M. D. Zeiler, P. Harzem (Eds.) *Advances in Analysis of Behavior*. 3, 1-39. Chichester, UK: Wiley-Intersci.
- Signoret, J. P. (1970). Reproductive behaviour of pigs. *Journal of Reproductive Fertility Supplement*, 11, 105-117.
- Suboski, M. D. (1988). Acquisition and social communication of stimulus recognition by fish. *Behavioural Processes*, 16, 213-244.
- Suboski, M. D. (1989). Recognition learning in birds. *Perspectives in Ethology*, 8, 137-171.
- Sluckin, W. (1964). *Imprinting and early learning*. Londres: Methuen.
- Sullivan, M. S. (1994). Mate choice as an information gathering process under a time constraint: Implications for behaviour and signal design. *Animal Behaviour*, 47, 141-151.
- Ten Cate, C. & Bateson, P. P. G. (1989). Sexual imprinting and preference for "supernormal" partners in Japanese quail. *Animal Behaviour*, 38, 356-358.
- Travers, S. E., & Sih, A. (1991). The influence of starvation and predators on the mating behavior of a semiaquatic insect. *Ecology*, 72, 2123-2136.
- Trivers, R. L. (1972). Parental investment and sexual selection. En B. Campbell (Ed.), *Sexual selection and the descent of man*. Chicago: Aldine.
- Vos, D. R. (1995). Sexual imprinting in zebra-finch females: Do females develop a preference for males that look like their father? *Ethology*, 99, 252-262.
- Wingfield, J. C., Whaling, C. S. & Marler, P. (1994). Communication in vertebrate aggression and reproduction: The role of hormones. En E. Knobil, J. D. Neill, G. S. Greenwald, C. L. Markert, & D. W. Pfaff (Eds.), *Physiology of mammalian reproduction*, vol. 2, 2nd ed. Pp. 303-342. Nueva York: Raven Press.
- Zahavi, A. (1975). Mate selection – a selection for a handicap. *Journal of theoretical Biology*, 53, 205-214.
- Zahavi, A., & Zahavi, A. (1997). *The Handicap Principle: A missing piece of Darwin's Puzzle*. Oxford: Oxford University Press.
- Zuk, M. (1994). Immunology and the evolution of behavior. En L. A. Real (Ed.), *Behavioral mechanisms in evolutionary ecology*, pp. 354-370. Chicago: University of Chicago Press.