

5
2ej

ENDOCRINOLOGÍA DE LA DOMINANCIA SOCIAL
EN LAS CRÍAS DEL BOBO DE PATAS AZULES

Sula nebouxi

gabriel ramos fernández

Tesis de la Licenciatura en Investigación Biomédica Básica.

1993



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO
COLEGIO DE CIENCIAS Y HUMANIDADES, UNI-
DAD ACADEMICA DE LOS CICLOS PROFESIONALES
Y DE POSGRADO.

ENDOCRINOLOGIA DE LA DOMINACION SOCIAL EN
LAS CRIAS DEL BOBO DE PATAS AZULES.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

LIC. INVESTIGACION BIOMEDICA BASICA

P R E S E N T A

GABRIEL RAMOS FERNANDEZ

MEXICO, D.F.

1993.

Indice

I. La dominancia y la endocrinología conductual

1. Dominancia	5
a) Orígenes	5
b) Desarrollo	6
c) Conceptos actuales: problemas y soluciones	7
d) Causas	8
e) Consecuencias	9
f) Contextos ecológicos de la dominancia	10
2. Endocrinología conductual	12
a) Hormonas esteroides y conducta	12
Antecedentes Históricos	
Tipos de efecto de las hormonas esteroides	
b) Esteroides sexuales	15
Agresión	
Dominancia	
c) Esteroides adrenales	19
Estrés	
Subordinación	
3. Hormonas esteroides y la conducta en individuos jóvenes	23
a) Efectos organizacionales de las hormonas esteroides	23
Esteroides sexuales	
Esteroides adrenales	
b) Efectos activacionales de las hormonas esteroides	25

II. Hormonas esteroides y la dominancia en las crías del bobo de patas azules

1. Dominancia en las crías del bobo de patas azules	28
a) Fratricidio	28
b) Factores determinantes de la relación de dominancia	30
c) Ontogenia de la relación	31
2. Planteamiento e hipótesis de trabajo	32
3. Métodos	34
a) Diseño experimental	34
b) Sexo	35
c) Colección de muestras	35
d) Análisis de esteroides	35
e) Cálculo de la concentración de esteroides y validación del RIA	37
f) Análisis estadístico	38
4. Resultados	40
a) Testosterona y dihidrotestosterona	40
b) Estatus	40
c) Edad	45
d) Sexo	46
e) Número de hermanos mayores	47
5. Discusión	49
Agradecimientos	55
Bibliografía	56
Apéndice	62

I. La dominancia y la endocrinología conductual

1. Dominancia.

a) Orígenes.

A finales del siglo XIX, después de la aceptación del *Origen de las Especies* (Darwin, 1859), en el campo de la conducta animal era difícil pensar en alguna organización social que no estuviera basada en el principio de la supervivencia del más apto. Cualquier relación conductual entre individuos sería el producto de "instintos" que, como todo proceso o característica heredable y sujeta a selección natural, serían más favorecidos mientras más promovieran la supervivencia individual por encima de la de otros individuos.

Sin embargo, en 1878, Espinas describió relaciones cooperativas entre los miembros de grupos sociales en varias especies, en donde preveía el beneficio mutuo, más que la eliminación de los demás (Schein, 1975). Así, a principios del siglo XX dos ideas extremas trataban de explicar la conducta social de los animales: por un lado la competencia intensa por la supervivencia y por el otro la cooperatividad y/o el altruismo como principio de las relaciones entre los miembros de una sociedad animal.

Entonces apareció una idea clave que reconciliaría las dos visiones extremas: cuando dos animales compiten por un mismo recurso, se establece entre ellos una especie de arreglo, en el cual uno de ellos tendrá prioridad de acceso al recurso, y mientras su condición de *dominante* no sea amenazada, ambos coexistirán en armonía. En 1922, Thorleif Schjelderup-Ebbe descubrió que a partir de las relaciones de dominancia/ subordinación, caracterizadas por interacciones agonísticas, en las gallinas se establece una *jerarquía de dominancia* basada en un "orden de picoteo" en el que una gallina alfa (o "déspota") picotea a todas las demás pero no recibe picotazos, la siguiente gallina en el orden jerárquico picotea a todas menos a la gallina alfa, de la cual sí recibe picotazos y así sucesivamente hasta la gallina omega, que recibe picotazos de todas y no picotea a ninguna (Schjelderup-Ebbe, 1922).

Simultáneamente, en el mismo exhaustivo estudio, Schjelderup-Ebbe (1922) analizó los efectos de la fuerza relativa en el establecimiento de los rangos jerárquicos, las condiciones en las que se dan cambios en el orden de rangos, la importancia del primer encuentro y de la habituación, las edades óptimas para que una gallina ascienda peleando en la jerarquía y las interacciones entre gallinas alfa de distintos grupos, que se enfrentan en peleas muy intensas. Este trabajo sentó las bases para el análisis de los factores causales que determinan el rango relativo de un individuo en una jerarquía, a la vez que le otorgó una importancia clave a las relaciones de dominancia en el estudio de la conducta social.

b) Desarrollo.

En las siguientes cuatro décadas, hasta los años sesenta, se documentó la generalidad de las relaciones de dominancia y de los órdenes jerárquicos en otros grupos de vertebrados e invertebrados (p.e. Evans, 1936 en lagartijas; Maslow, 1940 en primates; Bovberj, 1953 en acocil [*Astacus fluviatilis*]). Además, se profundizó en el análisis de los mecanismos subyacentes a una relación de dominancia, intentando incluso describir al fenómeno con una sola ecuación, en la cual se incluyeran con diferente peso específico las diferentes variables que determinaban el rango individual en una jerarquía (Murchison, 1935). Allee (1942), analizando las relaciones jerárquicas en gallinas, enumeró 12 factores que determinan el rango jerárquico de un individuo: fuerza, miedo, sobreposición al miedo, situación inmediata, edad, territorio, asociación con otros individuos, paternidad, estado reproductivo, posición previa en la jerarquía, nivel de andrógenos y experiencia agonística previa. Asimismo, señaló las consecuencias directas de la posición de un individuo en una jerarquía: la "castración psicológica" o la imposibilidad de un individuo para reproducirse como consecuencia de su posición inferior en una jerarquía (aún si se le coloca en un nuevo grupo), y la correlación entre el número de huevos puestos por una gallina o el número de cópulas logradas y su posición o estatus en el orden jerárquico.

Profundizando en el mecanismo por medio del cual se establecen las relaciones de dominancia, el grupo de Allee en la Universidad de Chicago estudió el efecto del condicionamiento del rango social en diferentes cepas de ratón (Ginsburg y Allee, 1942). Promoviendo peleas entre ratones más o menos agresivos de distintas cepas, lograron hacer que un ratón bajara o subiera en el orden jerárquico de su misma cepa, con lo que se estableció que las derrotas o las victorias previas tienen un efecto determinante en la capacidad de un individuo para pelear por un rango superior o para mantener su rango dentro de la jerarquía de dominancia. Este fue el primer estudio que analizó el efecto de la experiencia en las relaciones de dominancia. Se encontró también por primera vez la asimetría en los efectos de la experiencia: tiene más peso el haber sufrido una derrota que una victoria en la determinación de la relación subsecuente.

La primera llamada de atención sobre el abuso del concepto de dominancia la hizo Schneirla (1946), cuando criticó muchos trabajos en donde se hablaba de relaciones de dominancia sin que existieran interacciones agonísticas o en los que se estudiaron grupos de animales en espacios limitados, con alimento y agua insuficientes. Dando ejemplos de relaciones que cambian a través del tiempo, Schneirla criticó también la poca dinámica implícita en el concepto de jerarquía, proponiendo que lo que se observa durante el establecimiento de una relación de dominancia es el paso previo a una relación de "facilitación social", en la cual las interacciones agonísticas serían mínimas, y los individuos coexistirían en relativa armonía.

c) Conceptos actuales: problemas y soluciones.

Uno de los grandes problemas con el que se han encontrado los estudiantes de las relaciones de dominancia es cómo definir el concepto. En muchas ocasiones sólo se define la dominancia operacionalmente, lo cual hace que el concepto sea inútil en cualquier otro contexto que no sea el definido (Gage, 1981). Un intento de señalar las causas de las discrepancias y de llegar a una unificación del término lo hizo recientemente Irwin Bernstein (1981), apoyado en un artículo (Rowell, 1974) que proponía que las relaciones de dominancia entre primates estaban determinadas más por la sumisión del subordinado que por la agresión del dominante y que por lo tanto deberían de ser llamadas relaciones de subordinación. Para Bernstein la causa de la confusión se debe a tres tipos de fallas en los estudios sobre dominancia: la generalidad, es decir, hasta qué grado son comparables los estudios de dominancia en distintas especies y situaciones; la confiabilidad, o qué tan válida es la metodología empleada para definir las interacciones agonísticas en una relación y la falta de correlación entre las distintas variables que se supone son causas de la dominancia tomada como un concepto unitario.

Bernstein (1981) intentó clarificar los conceptos con el fin de decidir cuáles estudios se han referido al mismo fenómeno y cuales han sido descripciones de otro tipo de relaciones. Entre las distinciones que realizó se pueden resumir las siguientes:

- a) La relación de dominancia y el orden jerárquico son distintos. En tanto que la primera se desarrolla entre dos individuos (relación diádica), la jerarquía implica por lo menos a tres individuos, que establecen entre si diferentes rangos relativos.
- b) Existen relaciones cuyo establecimiento implica que haya reconocimiento entre individuos, es decir que un subordinado, por ejemplo, se someterá sólo ante individuos que anteriormente lo han derrotado y ante los cuales ya se ha sometido anteriormente. Por otro lado existen relaciones basadas en una generalización, ya sea por parte del subordinado de características comunes a individuos que lo han derrotado (perdedor generalizado) o por parte del dominante de características comunes a individuos a los que ha derrotado (ganador generalizado). Es claro que los mecanismos subyacentes y las consecuencias de estos dos tipos de relaciones serán distintos, ya que en el primero la identidad individual es importante y en el segundo no lo es.
- c) Hay relaciones que se establecen como de dominancia por medio del aprendizaje a partir de experiencias previas y su reforzamiento periódico ; y otras no establecidas, en las que siempre hay una medida o evaluación de las habilidades relativas en el momento de la interacción.
- d) Las relaciones de dominancia son sólo una parte de todas las relaciones que componen una sociedad animal; es muy importante tomar en cuenta el contexto en el que se establecen las relaciones para entonces poder hacer evaluaciones de las causas y las funciones evolutivas del fenómeno.
- e) Una relación de dominancia establecida seguirá cambiando a través del tiempo debido a la ontogenia de las capacidades relativas para dominar de los participantes. Este desarrollo, sin embargo, se ve influido en ocasiones por el "prestigio" del dominante, que puede llegar a ser

más importante que su "poder" al definir la relación cuando el subordinado, por su capacidad, pudiera vencer al dominante y lograr así una inversión en la dominancia.

Una definición satisfactoria de la dominancia dependerá de la existencia de un conjunto de variables observables cuya correlación se pueda explicar por un mismo concepto. La definición a la que la mayor parte de los comentaristas del trabajo de Bernstein se adhiere es la siguiente: "*Una relación de dominancia es el patrón de interacciones competitivas que se desarrolla a través del tiempo entre dos individuos identificados y que da lugar a una asimetría en la prioridad de acceso a un recurso determinado*". Aunque aún exista desacuerdo, la dominancia es un concepto útil que le permite al investigador entender la relación que guarda una serie de variables independientes (edad, sexo, tamaño, etc.) con una serie de variables dependientes (un individuo A agrede a otro B, A tiene prioridad de acceso a un recurso, B se somete ante A, etc.) (Hinde y Datta, 1981).

d) Causas

Aunque trabajando bajo definiciones sutilmente distintas, y se requiera todavía una unificación teórica de las ideas, mucho se ha hecho con el fin de buscar las causas o factores próximos de las relaciones de dominancia y sus consecuencias o función evolutiva.

Con respecto a las causas, varios enfoques se han tomado para analizarlas. Es útil discriminar entre causas de la dominancia y causas de éxito en una pelea, ya que como se dijo, las relaciones de dominancia son dinámicas. Chase (1982) distinguió entre los factores de éxito inicial, que dan lugar a la victoria de un individuo sobre otro en un primer encuentro, del efecto que esta victoria tiene sobre el establecimiento de su relación de dominancia.

Desde el punto de vista de la ecología conductual, la Teoría de Juegos (Maynard-Smith y Parker, 1976) propone que la victoria de un individuo sobre otro en un primer encuentro dependerá de las siguientes *asimetrías*: 1) la capacidad de detención del recurso (*Resource Holding Power*: RHP), que es la habilidad de un individuo para pelear por la posesión del recurso en disputa (determinada por su edad, tamaño, fuerza, etc.) y 2) el valor percibido del recurso, que puede variar entre los competidores, dependiendo del beneficio que se vaya a obtener de él. Un ejemplo: el hambre en una disputa por alimento puede ser diferente entre los dos competidores, por lo que el valor del recurso será distinto para ambos; al mismo tiempo, la fuerza relativa será también determinante del resultado de su encuentro. Por otro lado, existe en ocasiones una asimetría no relacionada con las dos anteriores, una "convención" por la cual el individuo en posesión del recurso en disputa lo retendrá, sin que exista una pelea escalada en la que podrían intervenir las asimetrías anteriores. La utilización de esta convención entre dos individuos puede ser parte de un conjunto de estrategias evolutivamente estables (Archer, 1988).

Entre los factores que contribuyen a las asimetrías en la capacidad de detención del recurso (RHP) se encuentran la edad, el sexo, la fuerza relativa, las armas que se ostenten

(colmillos, picos, garras, cuernos, etc) y el tamaño. Este último factor es el que se ha encontrado más importante en el mayor número de estudios en diferentes especies, desde varias clases de invertebrados hasta aves y mamíferos (Archer, 1988), aunque no en primates, en los que la habilidad para asociarse y engañar tiene más importancia (Bernstein, 1981).

En relación con la segunda asimetría (el valor percibido del recurso) que Maynard Smith y Parker (1976) postularon que influye en el resultado de encuentros agonísticos, la residencia previa o la posesión de un territorio determina en ciertas ocasiones el resultado de una interacción agonística. Esto se explica con base en la suposición de que la familiaridad con un territorio o un lugar en disputa aumenta el valor del recurso para el residente, por lo que el beneficio que obtendrá si lo conserva será mayor que el beneficio que obtendría el competidor no residente si lograra conquistarlo (Archer, 1988). En el paro común (*Parus major*), la residencia previa en una parvada o en un sitio de alimento determina la dirección de la dominancia como factor adicional al tamaño relativo y la edad (Sandell y Smith, 1991).

Un factor muy importante que aparece después del primer encuentro entre dos individuos es la experiencia. En peces, por ejemplo, Abbot et al (1985) han encontrado en la trucha de cabeza plateada (*Salmo gairdneri*) que en el encuentro inicial entre dos truchas, diferencias de sólo el 5% en el peso relativo son suficientes para decidir la dirección de la dominancia; sin embargo, una vez definida la relación, un subordinado que sea hasta 114% más pesado que el dominante permanecerá como subordinado. Francis (1983) llamó *condicionamiento social* al aprendizaje por asociación que se da como producto de la experiencia social, en especial, como ya se dijo, la de ser subordinado (ver también Ginsburg y Allee, 1942; Beecham y Newman, 1987). En aves gallináceas, el efecto de la experiencia social en las relaciones de dominancia subsiguientes puede manifestarse también a largo plazo. Así, las diferencias en el entorno social de las crías dentro del nido (número de compañeros de nido del mismo sexo) se correlacionan con el rango ocupado en las jerarquías posteriores formadas ya fuera del nido (Boag y Alway, 1980).

Abbott et al (1985) han sugerido que la interacción entre tamaño relativo y experiencia para definir relaciones de dominancia debe ser una característica ubicua de toda relación, y que el grado en el que uno u otra contribuya al resultado final dependerá tanto de la facilidad con la que la relación pueda ser invertida (la estabilidad de la relación), como de la facilidad con la que las diferencias en el tamaño relativo puedan ser evaluadas por los participantes. Entonces, las relaciones intermitentes o inestables dependerán más del tamaño relativo, mientras que las estables y/o sin fluctuaciones en el tamaño relativo dependerán más de la experiencia previa.

e) Consecuencias

La consecuencia más obvia de una relación de dominancia es la prioridad de acceso al recurso en disputa que obtiene el dominante. La magnitud de esta consecuencia para el subordinado dependerá, en parte, de la abundancia del recurso: si es abundante, el dominante y el

subordinado tendrán acceso similar; si es limitado, el subordinado no lo tendrá. Existen ejemplos de los dos casos, aunque generalmente sólo se ha observado la prioridad de acceso del dominante a un sólo recurso, mientras que la repercusión de una relación de dominancia sobre la adaptación relativa de los participantes se puede saber sólo tomando en cuenta todos los recursos en juego (Huntingford y Turner, 1987). El éxito reproductivo (que se considera el factor que los individuos en última instancia intentan maximizar) entre dominantes y subordinados varía: en primates y roedores, el acceso a las hembras de un grupo es en ocasiones exclusivo para los machos dominantes (Huntingford y Turner, 1987); en aves gallináceas (Guhl et al, 1945) y en la chachalaca (*Tyrpanuchus phasianellus*; Allee, 1942) la castración psicológica de los machos subordinados es conocida. En primates también se han observado mayores tasas de sobrevivencia de los dominantes en periodos de crisis alimenticia (Huntingford y Turner, 1987). En peces (*Salmo gairdneri*) se han reportado diferencias en las tasas de crecimiento de dominantes y subordinados incluso cuando se les proporciona la misma cantidad de alimento, lo cual sugiere que no es sólo la menor probabilidad de acceso al alimento lo que afecta a los subordinados, sino su probable alta tasa metabólica, consecuencia de su condición social (Abbott y Dill, 1989). Existen también consecuencias benéficas para el subordinado, especialmente si existen posibilidades de estrategias alternativas en la obtención de un recurso (p. e. la estrategia de "cleptocopulador" en ciervos rojos, que "roban" cópulas a los dominantes mientras éstos defienden al grupo; Bernstein, 1981).

Maxim (1981) propuso que las relaciones de dominancia cumplen una función "tranquilizadora" de los individuos que la establecen: la ansiedad o tensión que produciría la constante competencia entre dos individuos al perseguir un objetivo común disminuye al haber un orden prioritario de acceso. Otra consecuencia de la dominancia relacionada con esto, es que evitan la necesidad de que dos competidores se involucren en una pelea escalada cada vez que se encuentren compitiendo: su calidad de "acuerdo" entre los participantes disminuye los riesgos de daños físicos que se producirían en cada pelea (Bernstein, 1981).

f) Contextos ecológicos de la dominancia.

Una limitante común de los estudios sobre dominancia es la imposibilidad de estudiar las interacciones agonísticas entre individuos en su contexto original. Una relación de dominancia en condiciones naturales puede variar dependiendo de factores ecológicos, como la estación del año, la abundancia de alimento, etc. Estos factores se mantienen constantes en condiciones de laboratorio, por lo que para entender realmente el significado evolutivo y las razones naturales de la dominancia, es importante realizar estudios en el campo, en donde las variables evolutivamente relevantes están en juego.

En muchas especies de aves (p.e. el paro común, *Parus major* y el gorrión de Harris, *Zonotrichia querula*) el sistema social que prevalece en una población varía de acuerdo a la época del año: en la época reproductiva (la primavera) las parejas establecen un territorio, que defenderán durante todo su período de reproducción; en el invierno, cuando se forman parvadas

que vuelan en busca de alimento, es cuando se observa una jerarquía de dominancia entre los integrantes de la parvada (Gauthreaux, 1978; Piper y Wiley, 1989; Sandell y Smith, 1991). El estatus de un individuo en esta parvada de invierno está correlacionado con la calidad de su territorio en la primavera, y depende también del estatus que haya tenido en el invierno anterior, es decir, de su historia individual.

La distribución de los individuos de una población dentro de su hábitat está estrechamente relacionada con las jerarquías de dominancia que se forman entre ellos. El orden en el que los individuos de especies migratorias llegan a los sitios de alimento o reproducción, así como la calidad de los parches de alimento en los que establecen territorios, están determinados por su estatus en la jerarquía, los dominantes llegando antes y adquiriendo los mejores sitios (Gauthreaux, 1978). Incluso la distancia que recorren las especies migratorias parece variar dependiendo de su estatus: los dominantes viajarán en el invierno a los sitios cálidos más cercanos, e incluso en algunas especies de aves se puede predecir el estatus de un individuo determinado midiendo la distancia a la que se encuentra en invierno de su lugar de reproducción (Gauthreaux, 1978).

2. Endocrinología conductual.

Una aproximación útil para entender la conducta es el estudio de los factores o mecanismos próximos que la determinan. Uno de estos factores es el sistema neuroendócrino, y más específicamente, las hormonas que son parte integral del sistema. El sustrato anatómico de este sistema en los vertebrados lo constituyen los sistemas nervioso y endócrino. Ambos conforman un sistema altamente especializado en la recepción y emisión de información, a través de señales químicas o mensajes eléctricos.

Como su nombre lo indica, la endocrinología conductual estudia la relación entre hormonas y conducta. Esta relación es recíproca: por un lado, las hormonas regulan la expresión de la conducta, y por el otro, la conducta puede también tener influencia en los niveles circulantes de ciertas hormonas. Si concebimos al sistema neuroendócrino como un "integrador" de las múltiples funciones del organismo, podremos apreciar que las señales recibidas del medioambiente por el sistema nervioso son traducidas a señales químicas que coordinan los ajustes que ante la situación medioambiental requiera hacer el organismo. Estos ajustes pueden, en algunos casos, ser de tipo conductual, por lo que el flujo de información entre sistema neuroendócrino y sistema nervioso deberá ser bidireccional.

a) Hormonas esteroides y conducta

Un grupo de hormonas cuya relación con la conducta ha sido extensamente estudiada son las hormonas esteroides, compuestos químicos derivados del colesterol que se han conservado filogenéticamente en todos los vertebrados. De acuerdo con su glándula de origen, las hormonas esteroides se clasifican en esteroides sexuales y esteroides adrenales, aunque ambos grupos de hormonas son sintetizados por una vía común a partir del colesterol (Figura 1).

Las principales glándulas que en los vertebrados producen y secretan hormonas esteroides son las gónadas, las glándulas adrenales y la placenta de los mamíferos. Su producción y secreción está regulada en parte por las hormonas de la hipófisis, que a su vez están reguladas por las hormonas hipotálamicas, por lo cual se dice que las hormonas esteroides son hormonas de tercer orden (Valverde et al, 1988).

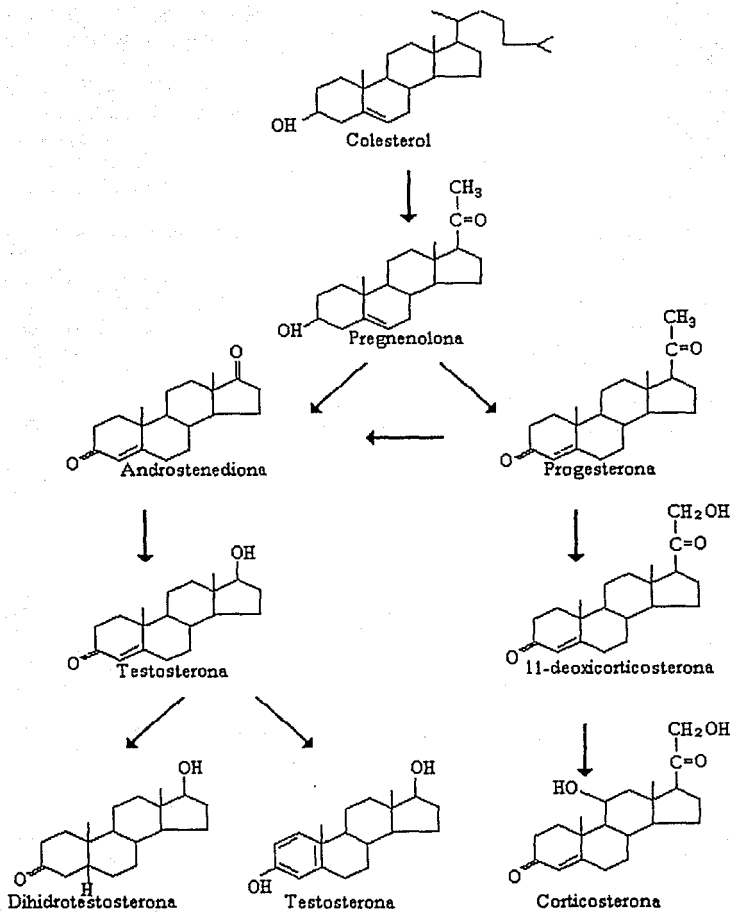


Figura 1. Vías biosintéticas de las hormonas esteroides.

Antecedentes históricos.

El conocimiento de la relación entre el sistema neuroendócrino y la conducta tiene antecedentes en Aristóteles, quien hablaba de la relación entre las gónadas y la conducta sexual, aunque no conocía la función de las gónadas (Gorbman et al, 1983). En 1775, Bordeu sugirió la existencia de un factor testicular responsable de la agresión y la conducta sexual, hecho que también fue comprobado experimentalmente por Berthold en 1849 después de castrar y reimplantar las gónadas en gallos y observar que dichas manipulaciones determinaban las características sexuales secundarias (Gorbman et al, 1983). El reconocimiento general de este hallazgo lo produjo Charles Brown-Sequard en 1880, quien después de autoadministrarse extractos de testículo de diversos mamíferos decía tener alteraciones anatómicas y un incremento en su "vigor" (aunque el verdadero contenido hormonal de sus extractos es debatible; Wilson, 1990).

La caracterización química de los factores gonadales que producían tales efectos se realizó a partir de 1924. Simultáneamente, se descubrió que los mismos factores son responsables de la regulación de su propia secreción a través de circuitos de retroalimentación (Callard, 1983). Actualmente, se sabe que la síntesis y secreción de cada grupo de hormonas esteroides están reguladas por una hormona hipofisaria distinta, cuya síntesis está a su vez regulada por hormonas del hipotálamo. Ambos grupos de hormonas son de naturaleza protéica (Gorbman et al, 1983) y su síntesis es generalmente regulada por las hormonas esteroides de cuya presencia ellas mismas son responsables, de manera que los niveles de hormonas esteroides son mantenidos gracias a estos circuitos de retroalimentación.

El concepto de regulación hormonal de la conducta se desarrolló en parte gracias a estudios hechos en aves entre los años treinta y sesenta (Konishi, 1989). Las hormonas cobraron entonces mucha importancia como determinantes de la expresión de las diversas conductas de un mismo individuo.

En cuanto al sitio de acción de las hormonas esteroides, experimentos importantes fueron los hechos por Lisk en 1960, quien localizó las áreas discretas del cerebro de la rata donde los esteroides ejercen algunos de sus efectos; en aves, hasta la fecha se conocen los sitios de acción de las hormonas esteroides únicamente en relación con el canto (Nottebohm, 1989). Otro hallazgo importante fue el mecanismo de acción celular de los esteroides propuesto por Gorski y Jensen en 1968 (Blaustein y Olster, 1989): según este modelo, los esteroides entran libremente a la célula y son transportados al núcleo, en donde unidos a proteínas regulan específicamente la expresión de un gran número de genes. Gracias al subsecuente descubrimiento de la superfamilia de receptores nucleares para hormonas esteroides, vitamina D y hormonas tiroideas (una familia de proteínas receptoras muy parecidas entre sí), se ha podido validar este modelo (Carson-Jurica et al, 1990). Recientemente se ha comprobado que, además de sus efectos sobre la expresión genética, las hormonas esteroides pueden modificar las propiedades de ciertas proteínas en la membrana de las neuronas (p.e. Turgeon y Warning, 1992). Este mecanismo podría explicar los efectos más rápidos de estas hormonas, como el que tienen sobre el rápido incremento (en minutos a horas) en la intensidad de la agresión territorial posterior a la llegada de un extraño en los machos de varias especies de aves paserinas (Wingfield et al, 1987).

Tipos de efecto de las hormonas esteroides.

La distinción entre efectos organizacionales y activacionales que ejercen las hormonas esteroides sobre la conducta fue propuesta por Phoenix, Goy, Gerall y Young en 1959 (Young et al, 1964; Arnold y Breedlove, 1985). Los efectos organizacionales son los producidos por la presencia de hormonas esteroides en un periodo crítico del desarrollo perinatal del organismo. Estos efectos son de naturaleza permanente, pues inciden sobre el número, la ubicación y determinación funcional de neuronas y de vías neuronales en el cerebro en desarrollo. Algunas de las diferencias conductuales entre los sexos, por ejemplo, se deben a la presencia de ciertos esteroides sexuales en etapas específicas del desarrollo de todos los vertebrados (Young et al, 1964; Gorbman et al, 1983). Los efectos activacionales, por otro lado, son los producidos por la presencia inmediata de la hormona esteroide en el funcionamiento de vías neuronales ya existentes. Estos efectos son reversibles y ocurren durante toda la vida; la conducta copulatoria adulta, por ejemplo, en muchas especies requiere de niveles altos de esteroides sexuales para expresarse (Gorbman et al, 1983).

Actualmente la validez de la dicotomía efecto organizacional-activacional ha sido cuestionada (ver Arnold y Breedlove, 1985) debido a que los efectos de las hormonas esteroides parecen situarse dentro de un continuo entre estos dos extremos, encontrándose, en ocasiones, efectos permanentes en el adulto. Aún así, se puede hacer la distinción entre los efectos permanentes en el desarrollo y los efectos reversibles para los que se requiere la presencia inmediata de la hormona.

b) Esteroides sexuales

Los esteroides sexuales son todas las hormonas secretadas por las gónadas y que están involucradas en el control de la reproducción en todos los vertebrados. Los principales esteroides sexuales son la testosterona y dos de sus metabolitos: el estradiol (testosterona aromatizada) y la dihidrotestosterona (testosterona 5-alfa reducida; ver Figura 1). Los efectos de los esteroides sexuales en general están resumidos en la Tabla 1.

Tabla 1. Efectos generales de los esteroides sexuales (Información tomada de Gorbman et al, 1983).

Esteroides	Efecto
Testosterona y dihidrotestosterona	Inicio y desarrollo de la espermatogénesis
	Desarrollo de caracteres sexuales secundarios
	Incremento en la frecuencia de la conducta sexual (cortejo y cópula)
	Incremento en la frecuencia e intensidad de la agresión
Decremento en la conducta paterna	
Estradiol	Maduración del oocito
	Producción de la yema (aves)
	Incremento en la frecuencia de la conducta sexual (cortejo y cópula)
	Desarrollo de caracteres sexuales secundarios
	Incremento en la frecuencia e intensidad de la agresión
	Incremento en la conducta paterna

Agresión.

La relación entre los esteroides sexuales y la agresión ha sido conocida desde los experimentos de Berthold, en los que gallos castrados disminuían su agresividad (Gorbman et al, 1983). Recientemente, Wingfield et al (1987) clasificaron los efectos de la testosterona sobre la agresión en tres tipos: 1) sobre la determinación de los caracteres sexuales secundarios utilizados en la comunicación de la agresión (p. e. el plumaje en las aves); 2) efectos activacionales sobre la frecuencia de la expresión de las conductas agresivas y 3) efectos organizacionales que a largo plazo e irreversiblemente modifican la agresividad de un individuo. Con respecto al segundo tipo de efecto (al menos en relación a la agresión territorial en aves paserinas), se sabe que para que la testosterona tenga un efecto sobre la agresión es necesario

que exista un estímulo social adecuado (en este caso, el establecimiento de territorios en la época reproductiva) y durante esta situación los niveles circulantes de testosterona serán la causa del aumento en la intensidad de los encuentros agonísticos subsecuentes (Wingfield et al, 1987).

También en relación con los efectos activacionales de la testosterona y sus metabolitos sobre la agresión, se ha encontrado que, aunque existe una correlación directa entre los niveles circulantes de estas hormonas y la frecuencia de agresión, esta sólo se da *al principio* del establecimiento de relaciones agonísticas. En torneos entre codornices (*Coturnix coturnix*) sin experiencia agonística previa, existe la correlación entre los niveles de estroides y las victorias y la agresividad mostradas por un mismo individuo; sin embargo, una vez que el mismo individuo ha sufrido derrotas y/o conoce a sus contrincantes, la correlación desaparece (Ramenofsky, 1984). En otro estudio con codornices, se encontró la correlación entre los niveles de testosterona y la agresión únicamente cuando ésta era muy alta o cuando las relaciones de dominancia entre los individuos eran manipuladas, haciéndolas inestables (Ramenofsky, 1985). En ratas (*Rattus rattus*), la intensidad de la agresión mostrada por un individuo no está relacionada con sus niveles circulantes de testosterona, aunque se sugiere que un factor que posiblemente sea el responsable de esta agresión es el nivel de testosterona neonatal que a través de sus efectos organizacionales haya influido sobre la agresividad en el adulto (Tsutsui e Ishi, 1981). Los efectos activacionales de la testosterona sobre la agresión son entonces modulados por varios factores, incluyendo la experiencia, la situación reproductiva, el contexto social y la edad (Wingfield et al, 1987).

De hecho, con respecto a la relación entre los esteroides sexuales y la agresión territorial en un contexto reproductivo, el grupo de John Wingfield en la Universidad de Washington ha desarrollado la *hipótesis del reto* (*Challenge Hypothesis*), en la cual se propone que los niveles circulantes de testosterona tendrán una correlación con la frecuencia y la intensidad de la agresión sólo cuando éstas últimas son altas y que otros factores determinan las interacciones agonísticas más estables, en los que la agresión es menor (Wingfield et al, 1990). Lo que esta hipótesis implica para las relaciones de dominancia es importante, ya que la agresión mínima que se observa en una relación establecida podrá no estar regulada por la testosterona. Las implicaciones de esta hipótesis se extienden también a otras formas de agresión, ya que la falta de correlación entre la testosterona y la agresión se ha encontrado precisamente en situaciones donde existen relaciones ya establecidas o donde la agresión es baja (ver Ramenofsky, 1984 y Wingfield et al, 1987 en aves; Sapolsky, 1983 y Steklis et al, 1986 en primates).

El efecto de la testosterona sobre la agresión parece estar mediado por su conversión a estradiol o a dihidrotestosterona en el cerebro (el órgano blanco). Así, en codornices, la administración de bloqueadores de la 5-alfa reductasa o de la aromatasa (las enzimas que convierten la testosterona a dihidrotestosterona o estradiol, respectivamente) inhiben el efecto de la testosterona sobre la agresión (Archawaranon y Wiley, 1988); en el tordo charretero (*Agelaius phoeniceus*), todas las conductas dependientes de esteroides sexuales se restituyen en individuos gonadectomizados únicamente con una combinación de esteroides androgénicos (testosterona, dihidrotestosterona y androstenediona) y estrogénicos (estradiol; Harding et al, 1988). Aunque se desconoce el modo de acción a nivel celular y molecular de la testosterona en

la regulación de la conducta, se sabe que su conversión a dihidrotestosterona o a estradiol es un requisito indispensable.

Los sitios en el cerebro en donde los esteroides sexuales ejercen sus efectos en la rata se han delimitado al hipotálamo, en especial al área preóptica media. Las lesiones en estas zonas suprimen los efectos sobre la agresión (Albert et al, 1989), en tanto que las inyecciones de esteroides *in situ*, por el contrario, equivalen a la administración de los mismos en la circulación (Vergues et al, 1988). En las aves, la testosterona regula el canto al actuar sobre dos núcleos cerebrales (hiperestriado ventral y robustus archiestralis) que proyectan a las áreas regulatorias de los movimientos vocales, aunque no se sabe si es ahí mismo donde la hormona ejerce sus efectos sobre la agresión (Nottebohm, 1989; Sengelau, 1989).

Dominancia.

Desde los primeros estudios sobre dominancia se descubrió que la inyección de testosterona a aves gallináceas con un rango bajo en la jerarquía les permitía ascender y llegar en ocasiones a la primera posición en dicha jerarquía (Allee et al, 1939). Hasta la fecha, en muchos estudios se ha encontrado que existe esta correlación entre los niveles de testosterona o de sus metabolitos y el rango ocupado por un individuo en una jerarquía (p.e. Rohwer y Rohwer, 1978) aunque por ser la ocupación de un rango un proceso en el que la experiencia y el aprendizaje tienen tanta importancia, en muchos otros estudios esta correlación no ha sido encontrada. En general, se encuentra una correlación entre el rango jerárquico y la testosterona únicamente cuando las relaciones de dominancia son inestables, es decir, cuando se han modificado experimentalmente o cuando apenas se están estableciendo de un modo natural. Cuando los rangos jerárquicos están en proceso de definición o durante periodos de reorganización de la jerarquía, la conducta agresiva mostrada por un individuo podría resultar en un incremento de su rango jerárquico; Ramenofsky (1985) sugiere que es en estos periodos cuando la testosterona podría estar involucrada en el aumento en la expresión de conductas agresivas. En monos ardilla (*Saimiri sciureus*), por ejemplo, sólo cuando las relaciones se están estableciendo y el rango ocupado por un individuo se correlaciona con su nivel de agresión, se encuentra también una correlación con los niveles de testosterona y de cortisol (Steklis et al, 1986). Por otra parte, en la chachalaca de cola puntiaguda (*Tympanuchus phasianellus*) la testosterona incrementa los niveles de agresión, pero no la frecuencia de expresión de los patrones ritualizados de conducta que conducen a la formación de relaciones de dominancia (Lloyd, 1975), lo cual sugiere que la experiencia y el aprendizaje deben tomarse en cuenta al investigar la relación entre la testosterona y la dominancia.

Otro aspecto que complica la relación entre los esteroides sexuales y la dominancia es el hecho de que la interacción social misma tiene un efecto sobre los niveles hormonales circulantes. Por esta razón, en relaciones ya establecidas, las hormonas circulantes reflejarán el estado fisiológico específico que es consecuencia del rango ocupado por un individuo y entonces podrían no ser causa del mismo (Wingfield et al, 1988).

c) Esteroides adrenales

Los esteroides adrenales son el grupo de compuestos esteroides secretados por la corteza de la glándula adrenal en todos los vertebrados. La función de las glándulas adrenales y su implicación en la regulación del metabolismo de los carbohidratos se empezó a dilucidar desde 1910, en pacientes con síndrome de Addison (insuficiencia adrenal; Gorbman et al 1983). Por ejercer tal efecto sobre el metabolismo de los carbohidratos (específicamente un incremento en la gluconeogénesis), un grupo de esteroides secretados por esta glándula recibieron el nombre de *glucocorticoides*. Los principales son el cortisol y la corticosterona. Los efectos de los glucocorticoides en general se resumen en la Tabla 2.

Tabla 2. Efectos de los glucocorticoides (Información tomada de Gorbman et al, 1983).

Tipo de efectos	Efectos
Metabólicos	Incremento en la gluconeogénesis Incremento en las reservas de glucógeno en el hígado Decremento en la glucogenólisis Decremento en funciones anabólicas en general
En el desarrollo	Diferenciación de tejidos neuronales Desarrollo de la glándula mamaria Diferenciación del epitelio y del líquido pulmonar Adaptación al nuevo medioambiente en el nacimiento
Osmorregulatorios	Regulación de la excreción de sales en la glándula nasal de reptiles y aves
Conductuales	Incremento en la frecuencia de la conducta alimenticia (forrajeo en general) Decremento en la frecuencia de conductas sexuales Incremento en la frecuencia de la sumisión Decremento en la frecuencia de la agresión

Estrés.

La elevación en los niveles circulantes de glucocorticoides forma parte de una respuesta general a estímulos nocivos no predecibles llamada estrés. Se trata de una respuesta fisiológica que en primera instancia, permite al organismo contender con el estímulo nocivo y, posteriormente,

adaptarse al mismo. Selye (en Harvey et al, 1984) llamó a esta respuesta Síndrome de Adaptación General (GAS) y la dividió en tres fases: .

1) Fase de alarma: ocurre en forma inmediata (segundos-minutos) a la aparición del estímulo nocivo y es el equivalente a la respuesta de lucha o huida (*fight or flight response*) descrita por W. B. Cannon (Siegel et al, 1980). Los componentes neuroendócrinos de esta fase son principalmente el sistema nervioso autónomo y la médula adrenal a través de la secreción de epinefrina y norepinefrina.

2) Fase de resistencia: ocurre dentro del marco temporal de horas a días. Esta fase representa el esfuerzo del organismo por adaptarse a la nueva situación condicionada por la presencia del estímulo nocivo. El principal sustrato fisiológico es el eje hipotálamo/hipófisis/adrenal y sus hormonas (factor liberador de la corticotropina o CRF, corticotropina o ACTH y cortisol y corticosterona). Los efectos fisiológico-conductuales de la activación prolongada de este eje son el aumento en la movilización de fuentes de energía de reserva (gluconeogénesis), el aumento en la conducta alimenticia y una disminución de la conducta reproductiva.

3) Fase de agotamiento: cuando los glucocorticoides han permanecido elevados por mucho tiempo (días a meses) producen efectos nocivos en el organismo, como la supresión de la secreción de hormona de crecimiento, un aumento en el catabolismo, especialmente del músculo esquelético y una depresión del sistema inmune.

Subordinación.

Dentro de la fase de resistencia al estrés, pueden existir también modificaciones conductuales, útiles para el organismo si el estímulo nocivo es de tipo social: la conducta de sumisión, por ejemplo, es incrementada por los glucocorticoides (Leshner, 1980 y 1981). Definida como la tendencia a rendirse ante un ataque o una amenaza, esta conducta tiene la supuesta función de inhibir el estímulo agresivo señalando la capitulación al emisor de dicho estímulo. Actualmente es aceptado que la manera en la cual se da la sumisión es la siguiente: la experiencia de derrota en un encuentro inicial entre dos individuos produce en el perdedor una elevación de los niveles circulantes de corticosterona, lo cual favorece la expresión de conductas sumisas subsecuentes al primer encuentro (Leshner, 1981). De esta manera podemos notar de nuevo una relación bidireccional entre hormonas y conducta.

En el contexto de una relación de dominancia, el individuo subordinado debe enfrentarse a los estímulos nocivos que inicialmente lo hacen ser subordinado y posteriormente adaptarse a ellos. Rowell (1974) sugirió que una relación de dominancia era mantenida en gran medida por el alto grado de estrés al que están sujetos en cautiverio los individuos subordinados. Aunque el grado de estrés que implica el ser subordinado varía con las condiciones de estudio, incluso en estudios en vida libre se ha encontrado una correlación entre los niveles de corticosterona, el grado de sumisión y el rango jerárquico ocupado por un individuo (p.e. Sapolsky, 1983 en babuinos [*Papio anubis*] y Greenberg et al, 1984 en lagartijas [*Anolis carolinensis*]).

Además de favorecer la conducta sumisa, los glucocorticoides tienen un efecto inhibitorio de la agresión (coherente con el papel de un individuo subordinado): en lagartijas (*Anolis sagrei*), la administración de corticosterona disminuye la frecuencia de expresión de patrones

agresivos de conducta (amenazas, señales de dominancia) ante individuos nunca antes vistos (Tokarz, 1987); en otra especie de lagartijas (*Anolis carolinensis*), la subordinación implica además un cambio de color que señala al individuo como subordinado (Greenberg, 1990); en macacos (*Macaca fascicularis*) y en otra especie de monos (*Miopithecus talapoin*), la conducta sexual y la agresión relacionada con esta son afectadas por los niveles de glucocorticoides característicos de individuos subordinados (Eberhart et al, 1985; Kaplan, 1986). Se desconoce, sin embargo, si este efecto inhibitorio de los glucocorticoides sobre la agresión se produce directamente en el cerebro o a través de una disminución en los niveles circulantes de esteroides sexuales. Los niveles circulantes de testosterona son indetectables en lagartijas (*Anolis sagrei*) subordinadas (Tokarz, 1987). En mamíferos, otra probable función de la disminución de los niveles de esteroides sexuales en individuos subordinados, además del decremento en los niveles de agresión, es la alteración de las características que funcionan como estímulos para el ataque de los dominantes: la secreción andrógeno-dependiente de algunas feromonas, por ejemplo, es mucho menor en ratas subordinadas que en dominantes (Miczek et al, 1991).

El modo de acción de la corticosterona o el cortisol en el cerebro no se conoce aún, aunque algunos efectos en el sistema nervioso central son el aumento en la concentración de péptidos opiáceos, cuya función es analgésica (Huhman et al, 1990) y el aumento en la concentración de los receptores cerebrales a benzodiazepinas (cuya función es sedativa y ansiolítica; Miller et al, 1987).

3. Hormonas esteroides y la conducta de individuos jóvenes.

Existe dentro de la endocrinología conductual un gran vacío de información con respecto a cuál es el papel que juegan las hormonas en general en un individuo joven. Muchos estudios se han dedicado a dilucidar el efecto que tienen los niveles hormonales tempranos (especialmente de las hormonas esteroides) en la determinación de conductas subsecuentes, generalmente conductas observables en el adulto. Sin embargo, aparte de los estudios sobre dimorfismo sexual en individuos prepúberes, muy pocos se han dedicado a conocer la relación entre las hormonas de un individuo joven y su conducta como tal.

Existen, como ya se mencionó en la sección anterior, dos tipos de efecto de las hormonas sobre la conducta: los efectos organizacionales (de naturaleza irreversible y a largo plazo) y los efectos activacionales (de naturaleza reversible y a corto plazo). Quizá porque la gran mayoría de los efectos organizacionales sobre conductas adultas ocurren en etapas tempranas del desarrollo, muchos de los trabajos con organismos en estas etapas han observado sólo el efecto organizacional de las hormonas sobre la conducta, ignorando los efectos activacionales sobre la conducta del individuo joven.

a) Efectos organizacionales de las hormonas esteroides

Tres pautas conductuales adultas han sido estudiadas con mayor profundidad: 1) la conducta sexual (normalmente dividida en este tipo de trabajos en conductas de cortejo, copulatorias y agresivas), 2) el canto en aves paserinas y 3) el síndrome general de adaptación al estrés. Las tres son dependientes de la presencia de uno u otro esteroide en etapas muy específicas del desarrollo, a las cuales se les llama períodos críticos o sensibles, por ser límites temporales en los que la alteración o modificación de un proceso de organización es máxima (Scott et al, 1974).

Esteroides sexuales.

La conducta sexual ha sido estudiada desde el punto de vista organizacional desde los años 30s cuando Pfeiffer (1936, en Dörner, 1983) descubrió que independientemente del sexo genético, en ratas recién nacidas la presencia de testículos propios o implantados durante un cierto período crítico daba lugar a secreciones acíclicas de gonadotropinas características del macho adulto (Dörner, 1983). Dantchakoff, en 1938, reportó que cobayos (*Cavia cobaya*) tratados con andrógenos prenatalmente mostraban un incremento en la expresión de su conducta sexual adulta (Dörner, 1983). Phoenix et al en 1959 confirmaron estos hallazgos y los introdujeron a su teoría de efectos organizacionales y activacionales (Young et al, 1964; Arnold y Breedlove, 1985).

Una ventaja del estudio de la conducta sexual y su organización en el individuo joven es que es sexualmente dimórfica. Por esta razón, se puede alterar el estado hormonal de un individuo de un sexo genético determinado y observar en el adulto si las pautas conductuales normales se han demasculinizado o defeminizado, dependiendo del sexo genético que se alteró. En mamíferos, es claro que los andrógenos perinatales masculinizan los sustratos neuronales responsables de la conducta sexual masculina y defeminizan los responsables de la conducta sexual femenina. En aves, la situación parece ser la opuesta: los estrógenos perinatales feminizan los sustratos neuronales responsables de la conducta sexual femenina y demasculinizan los responsables de la conducta sexual masculina. Parece ser entonces que es el sexo heterogamético (macho en mamíferos, cromosomas sexuales XY; hembra en aves, cromosomas sexuales ZW) el que requiere los efectos de los esteroides en etapas tempranas para desarrollar las conductas sexuales apropiadas (Hutchison y Hutchison, 1985). En la mayoría de las especies de aves estudiadas, el período crítico para el efecto organizacional de los esteroides sobre la conducta sexual adulta es en los últimos días antes de la eclosión (Adkins-Regan et al, 1990).

Una de las medidas conductuales de diferenciación sexual que se puede obtener en el adulto, aparte de la conducta copulatoria y el cortejo, es la agresión. La presencia perinatal de testosterona, dihidrotestosterona o estradiol es esencial para que se exprese la conducta agresiva en gallos machos adultos (*Gallus domesticus*; Sayag et al, 1988). Los efectos organizacionales de los esteroides se expresan incluso semanas después del período crítico. En efecto: la testosterona o el estradiol administrados después de la eclosión aumentan la frecuencia de expresión de conductas sexuales y agresivas en gallinas jóvenes, mientras que la administración de testosterona o dihidrotestosterona antes de la eclosión disminuye la expresión de la agresión en gallinas de la misma edad (Clifton y Andrew, 1989). En terneras (*Bos taurus*), la testosterona administrada en las primeras semanas de edad no tiene efecto alguno sobre la agresión, pero sí lo tiene en la capacidad de dominancia, al parecer al reducir la tendencia a la subordinación (Boissou y Gauioso, 1982).

Respecto al mecanismo por medio del cual los esteroides sexuales ejercen su efecto organizacional, se ha determinado que la aromatización de la testosterona a estradiol o su reducción a dihidrotestosterona son necesarias para que exista tal efecto (Hutchison y Hutchison, 1985). En ratas, la presencia de estradiol y testosterona en el cerebro perinatal aumenta la cantidad de receptores celulares a factores de crecimiento neuronales (Wright et al, 1988), explicándose así las diferencias sexuales en el tamaño de ciertos núcleos cerebrales.

El canto en las aves paserinas, por presentar también dimorfismo sexual, puede también ser modificado en etapas tempranas del desarrollo hacia un patrón masculino o femenino. Generalmente son los machos los que cantan, o son los que tienen repertorios de canciones más complejos. En el tordo (*Poephila guttata*) existe un período crítico de diferenciación sexual del canto después de la eclosión (Hutchison et al, 1984). Resulta coherente entonces que en el macho de esta especie exista un pico en las concentraciones de estradiol alrededor del día 4 posteclosión, que al ser reproducido en hembras, masculiniza tanto la conducta sexual como el canto de la hembra adulta (Adkins-Regan et al, 1990). Sin embargo, la situación en el tordo parece ser la excepción: las hembras de casi todas las especies estudiadas hasta el momento tienen niveles más altos de estradiol que los machos durante los primeros días de vida posteclosión (Tanabe et al, 1979 en gallinas [*Gallus domesticus*] y 1983 en patos [*Anas*

platyrhynchos]; Andrew, 1983 en gallinas; Schumacher et al, 1988 en codorniz japonesa [*Coturnix japonica*]; Schlinger y Arnold, 1992 en codorniz [*Coturnix coturnix*]).

Un hallazgo espectacular es el efecto que tiene la testosterona sobre el número, tamaño, densidad y distribución de las neuronas de los núcleos cerebrales involucrados en el canto del canario (*Serinus canaria*). Se sabe que incluso en el adulto, la testosterona modifica las redes neuronales en los núcleos que controlan el canto, registrándose incluso la renovación de neuronas adultas. Estas modificaciones le permiten al canario aprender canciones nuevas, renovando su repertorio anualmente con relación a su ciclo reproductivo (Nottebohm, 1989; Sengelaub, 1989).

Esteroides adrenales.

Desde la década de los 60s se sabe que si un organismo recién nacido recibe estímulos nocivos y responde a estos con una activación de su eje hipotálamo/hipófisis/adrenal, su respuesta "emocional" a estímulos similares siendo adulto será menor que en un individuo que no fue estimulado (Ader, 1975). Se piensa que este efecto está mediado por la elevación de los niveles de corticosterona al recibir neonatalmente estímulos que modifican el desarrollo neuronal de tal manera que los estímulos subsecuentes de la misma magnitud pierdan importancia. En estudios más recientes, se ha comprobado que ratas recién nacidas que han sido apartadas de su madre y mantenidas aisladas por un periodo corto de tiempo, desarrollan más receptores intracelulares para glucocorticoides en los núcleos cerebrales sensibles a estas hormonas que ratas no manipuladas. Este efecto está mediado al parecer por las hormonas tiroideas (que son muy importantes para el desarrollo normal del cerebro) y tiene como consecuencia que la regulación negativa de la secreción de factor liberador de la corticotropina (CRF) por los glucocorticoides sea más estricta y que por lo tanto se reduzca su reponsividad al estrés (Meaney et al, 1987).

Existe en ratas una conducta típica de individuos juveniles que involucra despliegues agresivos desordenados y de poca intensidad e interacciones no agonísticas llamada *juego* (Meaney et al, 1982). Esta conducta es regulada organizacionalmente a través de los niveles de ambos grupos de hormonas, los esteroides sexuales y los adrenales. Es interesante que los glucocorticoides antagonizan los efectos de los esteroides sexuales, es decir, que la administración de corticosterona a ratas neonatas disminuye la frecuencia de expresión de la conducta de juego en ratas juveniles, mientras que la administración de andrógenos la aumenta (Meaney et al, 1982). Se sabe que los núcleos cerebrales necesarios para la expresión de esta conducta tienen receptores intracelulares para ambos grupos de hormonas, y en estudios *in vitro* se ha comprobado que la dihidrotestosterona estimula el crecimiento celular y el cortisol lo inhibe, incluso en una misma célula (Norris y Kohler, 1977).

b) Efectos activacionales de las hormonas esteroides

Conozco sólo tres intentos de buscar una correlación entre los niveles de hormonas esteroides y la conducta de individuos recién nacidos o eclosionados.

El primero es la interpretación que hicieron Schumacher et al (1988) de un pico de secreción de estradiol alrededor de la eclosión. En muchas especies de aves, los niveles circulantes de estradiol están elevados desde el día anterior a la eclosión hasta algunos días después (Hutchison et al, 1984; Schumacher et al, 1988; Adkins-Regan, 1990); al mismo tiempo, en la codorniz japonesa, las crías recién eclosionadas emiten sonidos semejantes al cacareo que emitirán al alcanzar la madurez sexual y que es dependiente de andrógenos. Por esta razón, se sugirió que el estradiol tiene el mismo efecto en las crías y que después, al disminuir los niveles circulantes, no emiten ya los mismos sonidos; sin embargo, no se aportaron evidencias experimentales que apoyaran esta afirmación. Es interesante notar que esta elevación en los niveles circulantes de estradiol ocurre tanto en aves precociales (cuyo desarrollo temprano ocurre principalmente antes de la eclosión y por lo tanto son móviles al eclosionar) como en aves altriciales (cuyo desarrollo temprano ocurre principalmente después de la eclosión y son totalmente dependientes de sus padres al eclosionar). Este hecho sugiere que el estradiol está relacionado únicamente con la eclosión y no con algún patrón de desarrollo coincidente en una etapa con la eclosión.

Otro intento de buscar una correlación entre los niveles de esteroides y la conducta de individuos recién eclosionados es el trabajo de Tanabe et al (1986), que encontraron otro pico de secreción relacionado con la eclosión, en este caso de corticosterona. En muchas especies de aves, se conoce la elevación de los niveles circulantes de corticosterona inmediatamente después de la eclosión (Tanabe et al, 1979 y 1986). Estos autores sugirieron que se trata de una adaptación del individuo recién eclosionado a un medioambiente nuevo.

El último intento de buscar una correlación entre los niveles circulantes de esteroides y la conducta de individuos recién nacidos lo hicieron recientemente Frank et al (1991). En las hienas manchadas (*Crocuta crocuta*), las crías nacen con niveles relativamente altos de andrógenos circulantes, probablemente debido a lo cual tienen muy desarrollados los dientes, los ojos abiertos y son capaces de movimientos coordinados (tienen un desarrollo claramente precocial). Además, muestran niveles muy altos de agresión contra sus hermanos, lo cual, después de un tiempo resulta en el establecimiento de una relación de dominancia/subordinación y, en camadas de sexos distintos, da lugar en ocasiones a fratricidio. Así, los niveles de androstenediona y testosterona circulantes elevados al nacer parecen tener un efecto activacional sobre la conducta agresiva de las crías de esta especie de hiena.

II. Hormonas esteroideas y la dominancia en las crías del bobo de patas azules

1. Dominancia en las crías del bobo de patas azules

a) Fratricidio.

El número de huevos por nido que pone un ave, en una temporada y un hábitat determinado, es aquél que resulta en el mayor número de descendientes viables, esto es, en el número de crías que los padres podrán alimentar hasta que sean independientes (Lack, 1954). Si las condiciones ecológicas de una temporada determinada no son favorables, una puesta mayor que este número deberá reducirse, ya que los padres deben asegurar la sobrevivencia de las crías que podrán alimentar. En las especies de aves que se reproducen en condiciones ecológicas fluctuantes o poco predecibles, la *reducción de la nidada* ocurre como un ajuste del número de huevos puestos (que generalmente es "optimista") al número máximo de crías que los padres podrán alimentar, aún a expensas de crías "extra" que sólo sobrevivirán en condiciones favorables (Lack, 1954, 1966; Cody, 1966).

El mecanismo típico de reducción de la nidada es la competencia por alimento entre las crías, facilitada en muchas especies por asimetrías competitivas debidas a que eclosionan con intervalos largos entre sí (Lack, 1954; Mock, 1984). En muchas especies, la competencia por el alimento produce la muerte de una o varias de las crías menores por inanición (p.e. Ricklefs, 1965 en aves paserinas). En otras especies, en las que las crías tienen la capacidad de monopolizar el alimento y de agredir, la competencia se intensifica hasta el punto en el que la agresión misma entre las crías tiene como resultado la muerte de uno de los hermanos¹ menores, esto es, ocurre *fratricidio* (Lack, 1954; Mock, 1984).

El fratricidio en aves puede ser de dos tipos: *obligado* o *facultativo*. En el primer caso, el hermano menor en una nidada de dos crías normalmente muere, y su significado adaptativo es únicamente como "seguro", en caso de que uno de los huevos resultara infértil o si la cría mayor muriera (Dorward, 1962; Mock, 1984). En algunas especies de aves rapaces, por ejemplo, la cría mayor mata a su hermano, atacándolo intensamente desde que este eclosiona, aunque el alimento proporcionado por los padres sea abundante. La cría menor sólo sobrevivirá si su hermano mayor muere antes (Stinson, 1979).

El fratricidio facultativo, por el contrario, es más estrictamente un mecanismo de reducción de nidada, ya que ocurrirá sólo cuando las condiciones ecológicas no sean favorables (Mock et al, 1991). En algunas especies en las que existe el fratricidio facultativo, se establece entre las crías de un nido una relación de dominancia (e.g. Mock, 1984b y 1985 en las garzas *Casmerodius albus* y *Ardea herodias*; Drummond, 1986 en el bobo de patas azules, *Sula nebouxii*), la cual resultará en la muerte de la cría menor si el alimento proporcionado por los padres es escaso.

El bobo de patas azules es un ave marina del orden de los Pelecaniformes que habita exclusivamente en islas del Pacifico, reproduciéndose anualmente en colonias grandes. Las crías de esta especie establecen entre si una relación de dominancia que se mantiene durante los cuatro meses de vida en el nido (Drummond, 1986), en donde los padres las alimentan con sardinas y anchovetas (Nelson, 1978). La facilidad de acceso a los nidos y la fácil manipulación de las crías hacen de esta especie un modelo ideal para estudiar la conducta social temprana en condiciones naturales.

La primera cría de la puesta modal de domina a su hermano menor, tomando ventaja de un intervalo de eclosión promedio de 4 días (Drummond et al, 1986). La agresión por parte de la primera cría, consistente en picotazos, mordidas y amenazas; es mayor al eclosionar su hermano que después de unos días, cuando disminuye y se mantiene estable durante todo el tiempo que ambas crías pasan juntas en el nido. El nivel medio de agresión durante esta etapa es de 1 a 15 picotazos por 12 horas (Drummond et al, 1986; Drummond y Osorno, en prensa).

El fratricidio ocurre cuando las condiciones alimenticias son inadecuadas. Así, en años en los que el alimento proporcionado por los padres es escaso, aumenta la mortalidad de las crías menores, debida al incremento en la frecuencia de agresión de sus hermanos mayores, que tiene como consecuencia su expulsión del nido. Una vez fuera del nido, cualquier cría morirá por los ataques de adultos vecinos o por inanición (Drummond et al, 1986). Esta relación entre el fratricidio y las condiciones alimenticias fue demostrada colocando cintas alrededor del cuello de las crías, de manera que les fuera imposible tragar alimento. En estas condiciones, que simulan la escasez de alimento, la frecuencia de agresión por parte de las crías dominantes aumentó notablemente cuando su deficiencia en peso superó un límite de 20-25% (Drummond y García Chavelas, 1989).

Las crías subordinadas, por su parte, responden a los ataques de su hermano con posturas de sumisión (voltean la cabeza hacia abajo y hacia el lado contrario del ataque; Nelson, 1978 y Drummond et al, 1986). Sin embargo, en ocasiones poco frecuentes (menores que el 5%) ocurren inversiones de la dominancia, en las que la cría menor se convierte, después de un período de ataques y sumisiones mutuas, en la dominante (Drummond et al, 1991). Normalmente, en la gran mayoría de los nidos la cría subordinada acepta su estatus, es alimentada menos frecuentemente y crece menos rápidamente que su hermano mayor (Drummond et al, 1986). Por existir dimorfismo sexual invertido en esta especie (las hembras son 25% más grandes que los machos), en un nido en el que la cría mayor sea macho y la menor sea hembra, esta última sobrepasará en tamaño a su hermano mayor alrededor de los 37 días de edad, llegando a ser hasta 21% más pesada; aún en estos nidos, la relación entre ambas crías se mantiene estable (Drummond et al, 1991).

b) Factores determinantes de la relación de dominancia.

El descubrimiento de que la relación de dominancia permanece entre las crías del bobo de patas azules a pesar de la inversión de los tamaños relativos entre machos y hembras, planteó la siguiente pregunta referente a los factores próximos (causales) de la dominancia: ¿cual es el papel del tamaño relativo y de la experiencia temprana como determinantes de la relación? O más particularmente: ¿porqué una hembra que llega á ser más grande que su hermano mayor acepta su estatus como subordinada? Para contestar a estas preguntas, Drummond y Osorno (en prensa) pusieron a prueba la siguiente hipótesis: la experiencia temprana como dominante o subordinado es más importante que el tamaño para determinar la dirección de la dominancia. Esta hipótesis predecía que sin importar la relación de sus tamaños, las crías dominantes se comportarían de manera agresiva y no sumisa, y las crías subordinadas se comportarían de manera sumisa y no agresiva. Se intercambiaron entre nidos crías de distintos tamaños y experiencias previas.

Cuando se puso una cría dominante con otra cría dominante de otro nido², la agresión por parte de las dos aumentó y se observó una pelea escalada; al poner en un mismo nido a dos crías subordinadas, no se observó agresión por parte de ninguna de las dos, en 8 de 12 pruebas. Por último, cuando se colocó una cría dominante con una subordinada más grande, la dominante se comportó de manera agresiva en todos los casos, en tanto que la cría subordinada fue sumisa, aunque en 8 de 12 nidos se comportó también de manera agresiva, contradiciendo la hipótesis inicial. Sin embargo, sólo uno de estos 8 casos resultó en una inversión de la dominancia. Al comparar la conducta agresiva de estas crías subordinadas con otras crías subordinadas que como control fueron puestas con dominantes mayores, resultó claro que su mayor nivel agresión se debía a haber sido colocadas con crías inferiores en tamaño. Parece ser entonces que las crías subordinadas son capaces de detectar diferencias en tamaño a su favor y entonces intentan invertir la dominancia. Esta hipótesis es apoyada por el resultado de la interacción entre dos crías únicas que en su nido de origen no habían tenido experiencia agonística alguna: en estos casos la cría más grande siempre se convirtió en la dominante.

Aún cuando son capaces de detectar diferencias en tamaño y comportarse agresivamente, las crías subordinadas generalmente parecen no ser capaces de invertir la relación a su favor. Esto podría deberse en parte a que las crías dominantes, al recibir agresiones, a veces aumentan su nivel de agresión, ante lo cual las crías subordinadas se someten rápidamente. Las crías subordinadas son competitivamente inferiores a las dominantes, ya que después de tres días, cesaron los intentos de inversión por parte de las crías subordinadas más grandes. Los autores de este estudio concluyeron que la experiencia social temprana determina la dominancia al afectar la agresividad, la tendencia a la sumisión y la habilidad para pelear de las crías.

c) Ontogenia de la relación.

La relación de dominancia/subordinación en el bobo de patas azules parece establecerse en los primeros días de interacción, cuando la agresión por parte de la primera cría es mayor que en los días posteriores. Debido al efecto tan importante de la experiencia social temprana sobre la relación de dominancia entre las crías y a la incapacidad de las subordinadas de invertir la dominancia a pesar de detectar diferencias a su favor, se puede postular que las crías, en su desarrollo como dominantes o subordinadas, se entrenan como ganadoras o perdedoras generalizadas (Bernstein, 1981). Este entrenamiento, según especularon Drummond y Osorno, ocurre al principio de la relación a través de un proceso de condicionamiento en el que la tendencia innata de las primeras crías a agredir a sus hermanos al ver una cabeza levantada, por ejemplo, es reforzada por la sumisión subsecuente de los mismos; al mismo tiempo, la tendencia innata de una cría a someterse al recibir un picotazo es reforzada por el cese subsecuente de los picotazos de su hermano mayor.

Como en cualquier proceso de entrenamiento, la reafirmación constante del estatus que se observa en las crías una vez establecida la relación parece ser necesaria para que los efectos del entrenamiento no desaparezcan. Sería entonces debido a esto que una inversión de la dominancia, que implica un cambio en el papel social ya aprendido, es difícil y requiere varios días de inestabilidad para llevarse a cabo (Drummond et al, 1991).

¹ "Hermano" en este contexto designa tanto a machos como a hembras

² Los experimentos se realizaron tomando en cuenta la residencia, es decir, en un nido neutral o controlándola.

2. Planteamiento e hipótesis de trabajo

Como se expuso en la primera parte de este trabajo, es difícil entender aún la relación que guardan las hormonas con la dominancia. Aunque varios modelos utilizados en la investigación de este problema han producido resultados contradictorios, se pueden establecer con claridad algunas relaciones entre las hormonas esteroides y la dominancia:

- 1) Al menos durante el establecimiento de una relación de dominancia, existe una correlación entre los niveles de esteroides sexuales y el nivel de agresión expresado por un individuo. En relaciones ya establecidas, factores como la experiencia y el condicionamiento social parecen tener más peso que las hormonas como determinantes del rango individual.
- 2) Los esteroides adrenales son un reflejo del estrés al que está sometido un individuo subordinado. La correlación entre los niveles de corticosterona o cortisol y el rango inferior que ocupa un individuo probablemente esté relacionada con el incremento que dichas hormonas producen sobre la frecuencia de expresión de conductas sumisas, así como el decremento sobre conductas agresivas.
- 3) Las hormonas esteroides juegan un papel muy importante sobre el desarrollo del sistema nervioso en el organismo inmaduro. La presencia de estas hormonas en etapas específicas de la ontogenia influye a corto y largo plazo sobre la expresión de diferentes pautas conductuales, tanto de agresión como de sumisión.

Por otra parte, las características de la relación de dominancia en las crías del bobo de patas azules, expuestas en la sección anterior, hacen de esta un buen modelo para la formulación de preguntas referentes a la relación entre la dominancia y las hormonas esteroides. En primer lugar, es claro que existen diferencias en la intensidad y la frecuencia de expresión de conductas tanto agresivas como sumisas entre dominantes y subordinados. En segundo lugar, parece ser que la experiencia de las crías subordinadas determina su inferioridad competitiva, convirtiéndose en perdedoras generalizadas incapaces de invertir a su favor una relación de dominancia con una cría menor.

A la luz de estos hechos, se propone como hipótesis de trabajo que:

- 1) Las diferencias en agresividad, sumisión y capacidad de dominancia entre las crías del bobo de patas azules tienen un correlato endócrino, particularmente en los niveles de hormonas esteroides. Se propone que la testosterona y sus derivados circularán en concentraciones mayores en los dominantes, mientras que la corticosterona circulará en concentraciones mayores en los subordinados.

2) El entrenamiento de las crías subordinadas como perdedoras generalizadas tiene un correlato endócrino, particularmente en los niveles de corticosterona, que serán mayores en los subordinados durante la etapa de entrenamiento.

3. Métodos

a) Diseño experimental.

El sitio de estudio fue la Isla Isabel, en la costa del Pacífico Mexicano (21°52' N, 105° 54' W), a 28 km de la costa del estado de Nayarit. En esta pequeña isla (1.3 x 1.7 km) existe una población relativamente grande de bobos de patas azules en la época de reproducción, encontrándose varios cientos de nidos en la periferia de la isla, bajo los árboles junto a la playa. En abril de 1991, se tomaron muestras de sangre de acuerdo con el esquema de la Tabla 3, en el que el número de muestras que se indica estaba limitado por el número de crías accesibles en cada nivel de estatus y de edad.

Se utilizaron crías de cualquier nido natural que no hubiera sido sometido a ninguna manipulación previa, con la excepción de un censo periódico en el que se comprobaba la edad y el orden de eclosión de las crías. Sólo en algunos casos se verificó que no hubiera una inversión en la dirección de la dominancia, aunque se sabe que la frecuencia de inversiones naturales es baja (menor que 5%; Drummond et al, 1991). De esta manera, se obtuvieron muestras de crías únicas, y de primeras y segundas crías de nidadas de dos, en tres edades distintas: un grupo de 10 a 20 días de edad, otro de 25 a 35 y otro de 40 a 50 (Tabla 3). Además se tomaron muestras de primeras, segundas y terceras crías de nidadas de tres en una sola edad (25 a 35 días; Tabla 3).

Tabla 3. Diseño experimental y del análisis estadístico.

Edad(días)	Estatus/tamaño de nidada						Total
	1/1	1/2	2/2	1/3	2/3	3/3	
10-20	11 ◆	12 ◆	7 ◆				30
25-35	12 ■ ◆	5 ■ ◆	7 ■ ◆	7 ■	6 ■	7 ■	44
40-50	5 ◆	8 ◆	10 ◆				23
Total	28	25	24	7	6	7	97

Se expresa el número de individuos muestreados de cada categoría, con un subíndice que indica el análisis de varianza en el que fueron introducidos: ■.-ANOVA de dos vías; ◆.-ANOVA de tres vías. Estatus representa el orden en el que las crías eclosionaron (primera, segunda o tercera), ya que no se verificó la dominancia en todos los nidos (ver texto). Los números para cada grupo de individuos corresponden al número total de muestras obtenidas y analizadas.

b) Sexo.

Para conocer el sexo de las crías, al final de su período de crecimiento (80-90 de edad) se registraron su peso y sus longitudes de pico y ulna. Debido al dimorfismo sexual en tamaño que existe en esta especie, a esta edad los rangos de longitud de ulna no se superponen entre sí. Se utilizaron los rangos de machos y hembras determinados en la temporada de reproducción de 1989 (191-207 mm para machos, 213-233 mm para hembras) con respecto a los cuales se determinó el sexo de las crías. Esta manera de sexar a las crías ha sido corroborada con datos de autopsia (ver Drummond et al, 1991).

c) Colección de muestras.

Las muestras se tomaron siempre entre las 7:00 y las 11:00 horas, fijando como tiempo límite de muestreo 5 minutos desde la llegada del investigador al nido hasta la obtención de la muestra. En algunas ocasiones con las crías del grupo de menor edad el tiempo total fue de 7 minutos. Una vez alejados los padres del nido, se tomaba a la cría y se le inmovilizaba, dejándole un ala o un tarso libre para la toma de sangre. Se extrajeron de 1 a 2 ml de sangre con sistemas Vacutainer o jeringas, y las muestras se pusieron en tubos de polipropileno en hielo. La sangre se mantuvo inmóvil a 4° C por 24 horas, al término de las cuales se separó el suero de la sangre coagulada mediante una pipeta Pasteur. A pesar de no haber sido centrifugada, cada muestra de sangre rindió generalmente la mitad de suero (0.5-1 ml), que se congeló en nitrógeno líquido. Desde ese momento hasta su posterior análisis, las muestras se mantuvieron a una temperatura no mayor a los -20° C.

d) Análisis de esteroides.

Los cuatro esteroides analizados (dihidrotosterona [DHT], testosterona [T], estradiol[E] y corticosterona [C]), se extrajeron del suero y se separaron mediante una cromatografía de partición en dos fases a partir de una sola muestra de suero de 0.2 ml; su concentración se midió por medio de un radioinmunoanálisis específico para cada esteroide. El procedimiento, según fue reportado por Wingfield y Farner (1975), consistió en lo siguiente:

1) Preparación de las muestras. Debido a que el ensayo tiene una capacidad máxima de 48 muestras, para analizar todas las muestras fue necesario distribuir las en 3 ensayos. 0.2 ml de suero correspondiente a cada muestra se equilibraron por un mínimo de 12 horas con cantidades traza de los mismos esteroides que se iban a medir, marcados con tritio (2000 CPM/tubo de cada esteroide; New England Nuclear Research Products); a partir de la cantidad de radiactividad total en relación con la que se recuperó después de la extracción, se pudo establecer un *valor de recuperación* para cada muestra. Además se agregaron al ensayo dos

tubos con agua destilada únicamente, que funcionaron como blancos, y un tubo con cantidades conocidas del esteroide no radiactivo, que funcionó como el estándar y se utilizó para conocer la variación interensayo. El estándar contenía 250 pg/tubo de DHT, T y E; y 1000 pg/tubo de C.

2) Extracción y separación. A cada tubo se le agregaron 5 ml de diclorometano (calidad reactivo ACS) previamente destilado, se agitaron y se incubaron 2 hrs a temperatura ambiente; después de la extracción con diclorometano, se evaporó la fase inferior de cada tubo con nitrógeno y los esteroides se disolvieron en 1 ml de etilacetato en isooctano (calidad nanogrado) al 10% (v/v). La solución se pasó por las microcolumnas de la cromatografía de partición (preparadas con tierra de diatomeas: propilenglicol: etilenglicol en proporción de 6:3:3 peso:volumen:volumen). La dihidrotestosterona se eluyó primero con 4 ml de v/v al 10%, después la testosterona con 4 ml de v/v al 20%, después el estradiol con 4 ml de v/v al 40% y finalmente la corticosterona con 4 ml de v/v al 50%.

3) Preparación para el RIA y recuperación. Las soluciones de esteroide puro eluidas se evaporaron con nitrógeno y las fracciones correspondientes a DHT, T y E se redisolviéron en 0.550 ml de amortiguador de fosfatos 0.1 M, pH 7.0 (PBSG), mientras que la fracción correspondiente a C se redisolvió en 1 ml de PBSG. Se tomaron alícuotas pequeñas (0.1 ml de DHT, T y E, 0.2 ml de C) y se pusieron en líquido de centelleo para obtener los valores de recuperación para cada muestra (Tabla 4).

4) Radioinmunoanálisis. El radioinmunoanálisis específico (RIA) para cada hormona se realizó preparando al mismo tiempo los siguientes tubos por duplicado, que constituyen la curva estándar:

B1 (cuentas totales) = 0.3 ml de PBSG, 0.1 ml de esteroide marcado (10000 CPM/tubo).

B2 (unión no específica o blanco) = 0.3 ml de PBSG, 0.1 ml de esteroide marcado.

B3 (unión máxima o Bmax) = 0.2 ml PBSG, 0.1 ml de esteroide marcado, 0.1 ml de solución de anticuerpo ajustada previamente a una unión máxima de 35-50% (para DHT y T, Wien Laboratories; para E, Arnel; para C, Endocrine Sciences).

S1-S9 (curva estándar) = 0.1 ml de PBSG (excepto para C), 0.1 ml de una solución de esteroide diluida en serie de 500 pg/ml a 3.9 pg/ml en el caso de DHT, T y E, y de 2000 pg/ml a 15.6 pg/ml en el caso de C, 0.1 ml de esteroide marcado, 0.1 ml de la solución de anticuerpo.

Al mismo tiempo, 0.2 ml (DHT, T y E) o 0.1 ml (C) de cada solución de muestra problema se combinaron por duplicado con 0.1 ml de esteroide marcado y 0.1 ml de solución de anticuerpo. Todos los tubos se incubaron por un mínimo de 12 horas a 4° C. Se agregaron a cada tubo 0.5 ml de una suspensión de carbón-dextrán en PBSG y después de 12 minutos se separó la fracción unida al anticuerpo de la libre centrifugando a 2000 RPM por 10 minutos. En ocasiones se requirieron dos rondas de centrifugación para cubrir todos los tubos, en cuyo caso

se preparó una curva estándar (B1 a S9) extra para la segunda centrifugación, para eliminar la posible variación entre centrifugaciones.

5) *Conteo.* Todos los tubos del RIA y los de los valores de recuperación se vaciaron en viales con 4.5 ml de líquido de centelleo (omnifluor en tolueno) y se contó la radiactividad presente en un contador de centelleo (rayos beta).

e) Cálculo de la concentración de esteroides y validación del RIA

Para conocer la concentración de hormona presente en cada tubo de muestra problema, se trazó una curva estándar con los valores B y S. Primero se promediaron los valores de de cada grupo de tubos de B2 a S9 y de las muestras problema, y el valor de B2 se le restó a todos los demás promedios. Cada nuevo valor se dividió entre el nuevo valor de B3. Con esto se obtuvo el porcentaje de unión (B/Bo).

Los valores de B/Bo de S1 a S9 en escala lineal en las abscisas se graficaron contra sus concentraciones estándar en escala logarítmica en las ordenadas, con lo cual se obtuvo una curva en la cual los valores B/Bo de las muestras problema pudieron ser leídos. Las curvas estándar para estradiol y corticosterona se presentan en el Apéndice. En el caso de las curvas de estradiol, debido a que la variación interensayo resultó ser menor que 15% (ver adelante), se promediaron los valores de B/Bo de todas las curvas, lo cual produjo una sola curva en la cual se leyeron los valores de B/Bo de todas las muestras problema. El valor de recuperación (Tabla 4) para cada muestra se obtuvo dividiendo las cuentas totales (aprox. 2000 CPM) entre 5.5 (5 para corticosterona) y dividiendo todas las cuentas de recuperación entre este valor.

La concentración final de esteroide presente en cada muestra se obtuvo mediante la siguiente fórmula, en la cual se corrige la concentración de cada muestra leída en la curva por su porcentaje de recuperación y por el volumen inicial de suero:

$$\text{Concentración en pg/ml} = \frac{\text{valor de la curva (pg)} \times 2.75}{\% \text{ recuperación (decimal)}} \times \frac{1000}{\text{ul suero}}$$

En el caso de corticosterona, la corrección por el volumen equivale a 10 en vez de a 2.75.

El valor del blanco (ruido de fondo; Tabla 4) se obtuvo leyendo el valor de B/Bo de los tubos de blanco (con agua únicamente) puestos al inicio de la purificación en la curva estándar.

La sensibilidad de los ensayos (Tabla 4) se obtuvo del primer punto de la curva estándar en el que el valor de B/Bo \pm el intervalo de confianza al 95 % era distinto del del blanco \pm el intervalo de confianza al 95 %.

La variación interensayo (Tabla 4) se obtuvo multiplicando por 100 la desviación estandar de las determinaciones del tubo estándar (sin promediar los duplicados) y dividiendo este valor entre el promedio.

Tabla 4. Validación del radioinmunoanálisis específico para las distintas hormonas esteroides.

Hormona	% de recuperación \pm e.c. (N)	Blanco pg/tubo \pm e.c. (N)	Sensibilidad interensayo pg/tubo (N)	% variación pg/tubo (N)	50% unión \pm e.c. (N)
DHT	35.49 \pm 0.56 (116)	3.33 \pm 0.91 (4)	7.8 (4)	0.64 (4)	14.31 \pm 0.96 (5)
T	56.20 \pm 0.72 (116)	1.74 \pm 0.16 (6)	3.9 (6)	10.77 (6)	12.62 \pm 0.74 (5)
E	72.89 \pm 1.72 (116)	8.57 \pm 3.23 (6)	15.6 (6)	13.31 (6)	38.78 \pm 2.08 (5)
C	70.88 \pm 0.90 (116)	10.65 \pm 1.4 (6)	15.6 (6)	21.58 (6)	72.22 \pm 4.45 (5)

El porcentaje de recuperación representa la media \pm e.c. de la relación entre cuentas radiactivas totales y cuentas después de la purificación de cada hormona. El blanco representa la cantidad aparente de esteroides en 0.5 ml de dh2O tratados como muestras desde el principio de la purificación. La sensibilidad representa el primer punto de la curva estándar que no se sobrepone con el blanco \pm el intervalo de confianza al 95 %. El porcentaje de variación interensayo representa la variación existente entre ensayos de una concentración estándar de esteroides no radiactivos. El 50% de unión representa la dosis de estándar en la cual el 50 % de la radiactividad está unida al anticuerpo (B/Bo=0.50). DHT: 5-alfa dihidrotestosterona; T: testosterona; E: 17-beta estradiol; C: corticosterona.

f) Análisis estadístico.

Para realizar el análisis estadístico de los datos, las concentraciones en ng/ml de las hormonas detectables (estradiol y corticosterona) se agruparon de acuerdo a tres factores o fuentes de variación: edad, estatus/tamaño de nidada y sexo. Debido a que son varios factores, y a que para cada factor existían más de dos niveles (excepto para el caso del sexo), el análisis de varianza (ANOVA) se escogió como el análisis más apropiado. Para todos los análisis estadísticos se utilizó el programa *Number Cruncher Statistical System* (por J. L. Hintze, USA, 1984).

Con los datos de las dos hormonas detectables (estradiol y corticosterona) ya agrupados, se realizaron dos análisis estadísticos independientes, que cubrían todos los datos: 1) un ANOVA de dos vías con estatus y sexo como factores, con los datos de las crías de una sola edad (25-35 días); y 2) un ANOVA de tres vías con estatus, edad y sexo como factores, únicamente para los datos de las crías de nidadas de una y dos crías (Tabla 3). Dentro de ambos análisis se hicieron comparaciones planeadas entre diferentes niveles del factor estatus. En este caso, en el que el número de comparaciones pareadas posible entre los diferentes niveles del factor estatus es grande (15 en el primer ANOVA y 3 en el segundo) con respecto al número de comparaciones de interés, resulta preferible utilizar comparaciones planeadas, ya que proveen mayor control sobre el riesgo de encontrar diferencias significativas falsas que las pruebas post-hoc (Winer, 1971). Se hicieron las siguientes comparaciones planeadas: 1/1 vs. 1/2, 1/2 vs. 2/2, 1/3 vs. 2/3 y 2/3 vs. 3/3 en el primer análisis; y 1/1 vs. 1/2 y 1/2 vs. 2/2. en el segundo. Se calculó el estadístico F y la probabilidad de error del tipo I (P) para cada comparación.

4. Resultados

a) Testosterona y dihidrotestosterona.

Los niveles de dihidrotestosterona y de testosterona en todas las crías que se estudiaron fueron indetectables, es decir, menores que 3.9 y 7.8 pg, que es respectivamente el límite inferior de detección (sensibilidad) de los radioinmunoanálisis para estas dos hormonas (ver Métodos).

b) Estatus.

En el primer análisis (de una sola edad y todos los niveles de estatus), al no encontrar significativa la interacción estatus-sexo (Tabla 5), se hicieron comparaciones planeadas de una vía, sin tomar en cuenta el sexo de las crías. Esto es válido cuando no existe interacción entre el factor dentro del cual se van a hacer las comparaciones planeadas y cualquier otro factor, como es el caso (Winer, 1971).

Lo mismo sucedió en el análisis de tres vías (estatus, edad y sexo), en el que una vez conocido el estadístico F de la interacción entre el estatus y la edad y el sexo (Tabla 5), se hicieron las comparaciones planeadas entre niveles del factor estatus sin tomar en cuenta la edad ni el sexo de las crías.

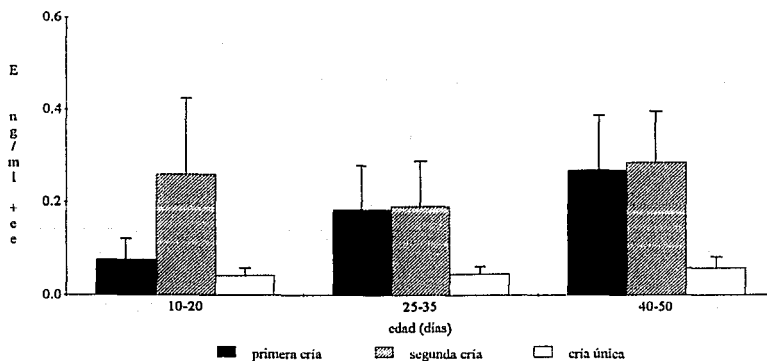
Tabla 5. Interacciones entre estatus y edad y sexo en los ANOVAs.

Interacción	Estradiol	Corticosterona
ANOVA de 2 vías estatus-sexo	$F_{5,23}=0.05, P<1.00$	$F_{5,23}=0.55, P<0.74$
ANOVA de 3 vías estatus-sexo	$F_{4,42}=0.33, P<0.64$	$F_{4,42}=0.70, P<0.50$
estatus-edad	$F_{4,42}=0.85, P<0.50$	$F_{4,42}=0.89, P<0.52$
estatus-edad-sexo	$F_{4,42}=1.24, P<0.30$	$F_{4,42}=1.13, P<0.36$

Se muestra el factor $F_{\text{grados de libertad}}$ para cada comparación, y la probabilidad de error de tipo I.

Como se muestra en la Figura 2, los niveles circulantes de estradiol fueron significativamente mayores en las crías que interactuaban con un hermano que en las crías sin interacción (Tabla 6). Por otra parte, dentro de una nidada de dos crías, los niveles circulantes de estradiol fueron en conjunto significativamente más altos en las segundas crías que en las primeras (Figura 2; Tabla 6).

Figura 2. Niveles circulantes de estradiol por estatus y edad en las crías del bobo de patas azules



Los niveles circulantes de estradiol más altos de toda la población analizada se encontraron en las terceras crías de nidadas de tres, cuyos niveles son significativamente más altos que en las segundas crías de su mismo tamaño de nidada (Figura 3; Tabla 6). No encontramos otras diferencias significativas dentro de este grupo de datos (Tabla 6).

Figura 3. Niveles circulantes de estradiol y estatus en crías del bobo de patas azules de 25 a 35 días de edad.

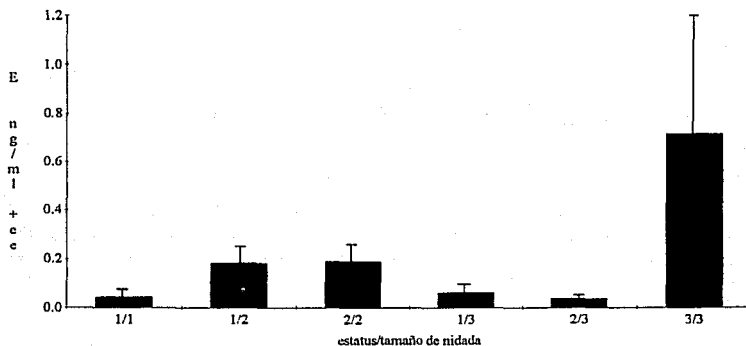


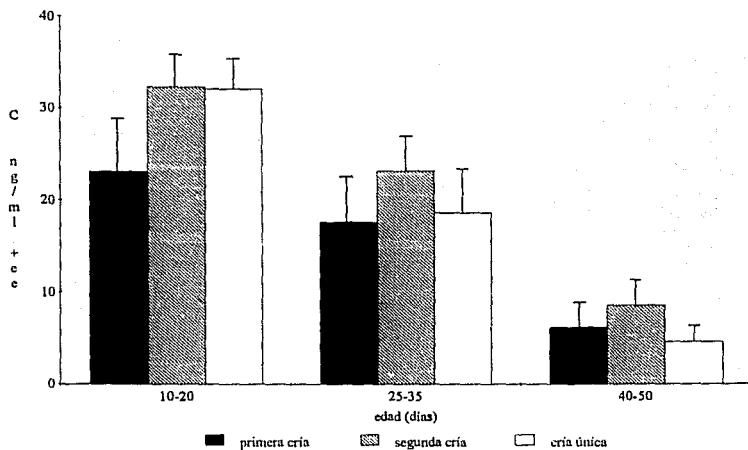
Tabla 6. Estradiol. Comparaciones planeadas entre los diferentes niveles del factor estatus.

Estatus	1/1	2/2	1/3	3/3
ANOVA de 3 vías				
1/2	$F_{1,42}=12.83$ $P<0.001$	$F_{1,42}=10.29$ $P<0.005$		
ANOVA de 2 vías				
1/2	$F_{1,23}=0.28$ $P<0.50$	$F_{1,23}=0.08$ $P<0.71$		
2/3			$F_{1,23}=0.95$ $P<0.56$	$F_{1,23}=6.04$ $P<0.05$

Se muestra el factor F grados de libertad para cada comparación, y la probabilidad de error de tipo I.

Con respecto a los niveles circulantes de corticosterona, que se muestran en las figuras 4 y 5, no se encontraron diferencias significativas entre ningún par de niveles de estatus (Tabla 7). Sin embargo, se observaron las mismas tendencias en todos los casos: los niveles de corticosterona en las segundas crías de nidadas de dos tendían a ser mayores que en sus hermanos mayores y (excepto en el primer grupo de edad) que en las crías únicas (Figura 4).

Figura 4. Niveles circulantes de corticosterona por estatus y edad en las crías del bobo de patas azules.



En las nidadas de tres crías, aunque las diferencias no resultaron ser significativas (Tabla 7), encontramos la misma tendencia que en las nidadas de dos: los niveles de corticosterona en las segundas y terceras crías tendían a ser mayores que en sus hermanos mayores (Figura 5).

Figura 5. Niveles circulantes de corticosterona y estatus en crías del bobo de patas azules de 25 a 35 días de edad.

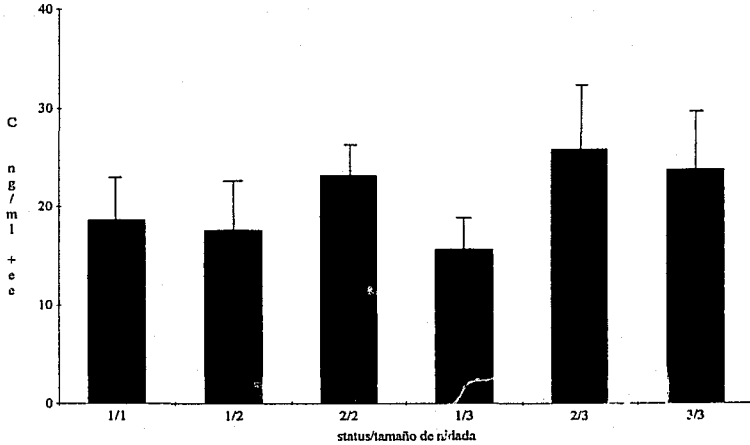


Tabla 7. Corticosterona. Comparaciones planeadas entre los diferentes niveles del factor estatus.

Estatus	1/1	2/2	1/3	3/3
ANOVA de 3 vías				
1/2	$F_{1,42}=1.52$ $P<0.22$	$F_{1,42}=0.07$ $P<0.78$		
ANOVA de 2 vías				
1/2	$F_{1,23}=0.26$ $P<0.53$	$F_{1,23}=0.90$ $P<0.55$		
2/3			$F_{1,23}=2.81$ $P<0.10$	$F_{1,23}=0.33$ $P<0.51$

Se muestra el factor F grados de libertad para cada comparación, y la probabilidad de error de tipo I.

c) Edad.

Independientemente del tamaño de la nidada o del estatus de la cría, los niveles circulantes de corticosterona mostraron una disminución al aumentar la edad de las crías. La concentración de esta hormona fue aproximadamente 70% mayor en el grupo de 10-20 días que en el grupo de 40-50 (Figura 4). Este efecto global de la edad fue significativo (Tabla 8).

El factor edad no mostró una influencia significativa sobre los niveles circulantes de estradiol (Figura 2; Tabla 8).

Tabla 8. Efectos globales de edad y sexo sobre los niveles de estradiol y corticosterona.

Factor	Estradiol	Corticosterona
ANOVA de 2 vías		
Sexo	$F_{1,23}=0.01, P<0.94$	$F_{1,23}=3.66, P<0.07$
ANOVA de 3 vías		
Sexo	$F_{1,42}=1.24, P<0.27$	$F_{1,42}=0.31, P<0.52$
Edad	$F_{1,42}=0.07, P<0.98$	$F_{1,42}=15.21, P<0.0001$

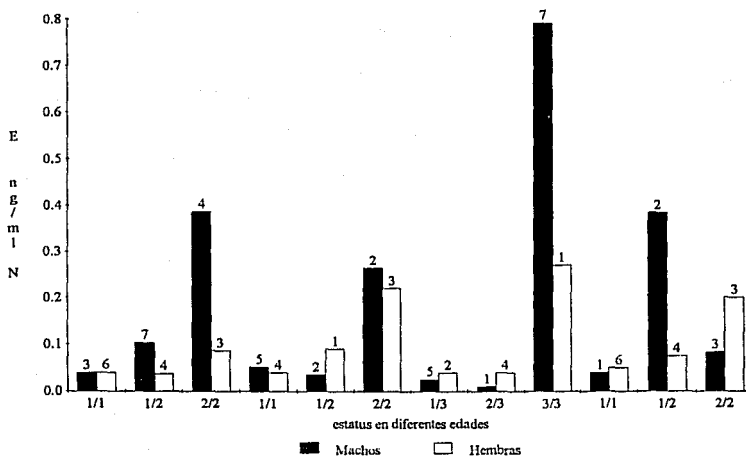
Se muestra el factor $F_{\text{grados de libertad}}$ para cada efecto global, y la probabilidad de error de tipo I.

d) Sexo.

Al introducir el sexo como factor en ANOVAs de dos y tres vías, junto con los otros factores, no se encontraron diferencias significativas entre machos y hembras en los niveles de estradiol o de corticosterona (Tabla 8).

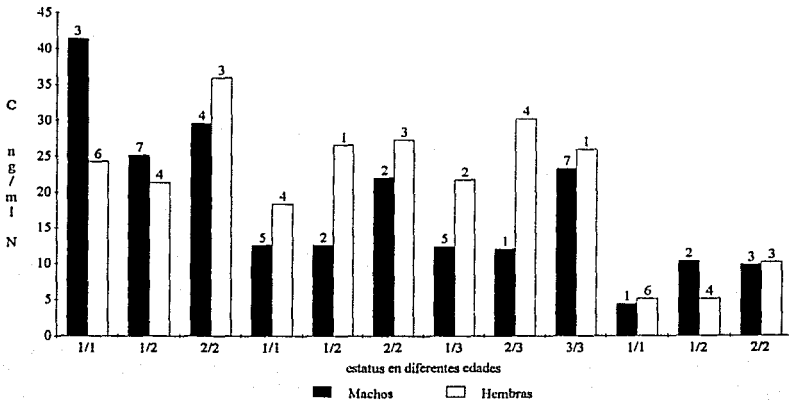
Este hecho se traduce a que la variación debida al sexo de las crías es menor que la variación dentro de los grupos. Sin embargo, encontramos la indicación de una tendencia de los niveles de estradiol a ser mayores en los machos que en las hembras, particularmente en tres grupos de crías: las segundas crías de nidadas de dos de 10 a 20 días de edad, las terceras crías de 25 a 35 días de edad y en las primeras crías de nidadas de dos de 40 a 50 días. Esta diferencia no resultó ser significativa debido, probablemente, a las altas varianzas dentro de cada grupo (Figura 6).

Figura 6. Niveles circulantes de estradiol (E) por estatus, edad y sexo en las crías del bobo de patas azules.



Por el contrario, los niveles de corticosterona de las hembras tendían a ser mayores que en los machos, diferencia cuya probabilidad de ocurrencia se acercó a ser significativa ($P < 0.07$) en el ANOVA de dos vías que incluía a todas las crías de 25 a 35 días de edad (Tabla 8; Figura 7).

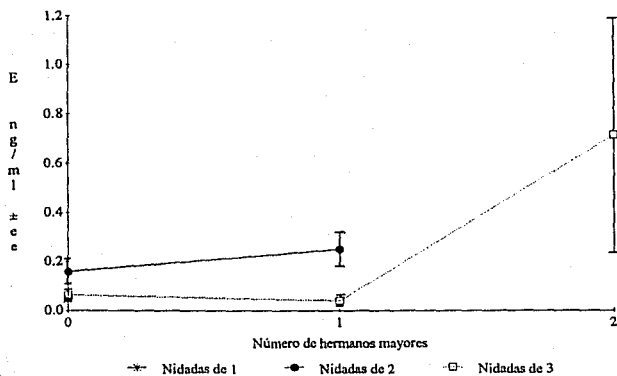
Figura 7. Niveles circulantes de corticosterona por estatus, sexo y edad en las crías del bobo de patas azules.



e) Número de hermanos mayores.

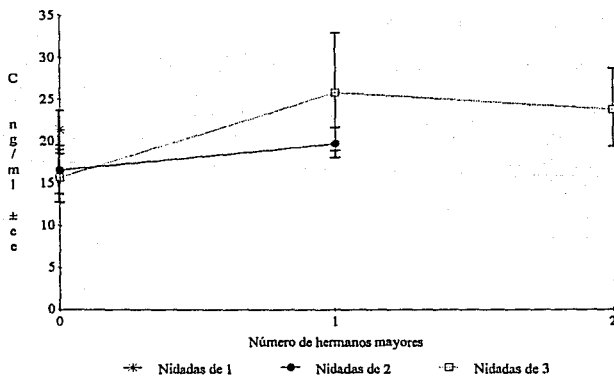
Cuando se graficaron los niveles de las dos hormonas esteroideas que resultaron detectables contra el número de hermanos mayores de las crías, resultó evidente que los niveles de estradiol parecían guardar una relación con el número de hermanos mayores que tiene una cría, aunque algunas de las diferencias aparentes no fueron comprobables estadísticamente (Tabla 6; Figura 8).

Figura 8. Niveles circulantes de estradiol y número de hermanos mayores en las crías del bobo de patas azules.



No sucedió lo mismo con la corticosterona, en cuyos niveles no encontramos relación alguna con el número de hermanos mayores (Tabla 7; Figura 9).

Figura 9. Niveles circulantes de corticosterona y número de hermanos mayores en las crías del bobo de patas azules.



5. Discusión

Los resultados muestran que: 1) independientemente del sexo, edad o estatus del individuo, los niveles circulantes de testosterona y dihidrotestosterona están por debajo de 3.9 y 7.8 pg/ml respectivamente en el suero de las crías del bobo de patas azules; 2) los niveles circulantes de estradiol en las primeras crías de nidadas de dos son significativamente menores que en las segundas, y significativamente mayores que en las crías únicas; 3) las terceras crías de nidadas de tres tienen niveles circulantes de estradiol significativamente mayores que las segundas de su misma nidada y 4) independientemente del tamaño de la nidada o del estatus de las crías, los niveles circulantes de corticosterona disminuyen con respecto a su edad.

Testosterona y dihidrotestosterona.

El hallazgo de que las concentraciones de testosterona y dihidrotestosterona sean menores que el límite inferior de sensibilidad de los radioinmunoanálisis utilizados es inesperado y no apoya la hipótesis inicial de este trabajo, que predecía que tanto la testosterona como sus derivados circularían en concentraciones mayores en las crías dominantes que en las subordinadas. La posibilidad de que este resultado obedezca a razones técnicas puede descartarse con razonable certeza, ya que los resultados de la validación de los radioinmunoanálisis que se utilizaron son similares a los generalmente aceptados para esta metodología (Wingfield y Farner, 1975; Ramenofsky, 1984). Por otra parte, la posibilidad de que en esta especie existieran niveles activos extremadamente bajos de estas hormonas (menores que 3.9 pg/ml) y que por lo tanto el método que se utilizó para detectarlos no fuera el adecuado, resulta poco probable al comparar las concentraciones de ambas hormonas en las crías con las de los adultos (Wingfield, datos no publicados). En el caso de estos últimos, tanto la testosterona como la dihidrotestosterona circulan en concentraciones detectables, mismas que varían según la condición reproductiva del individuo.

Aceptando entonces que los niveles circulantes de testosterona y de dihidrotestosterona son menores que 3.9 pg/ml en las crías de esta especie y que no es probable que estas hormonas estén actuando en dichas concentraciones, estos resultados plantean una paradoja: el hecho de que ambas hormonas sean indetectables o al menos inferiores que 3.9 pg/ml, mientras que en los mismos individuos los niveles de estradiol sí son detectables. Esto indica que la gónada de estas crías es capaz de secretar testosterona, o por lo menos de sintetizarla y convertirla a estradiol. Lo mismo se puede afirmar si los esteroides sexuales fueran de procedencia adrenal (Gorbman et al, 1983). Las gónadas en todas las aves son esteroideogénicas (es decir, que tienen capacidad de sintetizar y secretar hormonas esteroides) desde antes de la eclosión y, de hecho, en muchas especies de aves los picos de secreción de esteroides sexuales alrededor de la eclosión parecen estar involucrados en la determinación de la conducta sexual adulta (Adkins-Regan et al, 1990).

Cabe preguntarse entonces si en esta especie, en las edades estudiadas, la testosterona de la cual proviene el estradiol funciona únicamente como precursor y no como hormona, siendo parte de una vía biosintética totalmente dedicada a la producción de estradiol.

Estradiol.

Aunque el estradiol circula en concentraciones detectables, nuestra hipótesis inicial predecía que los niveles de esta hormona serían más altos en las crías dominantes que en las subordinadas. Los datos obtenidos contradicen esta hipótesis, ya que existen niveles circulantes de esta hormona significativamente mayores en las segundas que en las primeras crías en las nidadas de dos.

La relación entre los esteroides sexuales y la agresión depende en gran medida del contexto en el que la agresión se esté expresando. En este caso, se estudiaron individuos cuya conducta agresiva se desarrolla en el contexto de una relación de dominancia que probablemente ya está establecida (o que por lo menos no sufre ningún cambio a partir de los primeros diez días), razón por la cual la agresión pudiera no estar relacionada con la concentración de las hormonas esteroides (Wingfield et al, 1987; Ramenofsky, 1984). Como se mencionó en la primera parte de este trabajo, la experiencia a través del condicionamiento social (Francis, 1983) parece ser más importante como determinante del rango individual en relaciones en las que la agresión mostrada por un subordinado tendría pocas probabilidades de resultar en un cambio en su estatus (Ramenofsky, 1985). En el caso de las crías del bobo de patas azules, las inversiones de la dominancia ocurren a muy baja frecuencia (menor al menos que 5%; Drummond et al, 1991) y en los experimentos de intercambio de crías entre nidos se comprobó que la agresión del subordinado en muy raras ocasiones lo lleva a una inversión de la relación de dominancia con otra cría que es incluso menor en tamaño (Drummond y Osorno, en prensa). Se puede afirmar entonces que al grado al que está establecida la relación de dominancia en las crías del bobo de patas azules, los esteroides sexuales no tienen asociación alguna con la agresión ni con la dominancia.

Por otra parte, es claro que los niveles circulantes de estradiol se correlacionan significativamente con el número de hermanos mayores con los que una cría comparte el nido. Pudiera ser que las crías únicas tuvieran niveles bajos de estradiol debido a su condición de "privilegio"; es decir, tal vez la falta de estímulos sociales provoca la aparente quiescencia de sus gónadas. Por otro lado, en nidos con más de una cría, el estradiol en estas etapas tempranas (10 a 50 días) parece estar relacionado en mayor grado con el estrés que provocaría una situación de subordinación que con la condición de dominancia, hecho sorprendente si se supone que la agresión está regulada por el estradiol. Más sorprendente aún es encontrar que las terceras crías de nidadas de tres tienen niveles significativamente mayores de estradiol que las demás crías de su misma nidada. Se podría pensar que la tercera cría, por estar subordinada a dos hermanos mayores, debería expresar conductas sumisas más frecuentemente y, en general, presentar menores niveles de la hormona.

Parece ser entonces que no es el estradiol (ni ninguno de los esteroides sexuales analizados) el responsable de las diferencias en agresividad entre crías dominantes y subordinadas. Es difícil una interpretación satisfactoria de estos resultados, ya que existe en todos los grupos de crías una alta varianza en los niveles de estradiol. Esta varianza ha

oscurecido probables diferencias que se podrían haber encontrado entre las crías dominantes y subordinadas de las edades posteriores a los 25 días, entre las cuales los niveles circulantes de estradiol aparentan ser iguales.

A pesar de la introducción del sexo como factor adicional en los análisis de varianza, no se encontró efecto estadístico alguno. Sin embargo, parece existir una tendencia de los niveles de estradiol a ser más altos en los machos, lo cual debe tomarse en cuenta al analizar los datos que se obtengan en el futuro. Resultaría interesante comprobar la tendencia observada, ya que el estradiol neonatal en aves parece ser responsable de la demasculinización de las vías neuronales responsables de la agresión y la conducta sexual adultas (Adkins-Regan, 1983). Aunque no conocemos el período crítico para la acción de esta hormona en la determinación del sexo en el bobo de patas azules, existe, aparentemente, una contradicción, ya que el estradiol debiera circular en niveles más altos en las hembras.

Aparte del sexo, la razón de la varianza tan alta en los niveles de estradiol (que persiste aún en el análisis de tres factores) podría ser que existieran variaciones cíclicas en la secreción de esta hormona menores que la ventana de tiempo en la que se agruparon las crías por edad, de tal manera que en un mismo grupo de edad se tuvieran crías en diferentes etapas del ciclo de secreción de esta hormona.

En la única otra especie de aves en la que se han medido los niveles de hormonas esteroideas en una relación de dominancia/subordinación entre crías, la gran garza blanca (*Casmerodius albus*), no existe una diferencia significativa en los niveles de estradiol entre crías dominantes y subordinadas (Mock, comunicación personal); de hecho, las tendencias observadas son las mismas que en el presente estudio, lo cual apoya los resultados obtenidos en las crías del bobo de patas azules, en los que el estradiol no está asociado con las diferencias en los niveles de agresión entre crías dominantes y subordinadas.

Corticosterona.

Nuestra hipótesis predecía que los niveles de corticosterona serían más altos en crías subordinadas que en crías dominantes. No existen niveles significativamente mayores de esta hormona en las segundas o terceras crías que en las primeras de ninguna nidada. Sin embargo, los niveles de corticosterona tienden a ser mayores en las crías subordinadas, sobre todo en el primer grupo de edad. De comprobar dicha tendencia, podríamos sugerir que la corticosterona actuaría a etapas tempranas en el desarrollo de las crías, posiblemente muy cercanas al establecimiento de la relación de dominancia. Especulativamente, sugerimos que esta acción sería de tipo organizacional, sobre los patrones de interacción agonística (por lo menos la conducta sumisa) que las crías subordinadas expresan durante sus primeros tres meses de vida. De esta manera, el entrenamiento de las crías subordinadas como perdedoras generalizadas tendría el correlato endócrino que se propuso en la hipótesis.

Existe, por otro lado, una disminución de los niveles de corticosterona con respecto a la edad de las crías, sin importar su estatus o el tamaño de su nidada. Esta disminución podría ser parte de un programa de desarrollo ajeno a las diferencias conductuales observadas entre crías dominantes y subordinadas, razón por la cual no influirían sobre los niveles de esta hormona el estatus ni el tamaño de la nidada. Es conocido el efecto que los glucocorticoides en general

tienen sobre el desarrollo temprano de tejidos neuronales (por ejemplo, la retina de pollo; Gorbman et al, 1983), y en este caso, por tratarse de una especie relativamente altricial, seguramente existen muchas estructuras neuronales cuyo desarrollo posteclosión podría estar dirigido por la corticosterona.

En el otro estudio hormonal de una relación de dominancia entre crías de aves, en la gran garza blanca, (*Casmerodius albus*) Mock (comunicación personal) obtuvo un resultado similar: los niveles de corticosterona entre crías dominantes y subordinadas no eran significativamente diferentes, aunque se encontró la misma tendencia que la reportada en este trabajo. Estos resultados, aunque no son definitivos, apoyan la propuesta de que la corticosterona está asociada con las diferencias en el grado de sumisión entre las crías de un mismo nido.

La introducción del sexo como factor en los análisis de varianza realizados con los datos de la corticosterona, aunque no resultó en diferencias significativas entre machos y hembras, sí mostró que existen niveles aparentemente mayores en las hembras que en los machos, sobre todo entre los 25 y los 35 días de edad. Esto podría deberse a las diferencias en la tasa de crecimiento entre sexos ya conocidas en esta especie (Drummond et al, 1991). De ser reales las diferencias observadas, se podría investigar si es la corticosterona la responsable de las diferencias sexuales en el desarrollo de esta especie, particularmente durante el período ya mencionado.

Un problema reconocido en muchos trabajos sobre la corticosterona es el estrés por la manipulación que se infringe al individuo al tomar la muestra (e.g. Adkins-Regan et al, 1990); en este estudio, las muestras se tomaron en un tiempo límite de manipulación de cinco minutos, por lo que es poco probable que se hayan provocado diferencias artificiales en los niveles de esta hormona por la manipulación. Aún así, en las crías más pequeñas (grupo de 10-20 días), las muestras se tomaron en ocasiones dentro de un período de 7 minutos, por lo cual es posible que los niveles normales de corticosterona en estas crías sean menores de lo que aparentan, y que las diferencias significativas hayan sido oscurecidas por el procedimiento de muestreo.

Sigientes experimentos.

Por tratarse de la primera aproximación a los mecanismos endócrinos subyacentes a la conducta agresiva y sumisa en una relación de dominancia en crías de aves, los resultados reportados en este trabajo son preliminares, siendo necesarias más determinaciones hormonales si se quiere llegar a conclusiones relevantes.

Con respecto a los esteroides sexuales, es necesario averiguar si las gónadas de las crías del bobo de patas azules son funcionales en las etapas en las que se estudiaron, ya que no encontramos ningún indicio de la asociación de los esteroides sexuales con la conducta agresiva. Aunque sí encontramos niveles detectables de estradiol, su origen podría ser la glándula adrenal, que se sabe tiene capacidad de secreción de esteroides sexuales (Gorbman et al, 1983). Sería interesante entonces "retar" a las gónadas con GnRH (hormona hipotalámica liberadora de las gonadotropinas) y tomar muestras de sangre a diferentes tiempos después, para comprobar la funcionalidad secretora de las gónadas. Con esto averiguaríamos si las gónadas de estas crías son capaces o no de secretar esteroides, especialmente en las crías únicas, en las que los niveles

de estradiol son muy bajos, lo cual, como ya se dijo, podría deberse a una falta de estímulos sociales.

Ya se mencionó en este trabajo la fácil manipulación a la que pueden someterse las crías en los nidos, lo cual hace posible la creación de diferentes situaciones experimentales. Existen dos experimentos en los que la estabilidad de la relación de dominancia entre las crías puede ser alterada, con el fin de analizar los mecanismos subyacentes a la conducta agonística en el contexto de una relación de dominancia no establecida. Es posible poner en un mismo nido dos crías dominantes, las cuales se involucran en peleas mucho más fuertes que lo normal, siendo necesario incluso separarlas poco tiempo después para evitar que se lastimen (Drummond y Osorno, en prensa). En este tipo de parejas experimentales, podrían intervenir los esteroides sexuales, ya que en el contexto de una relación inestable, la testosterona o sus derivados podrían estar relacionados con el *aumento* en la expresión de la conducta agresiva.

Otro tipo de pareja experimental es la que forman un subordinado grande y un dominante pequeño; en estas, parece ser que el subordinado es capaz de detectar diferencias en tamaño a su favor, por lo que sus niveles de agresión se elevan al existir la posibilidad de convertirse en dominante. Es posible que en estos individuos exista un aumento en las concentraciones de esteroides sexuales que estarían asociados con el aumento en sus niveles de agresión. Por otro lado, de acuerdo con la Hipótesis del Reto (Wingfield et al, 1990), los esteroides sexuales intervendrán en la regulación de la conducta agresiva cuando se presente un reto al estatus privilegiado de un individuo dominante, por lo que es razonable suponer que, en situaciones en las que una cría dominante vea amenazada su condición de privilegio, los esteroides sexuales reflejarán su esfuerzo por mantenerla, es decir, el aumento en sus niveles de agresión.

En relación con la corticosterona, una forma de comprobar su efecto sobre la conducta sumisa sería implantando crías muy jóvenes con la hormona, reproduciendo un estado fisiológico que correspondería al estrés que producen los ataques de una cría mayor: en tal caso, una conducta sumisa fácilmente observable comprobaría definitivamente el efecto de la corticosterona.

Sería de gran importancia, de comprobarse las tendencias encontradas en este trabajo, preguntarse si los niveles de corticosterona se elevan en las crías subordinadas como respuesta a la agresión de la cría dominante en las etapas tempranas, en las que recibir esta agresión determina su conducta posterior; y en consecuencia, si estos niveles tempranos son importantes para el entrenamiento agonístico de la cría subordinada. Esta respuesta fisiológica a la agresión podría ser la base del condicionamiento que, según sugieren Drummond y Osorno (en prensa), ocurre en las crías subordinadas y termina en el entrenamiento de la cría subordinada como perdedora generalizada. Es conocida la relación que los glucocorticoides guardan con las derrotas y con la determinación de los encuentros subsecuentes (p.e. Leshner, 1981), por lo que resulta lógico suponer que la corticosterona sería la responsable de la aparente castración psicológica que sufren las crías subordinadas una vez establecida la relación de dominancia con su hermano mayor. Es decir, que debido a los ataques de su hermano mayor y a la elevación subsecuente de sus niveles de corticosterona, las crías subordinadas han sido obligadas a responder de manera sumisa en cualquier interacción agonística debido a su primera experiencia como subordinadas. Una forma de responder a estas preguntas sería implantando crías muy

jóvenes con corticosterona, y observando su conducta en diferentes contextos: como crías únicas, como crías más grandes en un nido y como crías más pequeñas. De esta manera, si el implante con corticosterona produce una conducta sumisa en cualquier contexto, podríamos decir que es la razón próxima de la castración psicológica en las crías del bobo de patas azules.

El efecto de la corticosterona podría ser, como ya se dijo, de tipo organizacional, y en tal caso, se podrían observar conductas modificadas incluso en individuos adultos. El seguimiento de individuos tanto subordinados como tratados con corticosterona en etapas tempranas de su desarrollo podría ser de utilidad para determinar si una relación de dominancia en etapas críticas del desarrollo influye a largo plazo sobre la adaptación de un individuo.

Debido a que los resultados del presente estudio generan más preguntas que respuestas, este trabajo debe formar parte de un estudio mucho más amplio dirigido a entender los mecanismos hormonales que subyacen a la interacción social entre las crías del bobo de patas azules y a las consecuencias evolutivas que tienen estos mecanismos.

Agradecimientos

Agradezco especialmente a Hugh Drummond, quien estableció la colaboración conmigo para la realización de este proyecto después de concebir las ideas esenciales que dieron lugar a la hipótesis de trabajo. A John C. Wingfield la agradezco todo el apoyo brindado a este proyecto, tanto técnica como académicamente. Lynn Erckmann y su experiencia tuvieron mucho que ver con los análisis de esteroides. Augusto Fernández Guardiola, Marilyn Ramenofsky, Constantino Macías, José Luis Díaz, Francisco Pellicer, Tom Hahn, Marco Antonio Sánchez Ramos, Steve Schoe, Arturo Bouzas, Leah Attie, Carlos Arámburo y el Dr. Carlos Valverde contribuyeron con comentarios muy valiosos en distintas etapas del desarrollo del proyecto. Mi hermano Emilio ayudó con el diseño del manuscrito. La Armada de México proporcionó un apoyo logístico increíble. Itzia Calixto, Leticia Durand y José Luis Osorno junto con el Dr. Livingstone ayudaron mucho en el trabajo de campo. Susan Bartroff y el personal administrativo del Centro de Ecología evitaron retrasos muy eficientemente. Roxana Torres, Maricela Luna, Gerardo y Luz Navarro contribuyeron con información muy importante. La SEDUE nos expidió un permiso para trabajar en la Isla Isabel. El financiamiento parcial del proyecto se debió a DGAPA-UNAM (proyecto IN211491) y a la National Geographic Society (apoyo 4535-91), ambos otorgados a Hugh Drummond. Peter Gabriel proporcionó mucho valor.

Bibliografía

- Abbot J. C. et al. 1985. The interaction of size and experience in dominance relationships of juvenile steelhead trout (*Salmo gairdneri*). Behaviour 92: 241-253.
- Abbott J. C. y Dill L. M. 1989. The relative growth of dominant and subordinate juvenile steelhead trout (*Salmo gairdneri*) fed equal rations. Behaviour 108:104-113.
- Ader R. 1975. Early experience and hormones: emotional behavior and adrenal function. (Cap 1 en: *Hormonal correlates of behavior*. Eleftheriou B. y Sprott R. Eds. Plenum Press, New York).
- Adkins-Regan E. y Ascenzi M. 1987. Social and sexual behaviour of male and female zebra finches treated with oestradiol during the nestling period. Anim Behav 35:1100-1112.
- Adkins-Regan E. et al. 1990. Sex steroid levels in developing and adult male and female zebra finches (*Poephila guttata*). Gen Comp Endocrinol 78:93-109.
- Albert D. J. et al. 1989. Medial accumbens lesions attenuate testosterone-dependent aggression in rats. Physiol Behav 46:625-631.
- Allce W. C. 1942. Social dominance and subordination among vertebrates. Biological Symposia 8:139-162.
- Andrew R. J. 1983. Specific short latency effects of oestradiol and testosterone on distractibility and memory formation in the young domestic chick. (En: *Hormones and behaviour in higher vertebrates*. Balthazart et al Eds. Springer-Verlag Berlin Heidelberg).
- Archawaranon M. y Wiley R. H. 1988. Control of aggression and dominance in white-throated sparrows by testosterone and its metabolites. Horm Behav 22:497-517.
- Archer J. 1988. The Behavioural Biology of Aggression. Cambridge U P, Cambridge.
- Arnold A. P. y Breedlove S. M. 1985. Organizational and activational effects of sex steroids on brain and behavior: a reanalysis. Horm Behav 19:469-498.
- Beecham J. L. y Newman J. A. 1987. Social experience and the formation of dominance relationships in the pumpkinseed sunfish, *Lepomis gibbosus*. Anim Behav 35: 1560-1563.
- Bernstein I. S. 1981. Dominance: the baby and the bathwater. Behav Brain Sci 4:419-457 (con comentarios).
- Blaustein J. D. y Olster D. H. 1989. Gonadal steroid receptors and social behaviors. (Cap 2 en: *Advances in comparative and environmental physiology*. Vol 3. Balthazart J. Ed. Springer-Verlag, Berlín).
- Boag D. A. y Alway J. H. 1989 Effect of social environment within the brood on dominance rank in gallinaceous birds (*Tetraonidae* and *Phasianidae*). Can J Zool. 58- 44-49.

- Bouissou M. F. y Gaudioso V. 1982. Effect of early treatment on subsequent social behavior in heifers. *Horm Behav* 16:132-146.
- Bovberj R. V. 1953. Dominance order in the crayfish *Orconectes virilis*. *Physiological Zool* 26(2):173-178.
- Callard G. V. 1983. Androgen and estrogen actions in the vertebrate brain. *Amer Zool* 23:607-620.
- Carson-Jurica M. A. et al. 1990. Steroid receptor family: structure and functions. *Endocr Rev* 11(2):201-220.
- Chase I. D. 1982. Dynamics of hierarchy formation: the sequential development of dominance relationships. *Behaviour* 80:218-240.
- Clifton P. G. y Andrew R. J. 1989. Contrasting effects of pre- and posthatch exposure to gonadal steroids and the development of vocal, sexual, and aggressive behavior of young domestic fowl. *Horm Behav* 23:572-589.
- Cody M. L. 1966. A general theory of clutch size. *Evolution* 20:174-84.
- Darwin C R. 1859. *El origen de las especies*. ed 1983. Sarpe, Madrid.
- Dörner G. 1983. Hormone-dependent brain development and behaviour. (En: *Hormones and behaviour in higher vertebrates*. Ballhazart J. et al Eds. Springer-Verlag Berlin Heidelberg)
- Dorward D. F. 1962. Comparative biology of the white booby and the brown booby *Sula* spp. at Ascencion. *Ibis* 103b:174-220.
- Drummond H. et al. 1986. Parent-offspring cooperation in the blue-footed booby (*Sula nebouxii*): social roles in infanticidal brood reduction. *Behav Ecol & Sociobiol* 19:365-72.
- Drummond H. 1987. A review of parent-offspring and brood reduction in the pelecaniformes. *Colonial Waterbirds* 10(1):1-15.
- Drummond H. y García-Chavelas C. 1989. Food shortage influences sibling aggression in the blue-footed booby. *Anim Behav* 37:806-19.
- Drummond H. 1989. Parent-offspring conflict and siblicidal brood reduction in boobies. *Proc XIX Int Ornithol Congr. University of Ottawa Press*. pp 1244-53.
- Drummond H. et al. 1991. Sexual size dimorphism and sibling competition: implications for avian sex ratios. *Am Nat* 138:623-41.
- Drummond H. y Osorno J. L. En prensa. Training siblings to be submissive losers: dominance between booby nestlings. *Anim Behav*.
- Eberhart J. A. et al. 1985. Subordination in male talapoin monkeys lowers sexual behaviour in the absence of dominants. *Physiol Behav* 35:673-677.
- Evans L. T. 1936. A study of a social hierarchy in the lizard, *Anolis carolinensis*. *J Genet Psychol* 48:88-110.
- Franci, R. C. 1983. Experiential effects on agonistic behavior in the paradise fish, *Macropodus opercularis*. *Behaviour* 85: 292-313.
- Frank L. G. et al. 1991. Fatal sibling aggression, precocial development, and androgens in neonatal spotted hyenas. *Science* 252:702-4.

- Gage F. H. 1981. Dominance: measure first and then define. *Behav Brain Sci* 4:440-441.
- Ginsburg B y Allee W. C. 1942. Some effects of conditioning on social dominance and subordination in inbred strains of mice. *Physiological Zool.* 15(4):485-506
- Gorbman A. et al. 1983. *Comparative Endocrinology*. John Wiley & Sons, New York.
- Greenberg N. et al. 1984. Social status, gonadal state, and the adrenal stress response in the lizard, *Anolis carolinensis*. *Horm Behav* 18:1-11.
- Greenberg N. 1990. Behavioral endocrinology of physiological stress in a lizard. *J Exp Zool suppl* 4:170-173.
- Guhl A. M. et al. 1945. Mating behavior and the social hierarchy in small flocks of white leghorns. *Physiological Zool* 18(4): 365-390.
- Harding C. F. et al. 1988. Hormonal specificity and activation of social behavior in male red-winged blackbirds. *Horm Behav* 22:402-418.
- Harvey S. et al. 1984. Stress and adrenal function. *J Exp Zool* 232:633-645.
- Hinde R. A. y Datta S. 1981. Dominance: an intervening variable. *Behav and Brain Sci* 4:442
- Huhman K. L. et al. 1990. Effects of social conflict on POMC-derived peptides and glucocorticoids in male golden hamsters. *Physiol Behav* 47:949-956.
- Huntingford F. y Turner A. 1987. *Animal Conflict*. Chapman and Hall, London.
- Hutchison J. B. y Hutchison R E. 1985. Phasic effects of hormones in the avian brain during behavioural development. (En: *Neurobiology*. Gilles R y Balthazart J Eds. Springer-Verlag, Berlin).
- Hutchison J. B. et al. 1984. Sex differences in plasma concentrations of steroids during the sensitive period for brain differentiation in the zebra finch. *J Endocrinol* 103: 363-369.
- Kaplan J. R. et al. 1986. Adrenal responsiveness and social status in intact and ovariectomized *Macaca fascicularis*. *Amer J Primatol* 11:181-193.
- Konishi M. et al. 1989. Contributions of bird studies to biology. *Science* 246:465-472.
- Lack D. 1954. *The natural regulation of animal numbers*. Oxford University Press, Oxford.
- Lack D. 1966. *Population studies of birds*. Oxford University Press, Oxford.
- Leshner A.I. 1980. The interaction of experience and neuroendocrine factors in determining adaptation to aggression. *Prog Brain Res* 53:427-38.
- Leshner A.I. 1981. The role of hormones in the control of submissiveness. (Cap 19 en: *Multidisciplinary approaches to aggression research*. Brain P. F. y Benton D. Eds. Elsevier, Amsterdam).
- Lloyd J.A. 1975. *Social Behavior and Hormones*. (Cap 4 en: *Hormonal correlates of behavior*. Eleftheriou B. y Sprott R. Eds. Plenum Press, New York).
- Maslow A.H. 1940. Dominance-quality and social behavior in infra-human primates. *J Social Psychol* 11:313-324

- Maynard Smith J. y Parker G.A. 1976. The logic of asymmetric contests. *Anim Behav* 24:159-175
- Meaney M.J. et al. 1982. The influence of glucocorticoids during the neonatal period on the development of play-fighting in norway rat pups. *Horm Behav* 16:475-91.
- Meaney M. J. et al. 1987. Thyroid hormones influence the development of hippocampal glucocorticoid receptors in the rat: a mechanism for the effects of postnatal handling on the development of the adrenocortical stress response. *Neuroendocrinology* 45:278-83.
- Miczek K.A. et al. 1991. Subordinate animals. Behavioral and physiological adaptations and opioid tolerance. (Cap. 16 en: *Stress: neurobiology and neuroendocrinology*. Brown M.R. et al eds. Marcel Dekker, New York).
- Miller L. G. et al. 1987. Rapid increase in brain benzodiazepine receptor binding following defeat stress in mice. *Brain Res* 414:395-400.
- Mock D. W. 1984. Infanticide, siblicide, and avian nestling mortality. (Cap 1 en: *Infanticide: comparative and evolutionary perspectives*. Hausfater G. y Hrdy S. B. eds. Aldine, New York)
- Mock D. W. 1984b. Siblicidal aggression and resource monopolization in birds. *Science* 225: 731-3.
- Mock, D. W. 1985. Siblicidal brood reduction: the prey-size hypothesis. *Am Nat* 125(3):327-43.
- Mock, D. W. et al, 1991. Avian siblicide. *Amer Sci* 78:438-49.
- Mock D. W. Comunicación personal, 1992.
- Murchison C. 1935. The experimental measurement of a social hierarchy in *Gallus domesticus*: I. The direct identification and direct measurement of Social Reflex No. 1 and Social Reflex No. 2. *J General Psychol* 12: 3-11, 14-15, 22-37. (En: *Social hierarchy and dominance*. Schein M. W. Ed. Dowden, Hutchinson & Ross, Stroudsburg, Penn)
- Nelson J. B. 1978. The sulidae: gannets and boobies. Oxford University Press, London.
- Norris J.S. y Kohler P.O. 1977. The coexistence of androgen and glucocorticoid receptors in the DDT, cloned cell line. *Endocrinology* 100:599-605.
- Nottebohm F. 1989. From birdsong to neurogenesis. *Sci Am* 260:56-61.
- Ramenofsky M. 1984. Agonistic behaviour and endogenous plasma hormones in male japanese quail. *Anim Behav* 32:698-708.
- Ramenofsky M. 1985. Acute changes in plasma steroids and agonistic behavior in male japanes quail. *Gen Comp Endocrinol* 60:116-128.
- Ricklefs R. E. 1965. Brood reduction in the curve-billed thrasher. *Condor* 67: 505-10.
- Rohwer S. y Rohwer F.C. 1978. Status signalling in Harris sparrows: experimental deceptions achieved. *Anim Behav* 26:1012-22.
- Rowell T. E. 1974. The concept of social dominance. *Behav Biol* 11:131-154.
- Sandell M. y Smith H. G. 1991. Dominance, prior occupancy and winter reidency in the great tit (*Parus major*). *Behav Ecol Sociobiol* 29: 147-152.

- Sapolsky R. M. 1983. Endocrine aspects of social instability in the olive baboon (*Papio anubis*). *Amer J Primatol* 5:365-379.
- Sayag N. et al. 1988. Effect of embryonic treatment with estradiol benzoate on the aggressive behavior of cockerels. *Int J Neurosci* 41:265-270.
- Scott J.P. et al. 1974. Critical periods in the organization of systems. *Dev Psychobiol* 7:489-503.
- Schein M. W. Ed. 1975. Social hierarchy and dominance. Dowden, Hutchinson & Ross. Stroudsburg, Pennsylvania.
- Schjelderup-Ebbe T. 1922. Contributions to the social psychology of the domestic chicken. *Z. Psychol.* 88:225-252. (Trad. de Schein, M W. En: *Social hierarchy and dominance*. Schein, M. W. Ed. Dowden, Hutchinson & Ross, Stroudsburg, Penn).
- Schlinger B. A. y Arnold A. P. 1992. Plasma sex steroids and tissue aromatization in hatchling zebra finches: implications for the sexual differentiation of singing behavior. *Endocrinology* 130(1): 289-99.
- Schneirla T. C. 1946. Problems in the biopsychology of social organization. *J Abnormal Social Psychol* 41(4):385, 395-397. (En: *Social hierarchy and dominance*. Schein M. W. Ed. Dowden, Hutchinson & Ross, Stroudsburg, Penn)
- Schumacher M. et al. 1988. Changes in serum concentrations of steroids during embryonic and post-hatching development of male and female Japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*). *J Endocrinol* 118:127-34.
- Sengelaub D. R. 1989. Cell generation, migration, death, and growth in neural systems mediating social behavior. (Cap 6 en: *Advances in comparative and environmental physiology*. Balthazart J. Ed. Springer-Verlag, Berlin).
- Steklis H. D. 1986. Biochemical and hormonal correlates of dominance and social behavior in all-male groups of squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*). *Amer J Primatol* 11:133-145.
- Stinson C. H. 1979. On the selective advantage of fratricide in raptors. *Evolution* 33(4):1219-1225.
- Tanabe Y. et al. 1979. Production and secretion of sex steroid hormones by the testes, the ovary, and the adrenal glands of embryonic and young chickens (*Gallus domesticus*). *Gen Comp Endocrinol* 39:26-33.
- Tanabe Y. et al. 1983. Steroid hormone synthesis and secretion by testes, ovary and adrenals of embryonic and postembryonic ducks. *Gen Comp Endocrinol* 49:144-53.
- Tanabe Y. et al. 1986. Ontogenetic steroidogenesis by testes, ovary and adrenals of embryonic and postembryonic chickens (*Gallus domesticus*). *Gen Comp Endocrinol* 63:456-63.
- Tokarz R. R. 1987. Effects of corticosterone treatment on male aggressive behavior in a lizard (*Anolis sagrei*). *Horm Behav* 21:358-370.
- Tsutsui K. e Ishi S. 1981. Effects of sex steroids on aggressive behavior of adult male Japanese quail. *Gen Comp Endocrinol* 44:480-486.
- Turgeon J.L. y Waring D.W. 1992. Functional "cross talk" between receptors for peptide and steroid hormones. *TEM* 3(10): 360-5.

Valverde C. R. et al. 1988. Neuroendocrinología y comunicación celular. (En: *Teorías y hechos sobre la vida: los sistemas vivos*. SMCF, México).

Vergnes M. et al. 1988. Hypothalamic 5,7-DHT injections increase offensive aggression in rats. *Int J Neurosci* 41:297-357.

Wilson J.D. 1990 Charles-Edouard Brown-Séquard and the centennial of endocrinology. 1990. *J Endocr Metab* 71(6):1403-9.

Winer B.J. 1971. *Statistical principles in experimental design*. McGraw-Hill, USA; 2da ed., 907 pp.

Wingfield J. C. y Farner D. S. 1975. The determination of five steroids in avian plasma by radioimmunoassay and competitive protein binding. *Steroids* 26:311-327.

Wingfield J. C. et al. 1987. Testosterone and aggression in birds. *Amer Sci* 75:602-608.

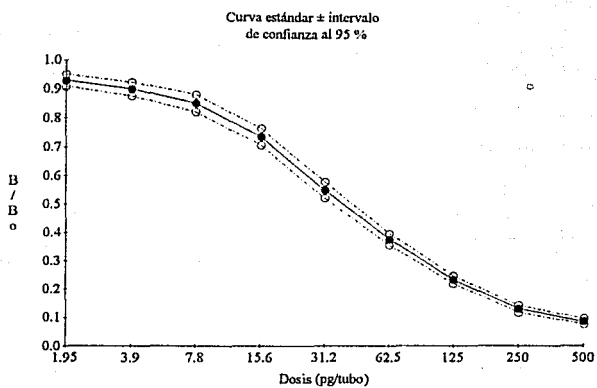
Wingfield J. C. et al. 1990. The "Challenge Hypothesis": theoretical implications for patterns of testosterone secretion, mating systems, and breeding strategies. *American Naturalist* 136(6):829-846.

Wright L. L. et al. 1988. Effects of gonadal steroids on nerve growth factor receptors in sympathetic and sensory ganglia of neonatal rats. *Int J Devl Neurosci* 6(3):217-222.

Young W. C. et al. 1964. Hormones and sexual behavior. *Science* 143:212-218.

Apéndice

Curva estándar promedio de estradiol.



Curva estándar típica de corticosterona.

