

Medición indirecta de la liberación de andrógenos y su relación con la conducta sexual en *coturnix japonica**

Indirect Measurement of Androgen Release and its Relationship with Sexual Behavior in *Coturnix Japonica*

Recibido: septiembre 7 de 2008 | Revisado: noviembre 9 de 2008 | Aceptado: diciembre 12 de 2008

IVAN ANNICCHIARICO**
GERMÁN GUTIÉRREZ*** Universidad Nacional de Colombia
LEONARDO A. ORTEGA Texas Christian University, USA
BEATRIZ BARRAGÁN Universidad Nacional de Colombia

RESUMEN

El presente artículo tiene como objetivo describir y analizar las ventajas de la medición de la glándula cloacal de la codorniz japonesa macho como estrategia de evaluación indirecta de la producción de hormonas relacionadas con la conducta sexual de esta especie de ave. Primero, se hace una introducción al uso de aves como modelos experimentales en endocrinología conductual; luego, se presentan los argumentos a favor del uso de medidas indirectas de la producción hormonal. Se presenta investigación que muestra la relación de la medida del área y el volumen de la glándula cloacal, con otras medidas de producción de andrógenos y se presentan algunas investigaciones representativas que han hecho uso efectivo de esta medida.

Palabras clave autores

Hormonas, andrógenos, glándula cloacal, glándula proctodeal, comportamiento sexual.

Palabras clave descriptores

Comportamiento sexual animal, andrógenos, sex hormones, cloaca.

ABSTRACT

In the present article we describe and analyze the advantages of measuring the cloacal gland of male Japanese quail as a strategy to indirectly evaluate the production of hormones related to sexual behavior in this bird species. The use of animal models in general, and birds in particular, for the study of the relationship between hormones and behavior is first introduced. Arguments for the advantage of using indirect measures of hormone production are presented. Research that shows the correlation between area and volume of cloacal gland with other measures of androgen production is described, and some relevant research that has made use of indirect measures is presented.

Key words authors

Sexual Hormones, Androgens, Cloacal Gland, Proctodeal Gland, Sexual Behavior.

Key words plus

Animal Sexual Behavior, Androgens, Hormonas, Cloaca.

* Artículo teórico

** Departamento de Psicología, Universidad Nacional de Colombia. Carrera 30 # 45-03, Ciudad Universitaria, Bogotá, Colombia. Correo electrónico: ivan.annicchiarico@gmail.com.

*** Departamento de Psicología, Universidad Nacional de Colombia. Correo electrónico: gagutierrezd@gmail.com

Introducción

En 1849, Arnold Berthold, llevó a cabo los primeros experimentos de endocrinología conductual, que evaluaban la relación entre hormonas, morfología y fisiología (Nelson, 1996). Berthold castró a varios gallos y observó cambios en las características conductuales de los animales. Por ejemplo, los gallos dejaban de cantar, y sus conductas agresiva y sexual disminuían o desaparecían. Al implantar de nuevo un testículo a algunos machos castrados, estos desplegaban de nuevo conductas sexuales masculinas típicas de la especie y desarrollaban caracteres sexuales secundarios (Becker & Breedlove, 1992). Esto sugería la importancia de factores que, viajando por la sangre, afectan varios sistemas fisiológicos. Dichos factores son las hormonas, sustancias químicas que tienen efectos fisiológicos y comportamentales. Generalmente se ha propuesto una diferencia entre hormonas, neurohormonas y neurotransmisores, sugiriendo que las primeras son producidas por glándulas endocrinas y son transportadas por el torrente sanguíneo a órganos objetivos específicos (Crapo, 1987; Becker & Breedlove, 1992). Sin embargo, se han encontrado excepciones a casi todos estos elementos que definen a las hormonas, por lo que su definición es ahora menos clara. Por ejemplo, sabemos que se producen hormonas en el cerebro, que no es tan sencillo distinguir hormonas de neurohormonas o neurotransmisores y que no en todos los casos las hormonas tienen un blanco lejano en el organismo (Adkins-Regan, 2005).

La producción de hormonas en las glándulas endocrinas es controlada o regulada por otras glándulas o por el sistema nervioso. En general, por medio de un mecanismo de retroalimentación negativa el hipotálamo detecta los niveles de concentración de una hormona particular y envía señales para estimular más producción de ésta. El control de las hormonas también es modulado por factores ambientales, como el fotoperiodo, la temperatura, la disponibilidad de recursos y, aún, por los estímulos sociales (Gutiérrez, 1999; Wallen & Schneider, 2000).

Las hormonas cumplen diversos tipos de funciones. Algunas de estas funciones son de tipo conductual, o tienen elementos conductuales importantes. Por ejemplo, las funciones hormonales en la reproducción, son de gran importancia y han sido estudiadas con gran detalle a lo largo del siglo XX. Las dos funciones más importantes, reconocidas en las hormonas sexuales, son las funciones organizacionales y activacionales (Breedlove, 1992).

Métodos, medidas y modelos

Para tratar de comprender cómo influyen las hormonas en el comportamiento, es necesario no sólo comprender el funcionamiento del sistema endocrino y del sistema nervioso, sino observar el comportamiento en forma sistemática. Esto parece bastante obvio, pero con frecuencia se observa una discrepancia entre el trabajo organizado que se realiza en la comprensión del funcionamiento de los sistemas endocrino y nervioso y la conducta. Por ejemplo, las estrategias metodológicas de observación del comportamiento, enfrentan dificultades conceptuales y prácticas de diverso tipo. Las observaciones de cambios de comportamiento se pueden hacer en ambientes naturales. Cuando esto es posible, la validez ecológica de las observaciones y las posibilidades de generalización, son altas. Sin embargo, con frecuencia los estudios de campo ofrecen dificultades que podríamos brevemente clasificar en dos: dificultades prácticas, que se refieren a las posibilidades de los investigadores para desplazarse y hacer observaciones, y a dificultades de control, que se refieren a la posibilidad de medir y controlar las posibles variables que puedan estar influyendo en el comportamiento del organismo. Ante estas dificultades, las observaciones en el laboratorio cumplen un importante papel como complemento del trabajo de campo. Idealmente, los cuerpos de literatura derivados de los dos tipos de trabajo son complementarios, más que alternativos.

Sea en el campo o en el laboratorio, una buena observación debe partir de una definición adecua-

da de las variables que se presume influyen en el comportamiento, de las conductas por observar y de las posibles variables que modulan la relación sugerida (véase, Pérez, 1994). La definición de todas estas variables no se refiere exclusivamente a límites descriptivos de dichas variables, sino a la forma de medir las variaciones de las mismas. En muchos casos, es posible tomar medidas directas de las variables. Por ejemplo, es posible medir con precisión (y además controlar en el laboratorio), la intensidad y duración de la luz (fotoperiodo) a la que un animal está expuesto en un cierto periodo. También es posible, medir la conducta sexual de dicho animal en términos de conductas preceptivas o receptivas (Beach, 1976) exhibidas en particulares circunstancias. Es posible aún, establecer una correlación entre la disponibilidad de luz y la conducta sexual. Esta correlación no implica una relación causal, a menos que, mediante una estrategia experimental, logremos establecer que cuando controlamos una de las variables (la luz), afectamos la otra variable (la conducta). Adicionalmente, para establecer causalidad, idealmente deberíamos poder comprender los mecanismos mediante los cuales las dos variables se relacionan. Podemos establecer, por ejemplo, que en ciertas especies, el fotoperiodo influye de forma importante en la producción de andrógenos. Dado que ya hemos establecido que los andrógenos influyen en la conducta sexual, una relación entre el fotoperiodo y la conducta sexual puede ser establecida.

Varias estrategias metodológicas han sido utilizadas para evaluar las relaciones hormonas-comportamiento: extirpación y reposición, estimulación y registro eléctrico, bioensayos, inmuensayos, cromatografía, inmunocitoquímica, autorradiografía, tests de transferencia y técnicas farmacológicas. Estas estrategias responden a tres lógicas. a) La expuesta para extirpación, reposición y farmacológica, que sugiere que si eliminamos la producción de la hormona o bloqueamos su mecanismo de acción, la conducta dependiente, debe disminuir o desaparecer. Por otra parte, si restituimos la producción o desbloqueamos el mecanismo de acción, la respuesta debe restablecerse. b) Determinación de concentraciones

en tejidos, bioensayos, cromatografía, etc., que se basan en la idea de que variaciones en la conducta son dependientes de la dosis y que cambios en la conducta están acompañados de cambios en la concentración en diversos niveles anatómicos observados. c) Registros de variaciones in vivo de la hormona pero sin manipular los valores de la misma (Nelson, 1996).

En el uso de todas estas técnicas es necesario poder medir los cambios en la variable independiente (p.ej., medir cambios en fotoperiodo, concentración de restitución de la hormona), y en las variables dependientes (e.g., medir cambios en la producción hormonal, en la concentración de hormonas en plasma, en la absorción de hormonas por parte de un tejido, en diversas dimensiones de la conducta). Sin embargo, no siempre es posible, o aun necesario, tomar medidas directas de las variables estudiadas. Se ha observado que la producción de ciertas hormonas tiene efectos observables sobre la anatomía, la fisiología y el comportamiento, que han sido suficientemente documentados para confiar en dicha relación, sin necesidad de una corroboración y una medida repetida del cambio hormonal. Un poco más adelante presentaremos algunos ejemplos de medidas indirectas.

Una variedad de especies animales han sido utilizadas como modelos para el estudio de las relaciones entre hormonas y comportamiento. Peces (e.g., Zakon, Thomas & Yan, 1991; Macadar & Silva, 2007), anfibios (e.g., Chu, Marler & Wilczynski, 1998; Burmeister & Wilczynski, 2001), reptiles (e.g., Crews, 1975; Crews & Young, 1991), aves (e.g., Adkins-Regan & Ascenzi, 1990; Ball & Balthazart, 2004) y mamíferos (e.g., Bronson & Desjardins, 1982; French & Schaffner, 2000; McClintock, 2002). Diversas especies de aves han sido utilizadas: canarios, pinzones cebra, codornices, gallos, y muchas otras. Los dos temas más frecuentes de investigación en psicoendocrinología en aves, son la conducta sexual y el canto, que también cumple funciones reproductivas, entre otras (véase, Catchpole & Slater, 1995).

Un modelo de especial importancia ha sido la codorniz japonesa, que ha permitido estudiar la regulación hormonal de la conducta sexual

(principalmente de los machos) desde hace varias décadas (Balthazart, Tlemçani & Ball, 1996; Ball & Balthazart, 2004).

La hormona que posiblemente ha recibido mayor atención en los estudios de endocrinología conductual, con modelos aviares o no, es la testosterona (T). Dicha hormona ejerce un gran papel sobre la regulación de los caracteres sexuales de los machos, incluido el comportamiento (Gooren & Kruijver, 2002). En la codorniz japonesa, la administración de T incrementa la probabilidad de conductas sexuales ante una hembra, la castración quirúrgica (que ocasiona una reducción sustancial de T en el torrente sanguíneo) disminuye de forma sustancial estas conductas y, el nivel de T en sangre correlaciona con la presencia e intensidad de estas mismas conductas (Balthazart, Tlemçani & Ball, 1996; Ball & Balthazart, 2004).

T afecta la conducta sexual de los machos en la codorniz japonesa por medio de su aromatización en áreas del sistema nervioso central, específicamente en el área preóptica medial (APM) (Balthazart et al., 1996; Balthazart, Baillien, Charlier, Cornil & Ball, 2003). Se ha acumulado una cantidad de evidencia sustancial, de carácter bioquímico y celular, que sugiere que la testosterona debe ser metabolizada en APM, para que los estrógenos que se produzcan, afecten la probabilidad de ocurrencia de conductas sexuales en machos (Balthazart, Reid, Absil, Foidart & Ball, 1995; Gerardin & Pereira, 2002), lo que ha sido denominado como la hipótesis de la aromatización (Mills, Crawford, Domjan & Faure, 1997). La aromatización de T consiste en la conversión de T en estradiol mediante la participación de la enzima aromatasa (en dicho proceso la T se metaboliza localmente a estrógeno). Existe evidencia de que algunas conductas sexuales también son reguladas por metabolitos androgénicos de la T como el 5α -dihidrotestosterona (5α -DHT) (Ball & Balthazart, 2006; Chiba & Hosokawa, 2006).

Como se señaló previamente, existen diversas medidas para evaluar la producción de T y su cantidad en sangre, las cuales son útiles para determinar las relaciones funcionales entre las hormonas y la conducta sexual. Dichas medidas pueden

ser directas cuando evalúan la concentración en sangre de determinados agentes y la ubicación de receptores hormonales por medio de pruebas bioquímicas y de histología celular (para este tipo de medidas véase, Madersbacher & Berger, 2000; Nozaki, 2001; Hong & Yuen, 2003). Como elementos importantes en este tipo de medidas tenemos la especificidad y sensibilidad de las pruebas para detectar determinadas sustancias. Dentro de tales medidas tenemos los radioinmunoensayos y las cromatografías, entre otros.

Por otro lado, también existen medidas indirectas para evaluar la producción de T. En éstas se evalúa, de forma general, el estatus endocrinológico de un animal. Precisamente son medidas indirectas porque a partir de un tercer elemento, altamente dependiente de la cantidad de T, se infiere un determinado estatus de un animal dado. Como ejemplos, se pueden mencionar variaciones morfológicas y anatómicas altamente dependientes y formadas por determinado nivel de T u otra hormona relacionada, como la relación entre la longitud de los dígitos 2º y 4º en varias especies (Manning, Stewart, Bundred & Trivers, 2004; Putz, Gaulin, Sporter & McBurney, 2004; McIntyre, 2006), el tamaño de la glándula cloacal de la codorniz (Adkins & Adler, 1972), el movimiento rítmico del esfínter cloacal (Siewert & Adkins-Regan, 1998).

Tanto las medidas directas como las indirectas, presentan ventajas y desventajas a la hora de realizar experimentos en el área. Por ejemplo, las medidas directas resultan útiles debido a su mayor sensibilidad; no obstante, pueden resultar problemáticas en experimentos donde se necesita medir la conducta varias veces a través del tiempo, debido a su costo más alto, o a los propios efectos de la toma de medidas sobre la fisiología o el comportamiento del organismo. Las medidas indirectas, por su parte, resultan desventajosas cuando necesitamos una mayor sensibilidad para detectar variaciones del orden de picogramos o nanogramos; no obstante, resultan útiles para experimentos con diseños intrasujeto en donde la conducta sexual es medida a lo largo del tiempo, en donde las variables ambientales adquieren importancia, donde es

imposible la medición de forma directa y en donde el investigador solo está interesado en variaciones hormonales de mayor cuantía (Sachs, 1967). Para el caso de medidas morfológicas, éstas pueden resultar útiles cuando determinadas variaciones son específicas a variaciones de determinado grupo de hormonas. El objetivo a largo plazo, sería entender las interrelaciones entre hormonas, morfología y comportamiento.

Glándula cloacal y testosterona

Como medida indirecta de la producción hormonal, la codorniz japonesa ofrece una posibilidad única entre las aves, debido a la presencia de una protuberancia cloacal altamente específica a los andrógenos y en particular, al nivel de T en plasma sanguíneo. La glándula cloacal (o glándula proctodeal) es sexualmente dimórfica (solo se observa en machos) y produce una espuma de manera dependiente de la producción de andrógenos (Adkins & Adler, 1972), que es transferida a la hembra durante la cópula (Seiwert & Adkins-Regan, 1998). La espuma aumenta el éxito de fertilización por parte del macho y mejora la competencia de esperma (Adkins-Regan, 1999; Cheng, Hickman & Nichols, 1989; Cheng, McIntyre & Hickman, 1989). Cuando se le presenta una hembra a un macho, éste presenta movimientos rítmicos del esfínter cloacal, como anticipación de la copulación (Seiwert & Adkins-Regan, 1998). Estos movimientos rítmicos también son dependientes de los andrógenos y pueden ser condicionados en un paradigma de condicionamiento pavloviano (Holloway, Balthazart & Cornil, 2005).

Existe evidencia empírica que indica que la medida del área de la glándula cloacal (AGC) es un buen indicador indirecto del nivel de andrógenos: a) dicha glándula es regulada fotoperiódicamente (Sachs, 1967); b) la castración quirúrgica ocasiona la disminución de AGC y la administración farmacológica de T la incrementa (Domjan, 1987); c) correlaciona positivamente con el nivel de T en sangre (Mohan, Moudgal, Hanumat, Tyagi & Singh, 2002); d) responde a los metabolitos an-

drogénicos activos de T, pero no a los metabolitos reducidos (Delville, Hendrick, Sulon & Balthazart, 1984); e) AGC correlaciona positivamente con la intensidad de la conducta sexual de los machos (Hutchison, 1978); f) es afectada por factores que, a su vez, también afectan la producción de T (Ottinnger, Duchala & Masson, 1983; Kerlan, Blumenthal, Gilsdorf, & Greenspon, 1988; Lin, Dietrick, Rikihisa & Beane, 1988; Kerlan, Greenspon, Trabuco, Scnultz & Winslow, 1991; Satterlee, Marin & Jones, 2002; Marin & Satterlee, 2004; Satterlee & Marin, 2004; Annicchiarico, Ortega & Gutiérrez, s.f.).

En la Figura 1 se muestra una foto de una vista lateral y una frontal de la glándula cloacal en una codorniz japonesa. La medida que se toma es una medida de área (ancho y profundidad). Se han desarrollado una fórmula para la determinación del volumen de la glándula cloacal (Lábaque, Satterlee, Guzman & Marín, 2007). Los dos tipos de medidas han sido ampliamente utilizados.

En cuanto a la regulación de la glándula cloacal por el fotoperiodo, Sachs (1967) trabajó con cinco grupos diferentes de codornices japonesas macho. Todos los grupos fueron sometidos a un fotoperíodo largo (días largos vs. noches cortas) hasta la adultez. La variación experimental consistió en que dicho esquema fue cambiado por un fotoperiodo corto (días cortos vs. noches largas). Al realizar el análisis histológico, se encontró que a medida que pasaban las semanas con fotoperiodo corto, el AGC era más pequeño, y las células epiteliales se hicieron más pequeñas a medida que se hacía mas corto el fotoperiodo. De acuerdo con Sachs, la castración tiene el mismo efecto sobre la glándula cloacal, mientras que la administración de andrógenos estimula su crecimiento. Recientemente, Mohan et al. (2002) encontraron que AGC y el nivel de T en sangre correlacionan positivamente (véase también una discusión en Mills et al., 1997; Gutiérrez, 1999).

Los estudios anteriores indican que AGC es dependiente de los niveles de T en plasma sanguíneo y plantean dos explicaciones alternativas. Por un lado, es posible que AGC responda indirectamente a los niveles de T en plasma, sin tener

ninguna relación con el metabolismo de ésta. Por otro lado, una explicación alternativa es que AGC dependa de los niveles de T en plasma sanguíneo y a su vez del metabolismo de ésta, indicando la existencia de receptores de T y de sus metabolitos en la glándula cloacal.

A partir de estudios *in vitro*, Massa, Davis y Bottom (1980) identificaron 5 metabolitos de T (5 beta-DHT, 5-beta-3androstane-3 alfa 17 beta diol, 5 alfa-DHT y 5 alfa- androstane-3 alfa, 17 beta diol). Posteriormente castraron a codornices sometidas a un fotoperiodo largo (lo cual causa una reducción completa de AGC). Encontraron que 5 alfa DHT, 5 alfa androstane-3,17 dione, androstenediona y 5 alfa androstane-3alfa-ol-17-ona, estimulaban el incremento de AGC indicando que ésta responde también a metabolitos activos de T. Estos hallazgos son confirmados por los estudios de Delville et al. (1984), en donde AGC correlaciona positivamente con la producción de metabolitos activos de T y negativamente con metabolitos reducidos. Metabolitos reducidos de T tampoco estimularon el incremento de AGC en el estudio de Balthazart y Schumacher (1984).

Adicionalmente, se han encontrado formas de evaluar la conducta sexual que correlacionan positivamente con AGC. Una de las pruebas más importantes es la desarrollada por Domjan (1987). Dicha prueba consiste en la evaluación de la frecuencia y duración con que una codorniz macho mira a una hembra (estímulo sexual) a través de una ventana. Domjan expuso a codornices japonesas machos a fotoperiodos cortos encontrado que esta variación disminuía AGC y las conductas sexuales antes mencionadas. Al implantar T o exponer a fotoperiodos largos, estos animales volvían a desplegar este tipo de conductas y AGC incrementaba sustancialmente. Los estudios de Domjan son consistentes con los de Hutchison (1978), que encontró que AGC correlacionaba con la intensidad de la conducta sexual (mayor número de conductas encaminadas hacia la fertilización).

Pruebas adicionales de AGC como buen indicador de T en plasma sanguíneo y de la producción de andrógenos son descritas por estudios adicionales que evalúan el efecto de otras variables que, a su

vez, afectan la producción de T. Dichos estudios abarcan desde variables tales como agentes tóxicos (Lin et al., 1988); la variación de la edad (Ottinger, Duchala & Masson, 1983); claves sociales (Kerlan et al., 1988; Kerlan et al., 1991; Barragán & Gutiérrez, s.f.); la variación de estrés (Satterlee, Marin & Jones, 2002; Marin & Satterlee, 2004; Satterlee & Marin, 2004); o los efectos de restricción de alimento (Annicchiarico, Ortega & Gutiérrez, s.f.). En todos estos estudios se ha encontrado que variables que afectan la producción de andrógenos y/o el nivel de T en plasma sanguíneo también afectan a AGC.

De especial consideración por sus implicaciones ecológicas es la restricción de alimento. Ésta provoca una disminución de la producción T como fue reportado en Ottinger et al. (2005). Si existe una asociación entre la producción de T y AGC, se esperaría que esta última cambiara como resultado de la primera. De forma consistente, Annicchiarico, Ortega y Gutiérrez (s.f.) reportan que determinado tiempo de restricción de alimento se asocia con una disminución de AGC. Este tipo de reportes refuerzan aún más la idea de que AGC es adecuada como medida indirecta de la producción de T.

Conclusión

Durante las últimas tres décadas, se han realizado estudios que muestran que la glándula cloacal en la codorniz japonesa macho muestra variaciones en estructura y función, en forma dependiente de la producción de andrógenos y en particular de T. La investigación soporta ampliamente la idea de que el área de la glándula cloacal es una medida confiable para evaluar la producción de andrógenos y, en particular, el nivel de T en el plasma sanguíneo.

Adicionalmente, AGC correlaciona en un alto nivel con la intensidad de la conducta sexual y con la efectividad en la fertilización. AGC ha sido utilizada como medida confiable en estudios conductuales en los que se ha evaluado los efectos de variables moduladoras de la producción de hormonas sexuales en *Coturnix*. AGC es una medida de alto valor para estudios en los que el problema de

investigación aborda el estatus endocrinológico de un animal, sin requerir una medición paramétrica de la producción hormonal en un momento dado. Asimismo, AGC puede ser de gran utilidad en estudios en los que el estatus hormonal y la conducta son evaluados constantemente, o en situaciones en las que medidas invasivas pueden interferir con la evaluación del impacto de una variable.

Referencias

- Adkins, E. K. & Adler, N.T. (1972). Hormonal control of behavior in the Japanese quail. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 81, 27-36.
- Adkins-Regan, E. (1999). Foam produced by the male *Coturnix* quail: What is its function? *The Auk*, 116, 184-193.
- Adkins-Regan, E. (2005). *Hormones and animal social behavior*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Adkins-Regan, E. & Ascenzi, M. (1990). Sexual differentiation of behavior in the zebra finch: Effect of early gonadectomy and androgen treatment. *Hormones and Behavior*, 24, 114-127.
- Annicchiarico, I., Ortega, L. A. & Gutiérrez, G. (s.f.). *Effects of food restriction on androgen production and sexual behavior in male Japanese quail*. Manuscrito en preparación.
- Ball, G. & Balthazart, J. (2004). Hormonal regulation of brain circuits mediating male sexual behavior in birds. *Physiology & Behavior*, 83, 329-346.
- Ball, G. & Balthazart, J. (2006). Androgen metabolism and the activation of male sexual behavior: It's more complicated than you think! *Hormones and Behavior*, 49, 1-3.
- Balthazart, J., Baillien, M., Charlier, T. D, Cornil, C. A. & Ball, G. F. (2003). Multiple mechanisms control brain aromatase activity at the genomic and non-genomic level. *The Journal of Steroid Biochemistry and Molecular Biology*, 86, 367-379.
- Balthazart, J., Reid, J., Absil, P., Foidart, A. & Ball, G. F. (1995). Appetitive as well as consummatory aspects of male sexual behavior in quail are activated by androgens and estrogens. *Behavioral Neuroscience*, 109(3), 485-501.
- Balthazart, J. & Schumacher, M. (1984). Changes in testosterone metabolism by the brain and cloacal gland during sexual maturation in the Japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*). *Journal of Endocrinology*, 100, 13-18.
- Balthazart, J., Tlemçani, O. Ball, G. (1996). Do sex differences in the brain explain sex differences in the hormonal induction of reproductive behavior? What 25 years of research on the Japanese quail tells us. *Hormones & Behavior*, 30, 627-661.
- Barragán, B. & Gutiérrez, G. (s.f.). *Interacción social y sus efectos en la producción de hormonas sexuales en aves*. Manuscrito en preparación.
- Beach, F. (1976). Sexual attractivity, proceptivity, and receptivity in female mammals. *Hormones Behavior*, 7, 105-138.
- Becker, J. & Breedlove, S. M. (1992). Introduction to behavioral endocrinology. En J. B. Becker, S. M. Breedlove & D. Crews (Eds), *Behavioral endocrinology* (pp. 3-37). Cambridge, MA: MIT Press.
- Breedlove, S. M. (1992). Sexual differentiation of the brain and behavior. En J. B. Becker, S. M. Breedlove & D. Crews (Eds), *Behavioral endocrinology* (pp. 39-68). Cambridge, MA: MIT Press.
- Bronson, F. H. & Desjardins, C. (1982). Endocrine responses to sexual arousal in male mice. *Endocrinology*, 111, 1286-1291.
- Burmeister, S. S. & Wilczynski, W. (2001). Social context influences androgenic effects on calling in the green treefrog (*Hyla cinerea*). *Hormones & Behavior*, 40, 550-558.
- Catchpole, C. K. & Slater, P. J. B. (1995). *Bird song. Biological themes and variations*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Cheng, K. M., Hickman, A. R. & Nichols, C. R. (1989). Role of the proctodeal gland foam of male Japanese quail in natural copulations. *The Auk*, 106, 279-285.
- Cheng, K. M., McIntyre, R. F. & Hickman, A. R. (1989). Proctodeal gland foam enhances competitive fertilization in domestic Japanese quail. *The Auk*, 106, 286-291.
- Chiba, A. Hosokawa, N. (2006). Effects of androgens and estrogens on crowings and distress callings in male Japanese quail, *Coturnix Japonica*. *Hormones & Behavior*, 49, 4-14.

- Chu, J., Marler, C. A., Wilczynski, W. (1998). The effects of arginine vasotocin on the calling behavior of male cricket frogs in changing social contexts. *Hormones & Behavior*, 34, 248-261.
- Crapo, L. (1987). *Hormonas. Los mensajeros de la vida*. Barcelona: Labor.
- Crews, D. (1975). Psychobiology of reptilian reproduction. *Science*, 189, 1059-1065.
- Crews, D. & Young, R. (1991). Pseudocopulation in nature in a unisexual whiptail lizard. *Animal Behaviour*, 42, 512-514.
- Delville, Y., Hendrick, J., Sulon, J. & Balthazart, J. (1984). Testosterone metabolism and testosterone-dependent characteristics in Japanese quail. *Physiology & Behavior*, 33, 817-823.
- Domjan, M. (1987). Photoperiodic and endocrine control of social proximity behavior in male Japanese quail. *Behavioral Neuroscience*, 101, 385-392.
- French, J. A. & Schaffner, C. M. (2000). Contextual influences on sociosexual behaviour in monogamous primates. En K. Wallen J. E. Schneider (Eds), *Reproduction in context. Social and environmental influences on reproduction* (pp. 325-354). Cambridge, MA: MIT Press.
- Gerardin, D. C. C. & Pereira, O. C. M. (2002). Reproductive changes in male rats treated perinatally with an aromatase inhibitor. *Pharmacology Biochemistry and Behavior*, 71, 301-305.
- Gooren, L. & Kruijver, F. (2002). Androgens and male behavior. *Molecular & Cellular Endocrinology*, 198, 31-40.
- Gutiérrez, G. (1999). Hormonas y reproducción en aves: la influencia de factores ambientales y sociales. *Revista Latinoamericana de Psicología*, 31, 151-174.
- Holloway, K. S., Balthazart, J. & Cornil, C. A. (2005). Androgen mediation of conditioned rhythmic cloacal sphincter movements in Japanese quail (*Coturnix japonica*). *Journal of Comparative Psychology*, 119, 49-57.
- Hong, B. & Yuen, H. (2003). Determination of plasma testosterone using a simple liquid chromatographic method. *Journal of Chromatography B*, 793, 421-426.
- Hutchison, R. (1978). Hormonal differentiation of sexual behavior in Japanese quail. *Hormones & Behavior*, 11, 363-387.
- Kerlan, J., Blumenthal, D., Gilsdorf, J. & Greenspon, J. (1988). Interaction of surgical deafening and photoperiod on cloacal gland and testes size in Japanese quail. *General Comparative Endocrinology*, 63, 448-454.
- Kerlan, J., Greenspon, J., Trabuco, E., Scultz, D. & Winslow, J. (1991). Effects of surgical deafening and exposure to continuous darkness on cloacal gland size in scotorefractory Japanese quail. *Hormones & Behavior*, 25, 97-111.
- Lábaque, M. C., Satterlee, D. G., Guzman, D. A. & Marín, R. H. (2007). Ontogeny of the cloacal gland in male Japanese quail classified in a T-maze. *Poultry Science*, 86, 2013-2019.
- Lin, Y., Dietrick, T., Rikihisa, Y. & Beane, W. (1988). Antifertility effect of gossypol in male Japanese quail. *Life Sciences*, 42, 2283-2292.
- Macadar, O. & Silva, A. (2007). Comunicación eléctrica en peces sudamericanos del orden gymnotiformes. *Revista Latinoamericana de Psicología*, 39, 31-45.
- Madersbacher, S. & Berger, P. (2000). Antibodies and immunoassays. *Methods*, 21, 41-50.
- Manning, J., Stewart, A., Bundred, P. & Trivers, R. (2004). Sex and ethnic differences in 2nd to 4th digit ratio of children. *Early Human Development*, 80, 161-168.
- Marin, R. & Satterlee, D. (2004). Cloacal gland and testes development in male Japanese quail selected for divergent adrenocortical responsiveness. *Poultry Science*, 83, 1028-1034.
- Massa, R., Davies, D. & Bottom, L. (1980). Cloacal gland of the Japanese quail: Androgen dependence and metabolism of testosterone. *Journal of Endocrinology*, 84, 223-230.
- McClintock, M. K. (2002). Pheromones, odors, and vasanas: the neuroendocrinology of social chemosignals in humans and animals. En D. W. Pfaff, A. P. Arnold, A. M. Etgen, S. E. Fahrbach & R. T. Rubin (Eds), *Hormones, brain and behaviour* (Vol. 1, pp. 797-870). Amsterdam: Academic Press.
- McIntyre, M. (2006). The use of digit ratios as markers for perinatal androgen action. *Reproductive Biology and Endocrinology*, 4, 10-18.
- Mills, A., Crawford, L., Domjan, M. & Faure, J. (1997). The behavior of the Japanese or domestic quail,

- Coturnix japonica*. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 21, 261-281.
- Mohan, J., Moudgal, R., Hanumat, K., Tyagi, J. & Singh, R. (2002). Effects of hemicastration on foam production and its relationship with fertility in male Japanese quail. *Theriogenology*, 58, 29-39.
- Nelson, R. (1996). *Psicoendocrinología. Las bases hormonales de la conducta*. Barcelona: Ariel.
- Nozaki, O. (2001). Steroid analysis for medical diagnosis. *Journal of Chromatography A*, 935, 267-278.
- Ottinger, M., Duchala, C. & Masson, M. (1983). Age-related reproductive decline in the male Japanese quail. *Hormones & Behavior*, 17, 197-207.
- Ottinger, M., Mobarak, M., Abdelnabi, M., Roth, G., Proudman, J. & Ingram, D. (2005). Effects of calorie restriction on reproductive and adrenal systems in Japanese quail: Are responses similar to mammals, particularly primates? *Mechanisms of Ageing and Development*, 126, 967-975.
- Pérez, A. (1994). *Psicología del aprendizaje. Manual de laboratorio*. Bogotá: Fondo Nacional Universitario.
- Putz, D., Gaulin, S., Sporter, R., McBurney, D. (2004). Sex hormones and finger length. What does 2D:4D indicate? *Evolution and Human Behavior*, 25, 182-199.
- Sachs, B. (1967). Photoperiodic control of the cloacal gland of the Japanese quail. *Science*, 157, 201-203.
- Satterlee, D. & Marin, R. (2004). Photoperiod-induced changes in cloacal gland physiology and testes weight in male Japanese quail selected for divergent adrenocortical responsiveness. *Poultry Science*, 83, 1003-1010.
- Satterlee, D., Marin, R. & Jones, R. (2002). Selection of Japanese quail for reduced adrenocortical responsiveness accelerates puberty in males. *Poultry Science*, 81, 1071-1076.
- Seiwert, C. & Adkins-Regan, E. (1998). The foam production system of the mail Japanese quail: Characterization of structure and function. *Brain, Behavior and Evolution*, 52, 61-80.
- Wallen, K. & Schneider, J. E. (2000). *Reproduction in context. Social and environmental influences on reproduction*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Zakon, H., Thomas, P. & Yan, H. Y. (1991). Plasma steroids, reproductive state, and electric organ discharge in a natural population of the weakly electric fish *Sternopigus macrurus*. *Journal of Comparative Physiology, A, Sensory, neural and behavioral physiology*, 169, 493-499.

